Líšky, zajace a iné

Peter Bodík
bodik@sturak.sk

Abstrakt

Klasický dynamický systém predátor/korisť (líšky/zajace) je popísaný diferenciálnymi rovnicami. V článku je popísaný stochastický model tohto dynamického systému a jeho správanie je porovnané s numerickým riešením diferenciálnych rovníc. Ďalej je v článku popísaný iný model správania systému predátor/korisť, ktorého správanie je taktiež porovnané s jeho stochastickým modelom.

Úvod

Živé organizmy jedného druhu žijú v spoločenstvách, ktoré sa nazývajú populácie. Viacero rôznych druhov populácií vytvára biologické spoločenstvo. Ekosystém tvorí biologické spoločenstvo spolu s prostredím, v ktorom žije. Každý druh spoločenstva možno charakterizovať jeho početnosťou a možno sledovať ako sa tieto kvantitatívne veličiny menia v čase. Modely spoločenstiev takto vytvorených majú svoju vnútornú dynamiku, ktorá sa nazýva populačnou dynamikou.

Modely spoločenstiev sú obyčajne popísané diferenciálnymi rovnicami. Existujú však aj počítačové experimenty modelujúce živočíšne spoločenstvá, ktoré využívajú stochastický model týchto spoločenstiev. Uvedieme dva základné modely živočíšnych spoločenstiev a porovnáme numerické riešenia diferenciálnych rovníc so správaním stochastických modelov.

1 Systém líška – zajac

Jeden z najjednoduchších modelov popisujúci správanie sa spoločenstva obsahuje dva druhy – líšky (predátori) a zajace (obeť). Tento model navrhli súčasne taliansky matematik Vito Volterra a americký biológ Alfred J. Lotka v 30. rokoch 20. storočia. Obaja si všimli oscilácie počtov predátorov a koristi v rôznych prírodných spoločenstvách. Ak je zajacov dostatok, majú líšky dostatok potravy a môžu sa bez problémov rozmnožovať. Líšky sa časom premnožia natoľko, že zajace začnú vymierať a líšky nebudú mať dostatok jedla. To následne spôsobí vymieranie líšok. Keďže sa zmenšil počet predátorov, zajacom sa začne opäť dariť a celý cyklus sa môže zopakovať.

1.1 Lotkov-Volterrova rovnica

Nech $f(t)$ je počet líšok a $r(t)$ počet zajacov v čase t. Predpokladajme, že bez prítomnosti zajacov (potravy) vymierajú líšky rýchlosťou a a bez prítomnosti líšok sa zajace rozmnožujú rýchlosťou c. Nech d vyjadruje schopnosť líšok požierať zajace a b vyjadruje vplyv množstva potravy na rozmnožovanie líšok. Potom najjednoduchší popis tohto systému je

$$\begin{aligned} \frac{df(t)}{dt} &= f(t)(br(t) - a) \\ \frac{dr(t)}{dt} &= r(t)(c - df(t)) \end{aligned} \tag{1}$$

Tento systém diferenciálnych rovníc má dve stacionárne riešenia: $(f(t), r(t)) = (0, 0)$ a $(f(t), r(t)) = (c/d, a/b)$. Vtedy totiž $df(t)/dt = dr(t)/dt = 0$ a počty zajacov a líšok sa nemenia.

Ak $r(0) = 0$ a $f(0) > 0$, tak $dr(t)/dt = 0$, $df(t)/dt < 0$ a počet líšok po čase tiež klesne na nulu. Ak $f(0) = 0$ a $r(0) > 0$, tak $df(t)/dt = 0$, $dr(t)/dt > 0$ a zajace sa začnú neobmedzene množiť.

Správanie systému pre iné počiatočné hodnoty počtu líšok a zajacov je znázornené na nasledujúcich obrázkoch.

