

Wybrane modele ekologiczne oraz metody rozwiązywania równań różniczkowych zwyczajnych

Na podstawie:

- Urszula Foryś, *Matematyka w biologii*, Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa 2005.
- Janusz Uchmański, *Klasyczna ekologia matematyczna*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa 1992.
- wykład internetowy "*Quantitative Population Ecology*"
<http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/popecol.html>
- Numerical Recipes, roz. 16.1 „*Runge-Kutta Method*”
<http://www.nrbook.com/a/bookfpdf/f16-1.pdf>

Równanie Malthusa – równanie wzrostu wykładniczego

Zakłada się, że w danym środowisku występuje tylko jeden gatunek, oraz że zasoby środowiska są nieograniczone. Populacja jest jednorodna, osobniki nie umierają.

Równanie Malthusa wyraża się jako:

$$(1) \quad \frac{dN(t)}{dt} = r N(t),$$

gdzie: $N(t)$ - zagęszczenie osobników w chwili t ;

$r > 0$ – współczynnik rozrodczości gatunku.

Aby równanie miało jednoznaczne rozwiązanie niezbędne jest podanie warunku początkowego:

$$N(0) = N_0.$$

Równanie (1) jest równaniem różniczkowym zwyczajnym. Jego rozwiązaniem jest funkcja wykładnicza

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

Uwaga:

W modelu ciągłym nie rozpatruje się liczebności populacji, lecz jej *zagszczenie*, czyli liczbę osobników przypadających na jednostkę powierzchni. Niekiedy można interpretować $N(t)$ jako *masę* danej populacji.

Proces urodzin i śmierci

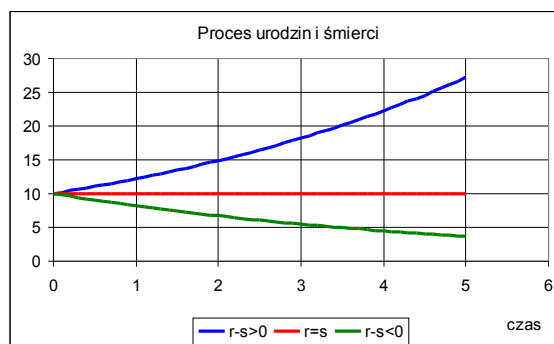
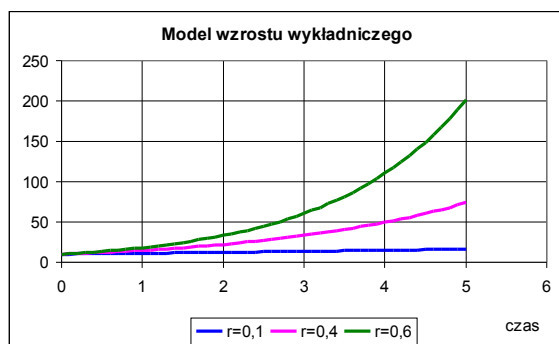
Wprowadzając współczynnik śmiertelności populacji $s > 0$ można zbudować model procesu urodzin i śmierci:

$$(2) \quad \frac{dN(t)}{dt} = (r - s) N(t)$$

Rozwiązaniem tego równania jest funkcja wykładnicza:

$$N(t) = N_0 e^{(r-s)t}$$

Zmiany liczebności populacji zależą od znaku współczynnika $r - s$.



Model logistyczny

W modelu logistycznym wprowadza się ograniczoność zasobów środowiska (pojemność środowiska), co powoduje wystąpienie konkurencji między osobnikami (np. zdobywanie pożywienia, terytorium, itp.).

Równanie logistyczne:

$$(3) \quad \frac{dN(t)}{dt} = r N(t) \left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

gdzie: $N(t)$ - zagęszczenie osobników w chwili t ;

$r > 0$ – współczynnik rozrodczości gatunku;

$K > 0$ – pojemność środowiska.

