

Betekintés a populációdinamikába a predátor-préda modell példáján

*Dr. Meszéna Géza tanár úr által tartott
Elméleti evolúcióbiológia című előadáshoz készült segédanyag*

Szánthó Lénárd Lajos
Fizika Bsc II.

2015. június 12.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	2
2. Modellek a populáció növekedésére	2
2.1. A Fibonacci-számok és a nyulak	2
2.2. Euler exponenciális modellje	2
2.3. Verhulst logisztikus modellje	3
3. Populációk kölcsönhatása	4
3.1. Lotka-Volterra-modell	4
3.2. Logisztikus növekedés II. típusú funkcionális válasszal	5
3.3. Módosított Lotka-Volterra-modell külső forrással	6
4. Összegzés	8
Hivatkozások	8

1. Bevezetés

Jelen dolgozat kiegészítés dr. Meszéna Géza Elméleti evolúciobiológia című előadásához, és az órán is tárgyalt populációdinamika egyik kérdéskörébe ad mélyebb betekintést. Ez nevezetesen a predátor-préda modell szimulációja.

Egy rövid áttekintés után, melynek célja, hogy az írás az előadás nélkül is megálljon lábán, következik a Lotka-Volterra-modell ismertetése, majd szimulációja három különböző modellvariációra.

Az első az eredeti modell, ahol szemléltetem annak hiányosságait.

A második már egy javított modell logisztikus növekedéssel és II. típusú funkcionális válasszal.

A harmadik szimuláció pedig egy olyan esetet vizsgál, amikor a rendszerbe kívülről préda és/vagy predátor áramlik be, így elvileg sosem halnak ki és az egyenletrendszer numerikusan stabilabb.

2. Modellek a populáció növekedésére

A populációdinamika születésének ideje nehezen definiálható, egyesek Thomas Robert Malthus *An Essay on the Principle of Population* című, 1798-ban kiadott művéhez kötik, mely nagy hatással volt kortársaira, bár konkrét matematikai modellt nem fogalmazott meg, inkább filozófiai oldalról közelítette a kérdéskört. Ha a tudományág születését Malthushoz kötjük is, abban biztosak lehetünk, hogy magával a populációnövekedéssel már jóval korábban foglalkoztak a korai matematikusok.

2.1. A Fibonacci-számok és a nyulak

Fibonacci ¹ 1202-ben kiadott *Liber abaci* című könyvében a tízes számrendszer és az arab matematika ismertetése mellett a nyulak idealizált szaporodásának egy lehetséges matematikai megoldását is leírta.

A probléma egy újszülött nyúl párból indul ki, majd feltételezi, hogy minden nyúl pár születése után két hónap múlva termékeny lesz, és az ezt követő hónapokban egy-egy további nyúl párt hoz világra. Képletben felírva:

$$F_{n+1} = F_n + F_{n-2} \quad \Rightarrow \quad F_n = F_{n-1} + F_{n-2} \quad (1)$$

ahol n a hónapok száma és $F_1 = F_2 = 1$ rögzített értékek. Zárt alakja a Binet-formula:

$$F_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n - \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n \right] \quad (2)$$

Az 1. ábrán látható, hogy mennyi idő alatt érne el egy, a Fibonacci-modell szerint szaporodó populáció a $2 \cdot 10^9$ -es népességszámot.

2.2. Euler exponenciális modellje

Leonhard Euler, *Introductio in analysin infinitorum* című, 1748-ban publikált művében a következő populációdinamikai modellt állítja fel:

$$P_{n+1} = P_n(1 + r) \quad \Rightarrow \quad P_n = P_0(1 + r)^n \quad (3)$$

ahol n már az évek száma, $r > 0$ pedig a népesség évenkénti növekedési rátája. A gyorsan szaporodó nyulak példájánál maradva, ha $P_0 = 2$, és $r = 0.55$, az 1. ábrán látható, hogy mikor érnek el az 10^9 -es egyedszámot.

