

Пространствен модел на Никълсън-Бейли

СУ-ФМИ, Въведение в изчислителната биология (2019)

През 30-те години на XX век Никълсън и Бейли разработват дискретен модел, който описва популационната динамика на насекомо (гостоприемник) и неговия паразитоид (друго насекомо, например паразитна оса). Паразитните оси снасят яйца в гостоприемника, който загива при завършването на жизнения цикъл (излюпване) на следващото поколение паразитоиди. Паразитоидите са интересни организми, защото от една страна приличат на паразитите, тъй като растат в гостоприемника, а от друга – на хищниците, тъй като при излюпването на поколенията им унищожават гостоприемника.

Класически модел. Класическият модел на Никълсън-Бейли е зададен със система от диференчни уравнения, описващи взаимодействието между двете популации.

$$\begin{aligned}N_{t+1} &= \lambda N_t \exp(-aP_t) \\ P_{t+1} &= cN_t(1 - \exp(-aP_t))\end{aligned}$$

Променливите N_t и P_t представляват гъстотите на популациите от гостоприемници и паразитоиди в t -то поколение.

Ако приемем срещите между гостоприемник и паразитоид за случайни, вероятността гостоприемник да избяга от паразитоид може да бъде зададена с $\exp(-aP_t)$, където a е константа на пропорционалност. По подобен начин, вероятността за заразяване се дава от $(1 - \exp(-aP_t))$. Параметърът c описва броя на паразитоидите, които се излюпват от заразения гостоприемник, а λ е скоростта на възпроизводство на гостоприемника.

В лекцията доказахме, че равновесната точка на класическия модел на Никълсън-Бейли е неустойчива. Симулацията на модела показва, че динамиката се характеризира с неустойчиви колебания с нарастваща амплитуда, докато популацията не се срине. Започвайки от стойности близки до равновесната точка, траекторията на популациите достига стойности, близки до 0, т.е. популациите се свиват и изчезват.

Пространствен модел. Важен фактор, който класическият модел на Никълсън-Бейли пренебрегва, е пространството. Пространството може да бъде пренебрегнато, ако популациите се смятат за добре смесени в глобален смисъл. Това допускане обаче невинаги може да бъде оправдано в реални условия. Взаимодействието между популациите и разпространението на потомството им може да бъде локално.

Моделът на Никълсън-Бейли може да бъде разширен, за да включва пространството, в което се разпространяват популациите. За тази цел разглеждаме пространствена мрежа (с размер $n \times n$), на която се осъществява динамиката на Никълсън-Бейли.

В полето с координати (i, j) от мрежата динамиката се задава с простия модел на Никълсън-Бейли от лекцията, но освен това позволяваме на гостоприемниците и паразитоидите да се разпространяват във всички непосредствено съседни полета (със скорости на разпространение d_n и d_p). Математически пространственият модел се задава от следните уравнения

$$\begin{aligned}N_{i,j}(t+1) &= \lambda N_{i,j}^*(t) \exp(-aP_{i,j}^*(t)) \\ P_{i,j}(t+1) &= cN_{i,j}^*(t)[1 - \exp(-aP_{i,j}^*(t))]\end{aligned}$$

където долният двоен индекс показва полето (i, j) от мрежата, а поколенията са посочени в скоби.

$$N_{i,j}^*(t) = (1 - d_n)N_{i,j}(t) + \frac{d_n}{8} \sum_{k,l} N_{k,l}(t)$$

$$P_{i,j}^*(t) = (1 - d_p)P_{i,j}(t) + \frac{d_p}{8} \sum_{k,l} P_{k,l}(t)$$

където сборът е над всичките 8 непосредствено съседни на (i, j) полета (т.е. $(i-1, j-1), \dots, (i+1, j+1)$). Този модел е изцяло детерминистичен.

В следните 3 варианта на задачите трябва да напишете скрипт, който изпълнява пространствения модел на Никълсън-Бейли за двумерна решетка с размери $n \times n$.