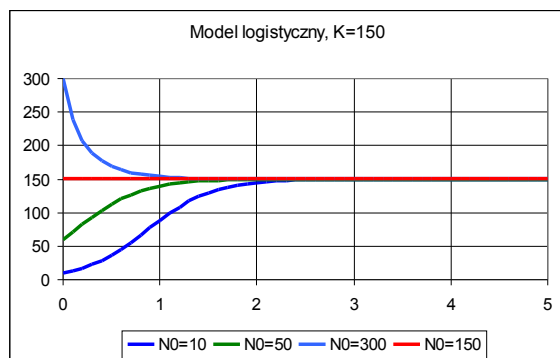
Pojemność środowiska K definiuje się w oparciu o współczynnik konkurencji a , gdzie $a = \frac{r}{K}$.

Zatem współczynnik konkurencji jest wprost proporcjonalny do współczynnika rozrodczości r i odwrotnie proporcjonalny do pojemności środowiska K .

Rozwiązanie równania logistycznego:

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}}.$$

Przy $t \rightarrow \infty$ $N(t) \rightarrow K$ co oznacza, że liczebność populacji stabilizuje się na poziomie odpowiadającym pojemności środowiska.

**Dwuwymiarowe modele ekologiczne – model Lotki-Volterry**

Model dotyczy zmian liczebności populacji dwóch gatunków: ofiar (ang. *prey*) oraz drapieżników (ang. *predator*) żywiących się osobnikami pierwszego gatunku.

Niech: $H(t)$ – zagęszczenie ofiar w chwili t ,

$P(t)$ – zagęszczenie drapieżników w chwili t .

Wtedy populacja dwóch gatunków jest opisana układem równań różniczkowych zwyczajnych:

$$(4) \quad \begin{cases} \frac{dH(t)}{dt} = r H(t) - a H(t) P(t) \\ \frac{dP(t)}{dt} = b H(t) P(t) - m P(t) \end{cases}$$

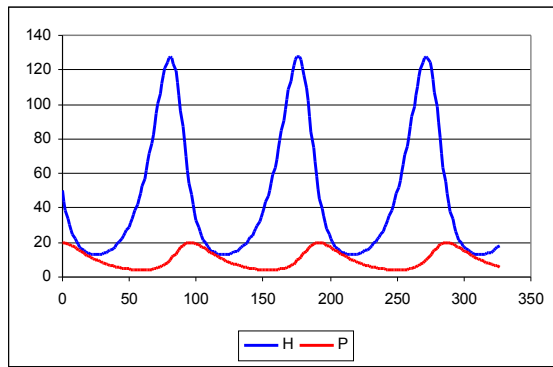
gdzie: r – współczynnik rozrodczości gatunku ofiar

a – współczynnik skuteczności polowań

b – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

m – współczynnik śmiertelności drapieżników

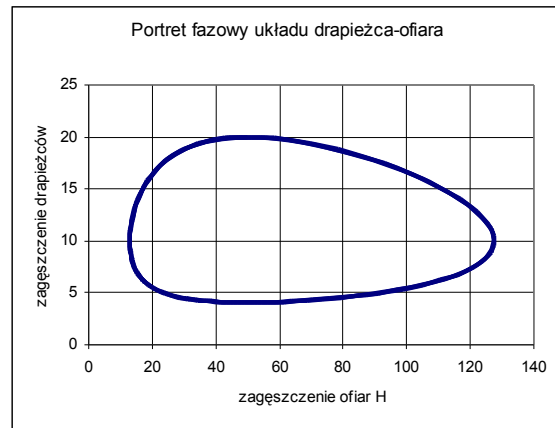
Rozwiązania $H(t)$ i $P(t)$ są funkcjami okresowymi przesuniętymi w fazie.



Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r=0,1$ $a=0,01$, $b=0,001$, $m=0,05$

$H_0=50$, $P_0=20$



Modyfikacje modelu Lotki-Volterry

• Model drapieżnik – ofiara z kryjówkami dla ofiar

Przyjmuje się dodatkowe założenie, że pewna część ofiar jest niedostępna dla drapieżników poprzez wykorzystanie kryjówek. Zakłada się, że liczba ukrywających się ofiar jest stała i oznaczana symbolem z .

