



## 11. naloga

# Stohastični populacijski modeli

MIHA SRDINŠEK

### Povzetek

V tej nalogi so predstavljeni stohastični populacijski modeli. Predstavljene so populacijske dinamike v bolj realnih naključnih populacijskih modelih, kjer žrebamo število izumrlih ali rojenih po poissonske porazdelitvi. Predstavljene so statistike izumrtja in lastnosti modela, ko opazujemo povprečni čas izumrtja v odvisnosti od lastnosti populacije in časovnega koraka. Nadalje je predstavljen način, kako analitično opisati spreminjanje populacije s pomočjo matrike prehodov. S tem načinom potem izluščimo še bolj zanimive lastnosti populacijske dinamike. Metodo potem preizkusimo na bolj zapletenem modelu zajcev in lisic, podobnem tistemu pri 4. nalogi in primerjamo rezultate. Ugotovimo, da populacije zajcev in lisic zelo hitro izumira in da se možne dinamike drastično razlikujejo med seboj.

# I. STATISTIKA ČASOV IZUMRTJA

Obravnavali bomo čisto preprosti eksponentni model, ki bi ga v zveznem primeru zapisali kot

$$\frac{dN}{dt} = -\beta N, \quad (1)$$

mi pa bomo vse prevedli na verjetnostne spremenljivke, ki lahko zasedejo le celoštevilске vrednosti. Biolška bitja namreč nastopajo zgolj v celoštevilskih skupinah. Z malo bolj zapletenim razmislekom lahko ugotovimo, da je spreminjanje populacije podrejeno Poissonski naključnostni porazdelitvi, ki jo zapišemo kot

$$P(x) = \frac{\lambda^x e^{-\lambda}}{x!}, \quad (2)$$

pri čemer je  $x$  število dogodkov na intervalu in  $\lambda$  povprečno število dogodkov na intervalu - v našem primeru torej  $\beta \Delta t N$ , saj nam ta izraz predstavlja povprečno število umrlih pri nekem danem  $N$  v nekem danem časovnem intervalu  $\Delta t$ .

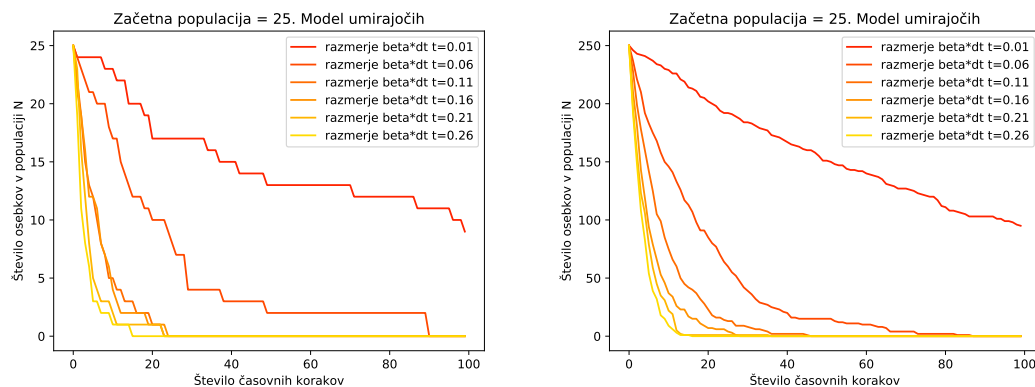
## I. Umirajoči model

Če tako čisto enostavno zapišemo algoritem v smislu

```
1 for i in range(n):
2     if N > 0:
3         resitev.append(N)
4         N = N - poisson(N*beta*dt)
5     else:
6         resitev.append(0)
7
```

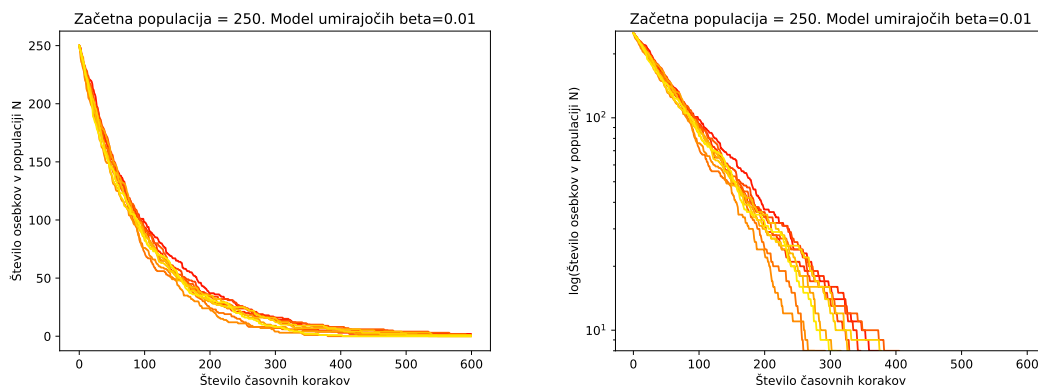
Listing 1: Python example

dobimo rezultate, ki so prikazani na slikah 1



Slika 1: Na slikah so prikazane odvisnosti števila osebkov v populaciji za več poskusov od časa.

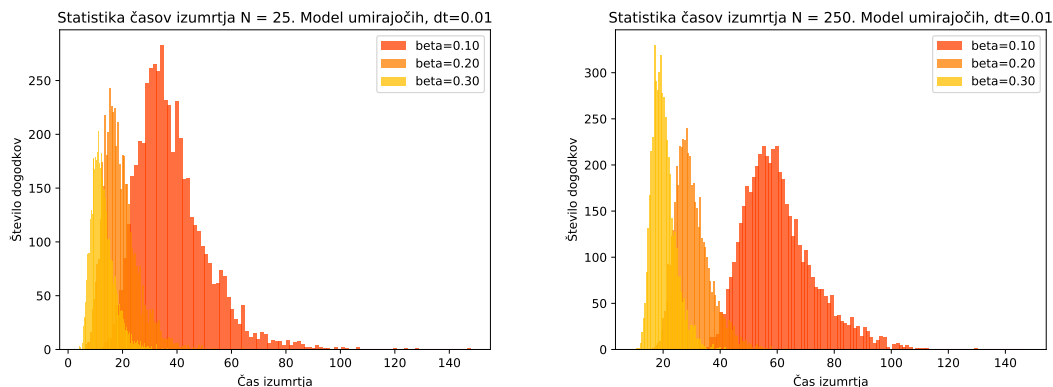
Zanimivo bi bilo pogledati še primer izpovprečenja take krivulje, tako, da enostavno izrišemo več takih krivulj in nato preverimo, če je odvisnost res eksponentna. To vidimo na slikah



**Slika 2:** Na slikah so prikazane odvisnosti števila osebkov v populaciji za več poskusov od časa.

Sedaj ko si stvar predstavljamo, se lotimo ustvarjanja statistike časov izumrtij. Že takoj lahko vidimo iz slik 1, da bo dolžina časovnega koraka očitno vplivala na čas izumrtja. A to le na videz. Upoštevati moramo, da se s preminjanjem časovnega koraka kuti končni čas spreminja, in da nam zgornje slike prav nič ne povejo o času izumrtja, če vzamemo pri vseh za  $\beta$  isto vrednost! Naša nadaljna naloga je torej premagovanje teh pomankljivosti.

