

IX. Erdélyi Tudományos Diákköri Konferencia
Kolozsvár, 2006 november 25-26

**Sztochasztikus folyamatok az
ökológiában**
Populációdinamikák sztochasztikus
modellezése

Szerző

Reiz Reimond

harmadéves hallgató

Babes-Bolyai Tudományegyetem

Kolozsvár

Matematika és Informatika Kar

Informatika Szak

Témavezető

dr. Soós Anna

docens

Babes-Bolyai Tudományegyetem

Kolozsvár

Matematika és Informatika Kar

Numerikus Analízis és Statisztika Tanszék

0.1 A célok ismertetése

Egész munkánk azon elterjedőben lévő nézetnek a tagadása, miszerint az embert az ökológia körében éretelmezett jelenségekre vonatkozóan inkompetencia jellemzi. Célunknak tágabb értelemben való megfogalmazása a természeti ökoszisztémákba való emberi beavatkozásnak matematikai modellekkel történő alátámasztását implicálja, eszközt kínálva az ésszerű beavatkozások igazolásához.

A természeti ökoszisztémákban lezajlott jelenségek megfigyelése és a kapott adatok feldolgozása után rendelkezésünkre álló ismeretek lehetővé teszik úgy az illető ökoszisztémák jövőbeli állapotaira vonatkozó tudást mint az esetleges külső hatások, avagy tervezett módosítások eredményeinek korábbi megismerését.

Amennyiben sikerrel jár a természeti ökoszisztémákban megfigyelhető változások hatékony modellezése, valamint hasznosítható előrejelzések elkészítése, akkor ezáltal közvetlen módon szemléltethetjük a fent megfogalmazottak működési képességét.

Célunk az említett természeti ökoszisztémákban a populációdinamikák modellezése vagyis a természeti populációk, azaz élőlényegyüttesek egyedszámának időbeli változásaira mutató matematikai megfogalmazás felállítása.

Célunk szerint törekszünk az egy ökoszisztémában együtt létező különböző fajok egymásra való hatását illetve kölcsönhatását tekinteni, és az illető egyedszámdinamikákat ugyanabba a modellbe integrálni egy fokozottan valóság-hű modell reményében. Azonban számítási erőforrásaink erős korlátoltsága miatt meg kell elégednünk olyan modellekkel, amelyek csupán néhány faj közötti interakciót képesek leírni, noha tudjuk, hogy ezek nem alkothatnak zárt rendszereket. A kapott modellek jelentős leegyszerűsítések és elvonatkoztatások eredményei, amelyek a valósággal való hasonlóságuk tekintetében hasznosak. Így eltekintünk olyan egy élőlényegyüttesre nézve súlyos jelentőséggel bíró tényezőktől, mint például az időjárás szeszélyeitől, az azonos fajhoz tartozó egyedek különbözőségeitől, az élettér inhomogén természetétől, más ökoszisztémákból származó hatásoktól, természeti katasztrófáktól, vagy az egyedek természetében bekövetkező minőségi változásoktól, mint például a mutációktól, és az egyedi avagy a csoportos tanulás okozta módosult viselkedés hatásaitól.

Ezeket a tényezőket lehetőség szerint a megfelelő valószínűségi változókkal képviseltetjük modelljeinkben, így azoknak sztochasztikus perspektívát kölcsönzünk.

Az egyedszámok változásainak leírásában vagyunk érdekeltek és azokat valószínűségi változóknak tekintjük; ilyenkor természetesen a valószínűség adekvátabb, frekvencia, azaz reaktív gyakoriság szerinti értelmezését hasz-

náljuk, amire empirikus úton következtetünk.

Modeljeinket sztochasztikus differenciálegyenletek formájában írjuk le. A kapott sztochasztikus dinamikai rendszereket ezután kvalitatív vizsgálatoknak vetjük alá. Vizsgáljuk ilyen értelemben az illető dinamikai rendszerek egyensúlyi pontjainak sztochasztikus stabilitását.

A használt fogalmak tisztázása érdekében megadjuk a továbbiakra érvényes meghatározásokat.