Необходимо е да наложите гранични условия за разпространението на индивидите в клетките по ръба на мрежата. Експериментирайте с условия на фон Нойман (отражение, т.е. необходимо е да се промени формулата за $N_{i,j}, P_{i,j}$, ако поне един от индексите $i, j = 1$ или n) и периодични условия (т.е. индивидите, излизащи от лявата страна на решетката се появяват от дясната ѝ страна и.т.н, т.е. $N_{1,j} = N_{n,j}, N_{j,1} = N_{j,n}$ и.т.н.).

В зависимост от избраните гранични условия трябва да изведете формула за движението на популациите в клетките по границата на решетката.

Вариант А.

1. Как пространствената скорост на разпространение на гостоприемниците и паразитоидите оказва влияние върху динамиката на популацията на пространствения модел? Дефинирайте бинарна променлива $(1/0)$, която съответства на съвместно съществуване или изчезване за различни комбинации от двете скорости на разпространение. Изобразете резултатите в двумерна диаграма на параметричното пространство (d_n, d_p) (т.е. в координатна система с оси, съответстващи на двата параметъра d_n, d_p и оцветете съответното поле (d_n, d_p) в цвят отговарящ на стойността на бинарната променлива).

2. В режима на устойчиво съвместно съществуване, изобразете общата гъстота на двете популации като функция на двата параметъра.

3. Въведете локално изчезване в моделите посредством гранична стойност `cutoff`, под която гъстотата на популацията в дадена клетка се приема за нула. Как се променя динамиката на модела при допускане за локално изчезване?

Упътване: Логическа операция върху матрицата (например $h < \text{cutoff}$) връщат матрица от логически стойности; умножението с логически стойности действа като `TRUE = 1` и `FALSE = 0`.

4. Повторете същия числен експеримент, като промените стойностите на λ, a или c . Наблюдавайте ли някакви закономерности?

Вариант Б.

1. Задайте фиксирани стойности d_n, d_p за скоростите на разпространение. Дефинирайте бинарна променлива $(1/0)$, която съответства на съвместно съществуване или изчезване за различни комбинации от двете скорости на разпространение. Променете размерността n на решетката и тествайте ефекта върху вероятността за съвместно съществуване на популациите. Изобразете резултатите в едномерна диаграма на параметричното пространство (на всяка стойност $n - 0/1$).

2. Каква е връзката между общата гъстота на популациите в пространствения модел и (неустойчивата) равновесна точка в класическия модел?

-
3. Като се има предвид неустойчивостта на системата, началните условия могат да окажат силно влияние върху резултата в пространствения модел. Направете симулации при различни начални условия.

Упътване: Използвайте функция-генератор на случайни (но положителни!) стойности, за да генерирате произволни начални стойности за гъстотата на популациите във всяка клетка. Или пък инициализирайте системата с ненулеви стойности на популациите само в една (или няколко случайно избрани) клетки.

4. Повторете същия числен експеримент, като променяте стойностите на λ , a или c .
Наблюдавате ли някакви закономерности?

Вариант В. Изследват се различни варианти на самоограничаване на растежа на популациите и как това допускане влияе върху пространствената динамика.

1. Въведете в класическия модел „устойчиви“ паразитоиди (т.е. малък дял от популацията $0 < k < 1$, който оцелява дори при липса на гостоприемници в съответната клетка). Обяснете как се променят уравненията на класическия модел. Покажете как това допускане влияе върху устойчивостта на равновесната точка при класическия модел.
2. Сега изследвайте промяната в динамиката на пространствения модел. Изберете фиксирани стойности d_n, d_p за скоростите на разпространение и сравнете динамиката на класическия модел и на модела с „устойчиви“ паразитоиди.
3. Въведете самоограничаване на растежа при популацията на гостоприемника (с помощта на кривата на Рикер $N_{t+1} = N_t \exp(r(1 - N_t/K) - aP_t)$). Обяснете какво се променя в модела.
4. Сега изследвайте промяната в динамиката на пространствения модел. Изберете фиксирани стойности d_n, d_p за скоростите на разпространение и сравнете динамиката на класическия модел и модела със самоограничаване на растежа при популацията на гостоприемника.