Populacja obu gatunków jest opisana za pomocą następująco zmodyfikowanego równania Lotki-Volterry:

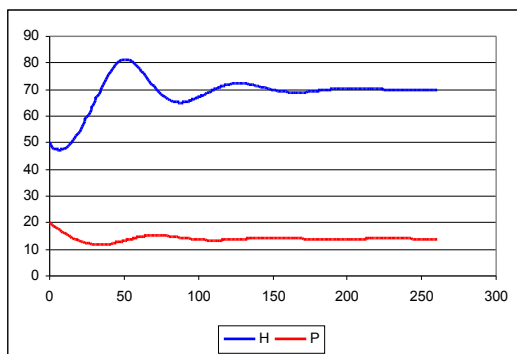
$$(5) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r H - a (H - z) P \\ \frac{dP}{dt} = b (H - z) P - m P \end{cases}$$

gdzie: r – współczynnik rozrodczości gatunku ofiar

a – współczynnik skuteczności polowań

b – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

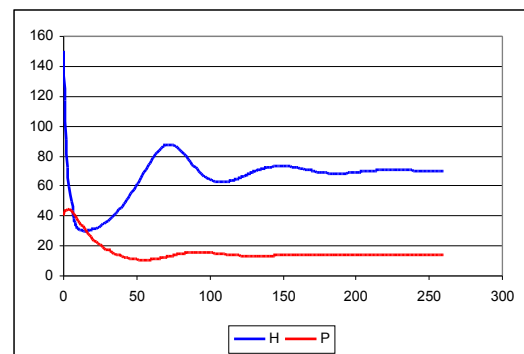
m – współczynnik śmiertelności drapieżników



Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r=0,1$ $a=0,01$, $b=0,001$, $m=0,05$, $z=20$

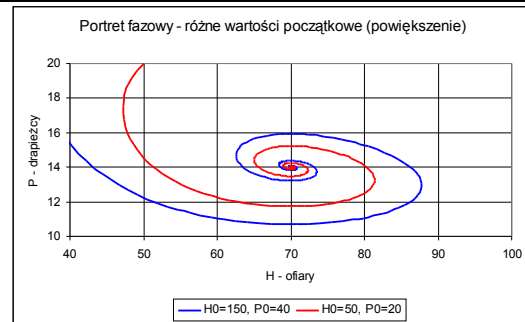
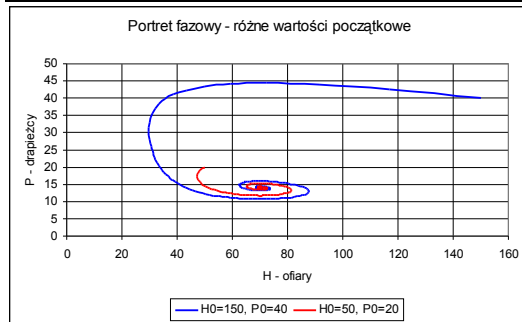
$H_0=50$, $P_0=20$



Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r=0,1$ $a=0,01$, $b=0,001$, $m=0,05$, $z=20$

$H_0=150$, $P_0=40$



• **Model drapieżnik – ofiara z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar**

Przyjmuje się dodatkowe założenie, że wśród ofiar występuje konkurencja spowodowana ograniczonymi zasobami środowiska (na przykład walką o pożywienie) i w związku z tym w równaniu Lotki-Volterry zastępuje się wykładniczy model wzrostu populacji ofiar modelem logistycznym. Pojemność środowiska jest oznaczana symbolem K .

Populacja obu gatunków jest opisana za pomocą następująco zmodyfikowanego układu równań:

$$(6) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r H \left(1 - \frac{H}{K}\right) - a H P \\ \frac{dP}{dt} = b H P - m P \end{cases}$$

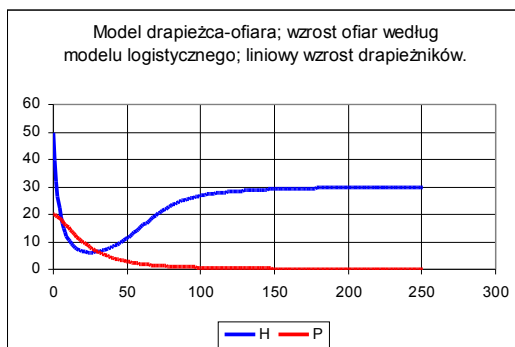
gdzie: r – współczynnik rozrodczości gatunku ofiar