Ökoszisztéma alatt azon komponensek valamint folyamatok összességét értjük, amelyek magukba foglalják illetve irányítják a bioszféra egy meghatározott részét. Általában egy ökoszisztéma felfogható egy biotikus közösség névvel címkézett szervezet, és egy biotópnek nevezett környezet működő egységként.

Populáció avagy élőlénynépesség alatt valamely vizsgálati cél érdekében (egy ahhoz kapcsolódó statisztikai döntés kapcsán) kiválasztott, és a vizsgálati cél vonatkozásában lényegében azonosnak tekintett élőlényegyedek halmazát értjük.

0.2 A populációdinamikai folyamatok modellezésének alternatívái

0.2.1 A determinisztikus Volterra-Lotka modell ismertetése

Feltételezi, hogy a populáció egyedei folyamatosan táplálkoznak és szaporodnak és a hatás azonnali. A legegyszerűbb megközelítésben egy bizonyos faj egyedszámának változása exponenciális ütemű. Leírásához jelölje X_t az adott populáció t időpillanatban számított egyedszámát. Ekkor az említett exponenciális ütemű dinamikát a

$$\frac{dX_t}{dt} = rX_t \quad (1)$$

determinisztikus differenciálegyenlet írja le. Ennek értelmében az illető ökoszisztémában az adott fajra nézve létezik egy állandó r állandó, az egy főre eső reprodukciós mutató.

Az előző megközelítés korlátlan egyedszámnövekedést sem zár ki, amit valósabb mederbe helyezhetünk, amennyiben feltételezzük az illető ökoszisztémára és az adott fajra nézve egy állandó K eltartóképesség létezését. Ennek megfelelően a populáció mértékének változását leíró

$$\frac{dX_t}{dt} = rX_t \left(1 - \frac{X_t}{K}\right) \quad (2)$$

differenciálegyenlet biztosítja az egyedszámok korlátosságát $[0, K]$ -ra nézve.

Tekintettel az ugyanabban a biotópban együtt létező különböző fajok egymásra való hatására a következőkben az un. interspecifikus populációdinamikai modellek kerülnek tárgyalásra.

A ragadozó zsákmány vagy versengő típusu modelleket Volterra munkái vezették be 1926-tól.

Legyen a t időpillanatban az i -ik populáció mérete $X_t^{(i)}$, $i = \overline{1, N}$, $K^{(i)}$ az ökoszisztémának az i -ik fajra vonatkozó eltartóképessége, $a_{i,j}$ a j -ik fajnak az i -ik faj egyedeire kifejtett egy főre eső hatást. Így N számú faj esetén a következő differenciálegyenlet-rendszer adódik

$$\frac{dX_t^{(i)}}{dt} = r^{(i)} X_t^{(i)} \frac{K^{(i)} - \sum_{j=0}^N a_{i,j} X_t^{(j)}}{K^{(i)}} \quad (3)$$

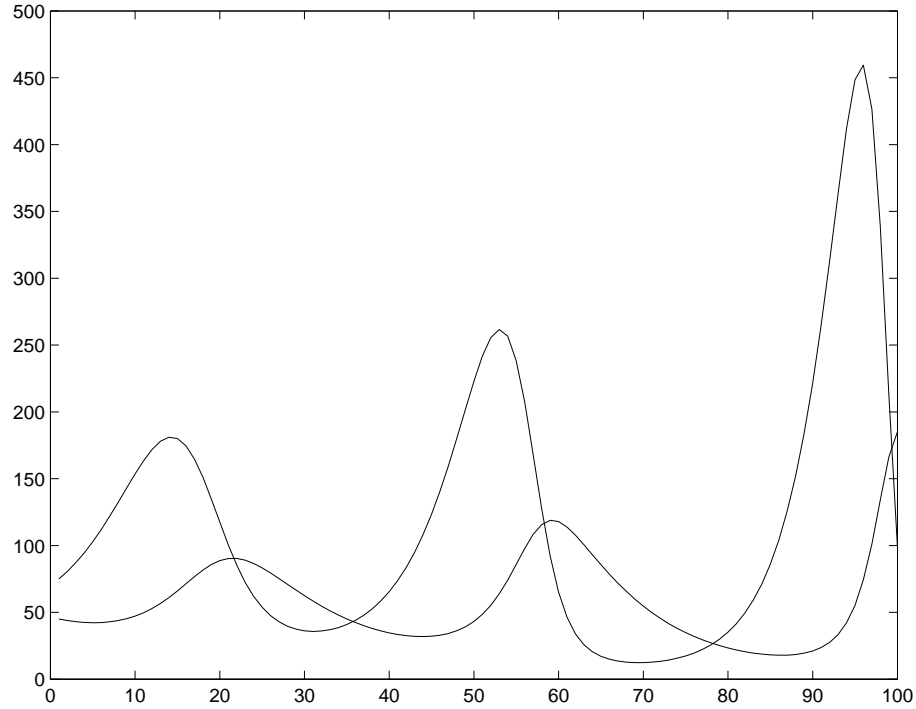
$i = \overline{1, N}$ esetén.

