

Simulace kůrovcové kalamity

Závěrečný projekt

Zuzana Černohousová

10. 8. 2024

Matematické modelování v bioinformatice

Úvod

Taxonomická skupina kůrovci je podčeledí brouků čeledi nosatcovití. Jejím nejznámějším a nejvýznamnějším zástupcem na našem území je lýkožrout smrkový. Jedná se o drobné brouky, kteří využívají pletiv stromů (lýkožrout smrkový nejčastěji smrku ztepilého) pro potravu a rozmnožování. Samec kůrovce vyhledá strom, zavrtá se do kůry a vypuštěním feromonů přiláká další jedince svého druhu a dochází k rozmnožování. Larvy kůrovce se pak živí lýkem, což vede k poškození stromu.

Samec kůrovce neláká k napadenému stromu pouze samice, ale také další samce. Feromon sloužící k přilákání samců se nazývá agregační feromon a díky němu jsou kůrovci schopni napadat stromy koordinovaně. S pomocí symbiotických bakterií a hub pak dokáží překonat přirozené obranné mechanismy stromů. Za normálních podmínek je působení kůrovce jednou z přirozených disturbancí omlazujících les, avšak v kombinaci se zhoršenými environmentálními podmínkami jako je sucho a vysoké teploty či při nevhodném složení lesního porostu (smrkové monokultury) může přerůst v kalamitu, kterou je les výrazně poškozen.

Cílem tohoto projektu je navrhnout jednoduchý model šíření kůrovce mezi sousedícími lesními porosty a modelovat situace ohrožující lesy. Mezi provedené experimenty v tomto projektu patří šíření kůrovce z jednoho lesního porostu či vliv snížené obranyschopnosti jednoho lesního porostu na jeho sousedy.

Model autorů Křivan et al.

Popis modelu

V tomto projektu vycházím z matematického modelu autorů Křivan et al. (2016) (Křivan et al. 2016), který popisuje procesy šíření kůrovce jako vývoj hustot napadených a nenapadených stromů v jednom lesním porostu uniformní struktury. Tento model bere v potaz dynamiku růstu stromů, tedy míru obnovy lesního porostu, přirozenou mortalitu stromů a mortalitu způsobenou působením kůrovce, dále dynamiku kůrovcové populace, opět natalitu a mortalitu, včetně agregačního chování a koordinovaného napadání stromů, a též variabilní obranyschopnost stromů z důvodu sucha nebo jiných environmentálních faktorů.

$$\begin{aligned}
 \frac{dS}{dt} &= G(S, I) - \sigma S - \beta(A/S)S \\
 \frac{dI}{dt} &= \beta(A/S)S - \sigma I - dI \\
 \frac{dB}{dt} &= eI - mB - \lambda BS + \mu \\
 \frac{dA}{dt} &= \lambda BS - rA - \beta(A/S)A
 \end{aligned}
 \quad \left| \quad
 \begin{aligned}
 G(S, I) &= g(K - S - I) \\
 \beta(R) &= \beta_0 \frac{R^n}{\Gamma^n + R^n} = \frac{\beta_0}{1 + \Gamma^n R^{-n}}
 \end{aligned}
 \right.$$

Obrázek 1 – Rovnice základního modelu autorů Křivan et al. (2016)

Základní model je popsán rovnicemi v Obrázku 1. Stavové proměnné S (z anglického susceptible) a I (z anglického infected, či v tomto případě lépe infested) reprezentují hustotu zdravých, resp. infikovaných, stromů v lesním porostu. Stavové proměnné B a A pak vyjadřují hustotu volně poletujících, resp. útočících, jedinců kůrovce. Funkce G popisuje růst nových stromů, celková hustota stromů je zde omezená kapacitou K , a funkce β popisuje míru, s jakou dochází k napadení nových zdravých stromů. Ve funkci β parametr Γ popisuje odolnost stromů proti napadení kůrovcem a parametr n inverzně určuje míru agregace kůrovců při útoku (s rostoucím n klesá agregace). Parametr λ v rovnicích pro B a I pak určuje míru, s jakou se volně poletující jedinci kůrovce mění na útočící jedince. Ostatní členy v rovnicích pak popisují natalitu a mortalitu kůrovců a mortalitu stromů. Parametr μ potom značí imigrující jedince kůrovce z vnějšku sledovaného lesního celku.

V tomto stavu model podle autorů obsahoval příliš mnoho parametrů, učinili proto několik kroků pro jeho zjednodušení. Nejdříve nahradili stavovou proměnnou A novou proměnnou R , vyjadřující počet útočících jedinců kůrovce na zdravý strom ($R = A/S$). Dále zjednodušili parametry metodou non-dimenzionalizace. Pro jednoduchost ve značení byly non-dimenzionalizované parametry přejmenovány na původní označení parametrů, ve skutečnosti se však jedná o jednoduché výrazy vypočítané jako násobky a podíly původních parametrů.

Pro další zjednodušení autoři využili skutečnosti, že dynamika života kůrovce je výrazně rychlejší než dynamika života stromů. Parametry non-dimenzionalizovaného systému rovnic, které obsahovaly poměr mortalit zdravých a napadených stromů nebo poměr mortalit stromů a jedinců kůrovce, aproximovali nulou. Tak vznikl výsledný systém rovnic v Obrázku 2.

$$\begin{aligned}
 \frac{dS}{dt} &= G(S, I) - \beta(S, I)S & \text{a) } \beta(S, I) &= \beta_0 \frac{(I + \mu)^n}{(I + \mu)^n + \Gamma^n(1 + S)^n} \\
 \frac{dI}{dt} &= \beta(S, I)S - I \\
 B &= \frac{I + \mu}{1 + S} & \text{b) } \beta(S, I) &= \begin{cases} 0 & \text{if } \frac{I + \mu}{1 + S} < \Gamma \\ \beta_0 & \text{if } \frac{I + \mu}{1 + S} > \Gamma. \end{cases} \\
 R &= B
 \end{aligned}$$

