Predátor-Préda differenciálegyenletek, Populációdinamika

Kincses Dániel

Fizika BSc II.

elméleti evolúcióbiológia tantárgyhoz készült segédanyag

2014.06.04.

1. Bevezetés

A populációdinamika biológiai populációk méretének és összetételének időbeli változását modellezi. A széles gyakorlati jelentőség és érdeklődés következtében nem egységes kialakulású tudományág, hanem több, egymástól nagyrészt független szakterület találkozásából jött létre. Egységes populációdinamikai tudományról csak a XVIII. század végétől beszélhetünk, annak ellenére, hogy az ide tartozó vizsgálódások gyökerei közel egyidősek az írott történelemmel. Egy korai populációdinamikai témájú munka például Fibonacci 1202-es modellje, amelyben egy nyúlpopuláció növekedését vizsgálja: Azt szeretnénk tudni, hogy hány pár nyúl lesz n hónap múlva, ha feltételezzük, hogy az első hónapban csak egyetlen újszülött nyúlpár van, az újszülött nyúlpárok két hónap alatt válnak termékennyé, minden termékeny nyúlpár minden hónapban egy újabb párt szül, és a nyulak örökké élnek. A probléma megoldása a híres Fibonacci sorozat, amely a populáció modellezése szempontjából nyilvánvalóan nem túlságosan realisztikus, de valószínűleg nem is ez volt a célja.
Később, 1748-ban megjelent művében Euler is felvetett különböző populációdinamikai problémákat, többek között az alábbit: Mivel az özönvíz után minden ember egy hat főből álló populációból származik, ha feltesszük, hogy kétszáz év után egymillióra nőtt a népesség, tudni szeretnénk az éves növekedési rátát. A feladatot megoldva 1/16 körüli növekedési rátát kapunk, ami egészen reális, viszont ha 400 éven át így haladna a növekedés, a Föld népessége 166 milliárdra nőne, amit a bolygó képtelen lenne eltartani. Ezt az ötletet fél évszázaddal később az angol Thomas Robert Malthus fejlesztette tovább, aki bár az elméleteit nem fordította le matematikai modellekre, kikövezte az utat a belga matematikus, Pierre-François Verhulst számára. Verhulst a következő egyenletet javasolta:

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) \tag{1}$$

Ha P kicsi K-hoz képest, a megoldás $P_0\ e^{rt}$ alakú, vagyis a populáció mérete exponenciálisan nő. Ahogy P elkezd közelíteni K-hoz, a növekedési ráta egyre csökken, sőt, ha P meghaladja K-t, a megoldás csökkenni fog. P_0<K esetén a populáció mérete monoton

növekedve tart K-hoz, ha t tart a végtelenhez. Verhulst összevetette a modellt különböző országok népességének növekedésével, és úgy találta, hogy jól közelíti a valóságot. A populációdinamika tudományág fejlődésének egy fontos következő fejezete volt a több biológiai faj egymásra hatását leíró modellek vizsgálata.

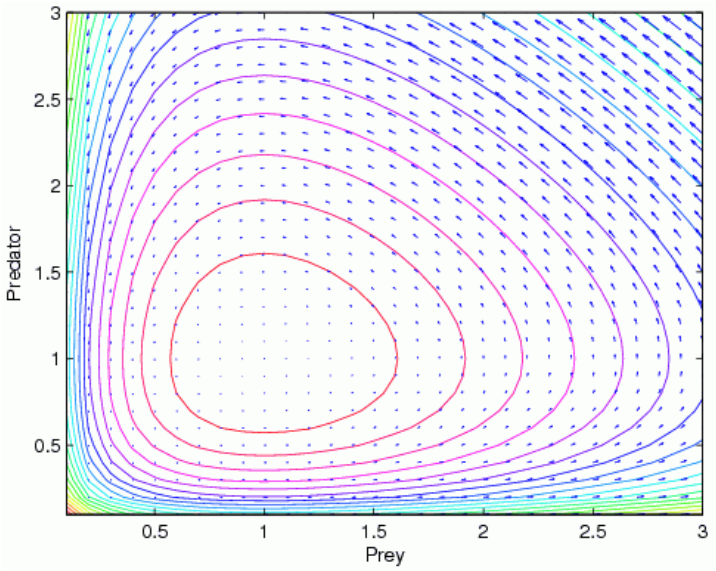
2. A Lotka-Volterra modell

1920-ban az amerikai Alfred Lotka publikált egy cikket, amelyben igazolta, hogy egy két biológiai fajt leíró modell folyamatosan oszcilláló viselkedést mutathat. A következő differenciálegyenletet rendszert állította fel:

