Sveučilište u Zagrebu
Fakultet kemijskog inženjerstva i tehnologije
Zavod za matematiku

SEMINARSKI RAD
Natjecateljski Lotka – Volterra model

STUDIJ: Diplomski studij Ekoinženjerstvo
KOLEGIJ: Uvod u matematičke metode u inženjerstvu

PREDMETNI NASTAVNIK:
Dr. sc. Ivica Gusić, redovni profesor

ASISTENT:
Dr. sc. Miroslav Jerković, viši asistent

STUDENTI:
Martina Sojčić
Tea Šćulac

Zagreb, svibanj 2010. godine

SADRŽAJ

1. Uvod

Organizmi rastu, razmnožavaju se, migriraju i umiru. Na njih utječu uvjeti u kojima žive i resursi koje koriste. No, niti jedan organizam ne živi u izolaciji. Svaki organizam, bar dio svog života provede kao član populacije sastavljene od jedinki iste vrste. Jedinke pojedine vrste imaju veoma slične potrebe za preživljavanje, rast i razmnožavanje; ali njihova zajednička potreba za istim resursima može uzrokovati iscrpljivanje zaliha. Tada se jedinke bore međusobno za resurse, te dio njih postaje lišen resursa.

Međuvrsno natjecanje odnosi se na natjecanje između dvije ili više vrsta za neki ograničavajući resurs. Taj ograničavajući resurs može biti hrana, prostor, partneri za parenje, mjesta za gniježđenje, dakle sve ono za čim je veća potražnja, nego opskrba. Kada je jedna vrsta bolji natjecatelj, međuvrsno natjecanje negativno utječe na druge vrste tako da im se smanjuje veličina populacije i/ili stopa rasta, što onda utječe na dinamiku populacije natjecatelja.

Natjecateljski Lotka – Volterra model je jednostavan matematički model koji se koristi kako bi se shvatilo kako različiti faktori utječu na ishod natjecateljskog međudjelovanja. Natjecateljska međudjelovanja između organizama mogu imati veliki utjecaj na razvoj vrsta, strukturu zajednica (koje vrste mogu istodobno postojati, koje ne mogu, relativna gustoća itd.), i na raspodjelu vrsta (kada se koja vrsta pojavljuje). Modeliranje ovakvih međudjelovanja omogućuje korisne okvire za predviđanje ishoda.

2. Natjecateljski Lotka – Volterra model

Oblik jednadžbe sličan je Lotka – Volterrinom modelu grabežljivac – plijen, dakle svaka vrsta u svojoj jednadžbi ima izraz za utjecaj na samog sebe i izraz za međusoban utjecaj s drugom vrstom. Rješenje osnovnog populacijskog modela kod problema grabežljivac – plijen vodi na eksponencijalnu funkciju, a kod natjecateljskog modela dobiva se sustav logističkih jednadžbi koje nemaju eksplicitno rješenje.

Bit međuvrsnog natjecanja je u tome da jedinke jedne vrste imaju smanjenu plodnost, stopu preživljavanja ili rasta kao rezultat iskorištavanja resursa ili ometanja jedinkama druge vrste.

2.1. Jednodimenzionalni sustav

Postavlja se pitanje pod kojim uvjetima dvije vrste mogu ko-egzistirati i pod kojim uvjetima jedna vrste pobjeđuje drugu. Stoga, logistički populacijski model, kada ga koriste ekolozi, najčešće ima sljedeći oblik:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

gdje su:

N- veličina populacije,

t – vrijeme,

K – kapacitet nosivosti,

r – stopa rasta.

Ova logistička jednadžba predstavlja stupanj rasta populacije, koja je ograničena natjecanjem unutar jedne vrste (unutarvrsno - kad se članovi određene vrste natječu jedni protiv drugih).

Prvi član desne strane jednadžbe, rN (umnožak stope rasta i veličine populacije) opisuje porast populacije u odsutnosti natjecanja. Drugi član ((K-N)/K) uključuje natjecanje unutar vrste te ima vrijednost između 0 i 1. Kako se veličina populacije N približava kapacitetu nosivosti K, vrijednost u brojniku (K-N) postaje manja, ali nazivnik K ostaje isti pa taj izraz postaje manji. Ovaj izraz pokazuje da se rast populacije usporava porastom veličine populacije, sve dok populacije ne dosegne kapacitet nosivosti. Drugim riječima, krivulja rasta populacije opisana logističkom jednadžbom je sigmoida i stupanj rasta ovisi o gustoći populacije.

2.2. Dvodimenzionalni sustav

U logističkom dinamičkom modelu, kada imamo dvije populacije N_1 i N_2, u osnovnoj Lotka – Volterra jednadžbi dodaje se i izraz za izračun međusobnog utjecaja dviju vrsta (međuvrsno natjecanje). Prema tome Lotka - Volterra natjecateljski model ima slijedeći izraz:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1}\right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2}\right)$$

α_{12} – utjecaj vrste 2 na populaciju vrste 1,
α_{21} – utjecaj vrste 1 na populaciju vrste 2.

Glavna razlika je dodatak izraza koji uključuje koeficijent natjecanja α. Koeficijent natjecanja predstavlja utjecaj koji jedna vrsta ima na drugu: α_{12} predstavlja utjecaj vrste 2 na vrstu 1, a α_{21} predstavlja utjecaj vrste 1 na vrstu 2 (prvi broj u indeksu uvijek se odnosi na vrstu na koju se utječe).

U prvoj jednadžbi Lotka –Volterra modela za međuvrsno natjecanje, utjecaj koji vrsta 2 ima na vrstu 1 (α_{12}) pomnožen je s veličinom populacije vrste 2 (N_2). Kada je $\alpha_{12}<1$, utjecaj vrste 2 na vrstu 1 manji je nego utjecaj vrste 1 na vlastite članove. I obrnuto, kada je $\alpha_{12}>1$, utjecaj vrste 2 na vrstu 1 veći je nego utjecaj vrste 1 na vlastite članove.
Stoga, umnožak koeficijenta natjecanja α_{12} i veličine populacije vrste 2 (N_2), predstavlja utjecaj ekvivalentnog broja članova vrste. Isto vrijedi i za izraz $\alpha_{21}N_1$ u drugoj jednadžbi.