Obrázek 2 – Rovnice zjednodušeného modelu Křivan et al. (2016)

Tento zjednodušený model obsahuje na rozdíl od modelu původního pouze dvě stavové proměnné – S a I , které opět popisují hustoty zdravých a infikovaných stromů. Hodnoty B a R již zde stavovými proměnnými nejsou, lze je přímo vyjádřit z hodnot S a I . Funkce G je stejná jako funkce G v původním modelu. Funkce β označená v Obrázku 2 písmenem a) je obdobou původní funkce β , abšak funkce β označená písmenem b) je dalším zjednodušením tohoto modelu. Tato varianta funkce β popisuje míru infekce nových stromů za předpokladu, že kůrovci nevykazují agregační chování. Toho je docíleno položením $n \rightarrow \infty$, tedy míra agregace je nulová. Jelikož nedochází k agregaci a útočící brouci se mezi stromy rozmisťují stejnoměrně, nazývají autoři tuto zjednodušenou funkci jako uniformní β funkce. Původní β funkce, která zachycuje agregační chování hmyzu, se nazývá agregační.

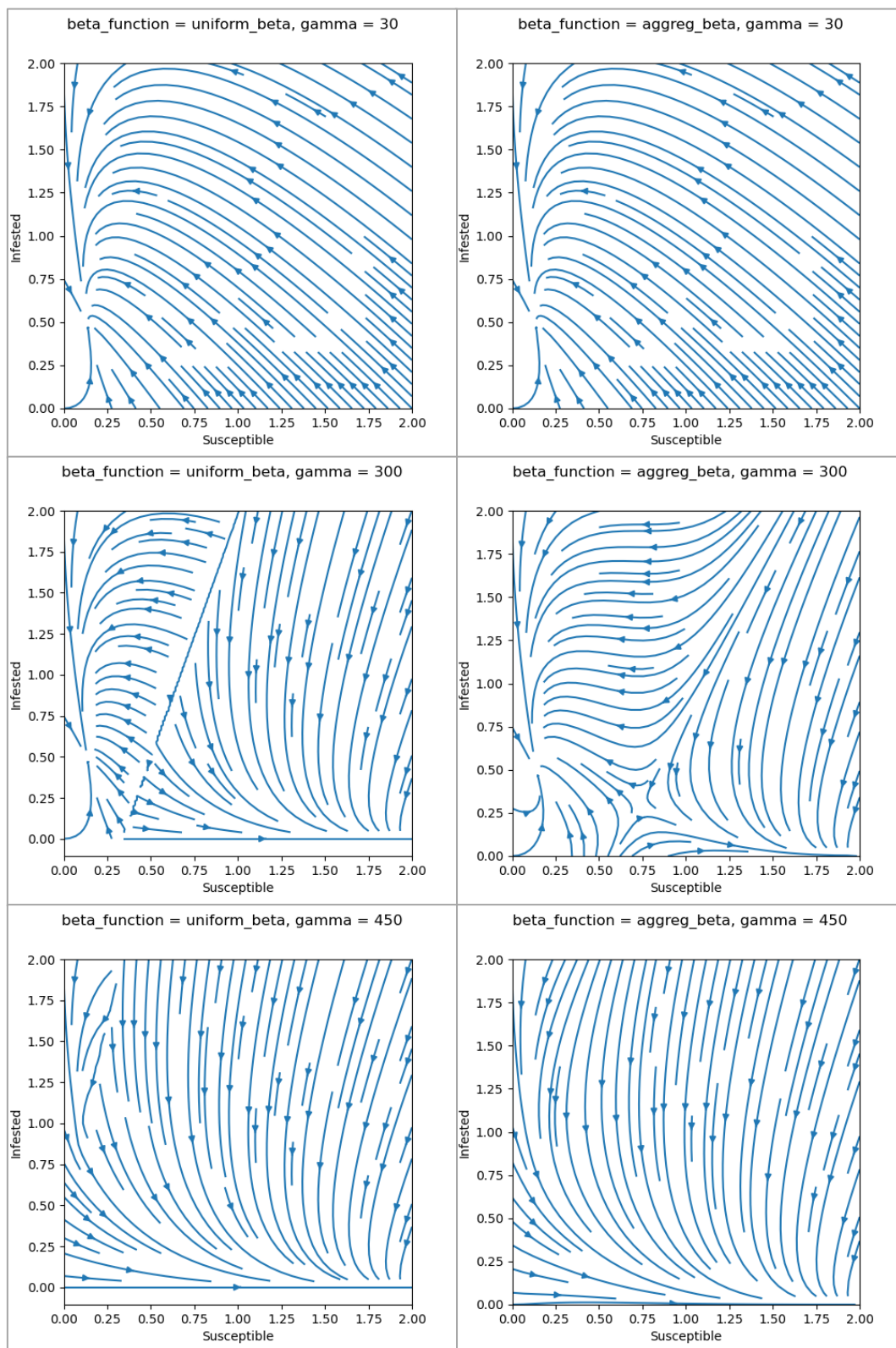
Vlastnosti modelu

Model popsaný těmito rovnicemi má pro každou β funkci dvě obdobné možnosti chování. Pakliže je parametr Γ popisující odolnost lesního porostu vůči kůrovci dostatečně vysoký, infekce vymizí a hustota zdravého lesního porostu stoupá ke kapacitě. Pokud je však odolnost nízká, nebo je počáteční hustota infikovaných stromů příliš vysoká, nastane kalamita a lesnímu porostu dominují infikované stromy. V takovém případě nedochází k úplnému vymýcení zdravých stromů, v kalamitním stavu se obě stavové proměnné ustálí na stabilní hodnotě a systém je v rovnováze, ekvilibriu. Hustota infikovaných stromů je však vyšší než hustota zdravých stromů a celková hustota se pohybuje hluboko pod kapacitou.