$$\frac{dx}{dt} = x\left(\alpha - \beta y\right), \tag{2}$$

$$\frac{dy}{dt} = -y\left(\gamma - \delta x\right) \tag{3}$$

ahol $x(t)$ a préda populáció, $y(t)$ a predátor populáció, és $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ pozitív paraméterek. Az α paraméter a préda növekedési rátája, ha nincs predátor, a γ paraméter pedig a predátor populáció csökkenését jelenti, ha nincs préda. A $-\beta xy$ és δxy tagok a préda populáció csökkenését, illetve a predátor populáció növekedését jelentik, a táplálkozás hatására. Lotka kiszámította, hogy a rendszernek két egyensúlyi helyzete van, a $(0, 0)$ triviális egyensúlyi helyzet, és a $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$ belső egyensúlyi helyzet. Azt is megmutatta, hogy egy egyensúlyi helyzettől különböző pontból indítva a megoldást, az $x(t)$ és $y(t)$ függvények periodikusan oszcillálnak. Ha a predátorok száma nő, a préda csökken, és egy idő után annyira lecsökken, hogy már nem tudja eltartani a predátor populációt. Ekkor a predátorok száma csökkenni fog, ami újra a préda számának növekedéséhez vezet, és így tovább.
Lotkával egy időben az olasz Vito Volterra tőle függetlenül hasonló eredményre jutott. A kettejükről elnevezett modell különböző általánosításai a populációdinamika leggyakrabban alkalmazott modelljei közé tartoznak.



1. ábra. *A Lotka-Volterra modell*

3. Predátor-préda egyenletek általánosítása

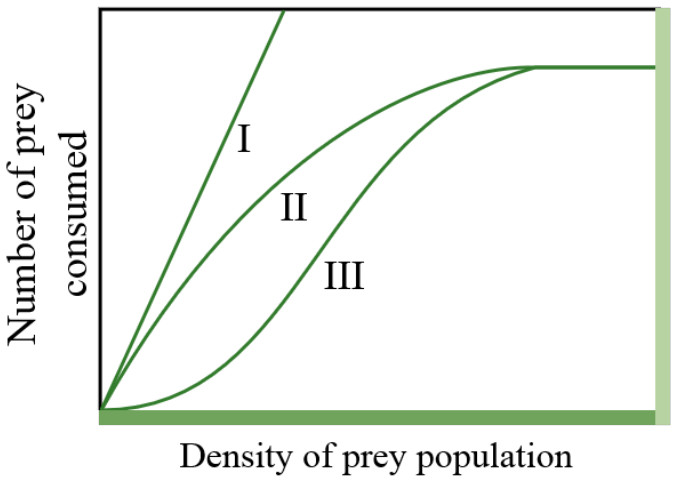
A ragadozók populációinak a zsákmánypopuláció denzitására adott válaszát funkcionális (viselkedési) és numerikus (reproduktív) válaszra bonthatjuk. Az első az egyedi fogyasztó fogyasztási rátáját írja le a táplálékdenzitás függvényében, míg a második a egyedenkénti reprodukciós ráta változását modellezi a forrásdenzitás függvényében. A funkcionális válasznak 3 fő típusa van:

I. lineáris - A predátor támadási rátája lineárisan nő a préda denzitással, majd hirtelen konstans értéket vesz föl. Ez volt az első és egyben a legegyszerűbb leírt funkcionális válasz, ezt használja a Lotka-Volterra modell.

II. hiperbolikus - A predátor támadási rátájának növekedése a prédadenzitás növekedésével folyamatosan csökken és fokozatosan elér egy konstans értéket. Ez egy vagy néhány zsákmányfajra specializálódott, aktív kereső ragadozókra jellemző.

III. szigmoid - A predátor támadási rátája a kezdeti növekedés után, fokozatosan beáll egy konstans értékre. A generalista ragadozókra jellemző viselkedés, melyek

könnyen átváltanak egy zsákmányfajról a másikra, vagy olyan területen vadásznak, ahol a zsákmánydenzitás magasabb.