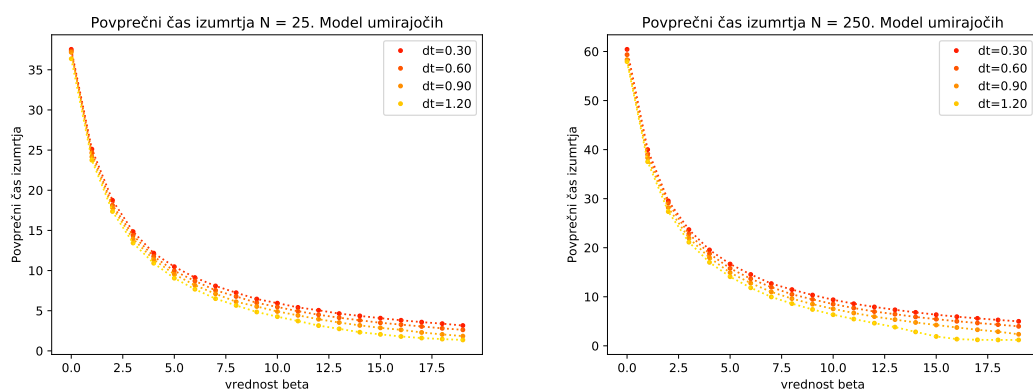
Statistika časov smrti bi morala izgledati kot poissonova porazdelitev. Nas pa zanima predvsem kako se taka statistika odziva na spremembe dolžine časovnega koraka in na spremembe  $\beta$ . Primere vidimo na slikah 3. Zanimiva opazka je ta, da se kupčki pomaknejo proti desni na zelo



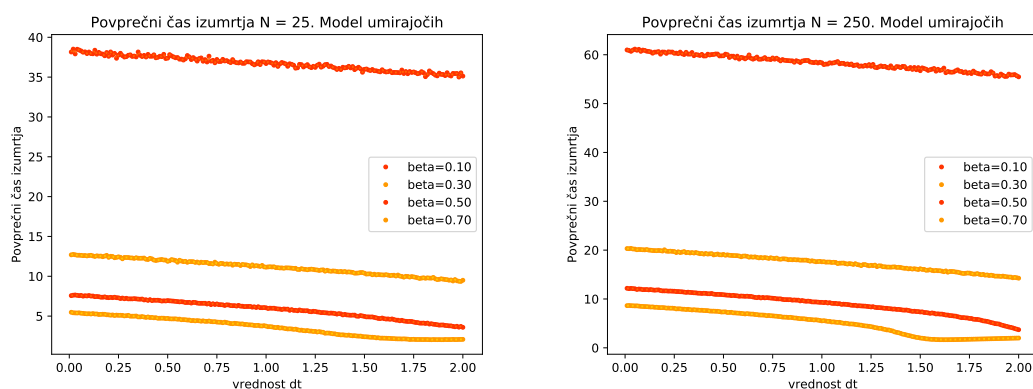
**Slika 3:** Na slikah je prikazano koliko populacij je izumrlo v izbranem časovnem intervalu.

podoben način. Razlika med primeroma  $N = 25$  in  $N = 250$  je na videz zgolj v debelini teh kupčkov. To trditev žeimo zdaj preveriti in še več - ugotoviti, kako se povprečni čas izumrtja spreminja z različnimi povprečnimi hitrostmi izumrtja  $\beta$ . Rezultate takega poskusa vidimo prikazane na slikah 4.

Odvisnost ni eksponentna, na prvi pogled pa bi rekel, da je to graf neke recipročne vrednosti. Zanimivo je še to, da se s spreminjanjem dolžine koraka nič kaj dosti ne spremeni in še več, da se s spreminjanjem začetnega števila osebkov nič ne spremeni. Še enkrat bi opozoril, da tu zdaj odkrivamo toplo vodo, saj so vse te odvisnosti očitne same po sebi. To so več ali manj odvisnosti poissonске porazdelitve. Vseeno se zaženemo še v eno vprašanje. Kako izgledajo take krivulje v odvisnosti od  $\Delta t$ , pri različnih  $\beta$ . Dobimo slike 5.

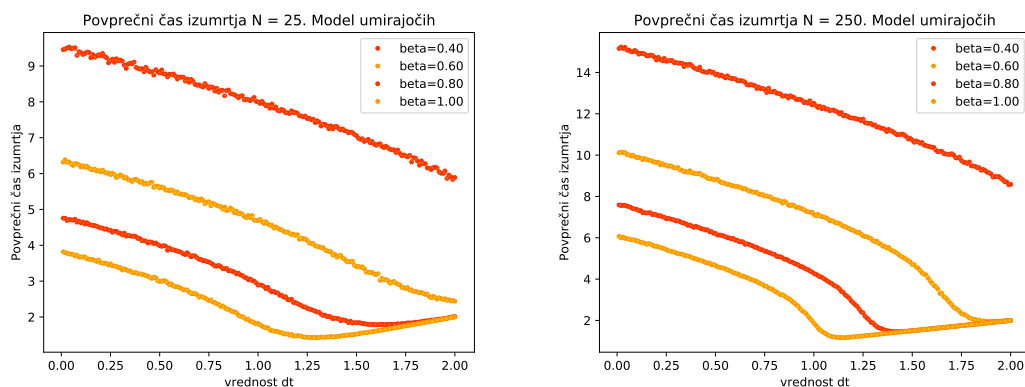


Slika 4: Na slikah vidimo odvisnost povprečnega časa izumrtja v odvisnosti od  $\beta$ , pri različnih vrednostih  $\Delta t$ .



Slika 5: Na slikah vidimo odvisnost povprečnega časa izumrtja v odvisnosti od  $\Delta t$ , pri različnih vrednostih  $\beta$ .

Iz čiste radovednosti nas zanima tudi odvisnost povprečnega časa izumrtja za večje  $\beta$  in, zakaj pa ne, večje časovne korake. To je seveda nesmiselno, zato ne pričakujemo preveč smiselnih rezultatov. Vseeno jih izrišemo iz radovednosti, če vendarle opazimo kaj komentarja vrednega. Dobimo sliko 6.



Slika 6: Na slikah vidimo odvisnost povprečnega časa izumrtja v odvisnosti od  $\Delta t$ , pri različnih vrednostih  $\beta$ .

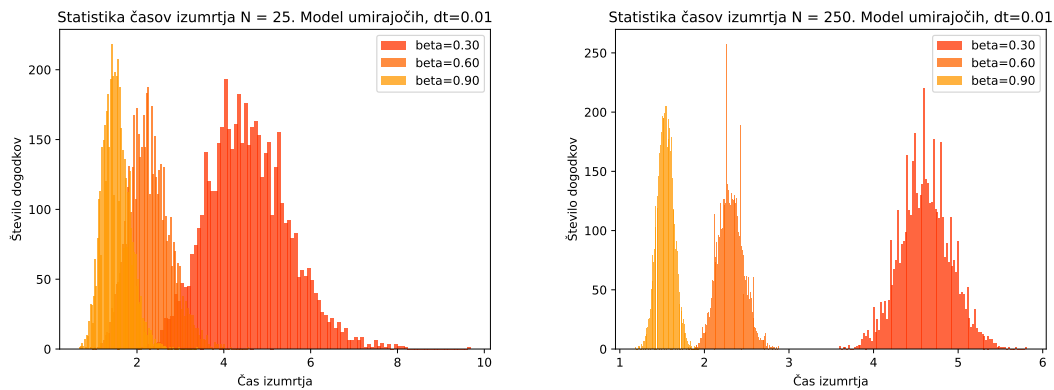
## II. Umirajoči model št. 2

Kot smo videli že na slikah 4, nam časovni korak ne spremeni bistveno te krivulje, zato ostaja odvisnost precej konstantna. Spremenimo sedaj generator v malo bolj sofisticiran generator, ki malček zglati napake, tako da zapišemo algoritem kot

```
1 for i in range(n):
2     if N > 0:
3         resitev.append(N)
4         N = N - poisson(N*beta*dt/2) - poisson(N*beta*dt/2)
5     else:
6         resitev.append(0)
7
```

Listing 2: Python example

in dobimo praktično iste rezultate. Pravzaprav so res identični, zato se z njimi niti ne bom ukvarjal, prikazal bi zgolj statistiki na slikah 7.



Slika 7: Na slikah je prikazano koliko populacij je izumrlo v izbranem časovnem intervalu.

Vidimo lahko, da je odvisnost identična, sem pa zamenjal  $\beta$ , pri katerih izrišemo porazdelitev.

