

Ciągłe modele oddziałujących populacji

Są trzy możliwości:

- Drapieżnik – ofiara -> wzrost jednej populacji powoduje malenie drugiej
- Współzawodnictwo -> wzrost każdej z populacji powoduje zmniejszenie wzrostu drugiej populacji
- Symbioza -> wzrost każdej z populacji sprzyja wzrostowi drugiej populacji

Przykład: Model Lotki-Voltery (1926)

Model dotyczy liczebności pewnego gatunku ryb w Adriatyku. Zaobserwowano oscylacje ilości połowów.

Możliwy mechanizm:

ryby-ofiary są wyjadane przez ryby-drapieżniki i ich populacja spada -> mała ilość pożywienia powoduje wyginiecie części drapieżników -> możliwa jest odbudowa liczebności ofiar -> dużo jedzenia, wzrasta liczba drapieżników.

Założenia do modelu:

ryby-ofiary (N) rozmnażają się z prędkością a
ryby-drapieżniki (P) rozmnażają się z prędkością c i tempo ich rozmnażania jest wprost proporcjonalne do liczebności ofiar
tempo wyjadania ryb-ofiar jest wprost proporcjonalne do liczebności drapieżników
drapieżniki wymierają z prędkością d

Ujmując to w równania:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = aN - bPN \\ \frac{dP}{dt} = cPN - dP \end{cases}$$

1° Przejdźmy do jednostek bezwymiarowych

$$u(\tau) = \frac{cN}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = \frac{d}{a}$$

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1) \end{cases}$$

2° Równania te mają dwa punkty stacjonarne:

$$\begin{aligned} &u = v = 0 \\ \text{oraz} & \\ &u = v = 1 \end{aligned}$$

Analizujemy ich stabilność:

- Punkt $(0,0)$: niech (x, y) małe wychylenie z punktu równowagi

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x - xy \\ \frac{dy}{dt} = \alpha xy - \alpha y \end{cases}$$

pozostawiając tylko człony liniowe:

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Rozwiązania są postaci:

$$\begin{pmatrix} x(\tau) \\ y(\tau) \end{pmatrix} = B e^{\lambda \tau}$$

gdzie λ wartości własne

$$|A - \lambda I| = 0 = \begin{vmatrix} 1-\lambda & 0 \\ 0 & -\alpha-\lambda \end{vmatrix} \Rightarrow \lambda_1 = 1, \lambda_2 = -\alpha$$

Ponieważ jedna z wartości własnych $\lambda_1 > 0$ to perturbacja rośnie i punkt $(0,0)$ jest liniowo niestabilny, Ponieważ wartości własne są przeciwnych znaków to jest to siodło.

- Punkt (1,1): badamy co się dzieje dla punktu (1+x, 1+y)

$$\begin{cases} \left(\frac{dx}{d\tau}\right) = (1+x) - (1+x)(1+y) = 1+x-1-x-y-xy \approx -y \\ \left(\frac{dy}{d\tau}\right) = \alpha(1+x)(1+y) - \alpha(1+y) \approx \alpha x \end{cases}$$

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -1 \\ \alpha & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha}$$

$$\text{Re}(\lambda) = 0 \Rightarrow \text{centrum } T = \frac{2\pi}{\sqrt{\alpha}}$$

3° Badamy trajektorię

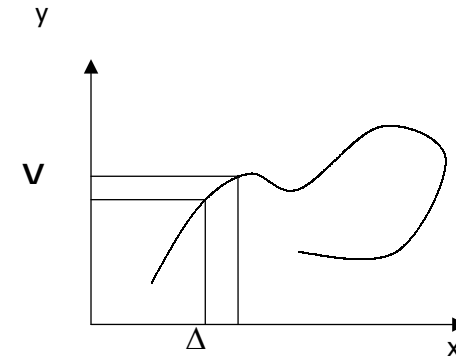
$$\frac{dv}{du} = \frac{\alpha v(u-1)}{u(1-v)}$$

całkujemy trajektorię (w matlabie)

- Jakie dostajemy krzywe?
- Jak wyglądają przebiegi czasowe?
- Jakie są problemy z tym modelem (co przy małych perturbacjach)?