a – współczynnik skuteczności polowań

b – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

m – współczynnik śmiertelności drapieżników

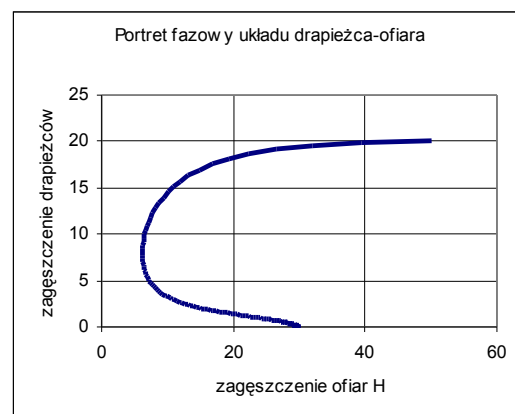
Warto porównać rozwiązania uzyskane dla $K \leq \frac{m}{b}$ oraz dla $K > \frac{m}{b}$.

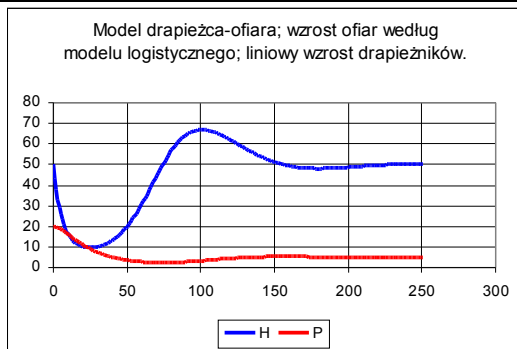


Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r=0,1$ $a=0,01$ $b=0,001$ $m=0,05$ $z=20$

$H_0=50$ $P_0=20$ $K=30$, a zatem $K < m/b$





Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r=0,1$ $a=0,01$, $b=0,001$, $m=0,05$, $z=20$
 $H_0=50$, $P_0=20$, $K=100$, a zatem $K>m/b$

Mutualizm

Układy mutualistyczne między gatunkami powstają gdy każdy z gatunków czerpie korzyści z aktywności partnera (owady – rośliny owadopylne). W klasycznej ekologii matematycznej korzyści te są wyrażane przyrostami zagęszczeń gatunków.

• Mutualizm: Model 1

Populacja obu gatunków jest opisana za pomocą następujących równań:

$$(7) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r_1 H \left(1 - \frac{H}{K_1}\right) + \delta_1 H P \\ \frac{dP}{dt} = r_2 P \left(1 - \frac{P}{K_2}\right) + \delta_2 H P \end{cases}$$

gdzie: r_1, r_2 – współczynniki rozrodczości gatunków

K_1, K_2 – pojemności środowiska dla obu gatunków

δ_1, δ_2 – intensywność dobroczynnych oddziaływań między gatunkami.

Jeśli oddziaływania między gatunkami są silne w porównaniu z oddziaływaniami wewnątrzgatunkowymi, to wtedy mutualistyczne oddziaływanie powoduje nieograniczony wzrost zagęszczeń obu gatunków.

Gdy oddziaływania między gatunkami są słabsze, to wtedy zagęszczenia obu gatunków zbiegają asymptotycznie do wartości równowagowych, których wartości, wskutek dobroczynnego oddziaływania, są większe od pojemności środowiska dla poszczególnych gatunków.

• Mutualizm: Model 2

Bardziej realistyczny jest **model uwzględniający ograniczenia zysków** wynikających z mutualizmu, w którym w wyniku pozytywnego oddziaływania drugiego gatunku zwiększa się pojemność środowiska gatunku pierwszego. Można to opisać w postaci następującego układu równań (May, 1981):

$$(8) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r_1 H \left(1 - \frac{H}{K_1 + \alpha P}\right) \\ \frac{dP}{dt} = r_2 P \left(1 - \frac{P}{K_2 + \beta H}\right) \end{cases}$$