Ennek értelmében valmely faj egyedszáma változásának egyik komponense arányos az illető populáció méretével, másik összetevője pedig az interspecifikus hatásokból adódik. Ez utóbbi arányos a vizsgált faj egyedeinek valamely más faj egyedeivel való találkozásának egységnyi időre eső valószínűségével. A rögzített jelölésekkel konformitásban az i -ik illetve j -ik populációra felírva, az előbbi mennyiség $X_t^{(i)} X_t^{(j)}$.

Az ismertett Volterra-féle modellel kapcsolatban még determinisztikus perspektívából is megfogalmazhatunk néhány kritikát. A ragadozók fogyasztásának mennyisége arányos a zsákmánnyal való találkozás gyakoriságával, így valótlan méreteket ölthet, enyhén szólva is mohó ragadozókat feltételez. Azonban ismert, hogy az élővilágban a fogyasztás mértéke nem haladja meg jelentősen a szükségletek által diktált mennyiséget.

Más megközelítést jelent az 1948-as Leslie-féle modell, amely a ragadozó egyedsűrűségének változását a ragadozó és a zsákmány egyedszámával arányosnak tekinti.

A következő ábra a ragadozó-zsákmány viszonyban lévő két faj egyedszámának időbenni alakulását szemlélteti a determinisztikus Volterra-Lotka modell esetén. A ragadozó-zsákmány arány 45-80.



Az ábra a megfelelő dinamikai rendszerben lévő nem stacionárius periodicitásra utal.

Érdekes és gyakorlati szempontból különösen hasznos az adott dinamikai rendszer stabilitását vizsgálni. Ezt a kétdimenziós esettel illusztráljuk. A fenti differenciálegyenlet-rendszer a következő alakot veszi fel $K^{(i)} = 1$ esetén

$$\frac{dX_t^{(1)}}{dt} = r^{(1)} X_t^{(1)} - a_{1,2} X^{(1)} X^{(2)} \quad (4)$$

$$\frac{dX_t^{(2)}}{dt} = r^{(2)} X_t^{(2)} - a_{2,1} X^{(1)} X^{(2)} \quad (5)$$

Két egyensúlyi pontot tudunk beazonosítani, amelyek $\{X^{(1)} = 0, X^{(2)} = 0\}$ valamint $\{X^{(1)} = \frac{r^{(1)}}{a_{1,2}}, X^{(2)} = \frac{r^{(2)}}{a_{2,1}}\}$

Ezek a pontok olyanok, hogy a nekik megfelelő állapotokban a fenti idő szerinti deriváltak zérusértéket vesznek fel, biztosítva az illető mennyiségek időben való állandóságát.

Az egyensúlyi pontok stabilitását a linearizálás módszerével tanulmányozhatjuk. A fenti differenciálegyenlet-rendszerhez rendelt Jakobi mátrix

$$J(X^{(1)}, X^{(2)}) = \begin{pmatrix} r^{(1)} - a_{1,2} X^{(2)} & -a_{1,2} X^{(1)} \\ a_{1,2} X^{(2)} & a_{1,2} X^{(1)} - r^{(2)} \end{pmatrix}$$

A $(0, 0)$ pontban számított sajátértékek pozitívak, így a neki megfelelő állapot instabil. Jelentése az, hogy nem várható egyik faj kihalása sem.