2.3. N (veći broj) vrsta

Ovaj model može se odnositi na bilo koji broj vrsta koje se natječu jedna protiv druge. Može se smatrati da su populacije i stope rasta vektori, a međusobni odnosi matrice.
Onda jednadžba za bilo koji broj vrsta *i* postaje:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - \sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij} N_j}{K_i} \right)$$

Ili, ako je nosivi kapacitet uključen u matricu međusobnih utjecaja (ne mijenja se jednadžba, već samo način definiranja matrice međusobnih utjecaja):

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij} N_j \right)$$

N(bez indeksa) – ukupni broj vrsta koje utječu jedna na drugu.
Radi jednostavnosti svi utjecaji vrste samog na sebe α_{ii} iznose 1.

2.4. Moguća dinamika

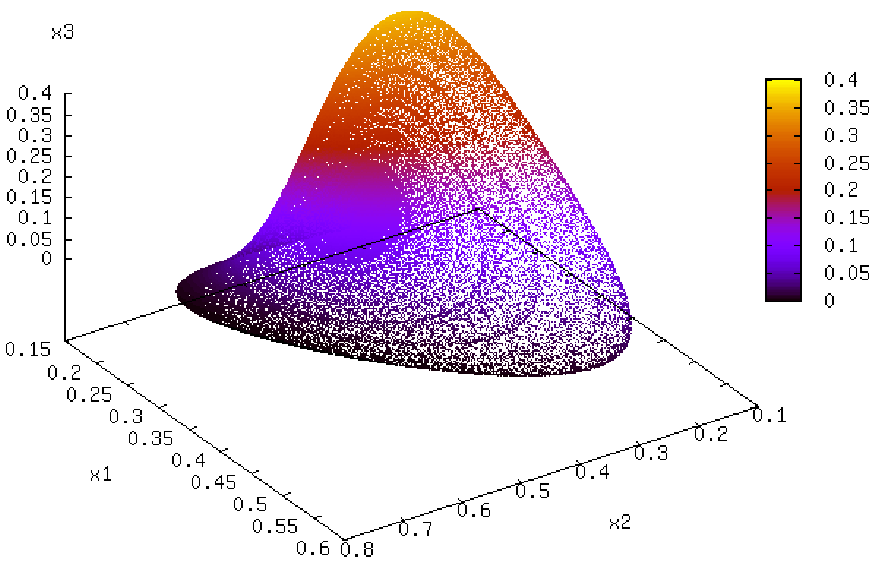
Definicija natjecateljskog Lotka – Volterra modela pretpostavlja da su sve vrijednosti u matrici međusobnih utjecaja pozitivne ili jednake nuli ($\alpha_{ij} \geq 0$ za sve *i,j*). Određeni zaključci o ponašanju u sustavu mogu se donijeti ako se pretpostavi da će populacija bilo koje vrste porasti u odsutnosti natjecanja (osim ako već nije dosegla nosivi kapacitet ($r_i > 0$ za sve *i*)). Prema tome, populacija svih vrsta biti će u granici između 0 i 1 cijelo vrijeme ($0 \leq N_i \leq 1$, za sve *i)* ukoliko je populacija na početku bila pozitivna.

2.4.1. Četverodimenzionalni primjer:

Jedan od četverodimenzionalnih primjera natjecateljskog Lotka – Volterra sustava opisan je tako da su stopa rasta i matrica međusobnih utjecaja zadani ovako:

$$r_i = \begin{bmatrix} 1 \\ 0.72 \\ 1.53 \\ 1.27 \end{bmatrix} \quad \alpha_{ij} = \begin{bmatrix} 1 & 1.09 & 1.52 & 0 \\ 0 & 1 & 0.44 & 1.36 \\ 2.33 & 0 & 1 & 0.47 \\ 1.21 & 0.51 & 0.35 & 1 \end{bmatrix}.$$

Ovaj sustav je kaotičan i ima najveći Ljapunovljev eksponent koji iznosi 0.0203. Prema tome, ovo je primjer kaotičnog Lotka – Volterra natjecateljskog dinamičkog sustava najmanje moguće dimenzije, odnosno za sustave sa dvije ili tri vrste nema kaosa.

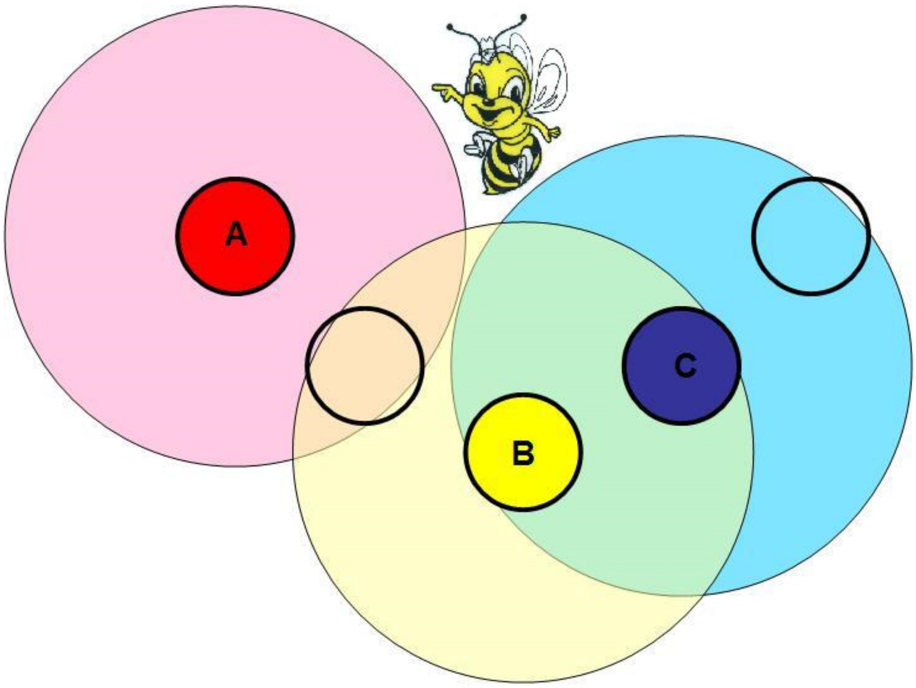


Slika 1. Grafički prikaz natjecateljskog četverodimenzionalnog Lotka – Volterra sustava

2.5. Prostorna razdioba

Postoji puno situacija gdje jačina međusobnog utjecaja vrsta ovisi o fizičkoj udaljenosti ili odvojenosti.