2. ábra. *Funkcionális válaszok típusai*

A továbbiakban a II. típusú funkcionális válasszal foglalkozunk.

3.1. Predátor-préda dinamika II. típusú funkcionális válasszal

A predátorok számát jelöljük C-vel (Consumer), a prédát pedig R-el (Resource). Ekkor a vizsgálandó differenciálegyenlet rendszer:

$$\frac{dC}{dt} = kC\left(\frac{aR}{1 + aT_hR}\right) - dC, \tag{4}$$

$$\frac{dR}{dt} = rR\left(1 - \frac{R}{K}\right) - C\left(\frac{aR}{1 + aT_hR}\right) \tag{5}$$

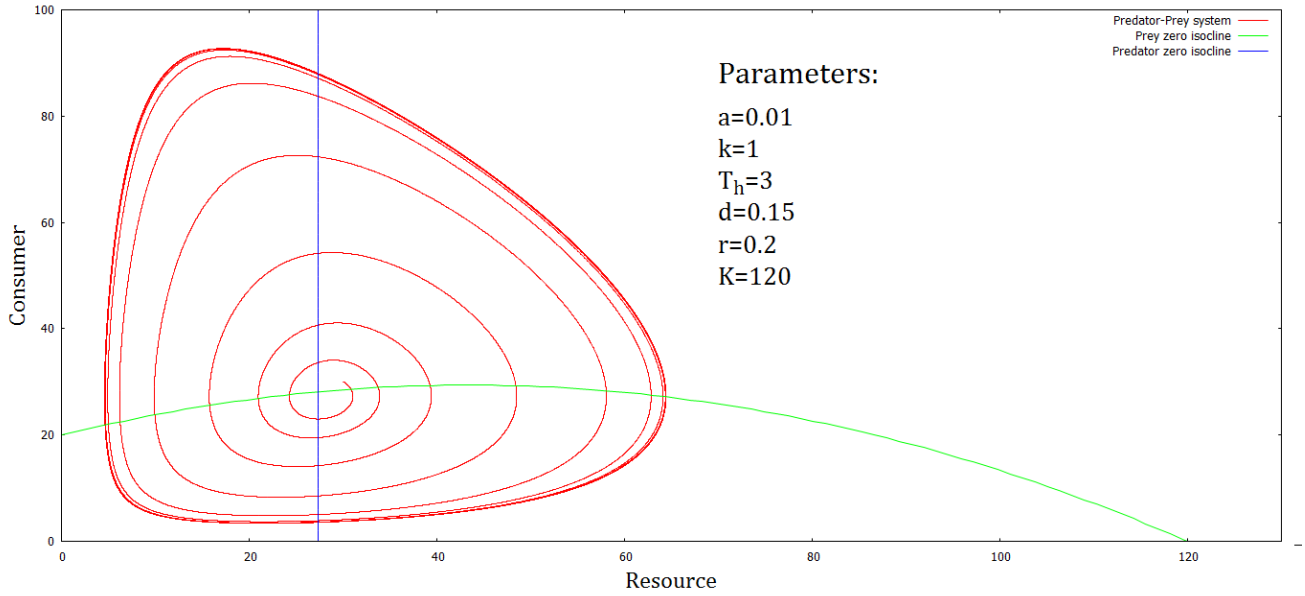
A predátor egyenletben lévő zárójeles tag fejezi ki a II. típusú funkcionális választ, azaz a predátor fogyasztását: az a paraméter a találkozási ráta, T_h pedig a kezelési idő,

egy préda elfogyasztásának átlagos ideje. Az egész populáció fogyasztásának kifejezéséhez ezt megszorozzuk a predátorok számával, C-vel. A k paraméter a konverziós ráta, ami azt fejezi ki, hogy az elfogyasztott préda milyen arányban fordítódik reprodukcióra. Így a predátor egyenlet teljes első tagja a születéseket fejezi ki, a második tag pedig a halálozásokat (A fogyasztóknak van egy konstans egy főre eső halálozási rátája, d, ami C-től és R-től független). A préda egyenlet első tagja a logisztikus születési arány függvény (r a préda populáció növekedési rátája, K pedig a populáció maximális mérete amit az adott környezet még el tud tartani), a második pedig a predátor általi halálozásokat fejezi ki.
Ha az egyenleteket egyenlővé tesszük nullával, megkaphatjuk a null-izoklínákat:

$$\text{Préda null-izoklína: } C = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{R}{K}\right)(1 + aT_h R) \tag{6}$$

$$\text{Predátor null-izoklína: } R^* = \frac{1}{a\left(\frac{k}{d} - T_h\right)} \tag{7}$$