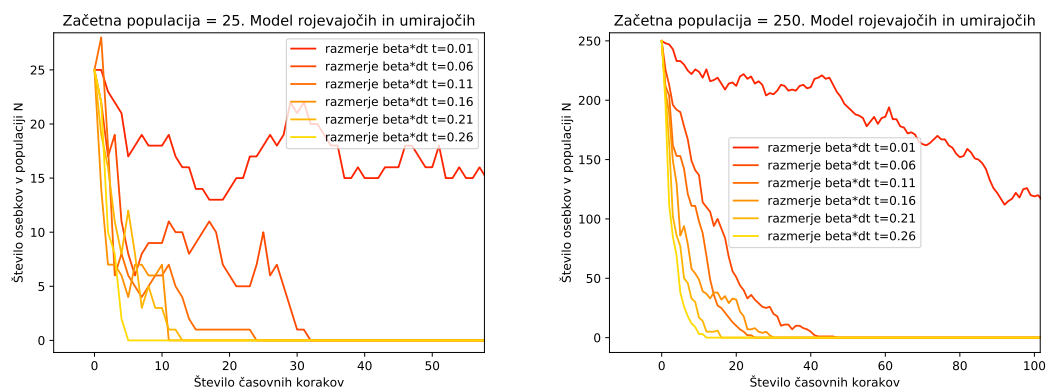
## III. Populacija s smrtmi in rojstvi

Poglejmo si zato raje nov model pri katerem nimamo samo umirajočo populacijo ampak bolj realno populacijo, ki lahko tudi narašča, naprimer z rojstvi ali pa s celično delitvijo, kloniranjem itd. Algoritem sedaj zapišemo kot

```
1 for i in range(n):
2     if N > 0:
3         resitev.append(N)
4         N = N - poisson(N*betaS*dt) + poisson(N*betaR*dt)
5     else:
6         resitev.append(0)
7
```

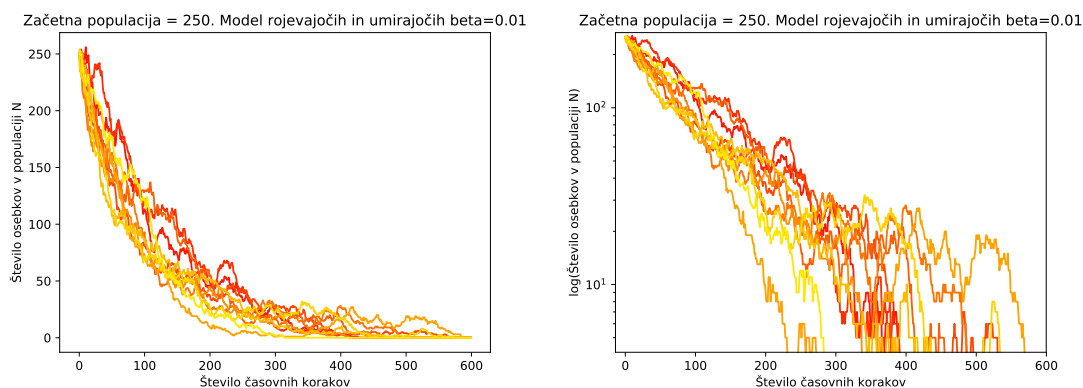
Listing 3: Python example

pri čemer  $\beta_s$  predstavlja verjetnost za smrt in  $\beta_r$  verjetnost za rojstvo. Recimo, da nimamo preveč zdrave populacije in lahko zapišemo to razmerje kot  $\beta_s = 5\beta$ ,  $\beta_r = 4\beta$ . Za tak primer dobimo sedaj izgled dinamike prikazan na slikah 8.



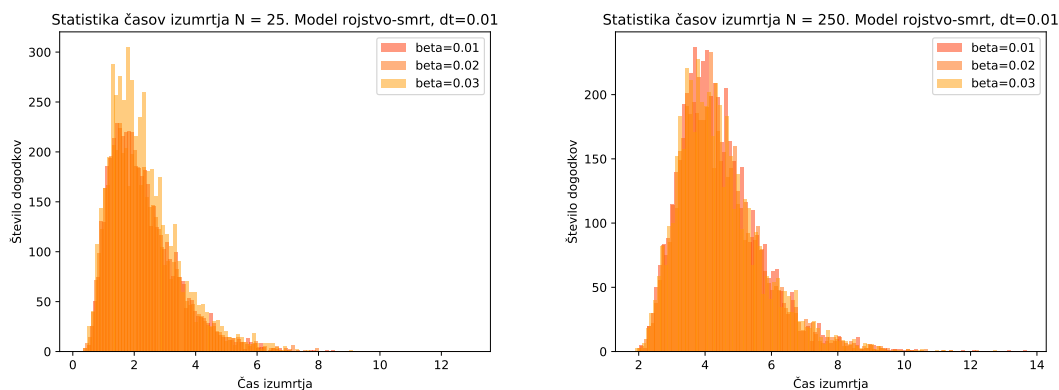
Slika 8: Na slikah so prikazane odvisnosti števila osebkov v populaciji od časa.

Poglejmo si za začetek kako te krivulje izgledajo, če jih izpovprečimo na sliki 9. Na sliki vidimo, da ras kar precej dobro ubogajo eksponentno odvisnost.



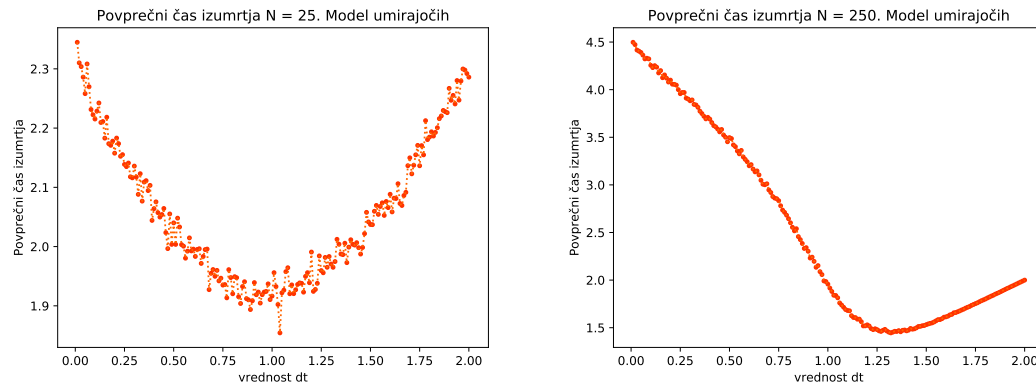
Slika 9: Na slikah so prikazane odvisnosti števila osebkov v populaciji za več poskusov od časa.

Pogledamo si lahko še statistično porazdelitev časov izumrtja na slikah 10. Pri tem sem izrisal statistike za različne dolžine časovnih korakov, in vidimo, da se zgolj bolj skoncentrira rezultat, a ostane na istem mestu.



Slika 10: Na slikah je prikazano koliko populacij je izumrlo v izbranem časovnem intervalu.

Kot smo to že počeli v prejšnjih primerih, si lahko tudi tokrat pogledamo odvisnost povprečnega števila časov izumrtja v odvisnosti od dolžine časovnega koraka. Tako dobimo rezultat prikazan na slikah 11. Odvisnost je sedaj, sploh na levi sliki, zelo zanimiva. Strmina na desni sliki pa ostaja precej podobna, bralec se mora namreč spomniti, da se je skala spremenila v razmerju s slikama 6.