Reprodukce výsledků článku

V programovacím jazyce Julia jsem vytvořila vlastní implementaci modelu popsaného výše tak, jak byl detailně popsán v originálním článku, a podařilo se mi zreprodukovat jeho chování.

Zvolila jsem parametry, které byly použity pro tvorbu obrázku Fig. 1 v originálním článku. V tomto obrázku autoři porovnávají chování při různých úrovních náchylnosti lesa k infekcím, tedy za různých hodnot parametru Γ . Má reprodukce tohoto obrázku je zobrazena na Obrázku 3. Jak bylo již popsáno výše, za nízké hodnoty parametru Γ ($\Gamma = 30$) dochází k propuknutí kůrovcové kalamity a za vysoké hodnoty parametru Γ ($\Gamma = 450$) dochází k potlačení infekce. Při střední hodnotě tohoto parametru ($\Gamma = 300$) pozorujeme rozhraní těchto dvou chování. U uniformní β funkce jsou chování oddělena ostrou hranicí, u agregáčnící β funkce vzniká na rozhraní nestabilní ekvilibrium.

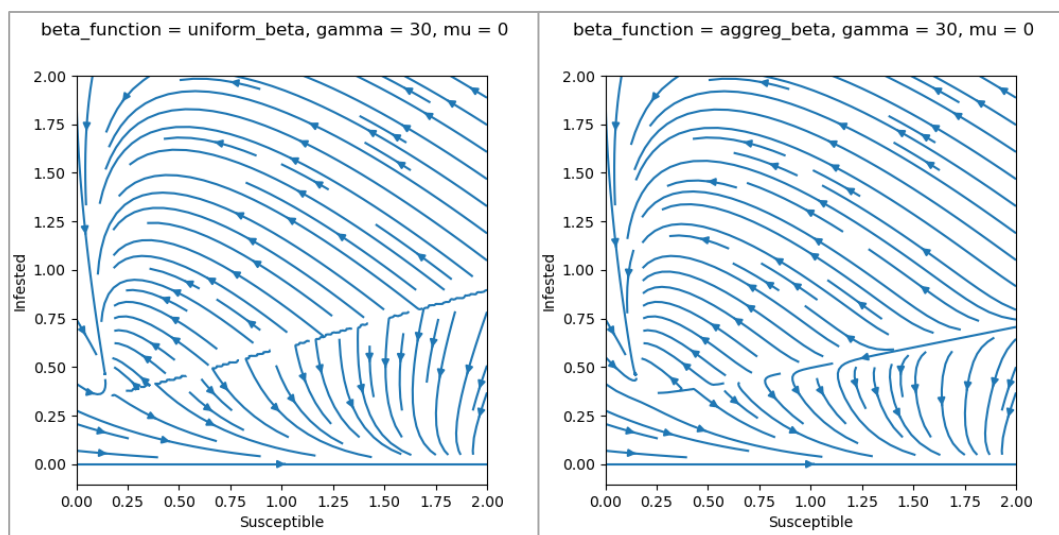


Obrázek 3 – Reprodukce výsledků článku Křivan et al. (2016). Nalevo jsou zobrazena chování modelu za použití uniformní beta funkce, napravo chování za použití agregační beta funkce. Shora dolů stoupá hodnota parametru Γ po hodnotách 30, 300 a 450. Ostatní parametry byly nastaveny stejně jako v originálním článku, kde je autoři volili tak, aby odpovídaly stanoveným přibližným reálným hodnotám: $g = 0.001$, $d = 0.003$, $m = 0.05$, $\theta_0 = 0.01$, $\mu = 2000$, $K = 100$, $n = 10$, $\lambda = 0.001$, $r = 0.01$, $e = 10$.

Migrace mezi lesními porosty

Model popsany výše počítá pouze s jedním lesním porostem. Hlavním cílem zkoumání je však analýza ovlivňování sousedících i vzdálenějších lesních porostů a tedy šíření kůrovce kalamity. Pro sestavení prostorového modelu jsem se inspirovala celulárními automaty. V každém poli dvourozměrné tabulky se nachází jeden lesní porost, který si řídí dynamikou popsanou modelem výše. Mezi porosty však dochází k migraci a vzájemně se ovlivňují. Autoři originálního článku rozšířili výše popsany model na dva sousedící lesní porosty, mezi nimiž dochází k migraci, avšak jejich model je příliš složitý pro další rozšíření do více směrů.

V původním modelu pro jeden lesní porost kalamita propuká a je udržována díky migraci z vnějšku lesního porostu. V modelu je to zachyceno parametrem μ , který popisuje počet imigrujících jedinců kůrovce na hektar za den. Chování, které by model vykazoval za nulové migrace z vnějšku lesního porostu je zachyceno na Obrázku 4. Je patrné, že i za nízké hodnoty parametru Γ ($\Gamma = 30$), kdy je lesní porost ke kůrovci náchylný (porovnání s vrchní částí Obrázku 3), může dojít v pozorovaných hodnotách S a I k jeho zotavení, což s vysokým parametrem μ nebylo možné.



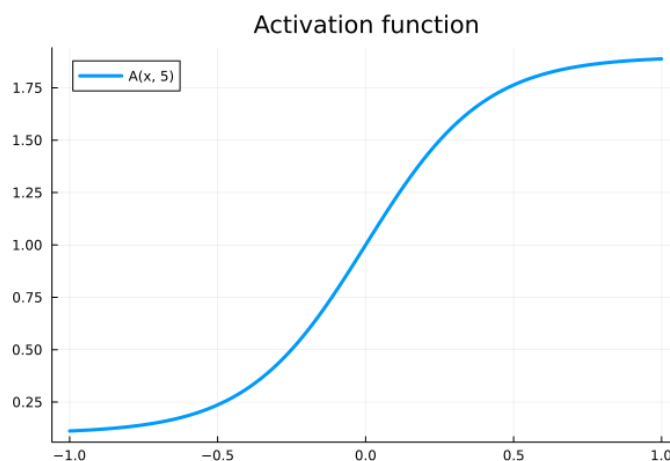
Obrázek 4 – Chování modelu Křivan et al. (2016) při nulové migraci zvenčí zkoumaného lesního porostu za nízkého parametru Γ .