Ogólnie: Obraz fazowy

Przestrzeń fazowa np. 2D: na płaszczyźnie:



$$\dot{x} = P(x, y)$$

$$\dot{y} = Q(x, y)$$

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

Punkty stacjonarne

Punkty są stacjonarne gdy $\dot{x} = 0$ i $\dot{y} = 0$ czyli

$$P(x_{st}, y_{st}) = 0 \text{ i } Q(x_{st}, y_{st}) = 0$$

Badamy stabilność punktów stacjonarnych rozwijamy w szereg

Tylora wokół punktów $x = x_{st} + \xi$ $y = y_{st} + \eta$

$$P(x, y) = P(x_{st}, y_{st}) + \xi a_{11} + \eta a_{12} + \dots$$

$$Q(x, y) = Q(x_{st}, y_{st}) + \xi a_{21} + \eta a_{22} + \dots$$

gdzie

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} = \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{x_{st}, y_{st}} & a_{12} = \frac{\partial P}{\partial y} \Big|_{x_{st}, y_{st}} \\ a_{21} = \frac{\partial Q}{\partial x} \Big|_{x_{st}, y_{st}} & a_{22} = \frac{\partial Q}{\partial y} \Big|_{x_{st}, y_{st}} \end{bmatrix}$$

$$\dot{x} = \dot{\xi} = \xi a_{11} + \eta a_{12}$$

$$\dot{y} = \dot{\eta} = \xi a_{21} + \eta a_{22}$$

Szukamy rozwiązań w postaci

$$\xi = A e^{\lambda t}$$

$$\eta = B e^{\lambda t}$$

Otrzymujemy równanie charakterystyczne

$$\lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0$$

lub inaczej

$$\lambda^2 - \text{tr } A \lambda + \det A = 0$$

które ma dwa rozwiązania

$$\lambda_{\pm} = \frac{a_{11} + a_{22}}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{a_{11} + a_{22}}{2}\right)^2 - a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}}$$

lub inaczej

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(\text{tr } A \pm \sqrt{(\text{tr } A)^2 - 4 \det A} \right)$$

Ogólne rozwiązanie:

$$\xi = C_{11} e^{\lambda_+ t} + C_{12} e^{\lambda_- t}$$

$$\eta = C_{21} e^{\lambda_+ t} + C_{22} e^{\lambda_- t}$$

Rodzaje stabilności

1. Dla: $\Delta = (\text{tr } A)^2 - 4 \det A \geq 0$

Mamy dwa pierwiastki rzeczywiste

$$\lambda_+ + \lambda_- = \text{tr } A$$

Ze wzorów Vietta:

$$\lambda_+ \lambda_- = \det A$$

- a) λ_+ i λ_- ujemne $\Rightarrow \text{tr } A < 0$ i $\det A > 0 \Rightarrow$ węzeł trwały
- b) λ_+ i λ_- dodatnie $\Rightarrow \text{tr } A > 0$ i $\det A > 0 \Rightarrow$ węzeł nietrwały
- c) λ_+ i λ_- przeciwnych znaków $\Rightarrow \det A < 0 \Rightarrow$ siodło

2. Dla: $\Delta = (\text{tr } A)^2 - 4 \det A < 0$

Mamy dwa pierwiastki zespolone

Oznaczenia:

Można zapisać $\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}(\text{tr } A \pm i\omega)$; gdzie $\omega^2 = 4 \det A - (\text{tr } A)^2$

$$\xi(t) = e^{\text{tr } A t / 2} (C_1 \cos \omega t + C_2 \sin \omega t)$$

$$\eta(t) = e^{\text{tr } A t / 2} (C_3 \cos \omega t + C_4 \sin \omega t)$$

- a) $\text{tr } A = 0 \Rightarrow$ środek (centrum)
- b) $\text{tr } A > 0 \Rightarrow$ ognisko nietrwałe
- c) $\text{tr } A < 0 \Rightarrow$ ognisko trwałe

Bardziej realistyczne modele typu ofiara-drapieżnik:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = NF(N, P) \\ \frac{dP}{dt} = PG(N, P) \end{cases} \quad \text{np.:} \quad \begin{cases} F(N, P) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - PR(N) \\ G(N, P) = k \left(1 - \frac{hP}{N}\right) \end{cases}$$

$$\text{i funkcja postaci np.: } R(N) = \begin{cases} \frac{A}{N+B} \\ \frac{AN}{N^2+B^2} \\ \frac{A[1-e^{-aN}]}{N} \end{cases}$$