Megjegyezhető, hogy az ökológia vonatkozásában értelmezett dinamikai rendszerek esetén inkább a periodicitás tekintetében beálló stabilitás vizsgálendő. Ilyenfajta stabilitás alakul ki a természetben sikeres ökoszisztémák esetén. Itt a stabilitás hiánya előbb, vagy utóbb valamely faj kihalását eredményezné, és egyben a teljes ökoszisztémát veszélyeztetné. Továbbá a gyakorlatban nem fordul elő determinisztikus értelemben az e fajta stabilitás, hanem inkább sztochasztikus szinten.

0.2.2 A sztochasztikus Volterra-Lotka modell ismertetése

Sztochasztikus megközelítésben az egyedszámok valószínűségi változóknak tekintendők. A determinisztikus Volterra-Lotka modellben szereplő paraméterek pillanatnyi értéke tükröz bizonytalanságot. Ilyen megfontolásból indokolt az említett paraméterek és egy zaj, adott esetben a Gauss-féle fehér zaj összegét helyettesíteni az eredeti differenciálegyenlet-rendszerbe az eddigi paraméterek helyett.

Megadjuk a későbbiekben használt *Wiener folyamat* értelmezését.

Az (Ω, Σ, P) valószínűségi mezőn értelmezett $(W_t)_{t \in R}$ sztochasztikus folyamatot standard *Wiener folyamat*nak nevezzük, ha

- $P(W_0 = 0) = 1$
- W_t 1 valószínűséggel folytonos
- W_t független növekményű és rájuk fennáll a $W_t - W_s \sim N(0, t - s)$ minden $0 < s < t \in R_+$ esetén.

Fehér zajnak nevezzük a Wiener folyamat idő szerinti formális deriváltját

$$\xi_t = \frac{dW_t}{dt} \quad (6)$$

A *fehér zaj* attributumot a *Wiener folyamatra* nézve a sztochasztikus Fourier-analízis eszközeivel motiválhatjuk. A Karhunen-Loève tétel szerint a Z_0, Z_1, Z_2, \dots független, standard normál eloszlású valószínűségi változó sorozat esetén az

$$S^{(n)}(t) = Z_0 t + \sum_{k=0}^n Z_k \frac{\sqrt{2} * \sin(kt)}{k\pi} \quad (7)$$

sorozat a Wiener folyamathoz konvergál. Vagyis spektrálfelbontását azonos eloszlású valószínűségi változókkal képezhetjük.

Legyen adott a két fajból álló ökoszisztéma dinamikáját leíró determinisztikus differenciálegyenlet-rendszer nem indexelt paraméterekkel felírva

$$\frac{dX_t}{dt} = aX_t + bX_tY_t \quad (8)$$

$$\frac{dY_t}{dt} = aY_t + bX_tY_t \quad (9)$$

A paraméterekhez hozzáadva a *Gauss-féle fehér zajt*, Volterra-Lotka féle populációdinamikát leíró *sztochasztikus differenciálegyenlet-rendszert* kapjuk

$$dX_t = (aX_t + bX_tY_t)dt + (a'X_t + b'X_tY_t)dW_t \quad (10)$$

$$dY_t = (cY_t + dX_tY_t)dt + (c'Y_t + d'X_tY_t)dW_t \quad (11)$$

dW_t jelentése a standard Wiener folyamat szerinti sztochasztikus differenciál.

A kapott sztochasztikus differenciálegyenlet-rendszer megoldását az *Euler* módszer segítségével közelítettük meg. Az Euler módszerre sztochasztikus esetben is bizonyított megoldáshoz való konvergencia, ebben az esetben sztochasztikus konvergencia 1 valószínűséggel.