gdzie: r_1, r_2 – współczynniki rozrodczości gatunków

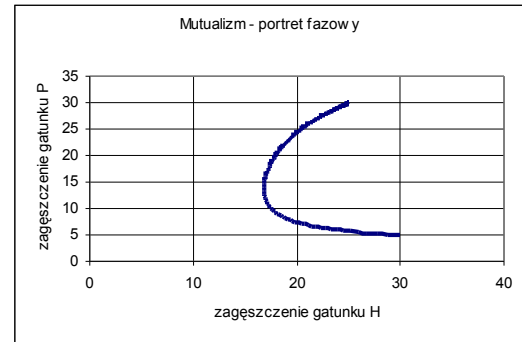
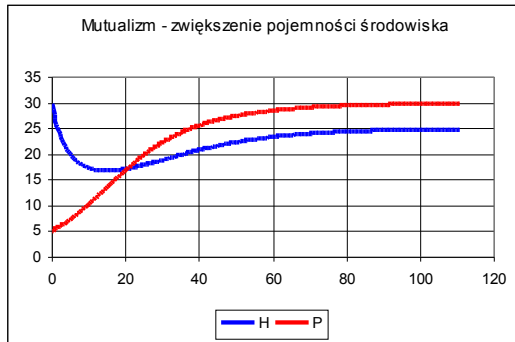
K_1, K_2 – pojemności środowiska dla obu gatunków

α, β – intensywność dobroczynnych oddziaływań między gatunkami.

W modelu tym zakłada się, że każdy z gatunków, jeśli jest izolowany, rozwija się zgodnie z modelem wzrostu logistycznego. Natomiast oddziaływania drugiego gatunku przejawia się modyfikacją pojemności środowiska.

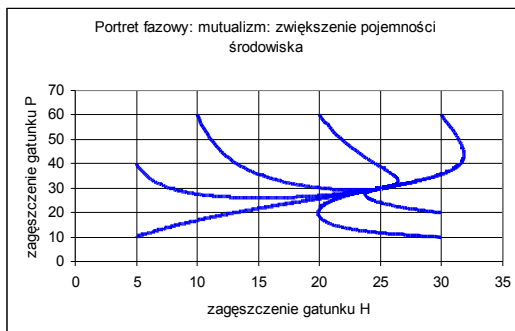
Dla dużych wartości parametrów α, β następuje nieograniczony wzrost zagęszczeń obu gatunków. Natomiast jeśli oddziaływania międzygatunkowe są takie, że zachodzi $\alpha\beta < 1$, to wtedy istnieje położenie równowagi. Wartości równowagowe H^* i P^* wyrażają się wzorami:

$$H^* = \frac{K_1 + \alpha K_2}{1 - \alpha\beta} \quad P^* = \frac{K_2 + \beta K_1}{1 - \alpha\beta}$$

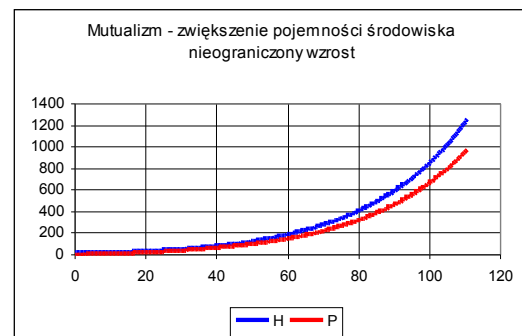


Wyniki uzyskano dla następujących wartości parametrów:

$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=10$, $K_2=20$, $\alpha=0,5$, $\beta=0,4$,
 $H_0=30$, $P_0=5$.



Portret fazowy dla następujących wartości parametrów: $r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=10$, $K_2=20$, $\alpha=0,5$, $\beta=0,4$, oraz różnych warunków początkowych H_0 i P_0 .



$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=10$, $K_2=20$, $\alpha=2$, $\beta=1,2$,
 $H_0=30$, $P_0=5$.

• Mutualizm: Model 3

Można wprowadzić jeszcze inne założenie, opisujące mutualizm, zakładając, że każdy z gatunków bardziej odczuwa dobrodziejstwo partnera gdy jego własne zagęszczenie jest małe. Założenie to można opisać na przykład za pomocą następujących równań (modyfikacja układu (7)):

$$(9) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r_1 H \left(1 - \frac{H}{K_1}\right) + \delta_1 H P e^{-\alpha_1 H} \\ \frac{dP}{dt} = r_2 P \left(1 - \frac{P}{K_2}\right) + \delta_2 H P e^{-\alpha_2 P} \end{cases}$$