**Slika 11:** Na slikah vidimo odvisnost povprečnega časa izumrtja v odvisnosti od  $\Delta t$ .

## II. MATRIKA PREHODOV

Sedaj pa se lotimo kanček analitičneje zapisati dani problem. Do sedaj smo statistiko eksperimentalno "meriliš pomočjo naključnih števil, sedaj pa bomo poskusili kar izračunati kako se verjetnost s časom spreminja. To omo naredili tako, da si bomo zašlili vektor vseh možnih stanj  $\vec{p}$ , ki ga sestavljajo komponente, ki za vsako možno stanje določajo verjetnost. Za zgled: če imamo populacijo  $N$  ljudi, je tak vektor sestavljen iz neskončno komponent, ki sam predstavljajo verjetnost za stanje brez ljudi, verjetnost za stanje z enim človekom, verjetnost za stanje z dvema človekoma in tako dalje do neskončnosti. Ker si neskočnosti ne bomo morali privoščiti in ker v primerih, ko je smrtnost višja od rodnosti, neskončnosti sploh ne bomo potrebovali, bomo postalili neko zgornjo mejo, ki pa bo seveda vodila do svojevrstnih posledic. Sedaj bi radi zgolj zapisali linearno dinamiko, tako, da bomo tak vektor stanj pomnožili z matriko in s tem dobili vektor stanj v naslednjem koraku  $\vec{p}_n$ . Tako matriko si lahko enostavno zašlimo, če zahtevamo, da je časovni korak tako majhen, da se lahko v tam koraku stanje premakne zgolj v stanje z enim človekom več, z enim človekom manj ali pa v isto stanje. Dobimo torej enostavno matriko

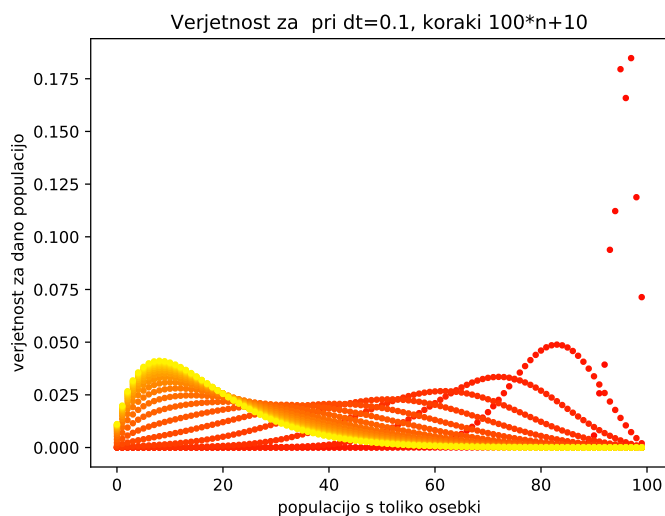
$$M = \begin{pmatrix} 1 - (\lambda_1 + \mu_1)\Delta t & \mu_2\Delta t & 0 & \dots & 0 \\ \lambda_1\Delta t & 1 - (\lambda_2 + \mu_2)\Delta t & \mu_3\Delta t & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2\Delta t & 1 - (\lambda_3 + \mu_3)\Delta t & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \mu_n\Delta t \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda_{n-1}\Delta t & 1 - (\lambda_n + \mu_n)\Delta t \end{pmatrix}, \quad (3)$$

ki jo lahko brez težav napišemo. Matrika nam torej predstavlja operacijo

$$\vec{p}(t + \Delta t) = M\vec{p}(t), \quad (4)$$

pri čemer je  $t$  čas.

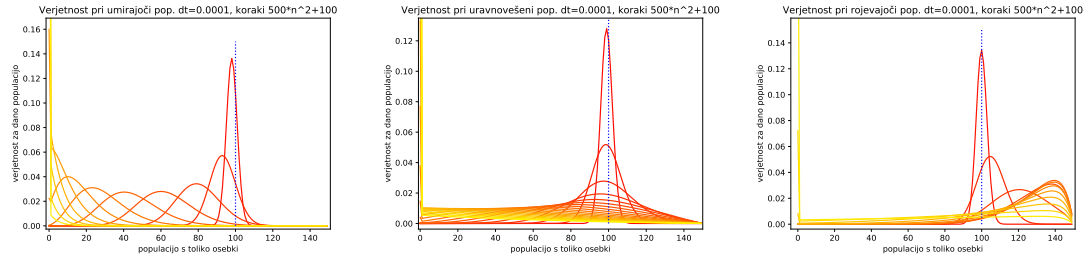
Igranje s takšno dinamiko je precej enostavno, a vseeno računsko zahtevno za prevelike sisteme in prevelike čase. Poglejmo si kaj dobimo, če rečemo, da  $\lambda_n = \lambda$  in  $\mu_n = \mu$  in imamo model opisan v prejšnjem poglavju. V takem primeru dobimo sliko 12.



**Slika 12:** Slika prikazuje kako se s časom spreminja verjetnostna porazdelitev. Svetlejša barva pomeni poznejši čas.

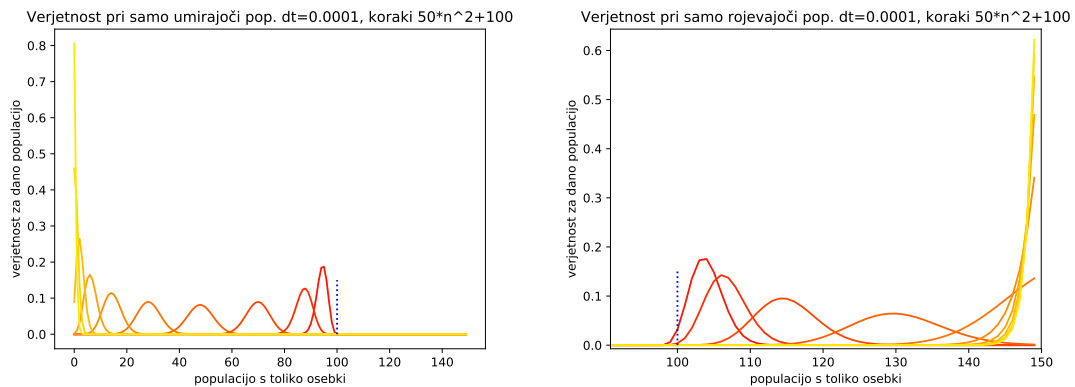


Na sliki 12 vidimo, da v takem primeru sistem konvergira k neki rešitvi, tisti obarvani svetlo rumeno. A bolj realnem primer bi bil, da se verjetnos linearno zvišuje s številom osebkov, saj lahko namreč vsak umre ali vsak rodi. Če upoštevamo tak popravek dobimo sledeče dinamike 13, pri čemer moramo pri desni sliki paziti, da je vektor stanj  $\vec{p}$  navzgor omejen. Zato vidimo, da se val zadane ob omejitvi, se odbije in nato pobegne proti izumrtju, pri čemer je na koncu ves čas ravno verjetnost za največ populacije najmanjša.



**Slika 13:** Slike prikazujejo kako se s časom spreminja verjetnostna porazdelitev. Svetlejša barva pomeni poznejši čas. Leva, če je verjetnost za smrt višja od rojstva, srednja, če sta izenačena in desna, če je verjetnost za smrt nižja od rojstva. Modra črtkana črta prikazuje začetno stanje z verjetnostjo 1.

Kaj pa čepostavimo  $\mu$  in  $\lambda$  izmenično na nič in torej ponovimo prejšnjo nalogo. Dobimo zelo generične rezultate prikazane na slikah 14.



**Slika 14:** Slike prikazujejo kako se s časom spreminja verjetnostna porazdelitev. Svetlejša barva pomeni poznejši čas. Leva, če je  $\lambda = 0$ , desna, če je  $\mu = 0$ . Modra črtkana črta prikazuje začetno stanje z verjetnostjo 1.