A predátor null-izoklína a C-R fázistéren egy függőleges vonal, míg a préda null-izoklína egy negatív parabola. A függőleges tengelymetszetnél C értéke r/a, a csúcsnál R értéke $(K/2 - 1/(2aT_h))$.
Látszik, hogy ha $k/d < T_h$, akkor R^* negatív. A valóságban ekkor a predátor populáció kihal, a préda populáció pedig eléri maximális méretét, K-t. Minél nagyobb a predátor halálozási rátája (d), vagy a kezelési idő (T_h), annál nagyobb lesz R^* értéke.
A két izoklína metszéspontja megadja a nemtriviális fixpontot. Ha préda izoklínán ez a csúcstól balra helyezkedik el, akkor instabil, és a rendszer ráspirálozik egy határciklusra. Ha a csúcstól jobbra helyezkedik el, akkor stabil, és a rendszer bespirálozik a fixpontba.



3. ábra. *Példa instabil fixpontra*

3.2. Stabilitásanalízis

Az ehhez hasonló nemlineáris differenciálegyenlet rendszerek esetén, linearizálás segítségével vizsgálhatjuk meg a fixpontok stabilitását. A Jacobi mátrix ebben az esetben:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial\left(\dfrac{dC}{dt}\right)}{\partial C} & \dfrac{\partial\left(\dfrac{dC}{dt}\right)}{\partial R} \\ \\ \dfrac{\partial\left(\dfrac{dR}{dt}\right)}{\partial C} & \dfrac{\partial\left(\dfrac{dR}{dt}\right)}{\partial R} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} k\left(\dfrac{aR}{1+aT_hR}\right) - d & kC\left(\dfrac{a}{(1+aT_hR)^2}\right) \\ \\ -\left(\dfrac{aR}{1+aT_hR}\right) & r - \dfrac{2rR}{K} - C\left(\dfrac{a}{(1+aT_hR)^2}\right) \end{pmatrix}$$

A stabilitásanalízishez be kell helyettesítenünk a nem triviális fixpont koordinátáit a mátrixba, és így kiszámolni a sajátértékeket. Esetünkben a sajátértékek komplexek lesznek, és egymás komplex konjugáltjai. A képzetes rész nagysága a körbejárás sebességét adja meg, a valós rész előjele pedig a fixpont stabilitását. Ha a valós rész negatív, akkor a fixpont stabil, tehát a körbejárás egy közeledő spirál. Ha viszont a valós rész

pozitív, akkor a spirál kifelé megy, a fixpont instabil. Ilyenkor (ha a 2D dinamika nem tud elmenni a végtelenbe, vagy nem tud kiülni a határra), akkor a kifelé menő spirál egy stabil határciklushoz fog konvergálni.
Vizsgáljunk meg egy konkrét esetet! Legyenek a paraméterek a következők: $a = 0.01$, $k = 1$, $T_h = 3$, $d = 0.15$, $r = 0.2$, $K = 120$. Ekkor a null-izoklínák metszéspontja alapján a fixpont: $(27.2727, 28.0992)$. Ezt behelyettesítve a Jacobi mátrixba:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 8.25 * 10^{-8} & 0.085 \\ \\ -0.1499 & 0.0241 \end{pmatrix}$$

A mátrix sajátértékei: $\lambda_{1,2} = 0.012 \pm 0.112i$. Mivel a valós rész pozitív, ezért a fixpont instabil, a spirál kifelé tekeredik.
Ezt a példát numerikusan is megvizsgáltam, 4-ed fokú Runge-Kutta módszer segítségével, az eredmény a 3. ábrán látható.

Hivatkozások

[1] dr. Meszéna Géza Elméleti evolúcióbiológia c. előadása

[2] http://populaciodinamika.blog.hu

[3] Ted J. Case - An illustrated guide to theoretical ecology

[4] http://en.wikipedia.org/wiki/Population_dynamics

[5] http://en.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra_equation

[6] http://en.wikipedia.org/wiki/Functional_response

[7] http://www2.univet.hu/sc1/feltoltott/231_1332518857.pdf