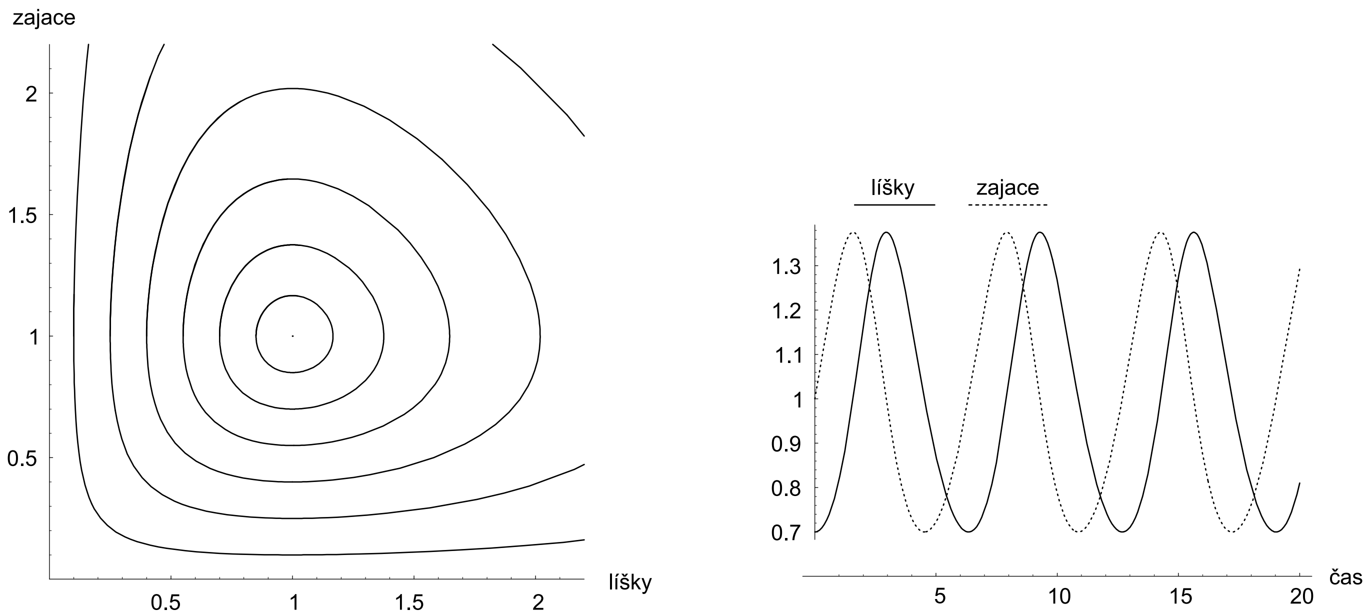
Na obr. 1(a) sú znázornené trajektórie riešení sústavy diferenciálnych rovníc pre rôzne počiatočné podmienky ($a = 1$, $b = 1$, $c = 1$, $d = 1$, počiatočné podmienky $(f(0), r(0))$ sú postupne *zvnútra* $(0.1, 1)$, $(0.25, 1)$, $(0.4, 1)$, $(0.55, 1)$, $(0.7, 1)$, $(0.85, 1)$, $(1, 1)$ – stacionárne riešenie). Obr. 1(b) zobrazuje oscilácie počtu líšok a zajacov v čase.

Na obr. 2 je zobrazené správanie systému pre $a = 1$, $b = 1$, $c = 3$, $d = 1$ a počiatočné podmienky $(0.2, 1)$, $(0.6, 1)$, $(1, 1)$, $(1.4, 1)$, $(1.8, 1)$, $(2.2, 1)$, $(2.6, 1)$, $(3, 1)$ – stacionárne riešenie.

1.2 Stochastický model

Priebeh vzájomného ovplyvňovania líšok a zajacov sa dá modelovať nielen diferenciálnymi rovnicami, ale aj počítačovým experimentom. Popíšeme teraz stochastický model dynamického systému líšok a zajacov, ktorý bude tvoriť základ nášho experimentu.

Počty líšok a zajacov budú vyjadrené celými číslami f a r. Predstavme si, že čas plynie v krokoch a v každom kroku nastane práve jedna z nasledujúcich udalostí: narodí sa líška (s pravdepodobnosťou p_{fb}), zomrie líška (p_{fd}), narodí sa zajac



Obrázok 1: Numerické riešenie systému (1) pre $a = 1$, $b = 1$, $c = 1$, $d = 1$.