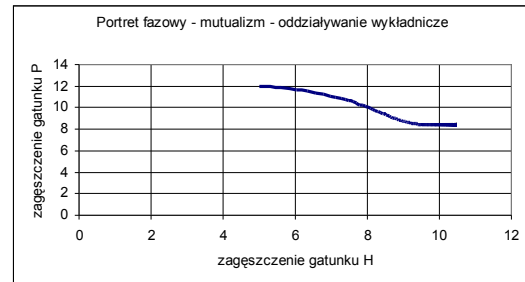
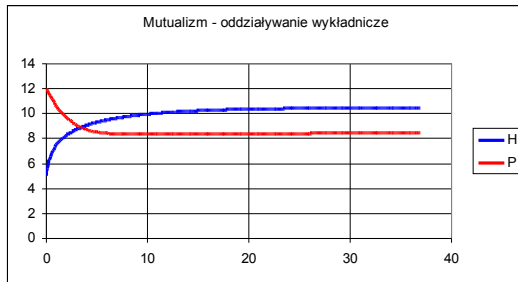
gdzie: r_1, r_2 – współczynniki rozrodczości gatunków

K_1, K_2 – pojemności środowiska dla obu gatunków

δ_1, δ_2 – intensywność dobroczynnych oddziaływań między gatunkami.

α_1, α_2 – parametry (dodatnie).

Człon opisujący związki mutualistyczne dla pierwszego równania jest mały jeśli H jest duże, natomiast dla małych H jego wartość wzrasta. Analogicznie zachowuje się człon mutualistyczny w drugim równaniu, tym razem w zależności od wartości P . Tak opisany układ jest zawsze stabilny, niezależnie od wartości parametrów.



$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=10$, $K_2=5$, $\alpha=2$, $\beta=3$, $H_0=5$,
 $P_0=12$.

Konkurencja

Rozważa się wzajemne oddziaływanie dwóch gatunków, z których każdy przebywając w izolacji podlegałby wzrostowi logistycznemu. Jeśli obydwa gatunki występują równocześnie to pojawia się konkurencja, wpływająca hamująco na wzrost zagęszczenia każdego z gatunków. Przyjmuje się, że ograniczenie szybkości przyrostu w wyniku konkurencji jest proporcjonalne do zagęszczenia każdego gatunku.

Powyższe założenia w postaci matematycznej wyglądają następująco:

$$(10) \quad \begin{cases} \frac{dH}{dt} = r_1 H \left(1 - \frac{H}{K_1}\right) - \delta_1 H P \\ \frac{dP}{dt} = r_2 P \left(1 - \frac{P}{K_2}\right) - \delta_2 H P \end{cases}$$

gdzie: r_1, r_2 – współczynniki rozrodczości gatunków;

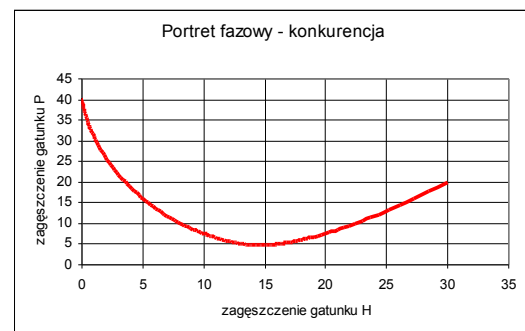
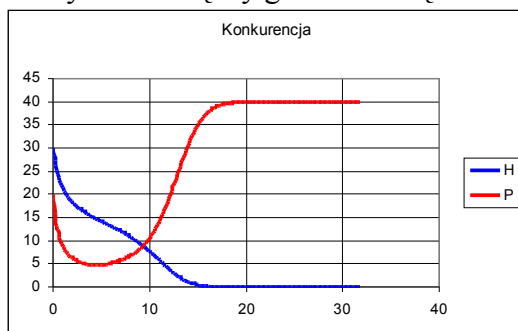
K_1, K_2 – pojemności środowiska dla obu gatunków;

δ_1 – miara podatności gatunku H na konkurencję ze strony gatunku P ;

δ_2 – miara podatności gatunku P na konkurencję ze strony gatunku H ;

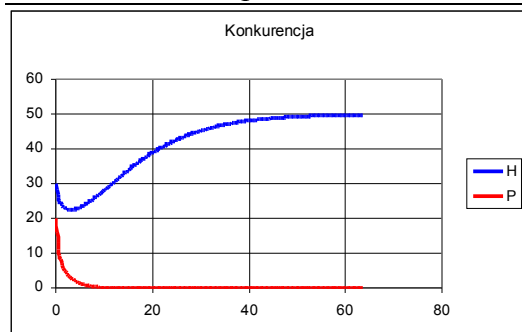
Również ten model został zaproponowany przez Lotkę i Volterre.