Ker govorimo o čisto teoretičnih metodah, lahko morda pridemo kam tudi s čisto teoretičnimi rezultati. V splošnem dobimo sistem enačb oblike

$$p_n(t) = \lambda_{n-1}p_{n-1}(t) - (\lambda_n + \mu_n)p_n(t) + \mu_{n+1}p_{n+1}(t), \quad (5)$$

pri čemer si postavimo začetne pogoje

$$p_N(0) = 1, \quad p_n(0) = 0 \quad (n \neq N). \quad (6)$$

Če izračunamo ravnovesno stanje (zahtevamo, da so odvodi enaki nič) vidimo, da je

ravnovesno stanje zgolj izumrtje. Končna rešitev teh enačb je, v primeru, da sta  $\lambda$  in  $\mu$  različna:

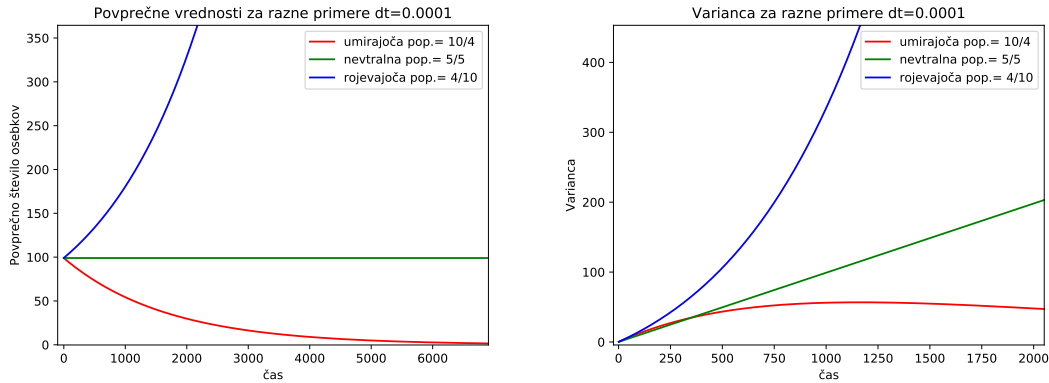
$$\rho = \frac{1-a}{\mu-\lambda a}, \quad a = e^{(\lambda-\mu)t} \quad (7a)$$

$$p_0(t) = (\mu\rho)^N, \quad (7b)$$

$$p_n(t) = \sum_{i=0}^{i_{max}} \binom{N}{i} \binom{N+n-i-1}{N-1} (\mu\rho)^{N-i} (\lambda\rho)^{n-i} [1-(\lambda+\mu)\rho]^i, \quad (7c)$$

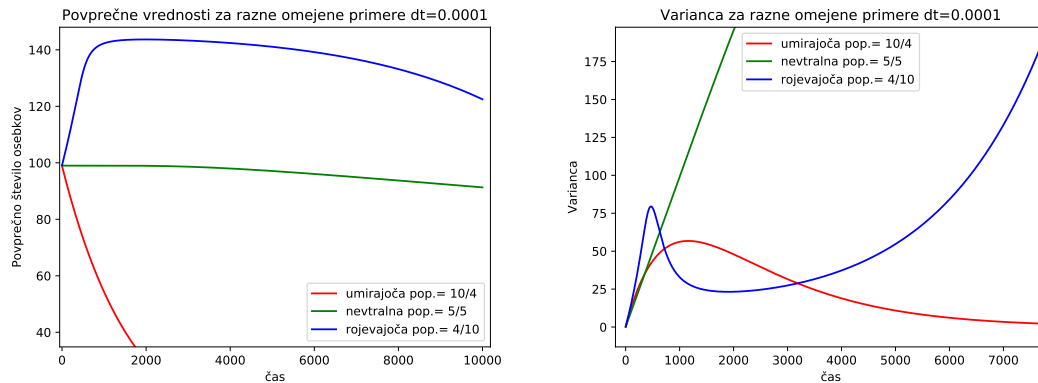
kjer je  $n \geq 1$  in  $i_{max} = \min(N, n)$ . Pri čemer je  $N$  začetna velikost populacije,  $p_n(t)$  pa verjetnost za določeno velikost populacije ob času  $t$ .

Poglejmo si sedaj momente teh porazdelitev in varianco teh porazdelitev. Če jih izrišemo, dobimo grafe prikazane na slikah 15. Pri čemer smo morali paziti, da smo  $\vec{p}$  dovolj povečali, da smo ohranili pravilno oblike krivulj in nismo opazovali karakteristik odboja. Nič od tistega na levi sliki nas ne preseneča, bolj zanimiva je desna slika, ki nam kaže, da se širina porazdelitve linearno veča pri enakih  $\lambda$  in  $\mu$ , da hitro narašča pri rojevajoči populaciji in se zmanjšuje pri umirajoči populaciji, kar ustreza temu, da se stanje zaleti v izumrtje in se temu stanje z vso večjo verjetnostjo približuje, kot smo videli na prejšnjih slikah.



**Slika 15:** Leva slika prikazuje povprečno število populacije, desna pa varianco števila populacije v odvisnosti od časa za tri različne možnosti. Začetno število populacije je 100, velikost vektorjev  $\vec{p}$ , pa sem precej povečal za modro in zeleno krivuljo, da se porazdelitev še ne zaleti v steno.

Prej smo si ogledovali, kaj se zgodi, če rojevajočo in nevtralno populacijo navzgor omejimo s končno velikostjo vektorja  $\vec{p}$ , zato si tudi tu pogledimo, kaj se zgodi v takem primeru s povprečno vrednostjo in varianco. Ta primer ves čas omenjam, ker je povsem realen primer. V naravi namreč vedno najdemo neko omejitev. Lahko imamo omejitev hrane, lahko imamo poseg neke inteligentne vrste, ki želi postaviti številčnosti populacije zgornjo mejo, lahko pa imamo čisto enostavno, omejitev v prostoru. Recimo da enostavno več ljudi ne more živeti in presežek enostavno umre. Lahko tudi populacija inteligentno odbira samo sebe in vzdržuje mejo populacije. V takem primeru torej dobimo momente, kot so prikazani na slikah 16.



**Slika 16:** Leva slika prikazuje povprečno število populacije, desna pa varianco števila populacije v odvisnosti od časa za tri različne možnosti. Začetno število populacije je 100, velikost vektorjev  $\vec{p}$ , pa znaša 150.

V takem primeru torej, če gledamo levo sliko 16, vse populacije izumrejo, kar smo že videli na prejšnjih slikah 13. Če pogledamo desno sliko 16 pa vidimo, da se pri rojevajoči opulaciji razmazanost zakomplicira in v neki točki zmanjša (tako po odboju), potem pa hitro spet močno poveča. Med tem ko se nevtralna populacije zgolj hitreje razmaže in umirajoča populacija ohrani prejšnjo dinamiko.

### III. MODEL ZAJCI-LISICE

Kot smo to naredili že pri četrti nalogi pri Modelski anlaizi latošnje leto, naredimo tudi sedaj, a malček bolj realno. Upoštevamo umirljivost in rodnost od obeh vrst (plenilca in žrtve). Torej lahko enačbe zapišemo kar kot

$$\dot{Z}(t) = \lambda_z Z(t) - \mu_z Z(t) - \gamma Z(t)L(t), \quad (8a)$$

$$\dot{L}(t) = \lambda_l L(t) - \mu_l L(t) + \delta Z(t)L(t), \quad (8b)$$

pri čemer zopet konstante predstavljajo to, kar smo razmislili že pri četrti nalogi. Zahtevamo da velja  $\lambda_z/\mu_z = \mu_l/\lambda_l = 5/4$ . Podobno kot smo nove konstante iskali že rejšnjič, si tudi tokrat pomagamo z ravnovesnim stanjem

$$\dot{Z}(t) = \dot{L}(t) = 0, \quad (9)$$

in iz tega izpeljemo nova dva parametra, ki nam bosta poenostavila računanje

$$\gamma = \frac{\alpha}{L_0} \quad in \quad \delta = \frac{\beta}{Z_0}, \quad (10)$$

pri čemer je  $\alpha$  parameter skupen zajcem in  $\beta$  parameter skupen lisicam v smilsu  $\lambda_z = 5\alpha$  in  $\mu_z = 4\alpha$ . Upoštevajoč te nove popravke, prispemo do končnih enačb oblike

$$\dot{Z}(t) = 5\alpha Z(t) - 4\alpha Z(t) - \frac{\alpha}{L_0} Z(t)L(t), \quad (11a)$$

$$\dot{L}(t) = 4\alpha L(t) - 5\alpha L(t) + \frac{\beta}{Z_0} Z(t)L(t), \quad (11b)$$