Pro tvorbu modelu začleňujícího také prostorovou dynamiku jsem tohoto parametru využila. Na základě průměrného rozdílu hustoty infikovaných stromů v okolí daného lesního porostu a v samotném porostu (v dvoudimenzionální tabulce sousedící stranou, lesní porost má tedy 4 sousedy) počítám „aktivaci“ migračního parametru. Aktivační funkce vychází ze sigmoidy a je popsána Rovnicí 1. M je výše popsany rozdíl hustot a parametr a slouží k určení sklonu křivky. Za hodnoty parametru $a = 5$ je křivka zobrazena na Obrázku 5. Vyšší parametr a znamená prudší sklon křivky a menší změna v rozdílu hustot se více projeví na hodnotě aktivační funkce. Výsledkem této funkce je pak vynásoben parametr μ , než je použit v β funkci.

$$A(M, a) = 0.1 + \frac{1.8}{1 + \exp(-a * M)}$$

Rovnice 1

Když je v daném lesním porostu hustota infikovaných stromů vyšší než v okolních porostech, hodnota M je záporná, hodnota „aktivace“ klesá k minimu (0.1) a migrace do daného lesního porostu je téměř potlačena. V opačném případě, kdy je hustota infikovaných stromů nižší než v okolí, „aktivace“ stoupá k hodnotě 1.9 a migrační parametr μ může být až téměř zdvojnásoben.



Obrázek 5 – Křivka aktivační funkce dána předpisem v Rovnici 1, s hodnotou parametru $a = 5$.

Situaci si lze představit jako vyrovňování koncentračních gradientů. Kde je hustota infikovaných stromů vysoká, odtud se brouci rozletají do okolních lesních porostů, a kde je koncentrace infikovaných stromů nižší, tam brouci přilétají. Jedná se však ve skutečnosti o přesměrování proudění brouků z vnějšku celého modelu, parametr μ totiž v původním modelu představuje migraci z vnějšku lesního porostu a tedy introdukci nových jedinců do celého systému. Migrace do lesních porostů, kde je relativně nízká koncentrace infikovaných stromů, je zvýšena, naopak kde je koncentrace vysoká, tam je migrace snížena.

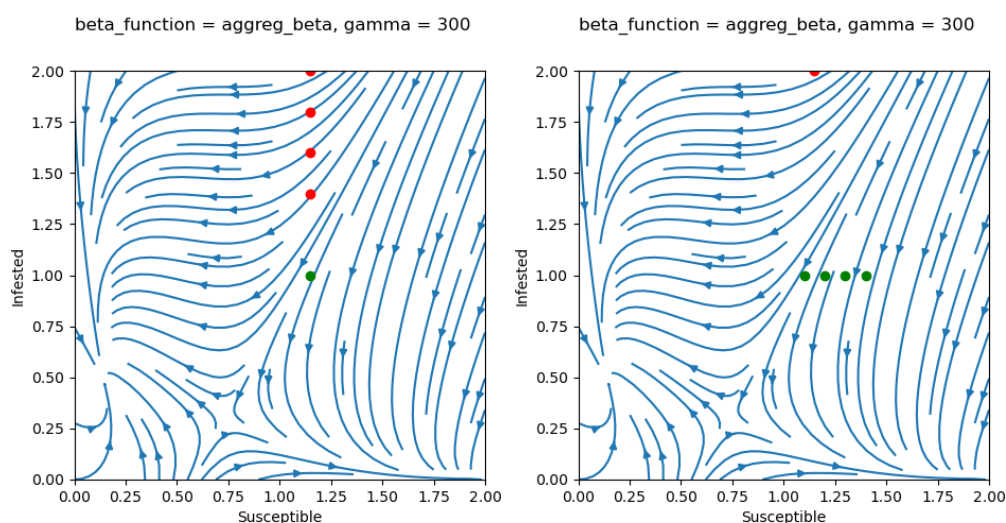
Výsledky

Zkusila jsem pomocí modelu simulovat několik různých situací a jako výstupy jsem vytvořila grafiky zobrazující vývoj hodnot I a S v lesích porostech na daných souřadnicích v čase v podobě čárových grafů a dále animace zachycující vývoj hodnot I a S na celém simulovaném prostoru. Všechny simulace jsem spouštěla na prostoru o rozměrech 10x10 lesních porostů s tím, že okrajové buňky sousedí s okrajovými buňkami na protější straně.