Zamislimo koloniju pčela na polju. Izrazito će se natjecati za hranu s kolonijama u blizini, slabo s udaljenim kolonijama dok se s onima jako udaljenima neće natjecati. No, to ne znači da se te jako udaljene kolonije mogu ignorirati. Postoji prenosivi efekt koji se prenosi kroz sustav. Ako kolonija A međudjeluje s kolonijom B, kolonija B s kolonijom C, tada C utječe na A kroz B. Zato ako se natjecateljska Lotka – Volterra jednadžba koristi za modeliranje ovakvih sustava, mora uključiti ovakve prostorne strukture.



Slika 2. Ilustracija prostorne strukture u prirodi

3. Primjena Lotka – Volterra modela

3.1. Osnovna ponašanja pojedine vrste

Kako bi se shvatila predviđanja natjecateljskog Lotka - Volterra modela, korisno je pogledati grafičke prikaze koji pokazuju kako se veličina pojedine populacije povećava ili smanjuje ovisno o različitim početnim kombinacijama gustoće vrsta (npr. niski N_1 i niski N_2, visoki N_1 i niski N_2 itd.). Ovakvi grafički prikazi prikazuju koordinatni prostor u kojem je gustoća vrste 1 označena na osi – x, a gustoća vrste 2 na osi – y. Svaka točka u grafu predstavlja vrijednosti gustoće vrsta. Za svaku vrstu postoji pravac koji se naziva nulta izoklina (*zero isocline*). Na primjer, nulta izoklina vrste 1 predstavlja vrijednosti gustoće vrsta gdje je brzina promjene populacije vrste 1 jednaka nuli.

Nulta izoklina pojedine vrste izračunava se namještanjem da je stopa rasta (dN/dt) jednaka nuli i rješava se za N.

Prema tome:

$$\frac{dN_1}{dt} = 0$$

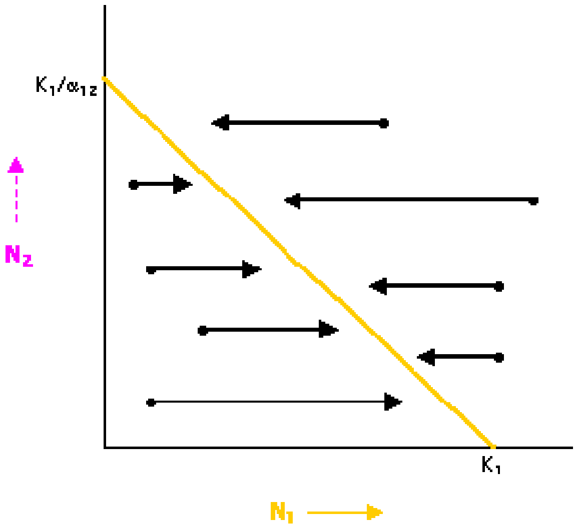
$$\frac{dN_2}{dt} = 0$$

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0 \quad \rightarrow \quad N_2 = -\left(\frac{1}{\alpha_{12}}\right)N_1 + \frac{K_1}{\alpha_{12}} \qquad \rightarrow \text{jednadžba pravca}$$

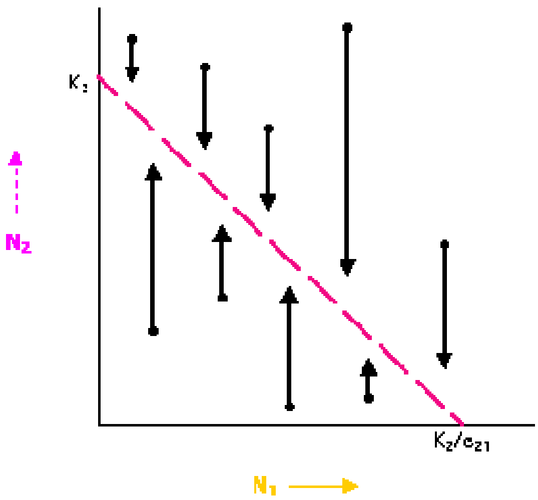
Slično se iz uvjeta $dN_2/dt = 0$ dobije jednadžba nulte izokline za N_2.

Na sljedećim grafovima prikazane su nulte izokline za vrstu 1 i vrstu 2:

Nulta izoklina za N_1



Nulta izoklina za N_2



Može se primijetiti da nulta izoklina dijeli svaki graf na dva dijela. Ispod i na lijevo od izokline veličina populacije raste, zato što su vrijednosti gustoća vrste manje nego kapacitet nosivosti pojedine vrste, dok se iznad i desno od izokline veličina populacije smanjuje jer su vrijednosti gustoća veće od kapaciteta nosivosti. Odnosno, ako želimo vidjeti kada populacija vrste 1 raste, gledamo $dN_1/dt>0$, a to je za:

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 > 0 \ \ odnosno \ \ N_2 < -\left(\frac{1}{\alpha_{12}}\right)N_1 + \frac{K_1}{\alpha_{12}}$$

A to se odnosi na točke ispod pravca, dok je za točke iznad pravca obrnuto (populacija pada).

Za graf s izoklinom vrste 1, izoklina presijeca na grafu os-x kada N_1 dosegne kapacitet nosivosti K_1 i kada nisu prisutne jedinke vrste 2. Izoklina presijeca na grafu os – y u K_1/α_{12}, kada je kapacitet nosivosti vrste 1 ispunjen ekvivalentnim brojem jedinki vrste 2 i kad nisu prisutne jedinke vrste 1. Sjecišta izokline za vrstu 2 su u osnovi jednaka, ali samo na drugim osima.