Az Euler módszer egy iteratív algoritmust jelent. A következő sztochasztikus kezdeti-érték feladaton mutatjuk be működését

$$P(X_0 = X^{(0)}) = 1 \quad (12)$$

$$dX_t = a(t, X)dt + b(t, X)dW_t \quad (13)$$

Itt a , valamint b függvények, a drift, illetve a diffúziós együtthatók.

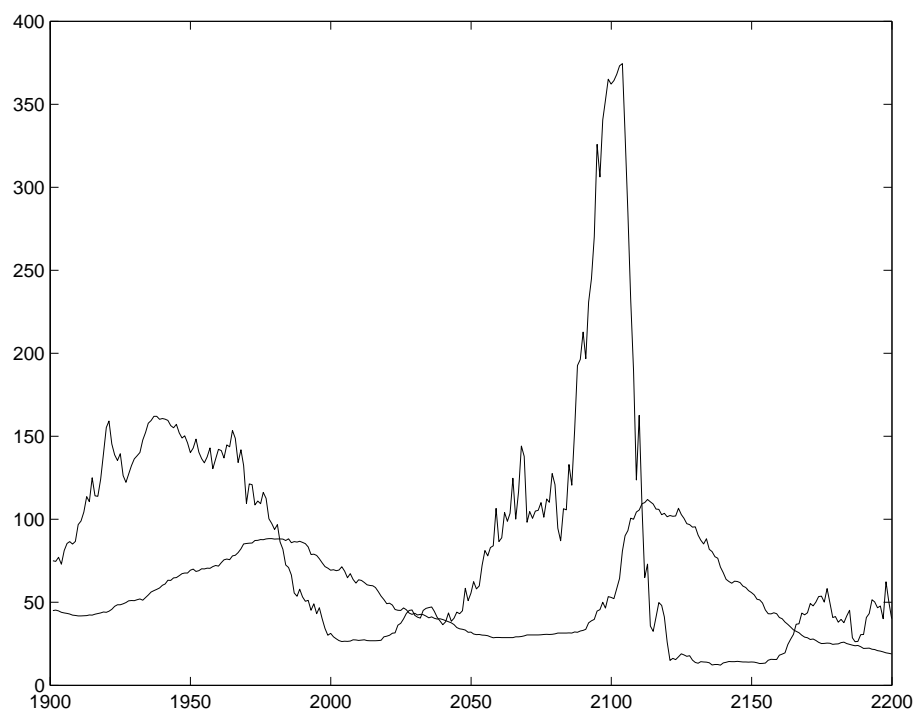
A megoldást az X_t^* valószínűségi változó közelíti meg, felhasználva az Euler sémát

$$X_0^* = X^{(0)} \quad (14)$$

$$X_{t_{i+1}}^* = X_{t_i}^* + a(t, X_{t_i}^*)\Delta t + b(t, X_{t_i}^*)\Delta W \quad (15)$$

Magyarozatképpen a megoldást valamely $[0, T]$ intervallumon t_i $i = \overline{1, n}$ osztópontjaiban közelítettük meg az $X_{t_i}^*$ valószínűségi változó segítségével.

A következő ábra a fenti populáció-dinamikai sztochasztikus folyamat egy megvalósulását szemlélteti. A különbség a két ábra között a Gauss-féle fehér zaj jelenlétében rejlik.



Meg kell jegyeznünk, hogy sajnos bizonyos körülmények között a fenti modell valószínűségi változói negatív értékeket mutathatnak, ami valótlan eredményt jelent. Ez az esemény akkor következik be, amikor a dW_t sztochasztikus differenciál túl kicsi negatív előjelű értéket vesz fel, ami fokozottan kis valószínűséggel ugyan de korlátlan mértékben bekövetkezhethet a normál eloszlás természete miatt.

Ezen elkerülhetetlen probléma miatt kénytelenek vagyunk más megközelítésből szemlélni a sztochasztikus modellt. Az ökológiai folyamatok természete lehetővé teszi a születés-halálzásként való felfogást. Gondolunk itt az egyedszámok értékeinek diszkrét természetére, amit a folytonos modell nem volt képes figyelembe venni, továbbá az egyedszámváltozásokat leírni tudó véletlen bolyongásoknak megfelelő sztochasztikus folyamatokra. A választott modell a folytonos idejű változó paraméterű születés-halálzási folyamat. Besorolását tekintve folytonos idejű Markov-lánc megszámlálhatóan végtelen sok állapottal.