¹ Eredeti nevén Leonardo di Pisa, a Fibonacci név feltételezhetően a könyve címében használt „filius Bonacci” rövidítése. [11]

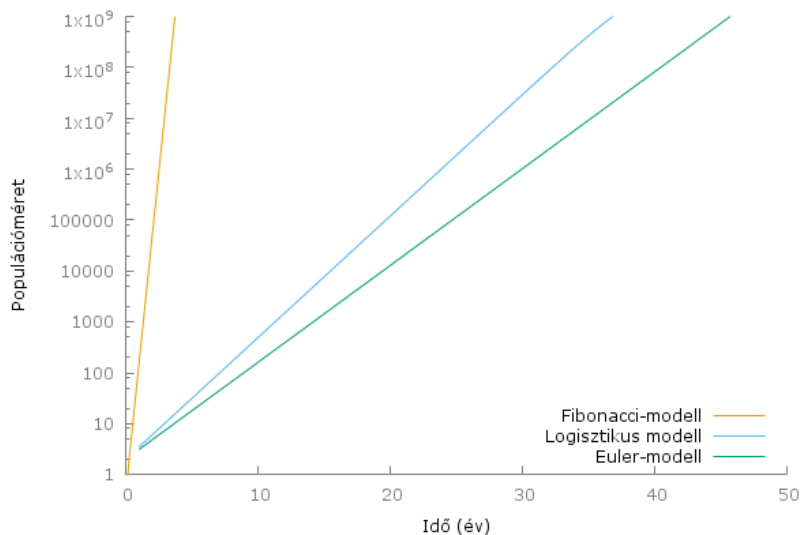
2.3. Verhulst logisztikus modellje

François Verhulst 1845 körül kortársai publikációit is megfontolva megalkotta logisztikus modelljét², mely az alábbi alakban írható fel:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= \frac{rP(K-P)}{K} & / \cdot \frac{1}{K} \\ \frac{d\frac{P}{K}}{dt} &= r\frac{P}{K} \left(1 - \frac{P}{K}\right) & / x \equiv \frac{P}{K} \\ \frac{dx}{dt} &= rx(1-x) \end{aligned} \quad (4)$$

ahol r az éves növekedési ráta, K pedig az eltartóképesség. A differenciálegyenlet megoldása [8]:

$$x(t) = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{x_0} - 1\right) e^{-rt}} \quad \Rightarrow \quad P(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{P_0} - 1\right) e^{-rt}} \quad (5)$$



1. ábra. A Fibonacci-, Euler- és a logisztikus-modell összehasonlítása. Mindhárom esetben $\sim 10^9$ egyedszámig futott a szimuláció. $r = 0.55$ (nagyon szapora nyulak), $K = 5 \cdot 10^9$, $P_0 = 2$

² A modell neve a francia „logistique” szóból származik, melyet egy ideig szinonimájaként használtak a logaritmikus francia megfelelőjének, így egyes források [10] feltételezik, hogy ez a szándék állt a névválasztás mögött, amit Verhulst sosem indokolt meg.

3. Populációk kölcsönhatása

Az eddig tárgyalt populációnövekedési modellek még csak egy populációra érvényesek, tehát egymástól teljesen függetlenül gyarapodnak az azonos területen élő fajok. A logisztikus modellben már szerepel maximális egyedszám, de ez továbbra sem a többi populációval való kölcsönhatás eredménye, hanem egy statikus, környezeti korlát.

A következő lépés, hogy valahogyan kapcsolatot teremtsünk az azonos területen élő fajok között. Alapvetően két kölcsönhatásra gondolhatunk, az egyik, mikor a két faj predátor-préda kapcsolatban áll, a másik, ha több faj verseng egymással egy adott táplálékért. Mindkét esetben a Lotka-Volterra-modell jó kiindulási alap. Mi a továbbiakban csak az első, predátor-préda kölcsönhatást vizsgáljuk.