3.2. Međuvrsno natjecanje

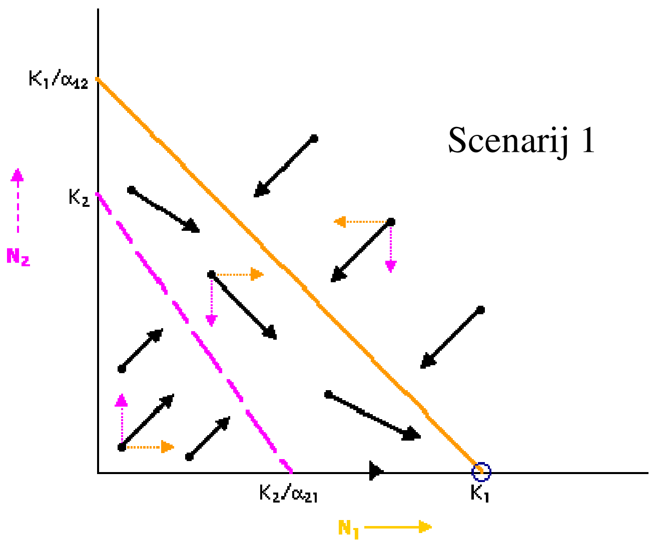
Sljedeća prikazana četiri grafa uključuju izokline obje vrste, te pokazuju moguće rješenje međuvrsnog natjecanja ovisno o tome gdje leži izoklina pojedine vrste s obzirom na drugu (četiri različita scenarija). Na svakom grafu, puna žuta linija predstavlja izoklinu vrste 1, a isprekidana roza linija predstavlja izoklinu vrste 2. Deblje crne strelice predstavljaju udružene trajektorije dviju populacija, a tanje obojane strelice predstavljaju trajektorije svake pojedine populacije.

- **Scenarij 1**

Prvi scenarij je onaj u kojem je izoklina vrste 1 iznad i na desno od izokline vrste 2. Za bilo koju točku u lijevom kutu grafa (bilo koja kombinacija gustoća vrsta), obje populacije su ispod njihove dotične izokline i obje rastu. Za bilo koju točku u gornjem desnom kutu grafa, obje vrste su iznad njihove dotične izokline i obje opadaju. Za bilo koju točku između dviju izoklina, vrsta 1 je još uvijek ispod svoje izokline i raste, a vrsta 2 je iznad svoje izokline i stoga opada.

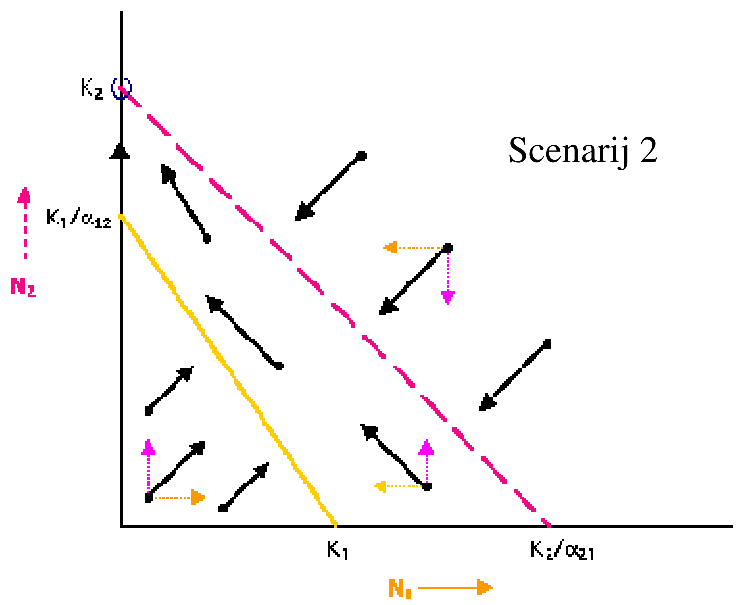
Udruženo kretanje dviju populacija (debele crne strelice) ide prema dolje i na desno, pa je vrsta 2 dovedena do izumiranja, a vrsta 1 raste dok ne dosegne svoj kapacitet nosivosti K_1. Otvoreni krug u ovoj točki predstavlja stabilnu ravnotežu.

Prema tome, u ovom scenariju, vrsta 1 uvijek nadvlada vrstu 2 i to je određeno ako natjecateljsko isključivanje vrste 2 vrstom 1.



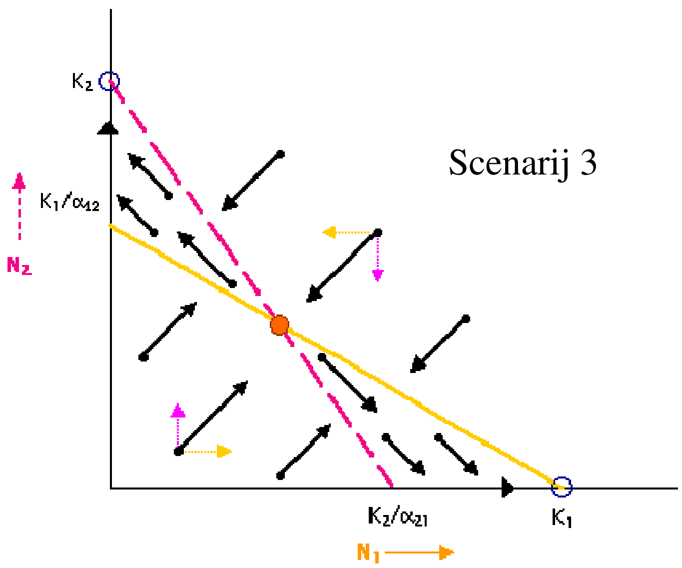
❖ Scenarij 2

Drugi scenarij je obrnut od prvog; dakle izoklina vrste 2 nalazi se iznad i na desno od izokline vrste 1. Graf se može interpretirati isto kao i prethodni, osim što je udružena trajektorija (crne debele strelice) dviju populacija kada kreću između izoklina, iznad i na lijevo. U ovom slučaju, vrsta 2 uvijek nadvlada vrstu 1, te je vrsta 1 natjecateljski isključena vrstom 2.