Születési illetve halálozási valószínűségintenzitásoknak nevezzük a továbbiakban a születési és halálozási folyamatok változó paramétereit. A Volterra-Lotka modellt így átértelmezhetjük és finomíthatjuk, úgy, hogy a születési és halálozási valószínűségintenzitásokra a determinisztikus modellben kifejezett dinamika elvét használjuk fel.

A születési folyamat valószínűségintenzitását általános körülmények között is megfogalmazhatjuk és pedig arányosnak tekinthetjük a populáció méretével, amelyre vonatkozóan felírjuk. Így az i -ik faj esetén ez a mennyiség a következő alakot ölti

$$\lambda_t^{(i)} = r^{(i)} X_t^{(i)} \quad (16)$$

Itt $r^{(i)}$ az i -ik fajnak egy egyedre irányuló reprodukciós képességének sztochasztikus mértékét jelöli.

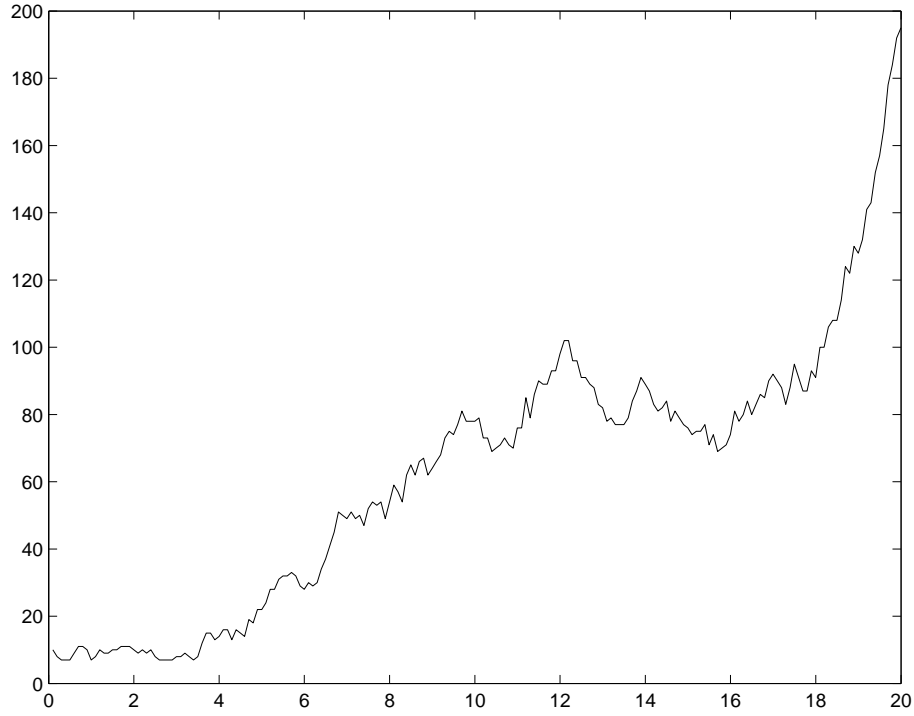
A halálozási folyamat első komponense szintén exponenciális ütemet adó kifejezés, immáron a halálózásra jellemző állandóval. A második összetevőt a versengés, ill. az interspecifikus inetrakciók eredményeként kapjuk. Ragadozók esetén a halálozási intenzitáshoz pozitív előjellel hozzájárul a deficit mértéke a fogyasztás vonatkozásában a szükségleteknek megfelelően. Valamely más fajra nézve pusztán zsákmányt jelentő fajok esetén ugyanez a mennyiség közvetlen módon adódik az elejett egyedek számából. Értelmezzük az $e^{(i,j)}$ mennyiségeket, az i -ik faj egyedeinek a j -ik faj egyedeire irányuló, egy főre eső fogyasztási szükségleteként, $d^{(i,j)}$ -t pedig az egy főre eső, fajok közti találkozásból származó ádozatok kvantitatív jellemzőjeként.