Przykład:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N \left[r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{kP}{N+D} \right] \\ \frac{dP}{dt} = P \left[s \left(1 - \frac{hP}{N}\right) \right] \end{cases}$$

gdzie $r, k, K, D, s, h > 0$ (6 parametrów)

Przejdźmy do zmiennych bezwymiarowych:

Na razie mamy:

N [ilość], P [ilość], K [ilość], D [ilość]

t [czas], r [1/czas], s [1/czas], k [1/czas]

h [bw]

spróbujmy

$$\frac{N}{K} = u[bw], \quad \frac{hP}{K} = v[bw], \quad \frac{D}{K} = d[bw]$$

$$rt = \tau[bw]$$

wstawiamy do równania, skracamy co się da i mamy:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u) - \frac{uv}{u+d} \frac{k}{rh} \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{s}{r} v \left(1 - \frac{v}{u}\right) \end{cases}$$

szczęśliwie powstałe kombinacje parametrów są bezwymiarowe; niech:

$$\frac{k}{rh} = a, \quad \frac{s}{r} = b$$

ostatecznie:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u) - \frac{uv}{u+d} a \\ \frac{dv}{d\tau} = bv \left(1 - \frac{v}{u}\right) \end{cases}$$

Przy okazji zmniejszyliśmy ilość parametrów do 3!

Szukamy punktów stacjonarnych:

$$\begin{cases} f = u(1-u) - \frac{auv}{u+d} = 0 \\ g = bv \left(1 - \frac{v}{u}\right) = 0 \end{cases}$$

interesują nas tylko rozwiązania dodatnie:

$$u = v = 0$$

$$u = v \Rightarrow \text{podst. do pierw.} \Rightarrow (1-u)(u+d) = au$$

$$\Rightarrow u = v = \frac{1}{2} \left((1-d-a) + \sqrt{(1-d-a)^2 + 4d} \right)$$

Badamy stabilność liniową

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix}_{u^*, v^*} = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - \frac{av^*d}{(u^* + d)^2} & -\frac{au^*}{u^* + d} \\ b\left(\frac{v^*}{u^*}\right)^2 & b - \frac{2bv^*}{u^*} \end{pmatrix}$$

ponieważ $u^* = v^*$

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - \frac{au^*d}{(u^* + d)^2} & -\frac{au^*}{u^* + d} \\ b & -b \end{pmatrix}_{\frac{au^*}{u^* + d} = 1 - u^*} = \begin{pmatrix} u^* \frac{1 - 2u^* - d}{u^* + d} & u^* - 1 \\ b & -b \end{pmatrix}$$

$$\text{tr } A = u^* \frac{1 - 2u^* - d}{u^* + d} - b$$

$$\det A = -b \left(u^* \frac{1 - 2u^* - d}{u^* + d} + u^* - 1 \right) = -b \left(\frac{-u^{*2} - d}{u + d} \right) > 0$$

punkty stacjonarne stabilne otrzymujemy dla

$$\text{tr } A < 0 \Rightarrow u^* \frac{1 - 2u^* - d}{u^* + d} < b$$

- Obejrzeć powierzchnię rozgraniczającą obszar stabilny od niestabilnego.

Ciekawą sytuację mamy w momencie utraty stabilności przez punkt $u^* = v^* \neq 0$. Są dwie możliwości: albo model nie jest zbyt dobry i rozwiązania rozbiegają się w czasie albo pojawia się cykl graniczny. Żeby wykazać istnienie cyklu granicznego trzeba znaleźć taką krzywą otaczającą punkt stacjonarny, że wektory normalne do tej krzywej n spełniają nierówność:

$$n \left(\frac{du}{d\tau}, \frac{dv}{d\tau} \right) < 0 \text{ dla wszystkich punktów na krzywej}$$

Do naszkicowania takiej krzywej przydatne jest narysowanie izoklin stycznych pionowych i poziomych (izoklin głównych).