(p_{rb}), zomrie zajac (p_{rd}). Určme si teraz pravdepodobnosti jednotlivých udalostí; prepíšme najprv rovnice (1) do nasledovného tvaru:

$$\begin{aligned} \frac{df(t)}{dt} &= bf(t)r(t) - af(t) \\ \frac{dr(t)}{dt} &= cr(t) - dr(t)f(t) \end{aligned} \tag{2}$$

Čím je hodnota $bf(t)r(t)$ väčšia, tým rýchlejšie sa líšky rozmnožujú. Čím je väčšia hodnota $af(t)$, tým rýchlejšie líšky vymierajú. Obdobne pre zajace. Nech sú pravdepodobnosti p_{fb}, p_{fd}, p_{rb}, p_{rd} v pomere $bf(t)r(t) : af(t) : cr(t) : dr(t)f(t)$. Teda,

$$\begin{aligned} p_{fb} &= \frac{bf(t)r(t)}{s} \qquad & p_{fd} &= \frac{af(t)}{s} \\ p_{rb} &= \frac{cr(t)}{s} \qquad & p_{rd} &= \frac{dr(t)f(t)}{s} \end{aligned} \tag{3}$$

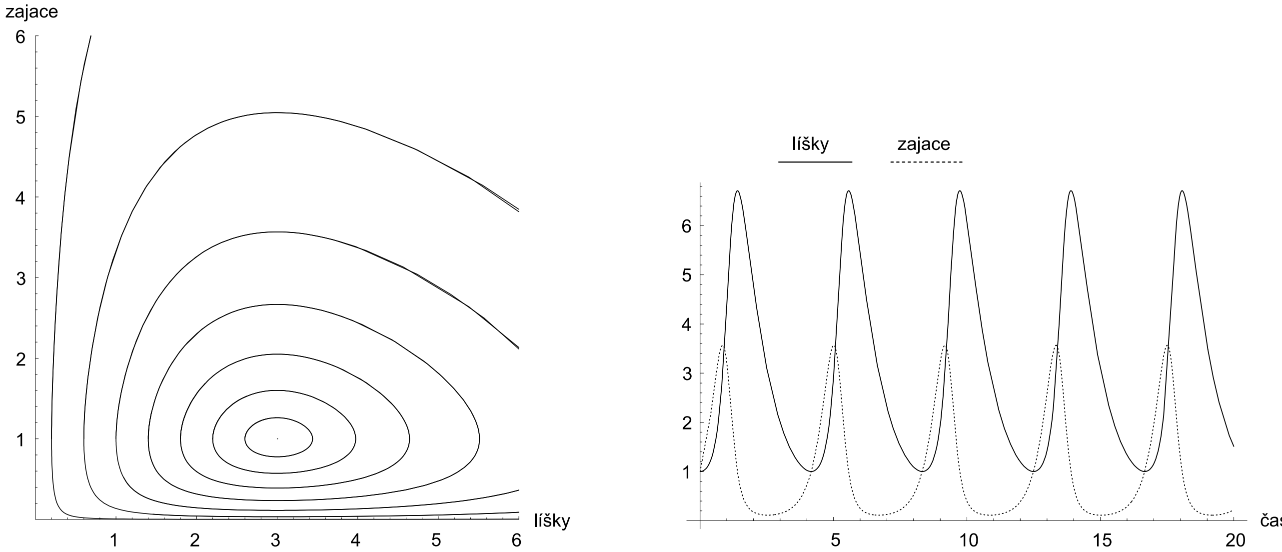
kde $s = bf(t)r(t) + af(t) + cr(t) + dr(t)f(t)$.

V stochastickom modeli teda najprv zvolíme počiatočné hodnoty f a r a potom v každom kroku simulácie zvolíme jednu zo 4 možných udalostí (s pravdepodobnosťami p_{fb}, p_{fd}, p_{rb} a p_{rd}) a následne upravíme hodnoty f a r. Tu je kompletný algoritmus:

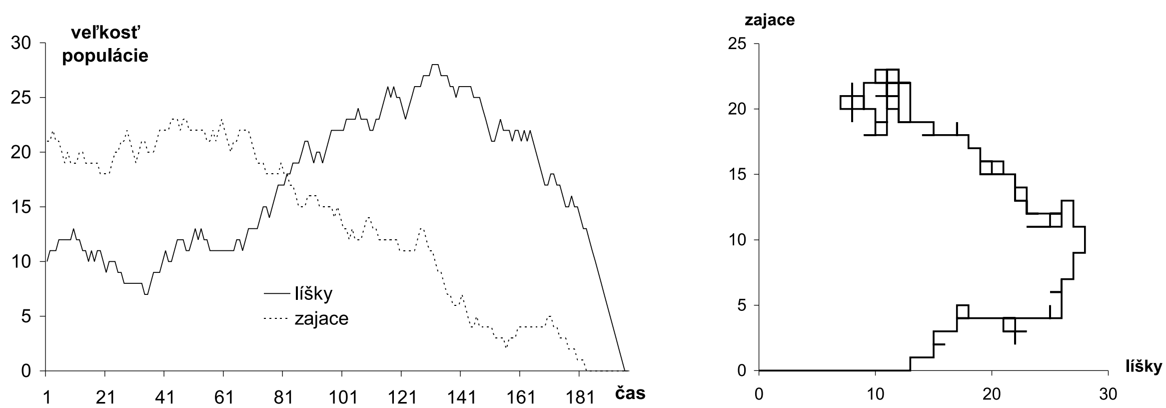
```
a=1; b=1; c=3; d=1; f=10; r=10;
t=0;

while (t < tmax) {

   t++;
   x = rand();

   fb = b*f*r;
   fd = a*f;
   rb = c*r;
   rd = d*f*r;

   s = fb + fd + rb + rd;

   fb /= s;
   fd /= s;
   rb /= s;
   rd /= s;

   if      ( x < fb )          f++;
   else if ( x < fb+fd )       f--;
   else if ( x < fb+fd+rb )    r++;
   else                        r--;

}
```

1.3 Porovnanie správanie deterministického a stochastického modelu

Začnime teraz skúmať správanie stochastického modelu a porovnajme ho so správaním deterministického modelu. Všimnime si najprv dve základné vlastnosti stochastického modelu: (1) ak počet zajacov klesne počas experimentu na 0, počet líšok klesne počas niekoľkých kôl tiež na 0 ($r = 0$, takže $p_{fd} = 1$), (2) ak počet líšok klesne na 0, zajace sa budú neobmedzene množiť ($f = 0$, takže $p_{rb} = 1$). Toto správanie je rovnaké ako pri deterministickom modeli.



Obrázok 2: Numerické riešenie systému (1) pre $a = 1$, $b = 1$, $c = 3$, $d = 1$.



Obrázok 3: Experiment 1

1.3.1 Vymieranie zajacov v stochastickom modeli

Ak pri deterministickom modeli začíname s kladným počtom zajacov a líšok, tak žiaden z týchto druhov už nemôže vymrieť (viď obr. 1,2). V stochastickom modeli však počas experimentu môže nejaký druh vymrieť (viď obr. 3).

Experiment 1: $a = 10$, $b = 1$, $c = 10$, $d = 1$, $f = 10$, $r = 20$, pevné body $(f_p, r_p) = (10, 10)$ (obr. 3). Vidíme, že v kroku 150 mala populácia zajacov veľkosť 4. Na tejto úrovni sa udržala asi 30 kôl, ale potom všetky zajace vymreli. V deterministickom modeli zajace vymrieť nemôžu. V stochastickom modeli však stačí, aby niekoľko kôl po sebe padli *vhodné* náhodné čísla a zajace vymrú.

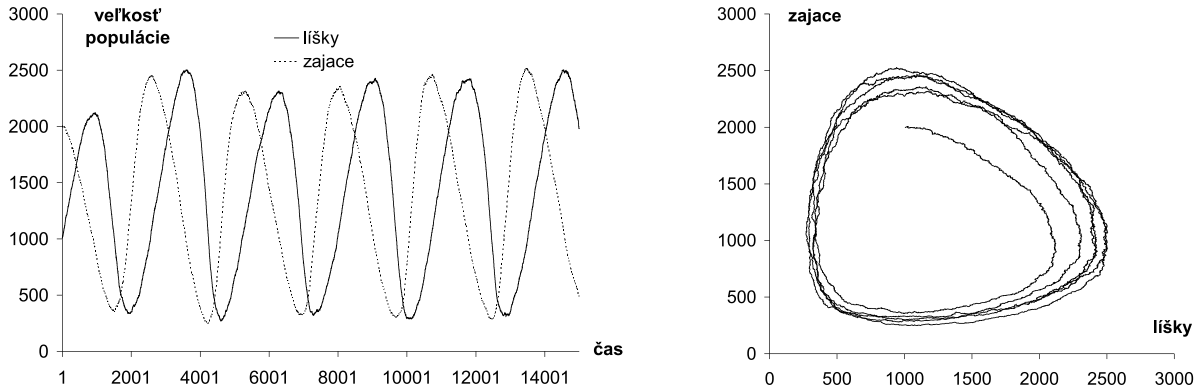
Experiment 2: $a = 1000$, $b = 1$, $c = 1000$, $d = 1$, $f = 1000$, $r = 2000$, pevné body $(f_p, r_p) = (1000, 1000)$ (obr. 4). V tomto experimente sme zväčšili počty líšok a zajacov 100-krát a počas 15000 kôl nevymreli ani líšky ani zajace. Najmenší počet zajacov v tomto experimente bol 250 (čo zodpovedá 2.5 zajacovi v predchádzajúcom experimente). Aby zajace vymreli, museli by *vhodné* náhodné čísla padať až 250 kôl po sebe. Pravdepodobnosť tohto javu je však dostatočne nízka a stochastický model sa v tomto prípade správa podobne ako deterministický.