Zvýšení hustoty infikovaných stromů v jednom lesním porostu

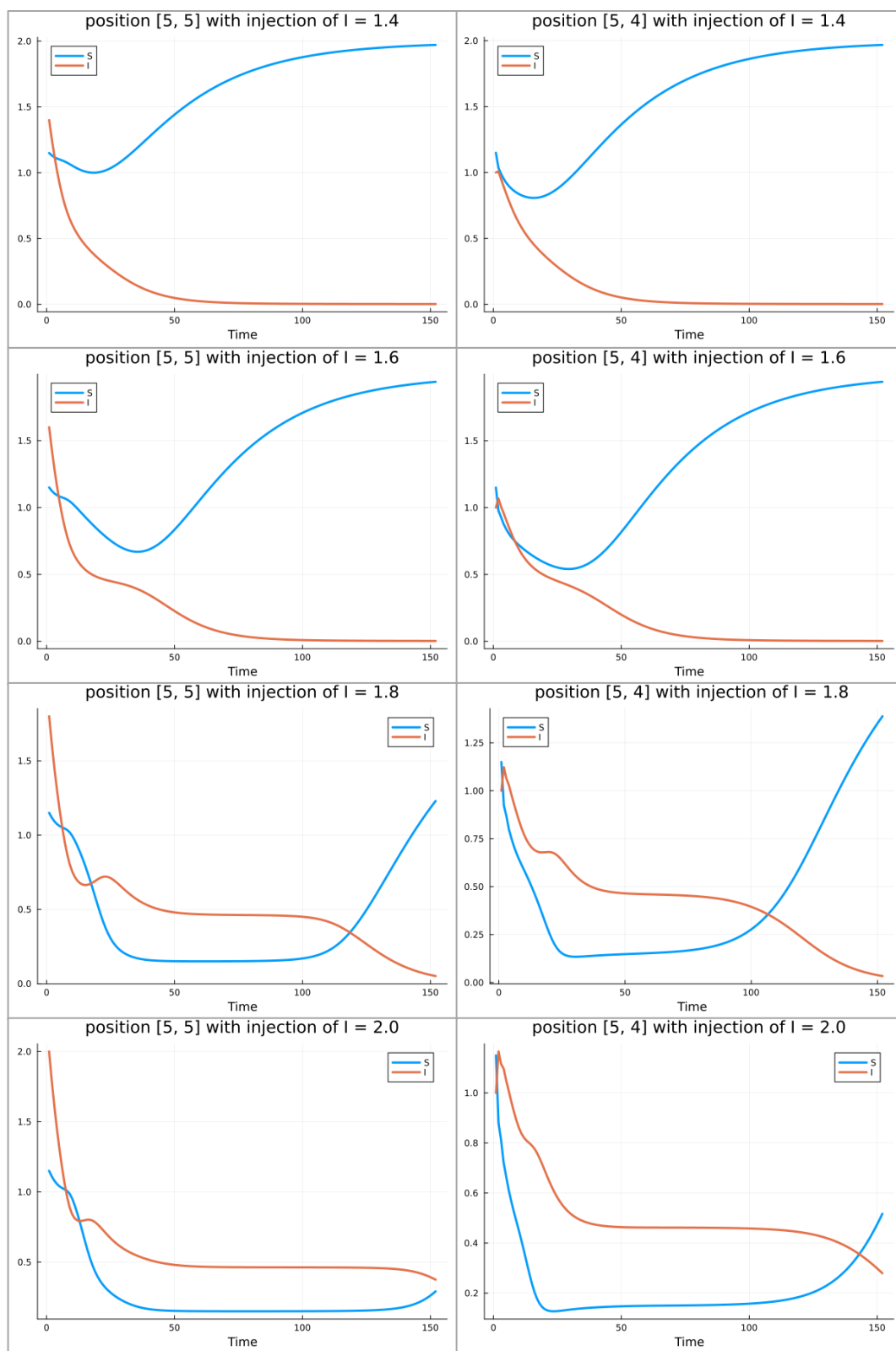
Prvním scénářem, který jsem simulovala, je šíření infekce z jednoho lesního porostu, který vykazuje vyšší hustotu infikovaných stromů. Aby došlo k rozšíření kůrovcové kalamity, celý systém se musí nacházet v dostatečně fragilním stavu, parametry jsem proto nastavila v každém lesním porostu stejné, jako jsou v Obrázku 3 vpravo uprostřed, tedy agregační β funkce s hodnotou parametru $\Gamma = 300$, a počáteční hodnoty ve všech porostech jsem nastavila blízko k hranici mezi dvěma chováními systému. Polohy počátečních hodnot ve stavovém prostoru jsou zobrazené v Obrázku 6 vlevo.

V Obrázku 6 vpravo jsou zobrazeny počáteční hodnoty druhého běhu simulace, ve kterém jsem zkoumala vliv zvýšení hodnoty S na obranyschopnost okolních porostů. Pro první běh simulace jsou to ve všech lesních porostech hodnoty $S = 1,15$ a $I = 1$, v „injektovaném“ porostu na pozici [5,5] je to $S = 1,15$ a I nabývá 4 různých hodnot mezi 1,4 a 2. V druhém běhu jsem hodnotu injekce zafixovala na $S = 1,15$ a $I = 2$ a měnila jsem hodnoty S ve všech ostatních opět na 4 různé hodnoty mezi 1,1 a 1,4. Výsledky simulací jsou k nahlédnutí v Obrázcích 7 a 8. Animace ve formátu GIF korespondující k simulacím v Obrázcích 7 a 8 a dále pak i 9 a 11 jsou k nahlédnutí v github repositáři tohoto projektu na adrese <https://github.com/zuzana-cernohousova/bark-beetle-outbreak-sim/>, v adresářích out/fig_[číslo obrázku]/gifs/.