W większości przypadków w wyniku konkurencji następuje wyginięcie jednego gatunku. Natomiast trwałe współwystępowanie obu gatunków jest możliwe tylko wtedy, gdy oddziaływania między gatunkami są słabe.

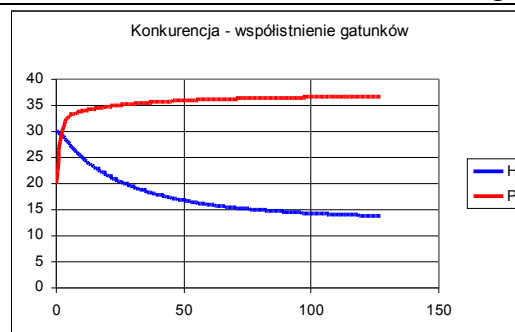


Wyginięcie gatunku H

$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=50$, $K_2=40$, $\delta_1=0,03$, $\delta_2=0,06$,
 $H_0=30$, $P_0=20$.

**Wyginięcie gatunku P**

$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=50$, $K_2=40$, $\delta_1=0,02$, $\delta_2=0,06$,
 $H_0=30$, $P_0=20$.

**Współwystępowanie gatunków**

$r_1=0,1$ $r_2=0,1$, $K_1=50$, $K_2=40$, $\delta_1=0,002$, $\delta_2=0,006$,
 $H_0=30$, $P_0=20$.

Metody numeryczne rozwiązywania równań różniczkowych zwyczajnych – podstawowe wzory

Numeryczne rozwiązanie równania różniczkowego zwyczajnego:

$$\frac{dy(t)}{dt} = f(t, y(t))$$

z warunkiem początkowym

$$y(t_0) = y_0$$

polega na wyznaczeniu dyskretnych wartości $y_n = y(t_n)$, $n=1,2,\dots$. Kolejne punkty t_{n-1} i t_n znajdują się w odległości h ; h jest nazywane krokiem całkowania.

Metoda Eulera

Najprostszą (ale najmniej dokładną) metodą jest metoda Eulera.

$$y_n = y_{n-1} + h f(t_{n-1}, y_{n-1})$$

W szczególności:

$$y_1 = y_0 + h f(t_0, y_0),$$

$$y_2 = y_1 + h f(t_1, y_1), \text{ itd.}$$

Metody Runge-Kutty

Znacznie lepszą jakość rozwiązania przybliżonego uzyskuje się poprzez:

$$k_1 = h f(t_{n-1}, y_{n-1})$$

$$k_2 = h f(t_{n-1} + 0,5h, y_{n-1} + \frac{k_1}{2})$$

$$y_n = y_{n-1} + k_2$$

Jest to **metoda Runge-Kutty drugiego rzędu**.

Najpopularniejszą i bardzo często wykorzystywaną w praktyce metodą jest metoda **Runge-Kutty czwartego rzędu**.

$$k_1 = h f(t_{n-1}, y_{n-1})$$

$$k_2 = h f(t_{n-1} + 0,5h, y_{n-1} + \frac{k_1}{2})$$

$$k_3 = h f(t_{n-1} + 0,5h, y_{n-1} + \frac{k_2}{2})$$

$$k_4 = h f(t_{n-1} + h, y_{n-1} + k_3)$$

$$y_n = y_{n-1} + \frac{k_1}{6} + \frac{k_2}{3} + \frac{k_3}{3} + \frac{k_4}{6}$$

Dla naszych potrzeb wystarczająca będzie metoda rzędu drugiego.

Podane metody można stosować również do **układów** równań różniczkowych zwyczajnych.

Wszystkie wyniki przedstawione w tym opracowaniu zostały wyznaczone w sposób przybliżony z wykorzystaniem metody Rungego-Kutty drugiego rzędu. Obliczenia i rysunki wykonano w arkuszu kalkulacyjnym Excel.