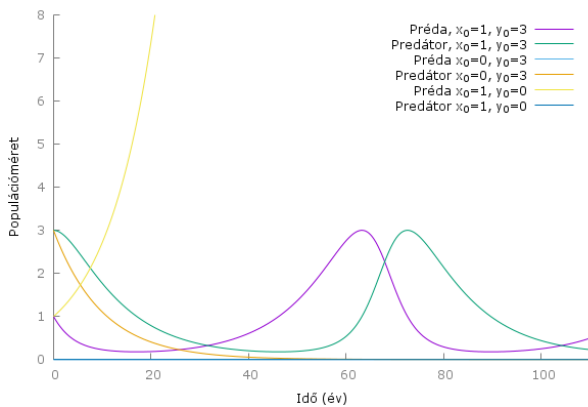
3.1. Lotka-Volterra-modell

1925-ben Alfred Lotka (növényfajt és növényevő fajt vizsgálva) és tőle függetlenül Vito Volterra (az Adriai-tenger halpopulációjának vizsgálatával) egy olyan differenciálegyenlet-rendszerre jutottak, mely periodikus viselkedést mutatott:

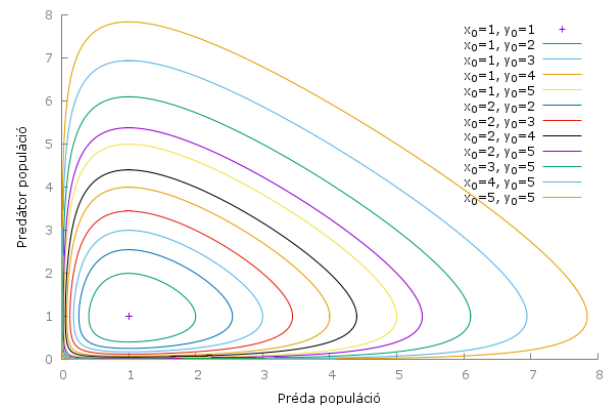
$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx) \end{aligned} \tag{6}$$

ahol a, b, c, d pozitív számok és a következő jelentéssel bírnak:

- a a préda maximális növekedési rátája, ha nem vadászna rá ragadozó (korábbi r),
- c a ragadozószám csökkenésének mértéke élelem (préda) hiányában,
- b a prédák számának csökkenési rátája ragadozó jelenlétében,
- d pedig a ragadozók számának növekedése, ha van préda.



(a) Lotka-Volterra differenciálegyenletek időfejlődése $a = b = c = d = 1$ esetén. x_0 a prédák, y_0 a ragadozók kezdeti száma.



(b) Lotka-Volterra differenciálegyenletek megoldása az (xy) síkon. $(1; 1)$ és $(0; 0)$ stabil fixpontok.