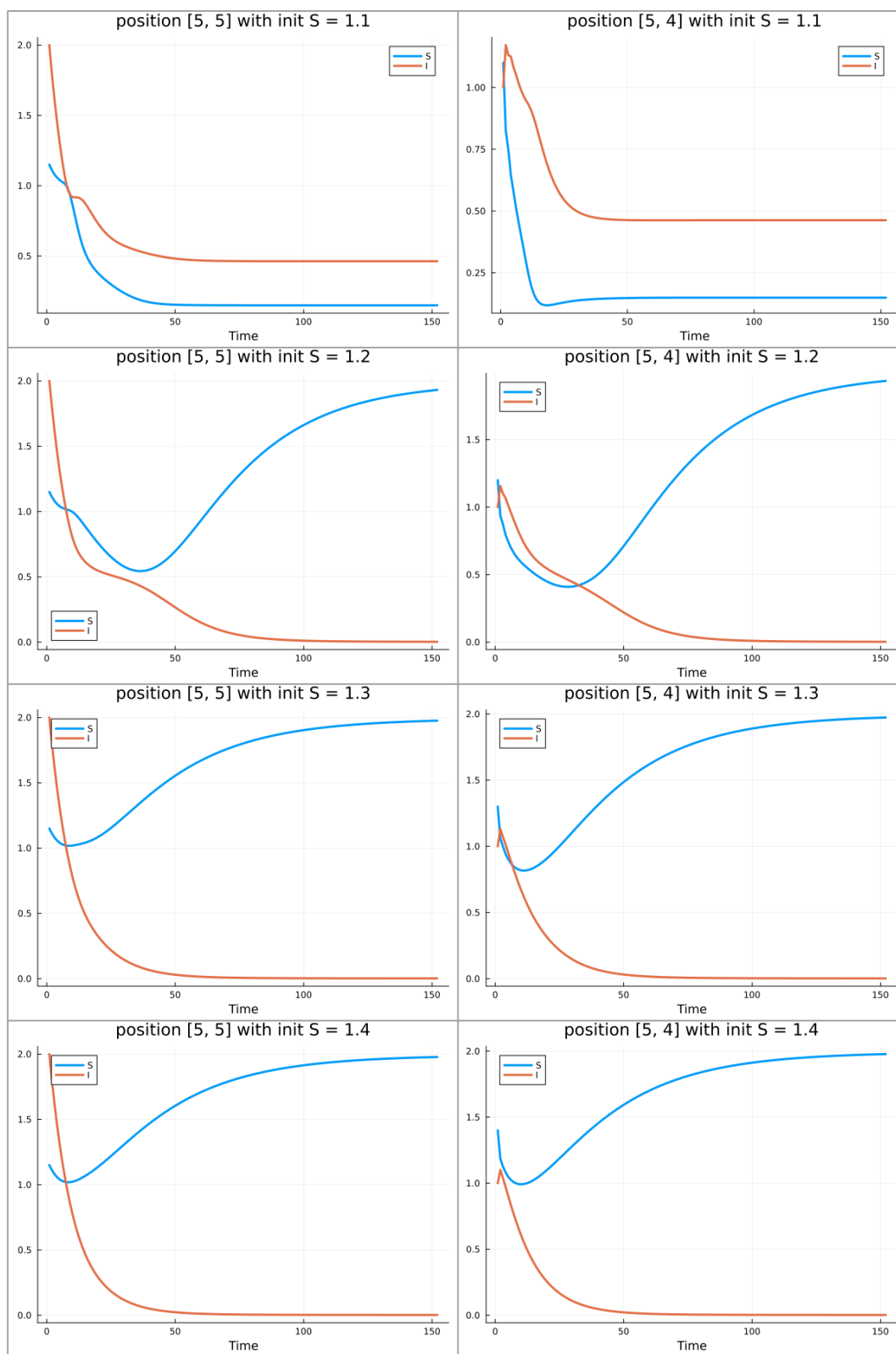


Obrázek 6 - Počáteční hodnoty simulace injekce zvýšené hustoty infikovaných stromů. Zelené body ukazují počáteční hodnoty ve všech porostech mřížky, červené ukazují hodnotu v modifikovaném porostu. Vlevo jsou počáteční hodnoty běhu číslo 1, ve kterém byly vyzkoušeny různé hodnoty stavové veličiny I v modifikovaném porostu, vpravo jsou hodnoty běhu číslo 2, ve kterém byly vyzkoušeny různé hodnoty stavové veličiny S v okolních porostech.

Z Obrázku 7 je patrné, že dochází k ovlivnění mezi lesními porosty a že vysoká hustota infikovaných stromů v jednom lesním prostu může v tomto modelu způsobit kalamitu v sousedním lesním porostu. Na druhou stranu, přerozdělení přicházející migrační vlny mezi větší množství porostů způsobuje vyléčení lesního porostu, který by jinak setrval ve stavu kalamity. Přerozdělení migrujících brouků pomocí aktivační funkce tak ruší ekvilibrium odpovídající stavu kalamity v původním modelu, a jakmile se zde lesní porost ocitne, okolní zdravější porosty jej dokáží pomoci dostat zpět do stavu bez infekce. Aby stav kalamity v postiženém lesním porostu přetrval, musel by být zvýšen migrační parametr μ nebo snížen aktivační parametr a určující míru vlivu migrace mezi porosty.



Obrázek 7 - Výsledky simulace, kdy byla uměle zvýšena hodnota stavové veličiny I na pozici [5, 5] na hodnoty 1.4, 1.6, 1.8 a 2. Vlevo vidíme průběh simulace v porostu na souřadnicích [5,5], kde byla provedena injekce, vpravo vidíme průběh v sousedním porostu na souřadnicích [5,4]