Izokliny

Izokliny to takie linie na płaszczyźnie fazowej, które przecinają się ze wszystkimi krzywymi całkowymi pod jednym i tym samym kątem, czyli:

$$\frac{dx}{dy} = \text{const} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

Izokliny główne to:

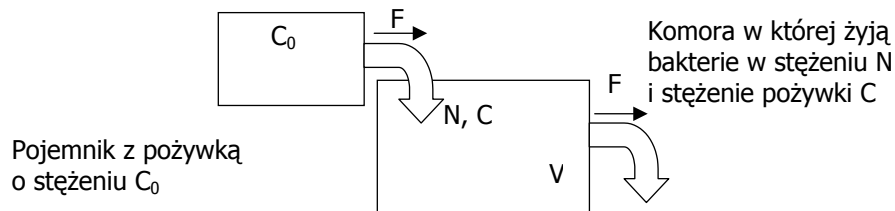
$$\text{izoklina stycznych pionowych: } \frac{dy}{dx} = \infty \Rightarrow P(x, y) = 0$$

$$\text{izoklina stycznych poziomych } \frac{dy}{dx} = 0 \Rightarrow Q(x, y) = 0$$

- Narysować w matlabie obraz fazowy z izoklinami i pole wektorowe odpowiadające naszym równaniom.

Hodowanie bakterii w kultywatorze przepływowym

Spróbujmy sformułować model opisujący populację bakterii zamieszkujących kultywator przepływowy:



Zaprojektujmy system taki, że :

przepływ F jest na tyle nieduży, że nie powoduje wypłukania populacji
 napływ pożywienia jest na tyle duży, że populacja normalnie wzrasta

Wielkości, które powinniśmy uwzględnić w naszym modelu to:

C – stężenie pożywienia [masa/objętość]

C_0 – stężenie pożywienia w zbiorniku zapasowym [masa/objętość]

N – gęstość populacji [ilość/objętość]

α - ilość jednostek pożywienia, którą bakterie muszą zjeść aby przybyła jedna jednostka gęstości populacji

$$\left(\frac{dC}{dt} = -\alpha \frac{dN}{dt} \right) \text{ [masa/ilość]}$$

V – objętość komory [objętość]

F – przepływ [objętość/czas]

Założenie 1:

komora jest dobrze mieszana tzn. nie musimy rozważać rozkładów przestrzennych -> wystarczą nam równania zwyczajne.

Pierwsza przybliżenie do równań:

$$\frac{dN}{dt} = rN - FN$$

Założenie 2:

Chociaż pożywka jest złożona to my skupiamy uwagę na jej jednym składniku, który najbardziej ogranicza wzrost populacji

Założenie 3:

Stała wzrostu populacji zależy od dostępności pożywienia czyli $r = r(C)$.

Równanie na zmiany stężenia pożywki:

$$\frac{dC}{dt} = -\alpha r(C)N - FC + FC_0 \leftarrow \text{czy to jest dobrze?}$$

-> analiza wymiarowa.

Poprawna wersja równań:

$$\frac{dN}{dt} = r(C)N - \frac{FN}{V}$$

$$\frac{dC}{dt} = -\alpha r(C)N - \frac{FC}{V} + \frac{FC_0}{V}$$

Założenie 4:

Wzrost szybkości rozmnażania się populacji jest limitowany np. ma postać kinetyki Michaelisa-Mentena:

$$r(C) = \frac{r_{\max} C}{r_n + C}$$

Teraz nasz model ma postać:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{r_{\max} C}{r_n + C} N - \frac{FN}{V}$$

$$\frac{dC}{dt} = -\alpha \frac{r_{\max} C}{r_n + C} N - \frac{FC}{V} + \frac{FC_0}{V}$$

Przejdźmy teraz do jednostek bezwymiarowych. Zapiszmy nasze zmienne w następującej postaci:

wielkość mierzona = (skalar bezwymiarowy) * jednostkowa wielkość wymiarowa

$$N = u * \hat{N}$$

$$C = c * \hat{C}$$

$$t = \tau * \hat{t}$$

u, c, τ są bezwymiarowymi skalarami

podstawiając te wyrażenia do naszych równań otrzymujemy:

$$\frac{d(u * \hat{N})}{d(\tau * \hat{t})} = \frac{r_{\max} c * \hat{C}}{r_n + c * \hat{C}} (u * \hat{N}) - \frac{Fu * \hat{N}}{V}$$

$$\frac{d(c * \hat{C})}{d(\tau * \hat{t})} = -\alpha \frac{r_{\max} c * \hat{C}}{r_n + c * \hat{C}} u * \hat{N} - \frac{Fc * \hat{C}}{V} + \frac{FC_0}{V}$$