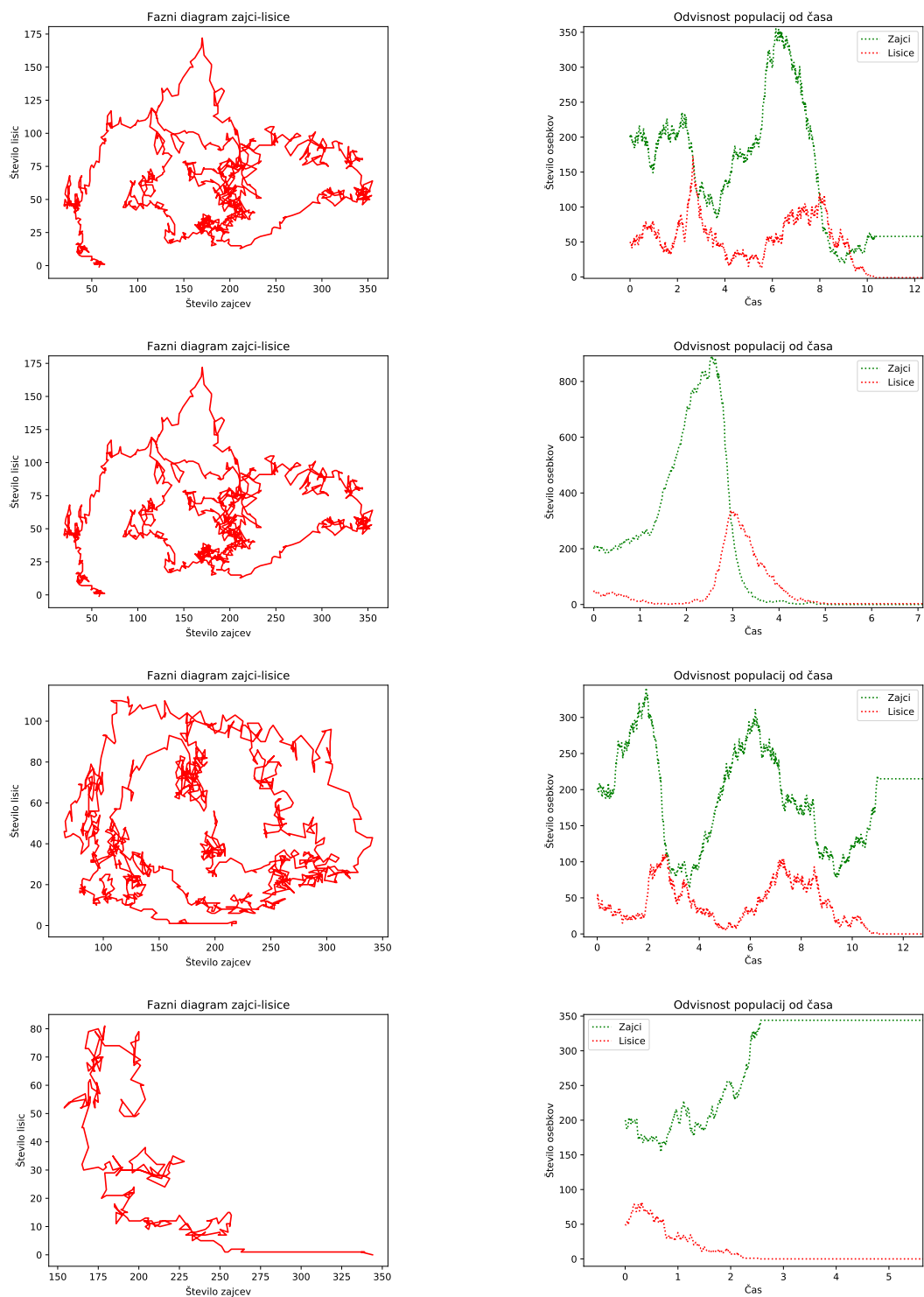
ki jih po prejšnjem vzoru tudi tokrat preuredimo s pomočjo poissonove porazelitve v

$$Z(t + \Delta t) = Z(t) + poisson(5\alpha Z(t)\Delta t) - poisson(4\alpha Z(t)\Delta t) - poisson(\frac{\alpha}{L_0} Z(t)L(t)\Delta t), \quad (12a)$$

$$L(t + \Delta t) = L(t) + poisson(4\beta L(t)\Delta t) - poisson(5\beta L(t)\Delta t) + poisson(\frac{\beta}{Z_0} Z(t)L(t)\Delta t), \quad (12b)$$

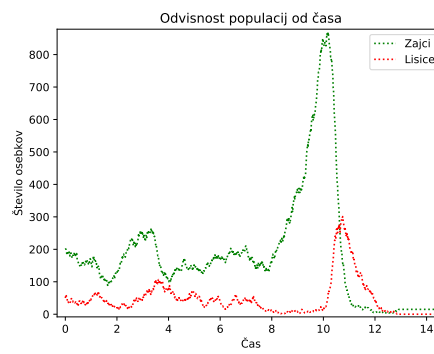
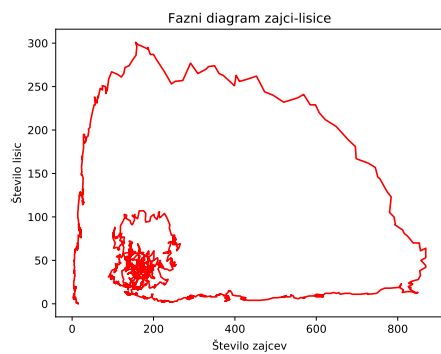
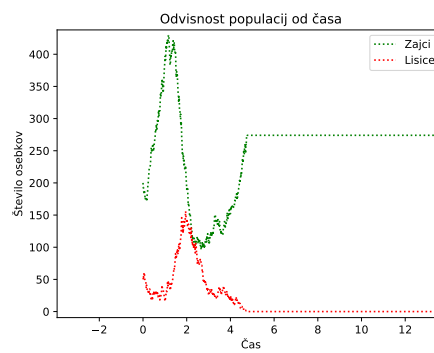
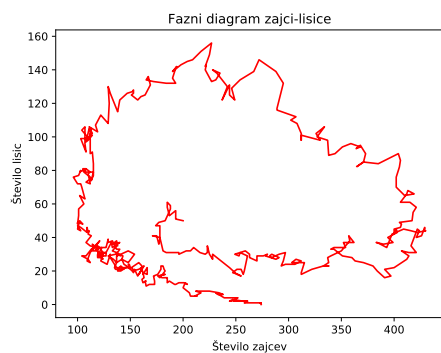
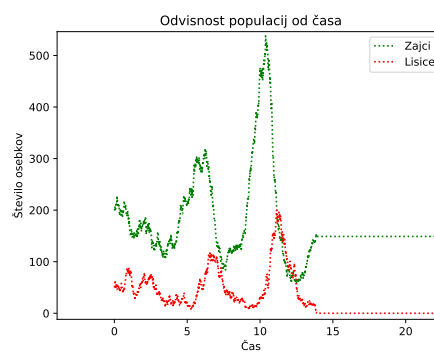
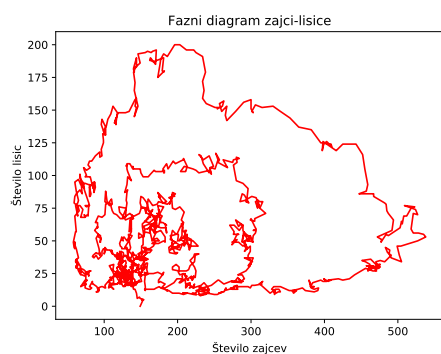
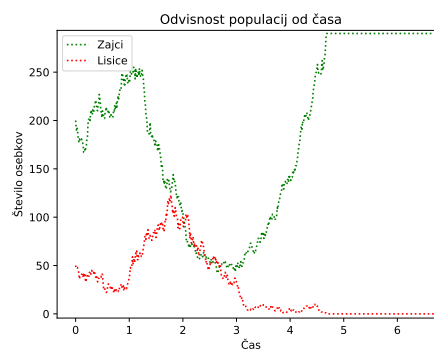
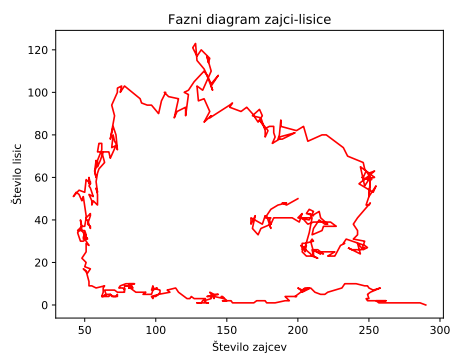
Zgolj izrisali bomo rešitve takih enačb. Vidimo jih na slikah 17.