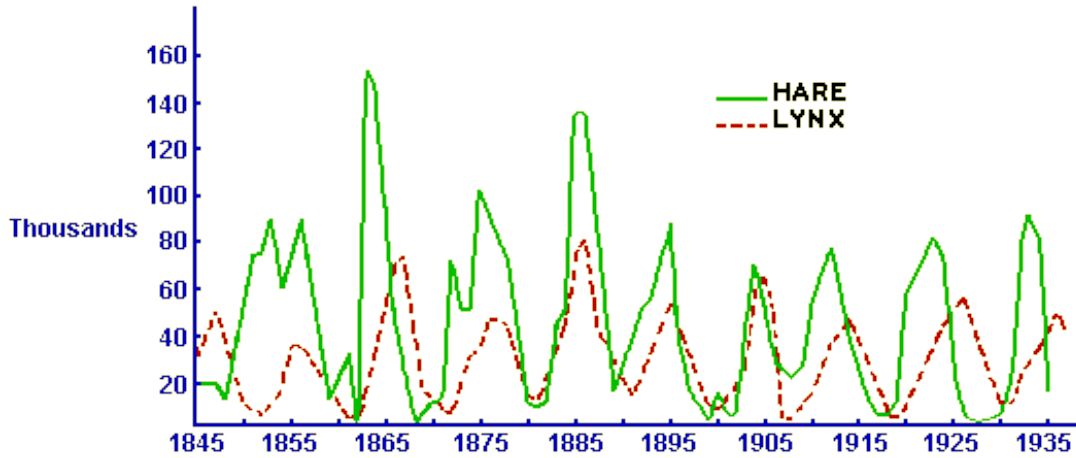
2. ábra

A rendszer fixpontjait megkapjuk, ha az egyenleteket 0-val tesszük egyenlővé:

$$\begin{aligned} 0 &= xa - bxy \quad \Rightarrow \quad y = \frac{a}{b} \\ 0 &= -cy + dxy \quad \Rightarrow \quad x = \frac{c}{d} \end{aligned} \tag{7}$$

ebből az egyik fixpont $(c/d; a/b)$, a másik pedig a triviális origó $(0; 0)$.

A 2. ábrán látható a Lotka-Volterra-egyenletek megoldása $a = b = c = d = 1$ paraméterek esetén különböző kezdeti populációkra $(x_0$ és $y_0)$. Érdekes a bal oldali grafikont összehasonlítani a 3. ábrával, melyet a Hudson Bay Company készített majdnem egy évszázadot felölelő adataiból.



3. ábra. A kanadai hiúz és a hócipős nyúl populációjának alakulása majdnem egy évszázados időintervallumon át. Az adatokat a Hudson Bay Company szőrmekezelési adataiból állították össze. Forrás: [9]

A Lotka-Volterra modell máig a leggyakrabban használt megközelítés a populációdinamikában. Egyszerűsége ellenére a tiszta predátor-préda eseteket meglepően jól leírja (lásd a 3. ábrát), s kisebb kiegészítésekkel további esetekben is bevezethetővé válik, melyre a következő részben máris láthatunk egy példát.

3.2. Logisztikus növekedés II. típusú funkcionális válasszal

A Lotka-Volterra-modell a fentiek alapján szinte tökéletesnek látszik, ám valójában megvannak a maga korlátai.

Egyik ilyen probléma az, amit a 2. ábrán látunk: ha a predátor kezdeti értéke 0, a préda exponenciális növekedésbe kezd, melynek semmi sem szab határt. Ennek megoldása, ha a szorzó helyett a logisztikus növekedési modellre térünk át, melyet az előzőekben tárgyaltunk. Exponenciális növekedés helyett így a préda egy „S-alakú” görbével fog K eltartóképességhez konvergálni.

Egy másik hiányossága a Lotka-Volterra-modellnek, hogy mindent azonnalinak vesz. A ragadozó nem keresi áldozatát, nem emészt meg, nem lakik jól tőle és a reprodukció is instant esemény. Ezt részben orvosolja, ha bevezetjük az ún. II. típusú funkcionális választ.

A funkcionális és numerikus válasz fogalmát Solomon vezette be 1949-ben. Egy másik, kevésbé matematikus elnevezés a viselkedési és reprodukív válasz. Előbbi a ragadozó étvágyát írja le a préda gyakoriságának (avagy sűrűségének) függvényében. Ez a Lotka-Volterra-modellben az $f(x) = d \cdot x$, azaz lineáris függésű. Crawford Stanley Holling – egy másik ökológus – ezt I. típusú funkcionális válasznak nevezte el. A II. típusú válasz hiperbolikus alakú függvénnyel modellezi a predátor étvágyát, míg a III. típusú egy szigmoid függvénnyel³.

A II. típusú válaszfüggvény [6] alapján:

$$d \Rightarrow \frac{db}{1 + b \cdot T_{\text{kezelési}} \cdot x} \quad (8)$$

Így a módosított Lotka-Volterra-egyenletek:

³ Magának a logisztikus egyenletnek a megoldása is egy szigmoid (S-) alakú függvény. Az előbbieken logisztikus-egyenlettel korlátoztuk a préda szaporodását, de ez nem összekeverendő a predátor funkcionális válaszával.