co po uproszczeniu daje:

$$\frac{du}{d\tau} = \frac{c}{r_n/\bar{C} + c} r_{\max} \hat{t} u - \frac{F\hat{t}}{V} u$$

$$\frac{dc}{d\tau} = -\alpha \frac{\hat{N}}{\bar{C}} r_{\max} \hat{t} \frac{c}{r_n/\bar{C} + c} u - \frac{F\hat{t}}{V} c + \frac{F\hat{t}C_0}{V\bar{C}}$$

podstawiając:

$$\hat{t} = \frac{V}{F}, \bar{C} = r_n, \hat{N} = \frac{r_n F}{\alpha V r_{\max}}$$

dostajemy:

$$\frac{du}{d\tau} = \alpha_1 \left(\frac{c}{1+c} \right) u - u = f(u, c)$$

$$\frac{dc}{d\tau} = - \left(\frac{c}{1+c} \right) u - c + \alpha_2 = g(u, c)$$

gdzie

$$\alpha_1 = \frac{V r_{\max}}{F}$$

$$\alpha_2 = \frac{C_0}{r_n}$$

Znajdźmy stany stacjonarne:

1) $(u^*, c^*) = (0, \alpha_2)$

2) z pierwszego równania:

$$\alpha_1 \left(\frac{c}{1+c} \right) = 1$$

$$\alpha_1 c = 1 + c$$

$$c = \frac{1}{\alpha_1 - 1}$$

wstawiając do drugiego

$$-\frac{1}{\alpha_1} u - \frac{1}{\alpha_1 - 1} + \alpha_2 = 0$$

$$u = \alpha_1 \left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right)$$

$$\text{ostatecznie } (u^*, c^*) = \left(\alpha_1 \left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right), \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right)$$

ponieważ interesują nas tylko rozwiązania nieujemne więc:

$$\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1} \text{ w oryginalnych zmiennych oznacza to, że:}$$

$$\alpha_1 > 1$$

$$\frac{C_0}{r_n} > C^* \Rightarrow C_0 > C^* \bar{C}$$

$$\alpha_1 = \frac{V r_{\max}}{F} > 1 \Rightarrow \frac{V}{F} > \frac{1}{r_{\max}}$$

Interpretacja:

Stężenie w zbiorniku zapasowym jest większe niż w zbiorniku z bakteriami
Czas opróżniania zbiornika jest dłuższy niż czas podwojenia populacji bakterii w idealnych warunkach

Badamy stabilność stanów stacjonarnych. Najpierw policzymy pochodne cząstkowe:

	$(u^*, c^*) = (0, \alpha_2)$	$(u^*, c^*) = \left(\alpha_1 \left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right), \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right)$
$\frac{\partial f(u, c)}{\partial u} = \alpha_1 \left(\frac{c}{1+c} \right) - 1$	$\alpha_1 \left(\frac{\alpha_2}{1+\alpha_2} \right) - 1$	0
$\frac{\partial f(u, c)}{\partial c} = \alpha_1 u \frac{1}{(1+c)^2}$	0	$\frac{1}{\alpha_1 (\alpha_1 - 1)^2}$
$\frac{\partial g(u, c)}{\partial u} = - \left(\frac{c}{1+c} \right)$	$-\frac{\alpha_2}{1+\alpha_2}$	$-\frac{1}{\alpha_1}$
$\frac{\partial g(u, c)}{\partial c} = - \left(\frac{1}{1+c} \right)^2 u - 1$	-1	$-\frac{1}{\alpha_1} (\alpha_2 + 1)$
trA	$\frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2} - 2$	$-\frac{\alpha_2 + 1}{\alpha_1} < 0$
detA	$1 - \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2}$	$\frac{1}{(\alpha_1 (\alpha_1 - 1))^2} > 0$
	Gdy istnieje drugi stan stacjonarny to detA < 0 więc mamy siodło, a gdy detA > 0 to tr A < 0 czyli p. stabilny	Stabilny, istnieje gdy $\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1}$ $\alpha_1 > 1$

Naszkieować obraz fazowy.

Zadanie 1:

Rozważyć model współzawodnictwa:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$

przejdź do wielkości bezwymiarowych
znajdź stany stacjonarne
naszkicuj obraz fazowy

Zadanie 2:

Rozważyć model symbiozy:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$