Dynamisk populations-model for tobis i Nordsøen

Matematisk beskrivelse af populationer af planter , dyr og mennesker udføres med strukturerede populationsmodeller. Statiske modeller formuleres som matrixligninger, almindeligvis omtalt som ”livstabeller”eller ”Leslie matricer”. Målet med denne øvelse er at bygge en dynamisk model af en struktureret population og løse den.

En “struktureret” beskrivelse af en population er brudt op i livsstadier. I human demografi er livsstadierne typisk aldersgrupper, hvor hver gruppe omfatter et aldersinterval så som 0-5 år, 5-10 år osv. Her strukturer vi populationen i udviklingsstadier, fx unge og voksne. Modellen består af ligninger, der relaterer hvert livsstadie til de tilstødende livsstadier ved at holde styr på antallet af individer, der tilføres et livsstadie i et tidsinterval, antallet der forlader stadiet, antallet der dør i tidsintervallet og ændringsraten i populationens størrelse i det pågældende livsstadie. At bestemme disse rater i en virkelig population er en indviklet affære, som er et af populationsbiologiens kerneområder – her antager vi at disse rater er givne og koncentrerer os om at udlede populationsstrukturen.

Vi spørger nu hvordan populationsstrukturen og det totale antal individer udvikler sig i tid. Dette fører til et dynamisk system i kontinuert tid givet ved lineære differentialligninger.

Vi betragter igen den simpleste strukturmodel bestående af to livsstadier, unge og voksne. Vi kan tænke på dette som den første model af populationen of tobis i Nordsøen, en lille fisk med stor økonomisk betydning.

Lad $J(t)$ være antallet af unge til tiden t og lad $A(t)$ være antallet af voksene til tiden t; vi måler t i år. Således:

1. Produktionsraten af unge til tiden t er $fA(t)$. For $f > 0$ er *frugtbarheden* af voksne, som har enheden tiden i minus første, fx antallet af nyfødte per voksen per år.
2. Unge *kandidater* som bliver voksne med en rate $gJ(t)$; her har *kandidat raten* g enhed per år.
3. Unge dør med raten $\mu J(t)$. Her har *dørsraten for unge* μ enhed per år.
4. Voksne dør med raten $mA(t)$. Her har *dørsraten for voksne* m enhed per år.

Alle disse parametre er ikke-negative. Sammenfattende, opnår vi følgende to koblede lineære differentialligninger for antallet af unge og voksne:

$$\frac{dJ}{dt}(t) = -(g+\mu)J(t) + fA(t) \; , \quad \frac{dA}{dt}(t) = gJ(t) - mA(t) \; .$$

Note: Når vi opstiller differentialligninger for frekvensen ser vi bort fra at antallet af dyr må være hele tal. Dette er fornuftigt når antallet er meget højt, fx millioner af dyr.

Spørgsmål 1: Matrix formulering Eftervis at differentialligningerne er konsistente med den verbale beskrivelse af processerne. Lad dernæst $X(t) = (J(t), A(t))$ være systemets tilstand til tiden t. Ved at skrive systemets dynamik som et system af lineære differentialligninger

$$\frac{dX}{dt}(t) = GX(t) \; , \tag{1}$$

udled eksplicit hvad G er, som funktion af parametrene f, g, μ og m.

Spørgsmål 2: Egenstruktur Vis at matricen G har to reelle egenværdier, for ethvert ikke-negativt valg af system parametrene f, g, μ og m. Vis dernæst at den positive kvadrant er invariant under systemets dynamik, dvs. hvis hvert element i $X(0)$ er ikke-negativt og $t \geq 0$, så er hvert element i $X(t)$ ikke-negativt. Er disse to egenskaber relaterede? *Valgfrit:* Formuler din konklusion som en sætning.