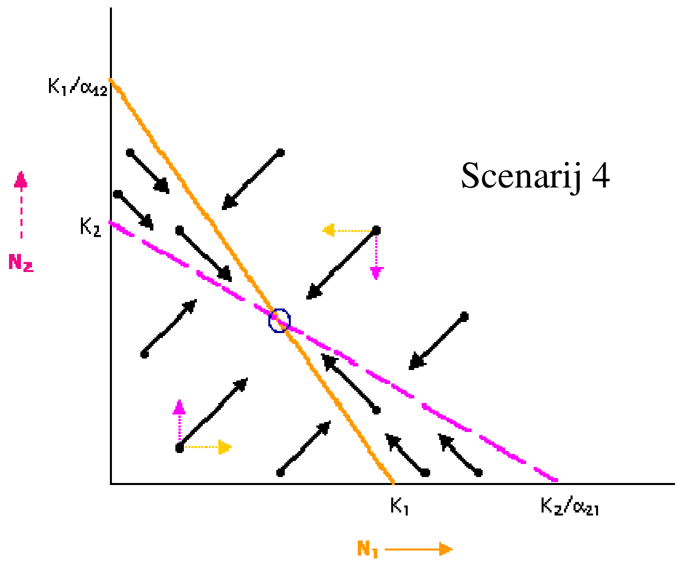
- **Scenarij 3**

U trećem scenariju, izokline dviju vrta presijecaju jedna drugu. Ovdje, kapacitet nosivosti vrste 1 (K_1) veći je od kapaciteta nosivosti vrste 2 (K_2) podijeljenog s natjecateljskim koeficijentom (K_2/α_{21}), a kapacitet nosivosti vrste 2 (K_2) veći je od kapaciteta nosivosti vrste 1 podijeljenog s natjecateljskim koeficijentom (K_1/α_{12}). Ispod i iznad obje izokline populacije rastu ili opadaju kao u prva dva scenarija, a na sjecištu izoklina ravnotežna točka je nestabilna (zatvoreni krug). Za točke iznad isprekidane roze linije (izoklina vrste 2) i ispod pune žute linije (izoklina vrste 1) ishod je jednak kao u prvom scenariju: vrsta 2 natjecateljski je isključena vrstom 1. Nasuprot tome, za točke iznad pune žute i ispod isprekidane roze linije, ishod je isti kao u drugom scenariju: vrsta 1 natjecateljski je isključena vrstom 2. Dvije stabilne ravnotežne točke opet su predstavljene otvorenim krugom. U ovome scenariju, ishod ovisi o početnim gustoćama obiju vrsta.



- **Scenarij 4**

U četvrtom scenariju izokline se presijecaju, ali u ovome slučaju kapacitet nosivosti obiju vrsta manji je od kapaciteta nosivosti druge vrste podijeljenog s natjecateljskim koeficijentom. Opet, ispod obje izokline populacije rastu, a iznad izoklina opadaju. No, kada su populacije obiju vrsta između izoklina njihove udružene trajektorije uvijek su usmjerene u sjecište izoklina. Umjesto nadvladavanja (isključivanja) jedne vrste drugom, dvije vrste sposobne su ko-egzistirati u ovoj stabilnoj ravnotežnoj točki (otvoreni krug). Ovaj ishod neovisan je o početnim gustoćama.



4. Primjeri Lotka – Volterra modela u Mathematici

4.1. Primjer za Scenarij 1 – izumiranje vrste 2

Model u Mathematici:

r_1:=0.5
r_2:=0.4

K_1:=0.8
K_2:=0.5

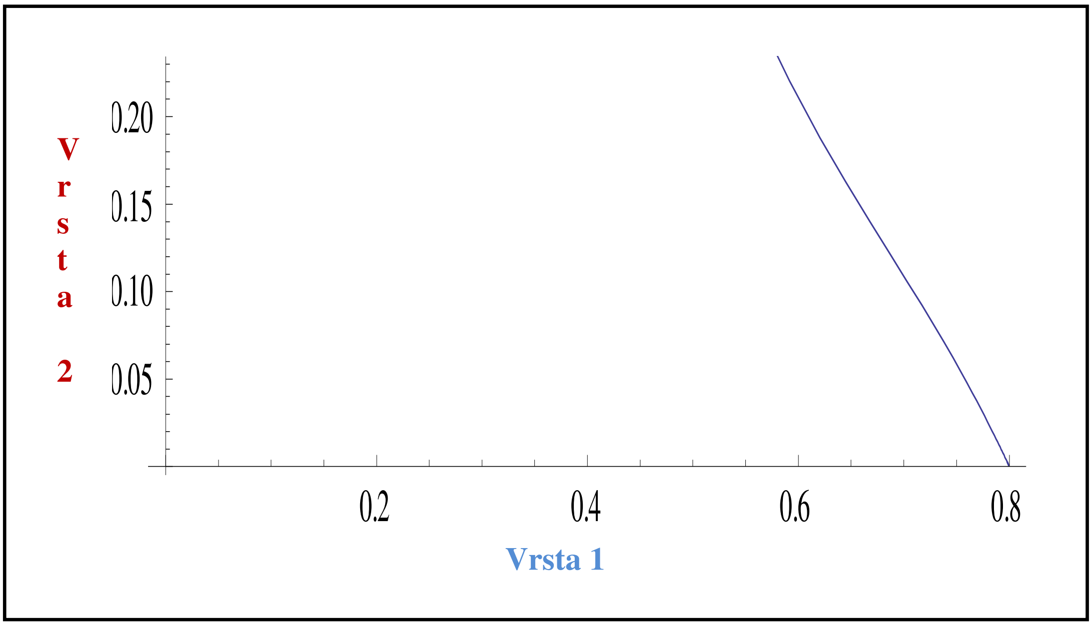
α_{12}:=0.6
α_{21}:=0.8

f[x_,y_]:=r_1*x[t]*((K_1-x[t]- α_{12}*y[t])/K_1)
g[x_,y_]:=r_2*y[t]*((K_2-y[t]- α_{21}*x[t])/K_2)