a

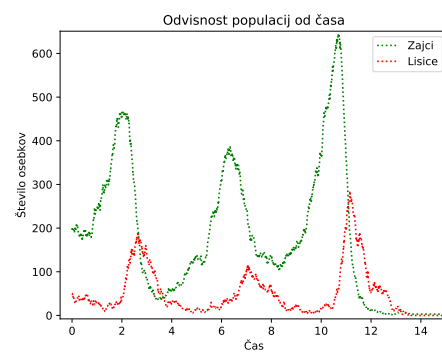
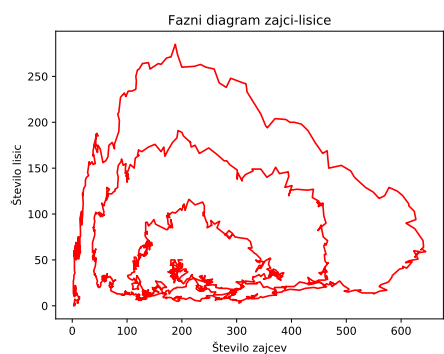
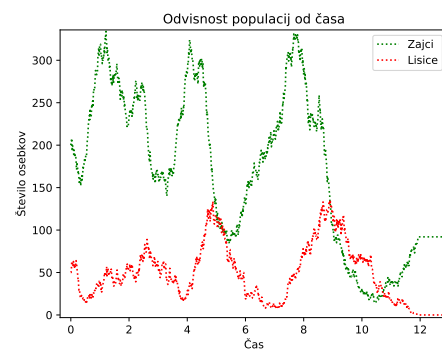
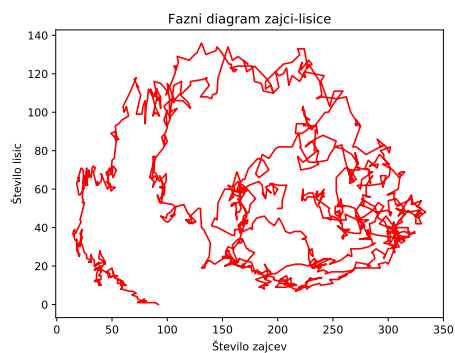
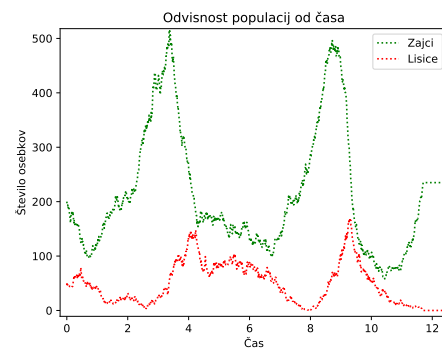
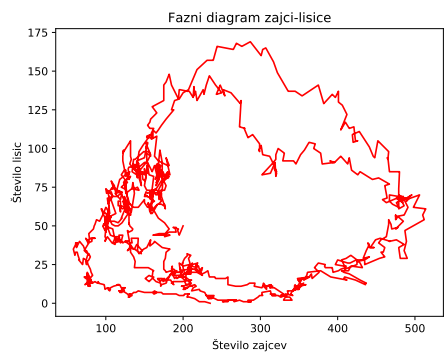
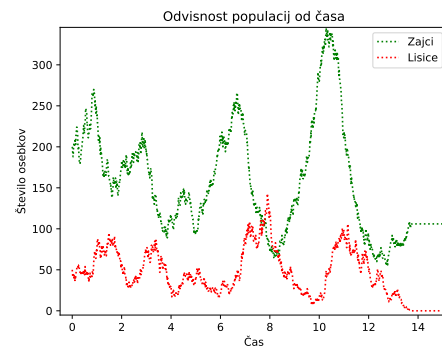
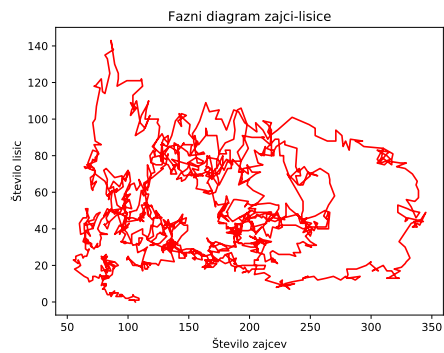


**Slika 17:** Slike prikazujejo na levi fani diagram enega izmed potekov in desno časovni potek tega procesa. Začetna točka in karakteristike populacije so v vseh primerih iste.