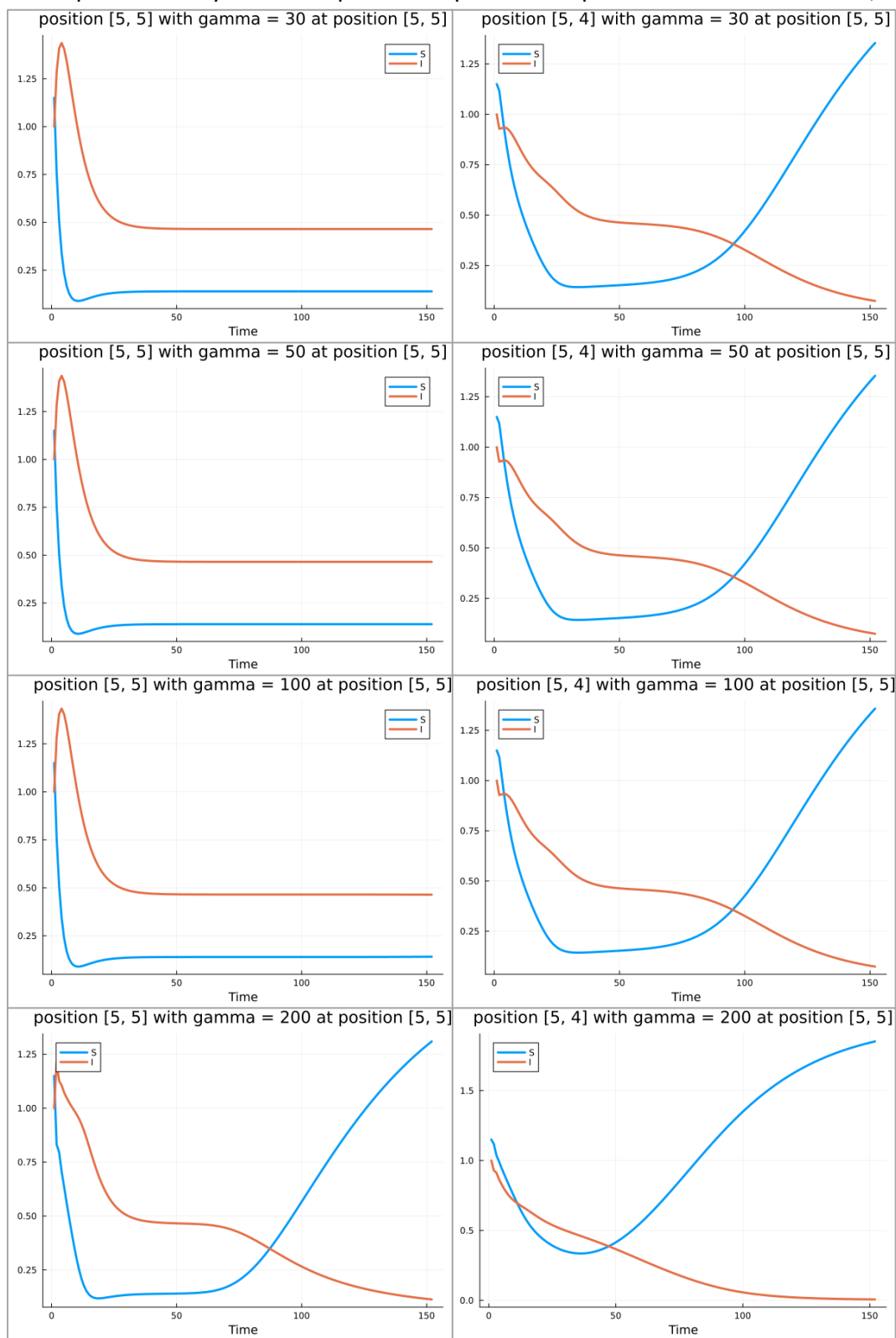


Obrázek 8 – Výsledky experimentu, kdy do porostu na souřadnicích [5,5] byla injektována hodnota $I = 2$, a v okolních porostech byla změněna hustota zdravých stromů na hodnoty 1.1, 1.2, 1.3 a 1.4.

Na Obrázku 8 pak vidíme, že i hustota zdravých stromů dokáže ovlivnit, zda kalamita vůbec nastane. Je-li hodnota S vyšší, je těžší překročit hranici mezi chováními systému a dostat se do kalamitního stavu.

Změny parametru Γ

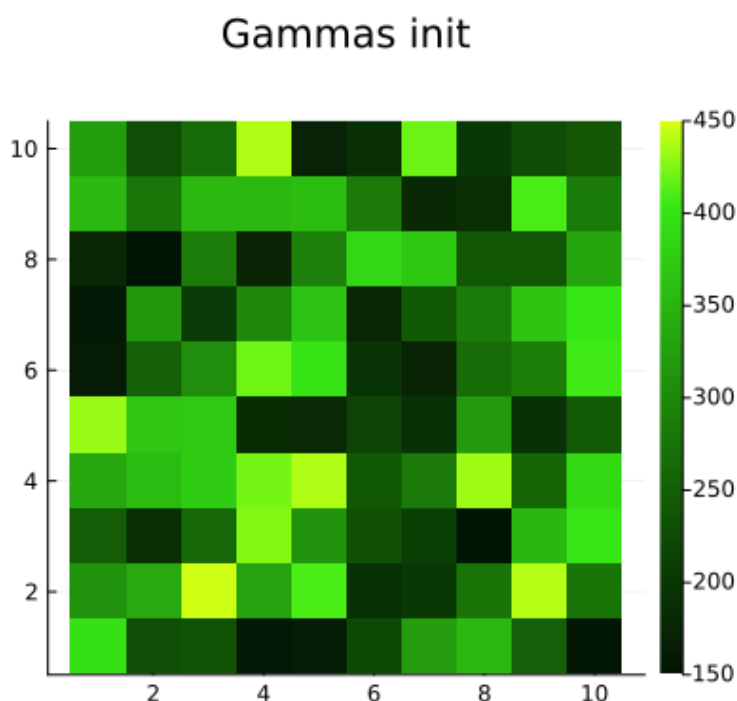
V dalším experimentu jsem pozorovala vliv změny (hlavně snížení) parametru Γ , který odpovídá odolnosti porostu proti kůrovcové infekci, na daný lesní porost a jeho sousedy. V prvním experimentu byl ve všech porostech parametr Γ ponechán na hodnotě 300, ostatní