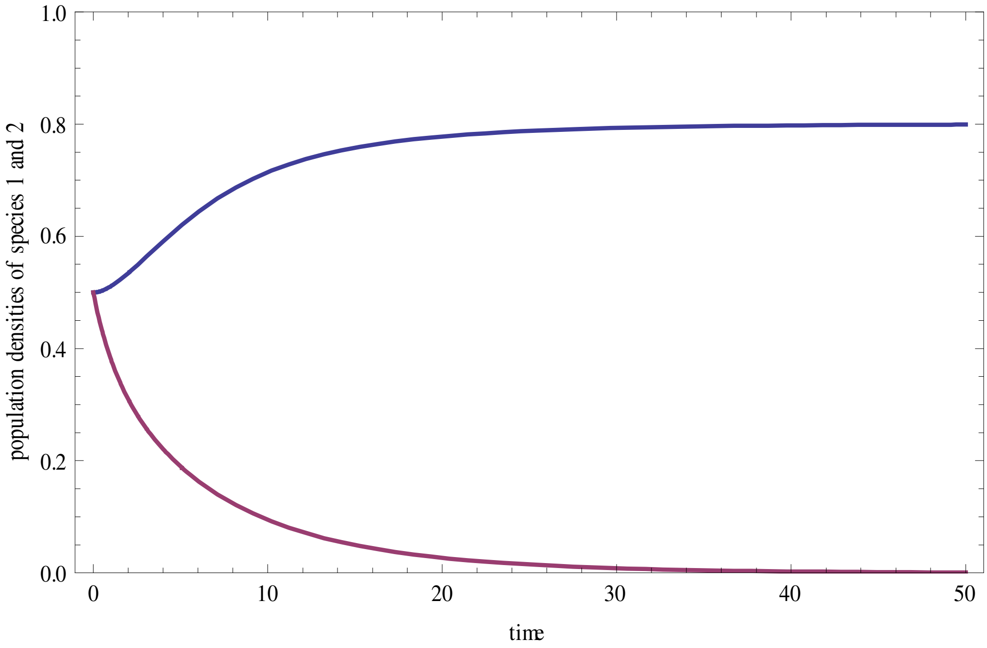
x0:=0.5
y0:=0.5

tmax:=50

rjesenje:=NDSolve[{x'[t]=f[x,y],y'[t]=g[x,y],x[0]=x0,y[0]=y0},{x,y},{t,0,tmax}]
rjesenje
ParametricPlot[Evaluate[{x[t],y[t]}/.rjesenje],{t,0,tmax},AxesOrigin→{0,0}]



Slika 3. Grafički prikaz modela u Mathematici za Scenarij 1



Slika 4. Grafički prikaz modela u Mathematica player-u za Scenarij 1

4.2. **Primjer za Scenarij 2** – izumiranje vrste 1

Model u Mathematici

r_1:=0.54
r_2:=0.54

K_1:=0.6
K_2:=0.9

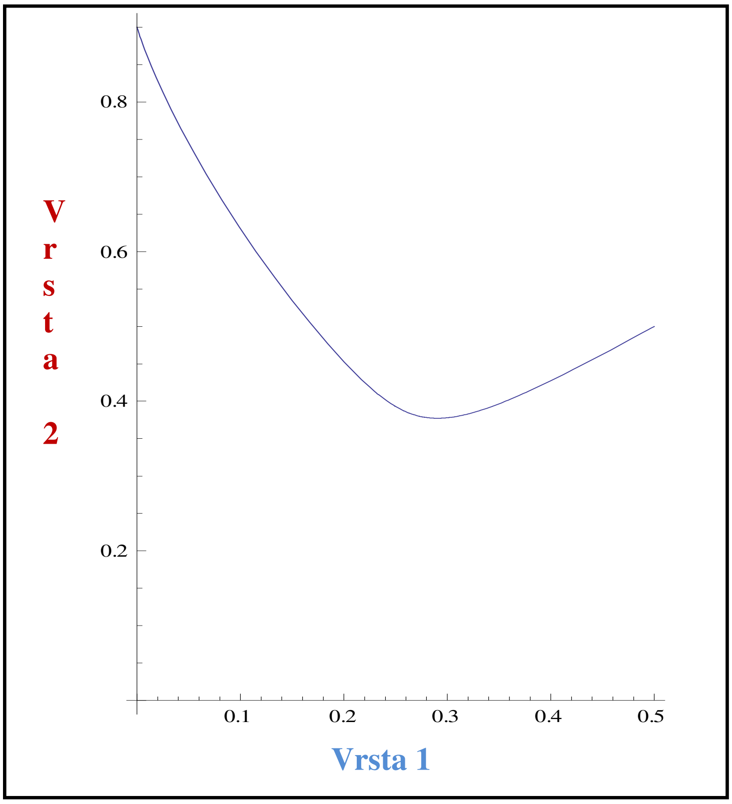
α_{12}:=1.08
α_{21}:=1.8

f[x_,y_]:=r_1*x[t]*((K_1-x[t]- α_{12}*y[t])/K_1)
g[x_,y_]:=r_2*y[t]*((K_2-y[t]- α_{21}*x[t])/K_2)

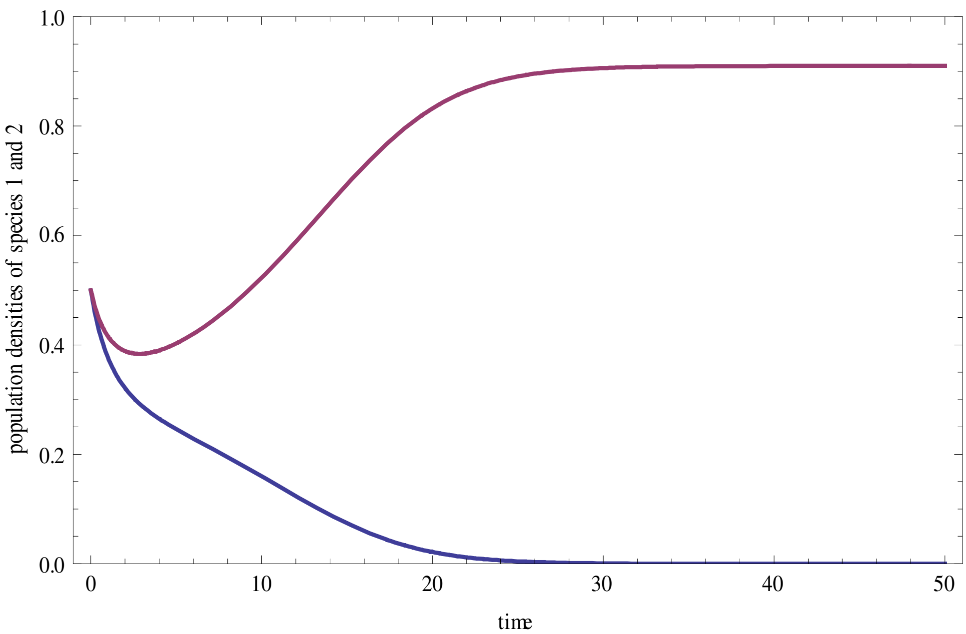
x0:=0.5
y0:=0.5

tmax:=50

rjesenje:=NDSolve[{x'[t]=f[x,y],y'[t]=g[x,y],x[0]=x0,y[0]=y0},{x,y},{t,0,tmax}]
rjesenje
ParametricPlot[Evaluate[{x[t],y[t]}/.rjesenje],{t,0,tmax},AxesOrigin→{0,0}]