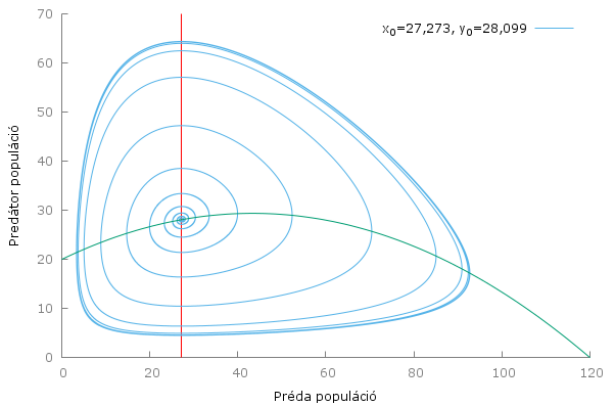
$$\begin{aligned}\dot{x} &= xr \left(1 - \frac{x}{K}\right) - xy \frac{b}{1 + bT_{\text{kezelési}}x} \\ \dot{y} &= xy \frac{db}{1 + bT_{\text{kezelési}}x} - cy\end{aligned}\quad (9)$$

ahol $T_{\text{kezelési}}$ az az idő, amire a predátornak szüksége van a préda megtalálása és újabb préda keresésének megkezdése között. r és K a korábbról ismert növekedési ráta és eltartóképesség, b , d , c pedig továbbra is pozitív értékek a már ismertetett jelentéssel.

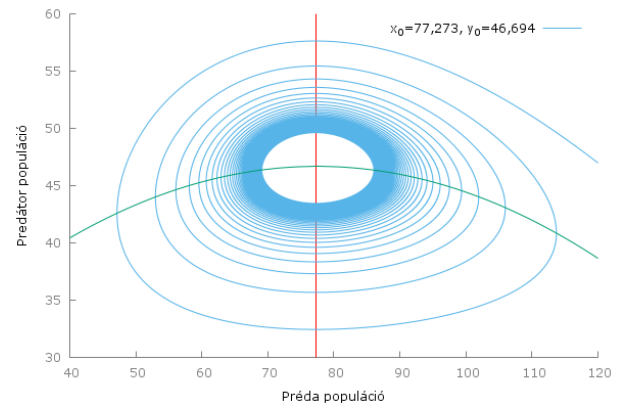
Az új egyenlet fixpontjai:

$$\begin{aligned}y &= \frac{r}{b} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (1 + bT_{\text{kezelési}}x) \\ x &= \frac{1}{b \left(\frac{d}{c} - T_{\text{kezelési}}\right)}\end{aligned}\quad (10)$$

Két szimuláció eredményét a 4. ábra mutatja.



(a) Instabil fixpontból határciklusra kispirálózó dinamika. $r = 0,2$, $b = 0,01$, $c = 0,15$, $d = 1$, $K = 120$ és $T_{\text{kezelési}} = 3$, mint [3]-ben.



(b) Határciklusra feltekerődő spirál. $r = 0,2$, $b = 0,01$, $c = 0,17$, $d = 0,9$, $K = 180$ és $T_{\text{kezelési}} = 4$.