Aby sme sa vyhli *vymieraniu* líšok alebo zajacov, budú počty líšok a zajacov v nasledujúcich experimentoch rádovo 1000.

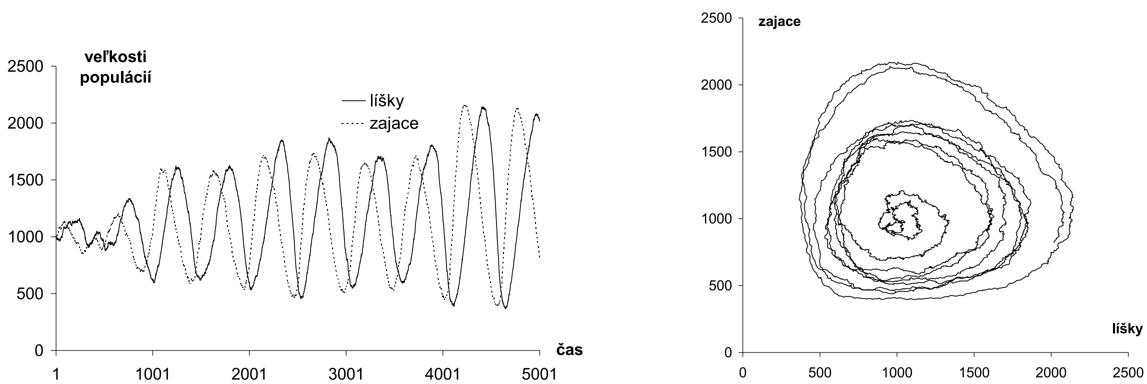
1.3.2 Ekvilibrium stochastického modelu

Čím je charakteristický rovnovážny stav stochastického modelu? V rovnovážnom stave platí $p_{fb} = p_{fd} = p_{rb} = p_{rd}$. Z tejto rovnosti dostávame $f = c/d$ a $r = a/b$. Rovnovážny stav stochastického modelu je teda rovnaký ako pre deterministický model. V nasledujúcom experimente zistíme, ako sa stochastický model správa, ak sa na začiatku nachádza v rovnovážnom stave.

Experiment 3: $a = 1000$, $b = 1$, $c = 1000$, $d = 1$, $f = 1000$, $r = 1000$, pevný bod $(f_p, r_p) = (1000, 1000)$ (obr. 5). Napriek tomu, že experiment sme začínali v pevnom bode daného systému, hneď od začiatku začali veľkosti populácií



Obrázok 4: Experiment 2



Obrázok 5: Experiment 3

oscilovať. Po približne 1000 krokoch oscilovali populácie už o ± 500 jedincov.

Stochastický model sa teda nevie udržať vo svojom pevnom bode. Opäť je to dôsledok použitých náhodných čísel, ktoré vychýlia model zo svojho ekvilibria.

1.3.3 Veľkosť oscilácií populácií

Experiment 4: $a = 5000, b = 5, c = 1000, d = 1, f = 1000$, $r = 1000$, pevný bod $(f_p, r_p) = (1000, 1000)$ (obr. 6). Tento experiment je takmer rovnaký ako experiment 3 – začiatočné veľkosti populácií sú rovnaké, rovnaký je aj pevný bod. V tomto experimente sú však hodnoty a, b 5-krát väčšie ako v predchádzajúcom experimente.

Z obrázku vidíme, že veľkosti populácií stále oscilujú okolo hodnôt $(1000, 1000)$, ale oscilácie v populácii líšok sú oveľa väčšie ako v populácii zajacov. Hodnoty a, b totiž ovplyvňujú veľkosti p_{fb}, f_{fd} a pre väčšie a, b sú aj tieto pravdepodobnosti väčšie. To spôsobuje, že počty líšok sa menia častejšie ako počty zajacov.