Slika 5. Grafički prikaz modela u Mathematici za Scenarij 2



Slika 6. Grafički prikaz modela u Mathematica player-u za Scenarij 2

4.3. Primjer za Scenarij 3

Model u Mathematici

r_1:=0.4
r_2:=0.99

K_1:=0.8
K_2:=0.92

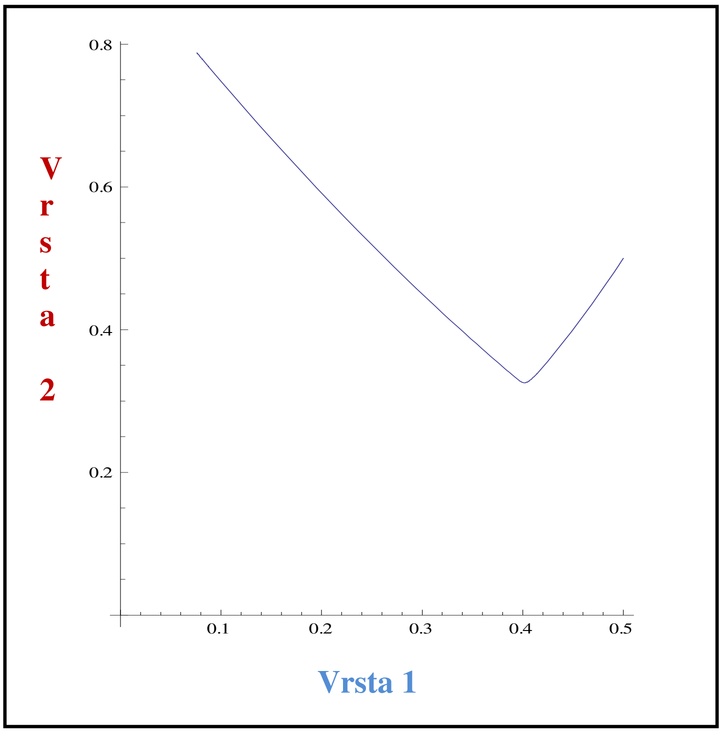
α_{12}:=1.25
α_{21}:=1.48

f[x_,y_]:=r_1*x[t]*((K_1-x[t]- α_{12}*y[t])/K_1)
g[x_,y_]:=r_2*y[t]*((K_2-y[t]- α_{21}*x[t])/K_2)

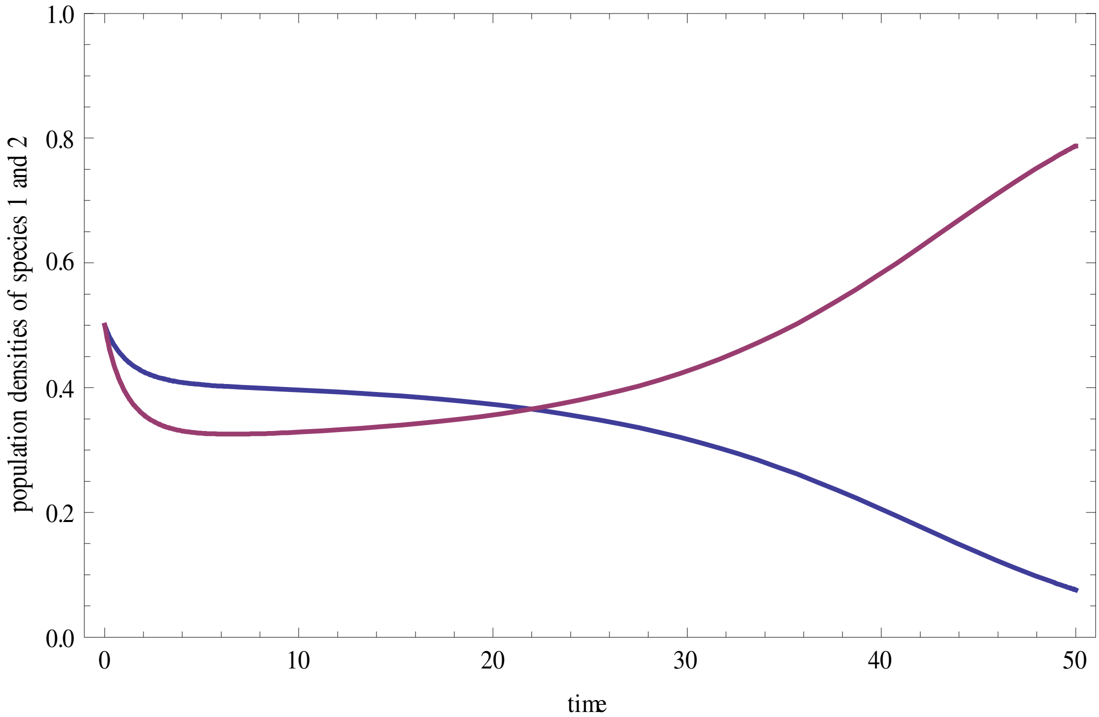
x0:=0.5
y0:=0.5

tmax:=50

```
rjesenje:=NDSolve[{x'[t]=f[x,y],y'[t]=g[x,y],x[0]=x0,y[0]=y0},{x,y},{t,0,tmax}]
rjesenje
ParametricPlot[Evaluate[{x[t],y[t]}/.rjesenje],{t,0,tmax},AxesOrigin→{0,0}]
```