4. ábra

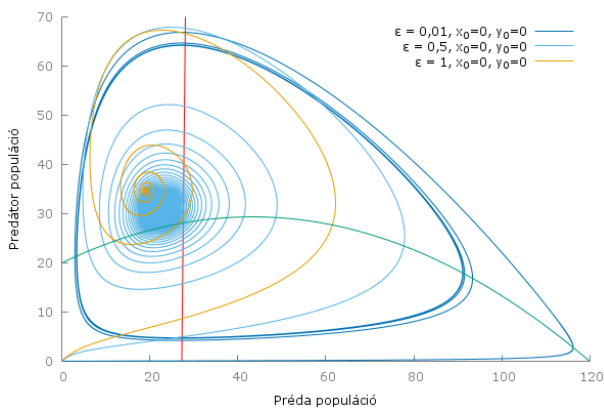
3.3. Módosított Lotka-Volterra-modell külső forrással

Utolsó lépésként egy kis perturbációt adunk a rendszerhez, mely hatására x és y még akkor is növekszik, ha stabil fixpontban van. Ez megfelel egy nem teljesen zárt rendszernek, ahová a szomszédos rendszerekből át tud áramolni préda és ragadozó. Az új egyenletek:

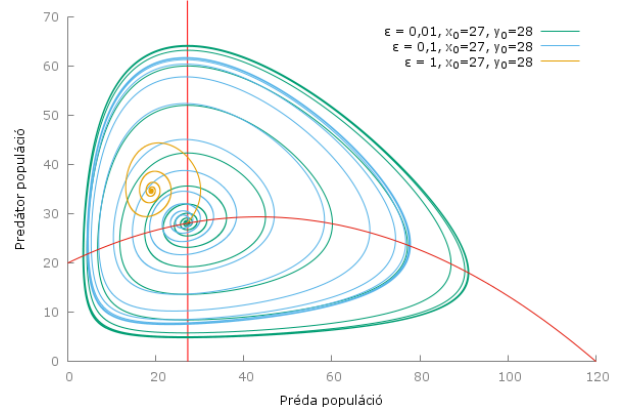
$$\begin{aligned}\dot{x} &= xr \left(1 - \frac{x}{K}\right) - xy \frac{b}{1 + bT_h x} + \varepsilon_x \\ \dot{y} &= xy \frac{db}{1 + bT_h x} - cy + \varepsilon_y\end{aligned}\quad (11)$$

Az 5. ábrán az instabil fixpontú szimuláció viselkedését látjuk, ha egyre nagyobb a külső hatás. A $(0,0)$ fixpont várható módon instabillá vált, a korábbi instabil fixpont mellett pedig megjelent egy stabil fixpont (illetve környezet, mivel egzakt fixponton már nem tud megmaradni a rendszer, csak akörül oszcillálni), melyhez azonban csak kellően nagy beáramlás esetén konvergál a populációarány. $\varepsilon = 0,01$ és $0,1$ mellett még mindig inkább egy határciklusra tekeredik rá a rendszer.

A 6. ábrán a másik, vonzó határciklussal rendelkező rendszer választ láthatjuk. Itt a beáramlás egyértelműen a határciklus sugarát növeli, a rendszer alapvető viselkedése viszont nem változott.

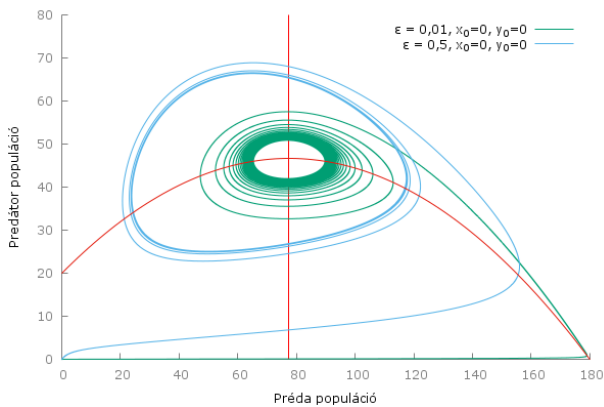


(a)