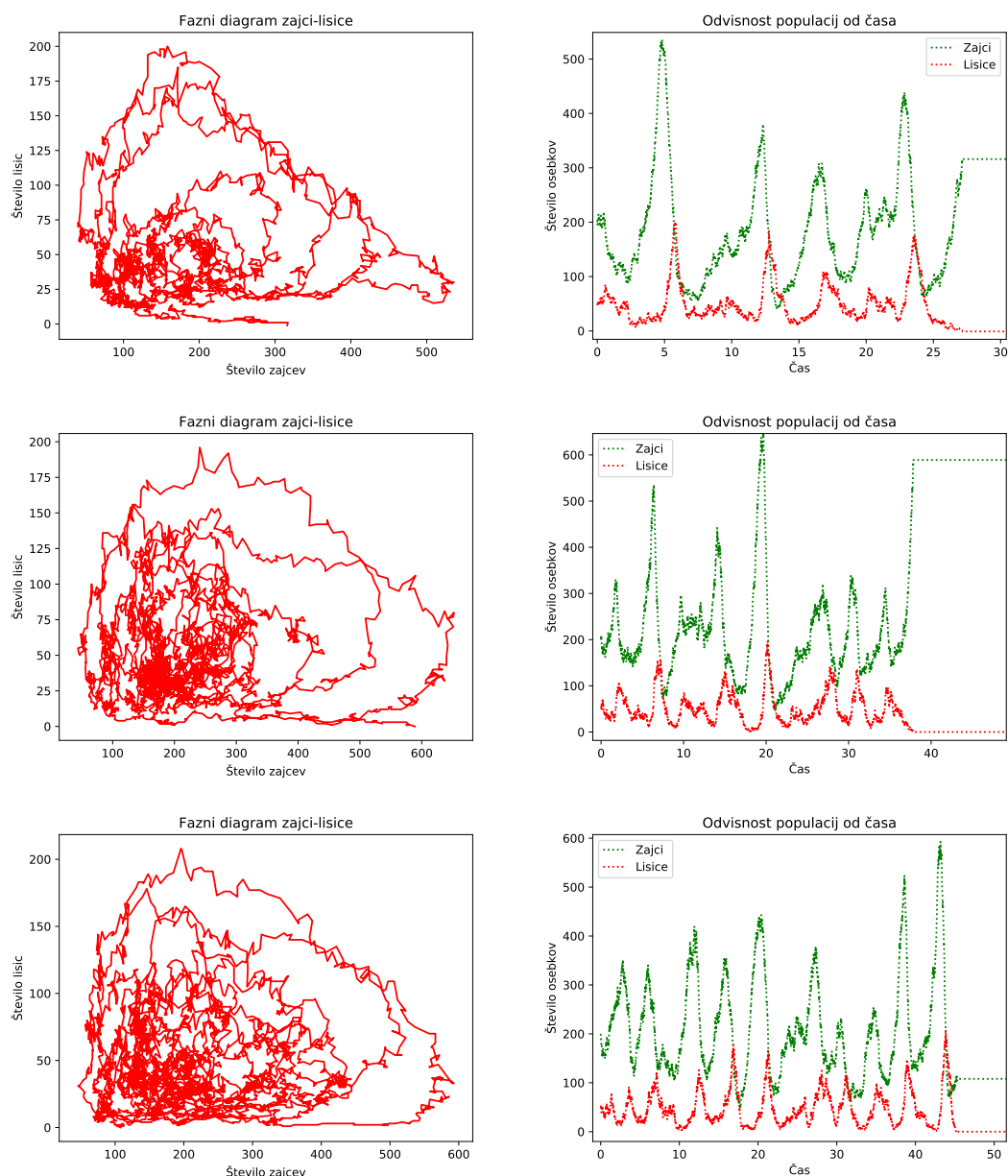
a



a



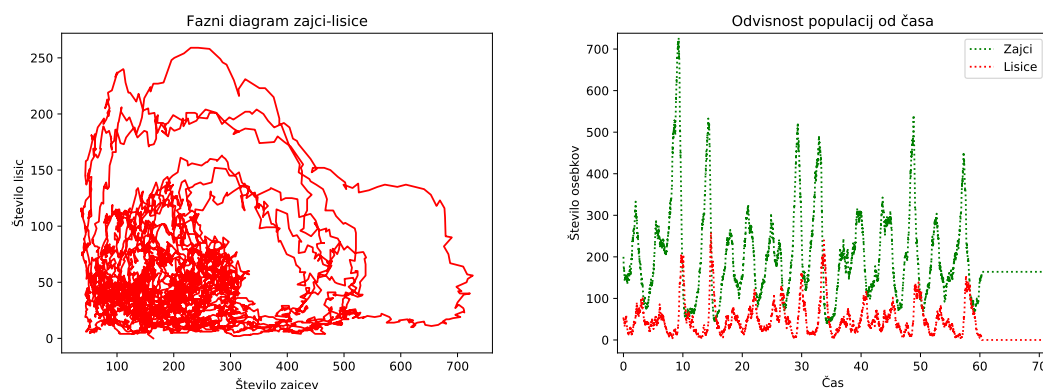
Zgornje slike nam kažejo populacije, ki res hitro umrejo, praviloma kar pred ali po treh paridah, dolgih praviloma okoli 4-ih časovnih enot. Da sem jih dobil, sem poskušal res veliko časa in s tem dognal, da so očitno ostale dinamike zelo zelo redke. Zato sem poskusil najti še primere, ko populacije čivijo dlje časa. To sem dosegel tako, da sem napisal program, ki je namesto mene iskal in iskal nove in nove dinamike, ter mi prikazal le tiste, ki so živele tako dolgo, kot sem si jaz želel. Na tak način sem res dobil kar sem si želel in to sem prikazal na slikah 18.



**Slika 18:** Slike prikazujejo na levi fani diagram enega izmed potekov in desno časovni potek tega procesa. Začetna točka in karakteristike populacije so v vseh primerih iste.

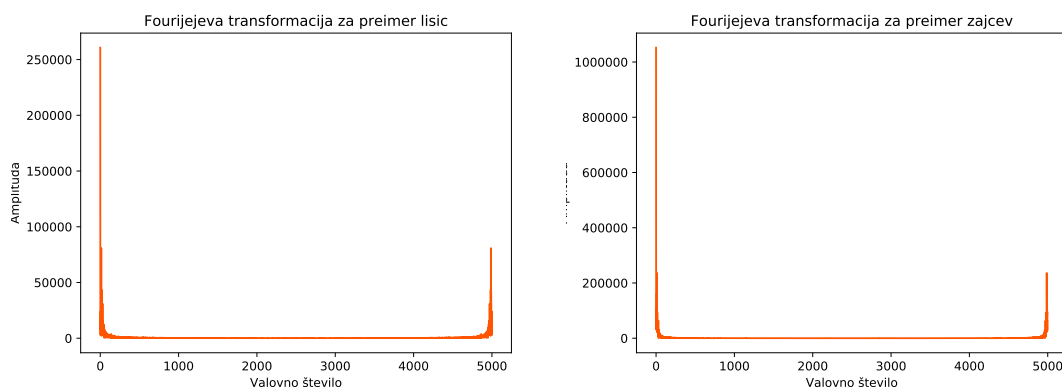


Kar 20 minut pa sem moral čakati, da je populacija umrla po 60 časovnih korakih. S tem sem dobil rezultate prikazane na sliki 19.



**Slika 19:** Slike prikazujejo na levi fani diagram enega izmed potekov in desno časovni potek tega procesa. Začetna točka in karakteristike populacije so v vseh primerih iste.

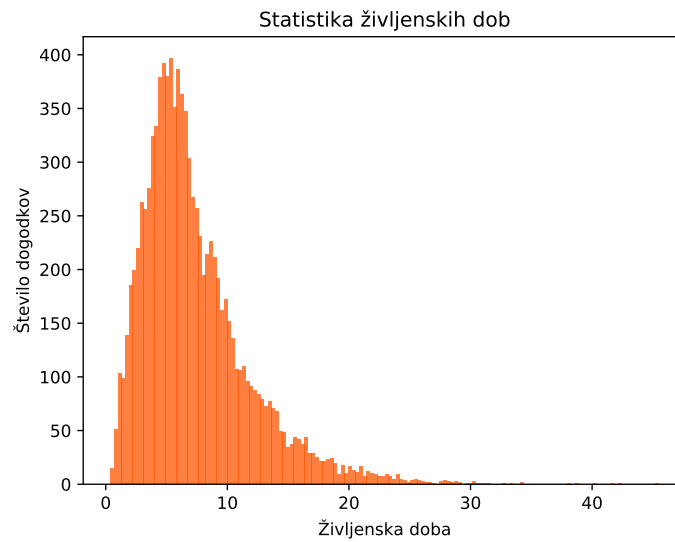
Ker imamo na sliki že kar precejšnje število podatkov, lahko iz nje kaj razberemo. Najprej sem poskusil določiti frekvenco, in to kar s pomočjo fourijejeve transformacije, kar se je izkazalo za zelo jalovo, kot lahko vidimo na slikah 19. Sploh ne moremo razbrati nič koristnega, sklepal bi, da zaradi stohastične narave problema.



**Slika 20:** Slike prikazujeta diskretno fourijejevo transformacijo (oziroma spekter) podatkov prikazanih na sliki 19 desno.

Zato se poslužimo še človeške in inteligence, ki lahko dovolj majhni vzorce analizira kar sama. Tako sem odčital vse vrhove na sliki 19 desno za primer zajcev in izračunal povprečno periodo vrhov 3,9. To lahko primerjamo z rezultati četrte naloga pri modelski analizi leta 2017. Videli smo torej, da je zelo malo verjetno, da populacije izumre tako pozno kot je 60 časovnih enot, zato si pogledjmo kakšne so verjetnosti za različne življenske dobe in kakšna je povprečna življenska doba naše populacije.

Povprečna življenska doba naše populacije je 7.375..., porazdelitev oziroma, verjetnost za določeno življensko dobo, pa je prikazana na sliki 21. Naša izkustvena opažanja, smo torej tudi grafično utemeljili.



**Slika 21**