Slika 7. Grafički prikaz modela u Mathematici za Scenarij 3

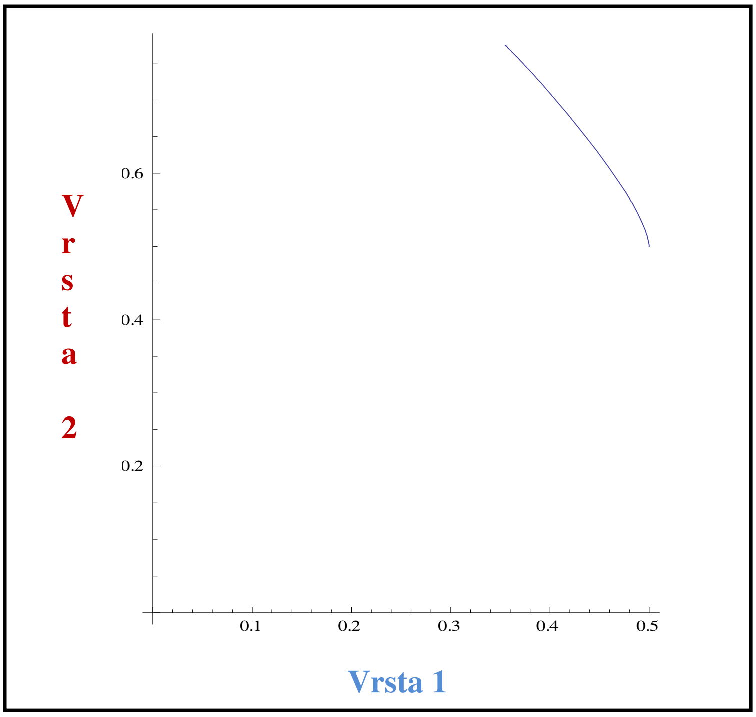


Slika 8. Grafički prikaz modela u Mathematica player-u za Scenarij 3

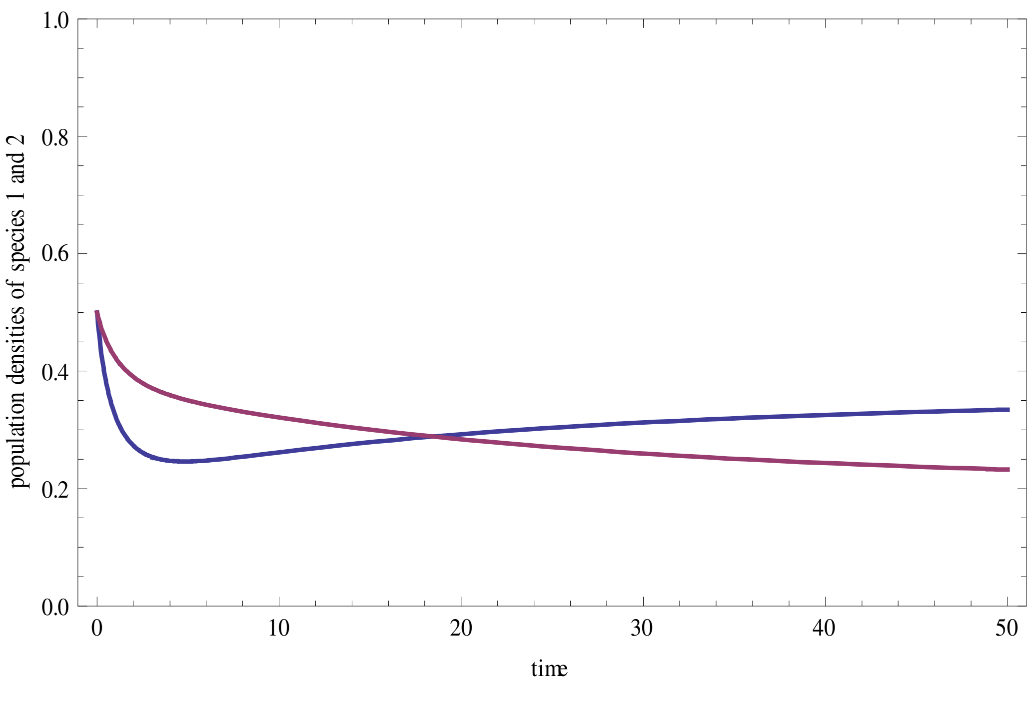
4.4. Primjer za Scenarij 4 – ko-egzistencija

Model u Mathematici

```
r₁:=0.99
r₂:=0.32

K₁:=0.75
K₂:=0.97

α₁₂:=0.51
α₂₁:=0.55

f[x_,y_]:=r₁*x[t]*((K₁-x[t]- α₁₂*y[t])/K₁)
g[x_,y_]:=r₂*y[t]*((K₂-y[t]- α₂₁*x[t])/K₂)

x0:=0.5
y0:=0.5

tmax:=50

rjesenje:=NDSolve[{x'[t]=f[x,y],y'[t] =g[x,y],x[0] =x0,y[0] =y0},{x,y},{t,0,tmax}]
rjesenje
ParametricPlot[Evaluate[{x[t],y[t]}/.rjesenje],{t,0,tmax},AxesOrigin→{0,0}]
```



Slika 9. Grafički prikaz modela u Mathematici za Scenarij 4



Slika 10. Grafički prikaz modela u Mathematica player-u za Scenarij 4

5. Zaključak

Lotka – Volterra model međuvrsnog natjecanja bio je koristan početni korak za razmišljanje biologa o ishodima natjecanja između vrsta. Pretpostavke ovog modela (npr. da nema migracija i da su kapacitet nosivosti i koeficijenti natjecanja za obje vrste konstantni) možda nisu najrealnije, ali je bilo nužno koristiti ovakva pojednostavljanja. Promjenjivosti faktora koji nisu uključeni u model, mogu promijeniti ishod natjecanja, utjecanjem na dinamiku jedne ili druge populacije. Neki od tih faktora su promjene u okolišu, bolesti i slučajnosti.

6. Literatura

[1] http://en.wikipedia.org/wiki/Competitive_Lotka%E2%80%93Volterra_equations

[2] http://www.tiem.utk.edu/bioed/bealsmodules/competition.html

[3]http://books.google.com/books?id=3xklog5kVGMC&printsec=frontcover&dq=%22Individuals,+Populations+and+Communities%22&hl=hr&cd=1#v=onepage&q&f=false

[4]http://demonstrations.wolfram.com/TheLotkaVolterraEquationsForCompetitionBetweenTwoSpecies/