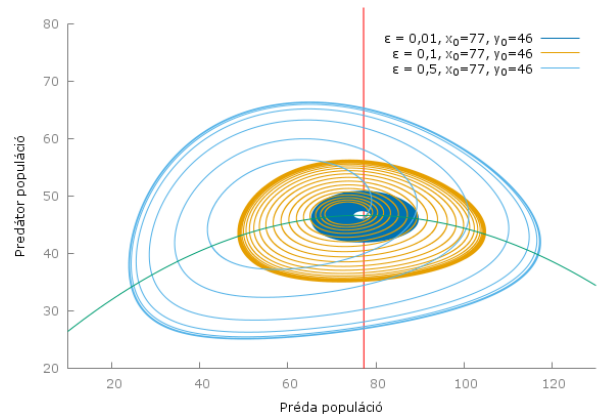


(b)

5. ábra. A 4/(a) ábra paramétereivel, különböző beáramlással $\varepsilon_x = \varepsilon_y = \{0,01; 0,1; 0,5; 1\}$. Az (a) ábrán $(0;0)$, a korábbi stabil fixpontból indul a rendszer, míg (b) ábrán a korábbi instabil fixpontból, $(27,28)$ -ből. Az egymást metsző görbék még a korábbi, külső forrás nélküli egyenlet szerinti fixpontot jelölik.



(a)



(b)

6. ábra. A 4/(b) ábra paramétereivel, különböző beáramlással $\varepsilon_x = \varepsilon_y = \{0,01; 0,1; 0,5\}$. Az (a) ábrán az origóból indul a rendszer, míg (b) ábrán a korábbi stabil fixpontból, $(77,47)$ -ből. Az egymást metsző görbék még a korábbi, külső forrás nélküli egyenlet szerinti fixpontot jelölik.

4. Összegzés

Dolgozatomban bemutattam a populációdinamika első modelljeit, majd az 1925-ben kitalált, ma is jó kiindulási alapnak tekinthető Lotka-Volterra-modellt és annak további variánsait.

A látszat ellenére a Lotka-Volterra-egyenletek nem túl stabilak, sokáig tart megfelelő paramétereket találni, melyekkel a 4-edrendű Runge-Kutta módszer spirális vagy periodikus eredményt ad, s nem csak elszáll K -ba vagy bekonvergál 0 -ba.

Az utolsó részben tárgyalt külső forrás növelte a stabilitást, s jobban közelíti a valóságot, mint a zárt rendszerű modellek, ám ez sem tökéletes. További kutatásra lenne szükség ahhoz, hogy meghatározzuk, mekkora külső préda és predátor beáramlás reális, hogy e két érték független-e vagy arányuk állandó és hogy hogyan fejlődik a rendszer további paraméterek és beáramlási értékek mellett.

Hivatkozások

- [1] Dr. Meszéna Géza Elméleti evolúcióbiológia című előadása
- [2] Dr. Dobos László A fizika numerikus módszerei II. című előadása
- [3] Kincses Dániel: *Predátor-préda differenciálegyenletek, Populációdinamika*, 2014.
<http://gezameszena.web.elte.hu/Oktatas/BiolFiz2014/PredaPredator.pdf> (2015.06.11.)
- [4] <http://populaciodynamika.blog.hu/> (2015.06.11.)
- [5] http://www.scholarpedia.org/article/Predator-prey_model (2015.06.11.)
- [6] Andrew D. Taylor: *Population Biology (Zool 652) course materials*, 2014.
<http://www2.hawaii.edu/~taylor/z652/PredatorPreyModels.pdf> (2015.06.11.)
- [7] S. Y. Ha and J. Park: *Logistic Map, Euler & Runge-Kutta Method and Lotka-Volterra Equations*, 2013.
<http://www.math.snu.ac.kr/~syha/appliedpde.pdf> (2015.06.11.)
- [8] <http://mathworld.wolfram.com/LogisticEquation.html> (2015.06.11.)
- [9] <https://www.math.duke.edu/education/ccp/materials/diffeq/predprey/pred1.html>
(2015.06.11.)
- [10] <http://rasch.org/rmt/rmt64k.htm> (2015.06.11.)
- [11] <http://www.maths.surrey.ac.uk/hosted-sites/R.Knott/Fibonacci/fibBio.html>
(2015.06.11.)