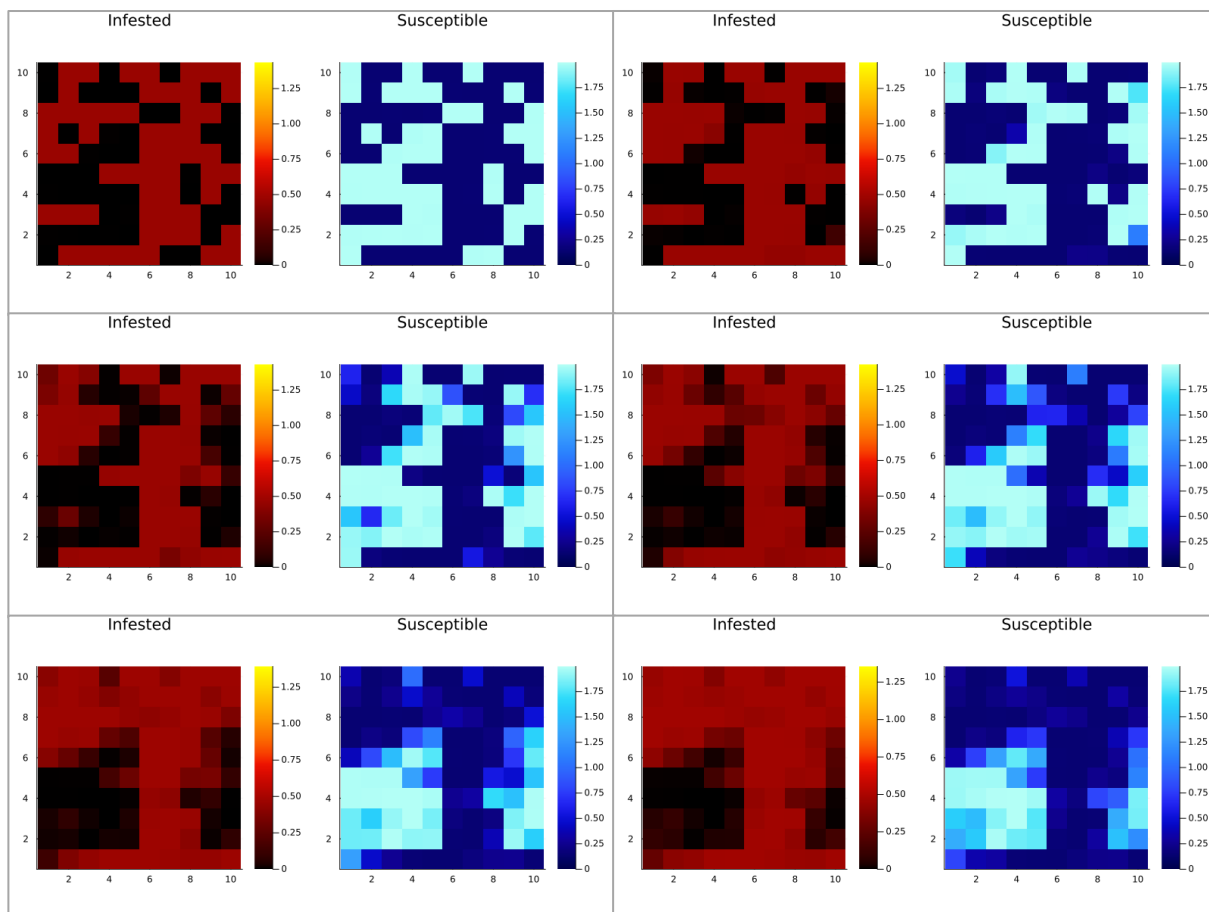
Obrázek 9 – Výsledky simulace, kdy byla snížena hodnota parametru Γ v porostu na souřadnicích [5,5] na hodnoty 30, 50, 100 a 200.

parametry byly opět stejné jako v minulých experimentech a počáteční hodnoty byly na všech pozicích nastaveny na hodnoty $S = 1,15$ a $I = 1$. Na pozici [5,5] pak byl parametr Γ snížen na hodnoty 30, 50, 100 a 200. Výsledky je možné nahlédnout v Obrázku 9. Snížením parametru Γ na pozici [5, 5] zde propuká kalamita a šíří se do okolních porostů. Záleží pak na konkrétní hodnotě parametru, zda na pozici [5, 5] bude kalamita dále přetrvávat, nebo zda okolní zdravější porosty umožní uzdravení porostu s nižší odolností. Za hodnoty $\Gamma = 200$ zde dochází k plnému uzdravení.

V dalším experimentu jsem v každé pozici nastavila hodnotu parametru Γ náhodně na hodnoty mezi 150 a 450 a porovnávala jsem chování systému za různých hodnot parametru α . Parametr α jsem nastavila na 6 hodnot mezi 0 a 10. Nulová hodnota parametru α přitom znamená nulovou míru migrace mezi lesními porosty, neboli že migrující kůrovci z vnějšku systému jsou mezi porosty přerozděleni uniformně a každý porost se chová přesně podle původního modelu od autorů Křivan et al. Počáteční hodnoty parametru Γ jsou zobrazené v Obrázku 10 a hodnoty stavových proměnných S a I v čase $t = 20$, tedy v ustáleném stavu či blízko ustáleného stavu, jsou k nahlédnutí v Obrázku 11. Se zvyšující se hodnotou parametru α dochází ke stírání rozdílů mezi sousedícími porosty s různými hodnotami parametru Γ a dochází ke vzniku větších klastrů porostů, které dosáhnou stejného výsledného stavu.



Obrázek 10 - počáteční hodnoty parametru Γ v experimentu s náhodnými hodnotami parametru Γ .



Obrázek 11 – hodnoty stavových proměnných S a I pro náhodné hodnoty parametru Γ (hodnoty zobrazené v Obrázku 10) a různé hodnoty parametru a . Hodnoty parametru a jsou zleva doprava a shora dolů 0, 2, 4, 6, 8 a 10.

Diskuze

Mezerou migračního modelu navrženého výše je zanedbání vlivu stavové veličiny S na aktivační funkci. Jestliže je v jednom lesním porostu vysoká hustota infikovaných stromů, ale také vysoká hustota zdravých stromů, a v sousedním porostu je situace symetricky opačná, v současném modelu brouci proudí směrem do porostu číslo 2. Prostředí druhého porostu pro ně však nabízí méně zdravých stromů, které mohou napadat. Zahrnutí tohoto faktoru do aktivační funkce by proto mohlo znamenat další přiblížení modelu realitě.

Literatura

KŘIVAN, Vlastimil, Mark LEWIS, Barbara J. BENTZ, Sharon BEWICK, Suzanne M. LENHART a Andrew LIEBHOLD, 2016. A dynamical model for bark beetle outbreaks. *Journal of Theoretical Biology* [online]. **407**, 25–37. ISSN 00225193. Dostupné z: doi:10.1016/j.jtbi.2016.07.009