Spørgsmål 3: Simulering af systemet Brug parametrene $f = 4$, $g = 0.2$, $\mu = 1$, $m = 0.5$, alle med enhed per år. Start systemet med en million unge ($J(0) = 10^6$, $A(0) = 0$), udregn numerisk $J(t)$ og $A(t)$ for $t = [0, 20]$ år. Plot $J(t)$ and $A(t)$ som funktion af tiden, både i et normalt plot, og i et semi-logaritmisk plot, dvs. $\ln(J(t))$ and $\ln(A(t))$ som funktion af tiden.

Spørgsmål 4: Den dominerende egenværdi og den langsigtede vækstrate Udregn numerisk de to egenværdier for matricen G for de specifikke systemparametre i spørgsmål 3. Lad λ_1 være den *dominerende* egenværdi, i.e. den største af de to. Plot, i det semi-logaritmiske plot fra spørgsmål 3, funktionen $t \mapsto J(0)\ \exp(\lambda_1 t)$ for $t \in [0, 20]$ år.

Spørgsmål 5: Den dominerende egenmodus og den asymptotiske populationsstruktur Plot den numeriske løsning fra spørgsmål 2 i *tilstandsrummet*, dvs. plot voksne mod unge ved at plotte kurven $\{(J(t), A(t)) : t \in [0, 20]\}$ med tiden som parameter. Medtag i plottet linien gennem origo, som har retningsvektoren v_1, den højre egenvektor for G tilhørende egneværdien λ_1.

Plot som funktion af tiden forholdet mellem voksne og unge, dvs. $A(t)/J(t)$ for populationen. Sammenlign dette med forholdet mellem elementerne i v_1.

Med udgangspunkt i dette og det foregående spørgsmål, formuler verbalt relationen mellem den langsigtede opførsel af løsningen til lineære system (1), og det dominerende egenværdi/egenvektor par (λ_1, v_1).

Spørgsmål 6: En kohortes skæbne Hvis man fx vil kende skæbnen for en gruppe dyr, som alle er unge til tiden 0: Hvor mange af dem dør som unge, hvor mange af dem bliver voksne, og hvor længe vil nogle af disse dyr stadig være unge, kan dette besvares ved at sætte $f = 0$, $m = 0$, i modellen ovenfor. Argumenter herfor. Løs ligningen (analytisk eller numerisk) og angiv svaret.

Spørgsmål 7: Reproduktive værdi og venstre egenvektorer Normaliser v_1 så elementerne i v_1 summer op til 1. Lad u_1 være en venstre egenvektor for G, normaliser så $u_1^T v_1 = 1$. Lad λ_2 være den anden (ikke-dominerende) egenværdi for G, og lad u_2 og v_2 være venstre og højre egenvektorer for P, normaliseret så $u_2^T v_2 = 1$.

Eftervis at løsningen til systemet (1) kan skrives

$$X_t = v_1 \exp(\lambda_1 t) u_1^T X_0 + v_2 \exp(\lambda_2 t) u_2^T X_0$$

og at, med disse specifikke numeriske værdier, tilfredsstiller det andet led $v_2 \exp(\lambda_2 t) u_2^T X_0 \to 0$ når $t \to \infty$. Baseret på dette, kalder vi projektionen $u_1^T X_0$ den *reproduktive værdi* for populationen med struktur X_0. Hvad er den reproduktive værdi af unge? Af en voksen? Tilføj til dit plot fra spørgsmål 3 de to approksimationer som fremkommer af

$$X_t = v_1 \exp(\lambda_1 t) u_1^T X_0 \quad .$$

Spørgsmål 8: Øgning af den voksne dødelighed Vi antager nu at dødeligheden m vokser - fx fordi vi fanger flere fisk. Bestem det *kritiske niveau* m_c af dødeligheden, dvs. den værdi m således at når $m > m_c$, uddør population, hvorimod når $m < m_c$, vokser populationen. Simuler systemet for en værdi af $m < m_c$ for at demonstrere opførslen *Note:* Der er mange måder til at finde m_c. En af de simpleste er at eksperimentere med forskellige værdier. En anden er at vise, og gøre brug af, at når $m = m_c$, så er $|G| = 0$.