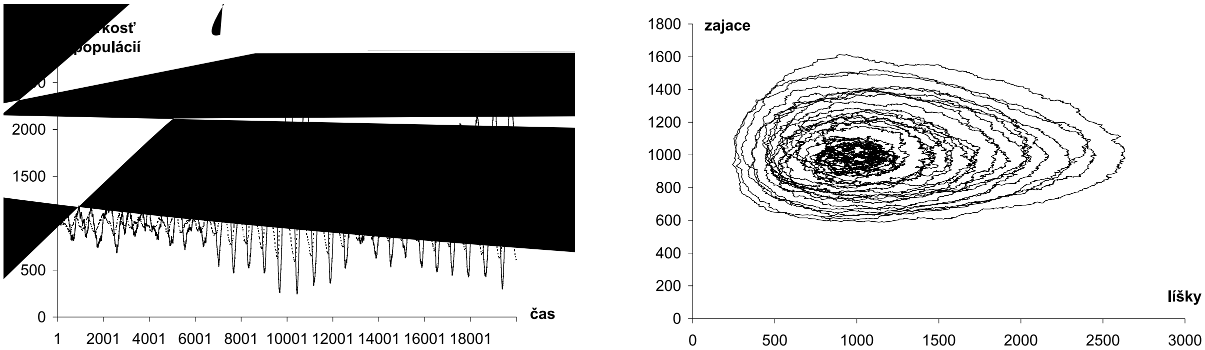
Experiment 5: $a = 1000$, $b = 1$, $c = 1000$, $d = 1$, $f = 800$, $r = 200$, pevný bod $(f_p, r_p) = (1000, 1000)$ (obr. 7). V tomto experimente neboli počiatočné hodnoty pevným bodom modelu. Z obrázkov vidíme, že aj v stochastickom modeli opisujú počty líšok a zajacov podobné trajektórie ako pri deterministickom modeli. V deterministickom modeli však pre rovnaké začiatočné podmienky *obiehali* počty líšok a zajacov po jedinej a vždy rovnakej trajektórii. V stochastickom modeli sa však jednotlivé trajektórie na niektorých miestach takmer dotýkajú (viď obr. 7(b)). Tam môže stochastický model veľmi ľahko *preskočiť* na inú trajektóriu. Opäť vďaka náhodným číslam.

Na obr. 7 sú znázornené 3 časti toho istého experimentu. Na obr. 7(a) sú to kroky 1 - 1000 (počty líšok a zajacov obiehajú po približne rovnakej trajektórii), na 7(b) kroky 6000 - 10000 (trajektórie sa *zväčšujú*) a na obr. 7(c) kroky 14600 - 15120 (najväčšia trajektória počas experimentu 5).

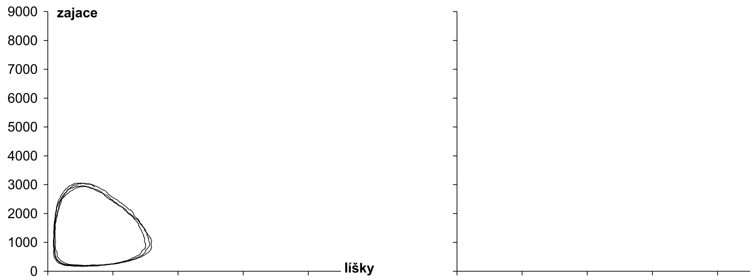
2 Ďalší dynamický systém

Zmeňme teraz Lotkov-Volterrovu rovnicu. Vytvorme model, v ktorom budú líšky vymierať v závislosti od druhej mocniny svojho počtu. Diferenciálne rovnice popisujúce tento model sú nasledovné:

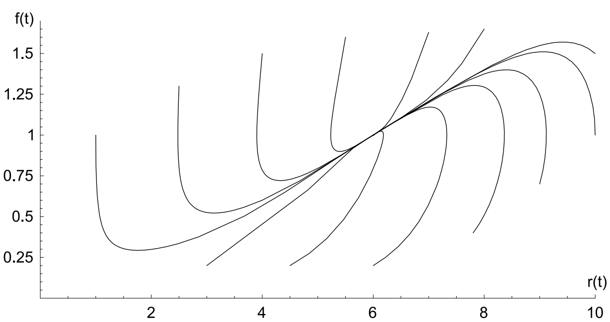
$$\begin{aligned} \frac{dr(t)}{dt} &= r(t)(a - bf(t)) \\ \frac{df(t)}{dt} &= f(t)(br(t) - cf(t)) \end{aligned} \tag{4}$$



Obrázok 6: Experiment 4



Obrázok 7: Experiment 5



Obrázok 9: Fázový portrét dynamického systému (4) pre $a = 1$, $b = 1$, $c = 6$, $c \geq 4b$, stabilné riešenie $(6, 1)$ typu uzol. Počiatočné podmienky $(r(0), f(0)) = (1, 1)$, $(2.5, 1.3)$, $(4, 1.5)$, $(5.5, 1.6)$, $(7, 1.63)$, $(8, 1.65)$, $(10, 1.5)$, $(10, 1)$, $(9, 0.7)$, $(7.8, 0.4)$, $(6, 0.2)$, $(4.5, 0.2)$ a $(3, 0.2)$.

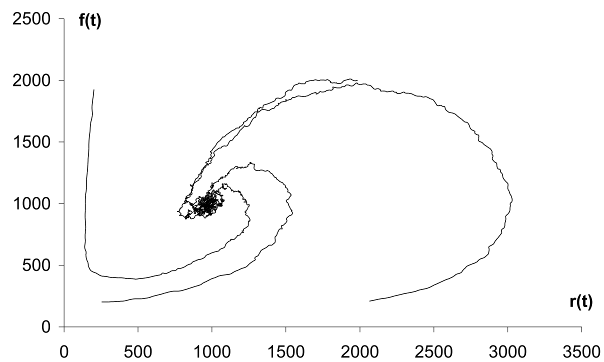
Tento dynamický systém má dve stacionárne riešenia:

$$\vec{a_1} = (0, 0) \qquad \vec{a_2} = \left(\frac{ac}{b^2}, \frac{a}{b}\right) \tag{5}$$

Stacionárne riešenie $\vec{a_1}$ je nestabilné, $\vec{a_2}$ je asymptoticky stabilné. Ak $c \geq 4b$, je $\vec{a_2}$ typu uzol, inak je typu fókus. Numerické riešenie tohto systému je ilustrované na obrázkoch 8 a 9.

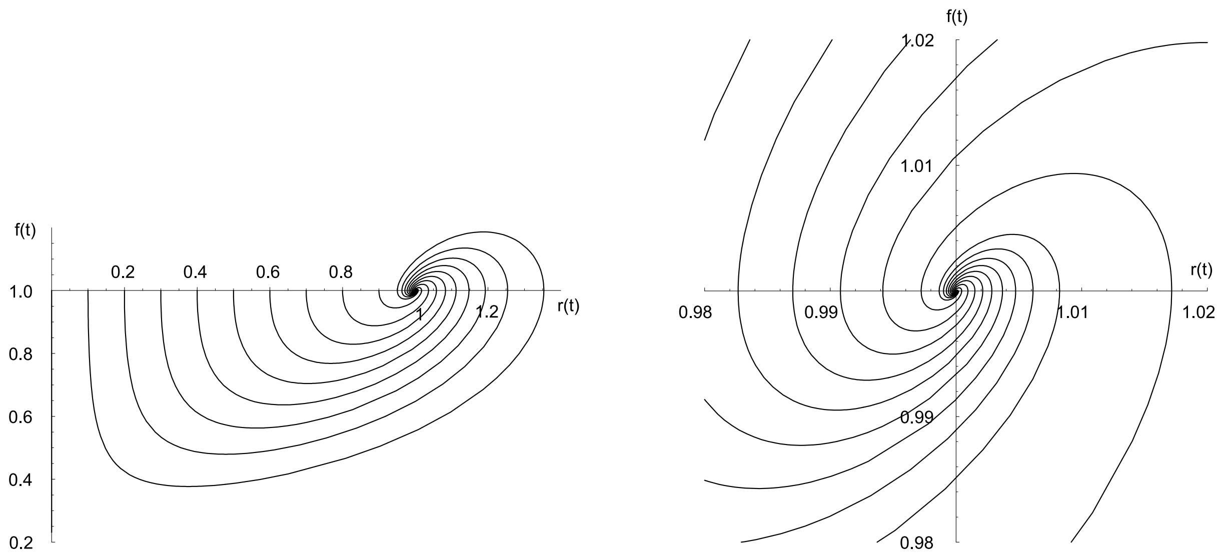
2.1 Stochastický model

Podobne ako v časti 1.2 vytvorme k dynamickému systému (4) stochastický model. Tu je kompletný algoritmus:

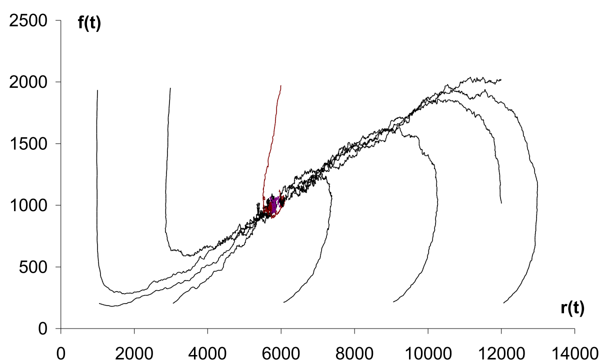


Obrázok 10: Experiment 6.

```
a=1; b=1; c=1; r=1000; f=1000;
t=0;

while (t < tmax) {

   t++;
   x = rand();

   rp = a*r;
   rm = b*r*f;
   fp = b*r*f;
   fm = c*f*f;

   w = rp+rm+fp+fm;
```



Obrázok 8: Fázový portrét dynamického systému (4) pre $a = 1$, $b = 1$, $c = 1$, $c < 4b$, stabilné riešenie $(1, 1)$ typu fókus. Počiatočné podmienky $(r(0), f(0)) = (0.1, 1)$, $(0.2, 1)$, $(0.3, 1)$, $(0.4, 1)$, $(0.5, 1)$, $(0.6, 1)$, $(0.7, 1)$, $(0.8, 1)$, $(0.9, 1)$ a $(1, 1)$.



Obrázok 11: Experiment 7.

```
    rp /= w;
    rm /= w;
    fp /= w;
    fm /= w;

    if      ( i < rp )        r++;
    else if ( i < rp+rm )     r--;
    else if ( i < rp+rm+fp )  f++;
    else                      f--;

}
```

Porovnajme teraz stochastický a deterministický model dynamického systému (4). Podobne ako v časti 1.3 budú aj v nasledujúcich experimentoch počty líšok a zajacov rádovo 1000.

Experiment 6: $a = 10000$, $b = 10$, $c = 10$, stacionárne riešenie $(r_s, f_s) = (1000, 1000)$. Boli vykonané 4 experimenty s počiatočnými hodnotami $(r, f) = (200, 2000)$, $(200, 200)$, $(2000, 200)$ a $(2000, 2000)$. Fázové portréty týchto 4 experimentov sú znázornené na obr. 10(a).

Experiment 7: $a = 10000$, $b = 10$, $c = 60$, stacionárne riešenie $(r_s, f_s) = (6000, 1000)$. Bolo vykonaných 10 experimentov s počiatočnými hodnotami $(r, f) = (1000, 200)$, $(3000, 200)$, $(6000, 200)$, $(9000, 200)$, $(12000, 200)$, $(12000, 1000)$, $(12000, 2000)$, $(6000, 2000)$, $(3000, 2000)$ a $(1000, 2000)$. Fázové portréty týchto 10 experimentov sú znázornené na obr. 10(b).

Ako vidno z obr. 10 experimenty so stochastickým modelom majú podobný priebeh ako numerické riešenie dynamického systému (4). Pri experimente 6 sa trajektórie pomaly stáčajú do seba ako na obr. 8, pri experimente 7 zase smerujú trajektórie do ekvilibria rýchlejšie. Podobne ako na obr. 9.

3 Záver

V častiach 1 a 2 boli predstavené dva modely správania systému predátor/korisť. Oba modely boli popísané diferenciálnymi rovnicami a aj stochastickými modelmi. Stochastické modely sa vykazovali podobné správanie ako numerické riešenia diferenciálnych rovníc. V niektorých prípadoch sa však správanie líšilo: 1) pri malom počte líšok (zajacov) mohla populácia v stochastickom modeli rýchlo vymrieť, 2) stochastické modely sa nevedia udržať vo svojom pevnom bode – veľkosti populácií začnú oscilovať, 3) veľkosť oscilácií počtu líšok/zajacov v stochastickom modeli sa časom mení.

Použitá literatúra

1. V. Kvasnička, J. Pospíchal, P. Tiňo. *Evolučné algoritmy*

2. R. Hitt. *Mathematical and Statistical Modeling*, http://www.mathstat.usouthal.edu/hitt/courses/354/sp01/