$$\mu_t^{(i)} = h^{(i)} X_t^{(i)} + \sum_{j=1}^N (e^{(i,j)} X_t^{(j)} \ominus d^{(i,j)} X_t^{(i)} X_t^{(j)}) \quad (17)$$

Itt \ominus művelet egy szelektív különbséget jelent, értéke megegyezik a megfelelő különbség értékével, ha az pozitív, különben 0. A fogyasztási deficitet adja, ami a halálozás mértékéhez járul hozzá, tehát csak pozitív lehet. Amennyiben a ragadozók elegendő mennyiségben tudnak fogyasztani, akkor a pusztulásukat a természetes halálozás üteme diktálja.

A fentiek értelmében az egyedszámváltozásokra az i -ik faj esetén a következő formális sztochasztikus differenciálegyenlet-rendszer érvényes

$$dX_t^{(i)} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \lambda_t^{(i)} dt & 1 - \lambda_t^{(i)} dt \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \mu_t^{(i)} dt & 1 - \mu_t^{(i)} dt \end{pmatrix}$$



Születetés-halálozási folyamat szimulálásának eredménye egy fajr

A továbbiakban érdeklődésünk az ökológiai idősorokra irányul. Jelölje t_i $i = \overline{1, n}$ az i -ik mintavétel idejét, $x_j^{(i)}$ a t_i -ben mért populációméretet, $k_j^{(i)} = x_{j+1}^{(i)} - x_j^{(i)}$, $K_j^{(i)} = X_{j+1}^{(i)} - x_j^{(i)}$.

Ekkor

$$X_{j+1}^{(i)} - x_j^{(i)} = \int_{t_j}^{t_{j+1}} \left[\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \lambda_t^{(i)} dt & 1 - \lambda_t^{(i)} dt \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \mu_t^{(i)} dt & 1 - \mu_t^{(i)} dt \end{pmatrix} \right] \quad (18)$$

A fenti sztochasztikus integrál végtelen sok indikátor-valószínűségi változó összegzését jelenti, aminek határeloszlása egy külön-külön megfelelő paraméterű Poisson eloszlású valószínűségi változó.

$$X_{j+1}^{(i)} - x_j^{(i)} = \left(\frac{(\lambda_t^{(i)}(t_{j+1}-t_j))^k}{k!} e^{-(\lambda_t^{(i)}(t_{j+1}-t_j))} \right) - \left(\frac{(\mu_t^{(i)}(t_{j+1}-t_j))^k}{k!} e^{-(\mu_t^{(i)}(t_{j+1}-t_j))} \right) \quad (19)$$

Az utóbbi összefüggés a populációméret változását adta, feltéve, hogy ismert az előző mintavételi eredmény.

Két Poisson eloszlású valószínűségi változó különbsége képződött, ami a nehézkesen kezelhető *Skellam* eloszlást eredményezi.

A jelenlévő paraméterek becsléséhez ezen eloszlásból származó egymásutáni egyedszámváltozásokat használhatjuk.

Ez a feladat különösen nehéz az említett eloszlás skálainvariáns volta miatt, aminek köszönhetően a nagy szórással rendelkező valószínűségi változóra lehetetlenül nehéz a paraméterbecsléshez szükséges számításokat elvégezni.

A továbbiakban a fenti tekintsük csupán a nem interspecifikus eseteket, valószínűségintenzitások első komponenseivel.

Ekkor

$$E(K^{(i)}) = (r^{(i)} - h^{(i)})X_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j) \quad (20)$$

Felhasználva a

$$\sum_{j=1}^n K_j^{(i)} \longrightarrow \sum_{j=1}^n k_j^{(i)} \quad (21)$$

1 valószínűséggel történő sztochasztikus kongerenciát,

$$\sum_{j=1}^n E(K_j^{(i)}) \simeq \sum_{j=1}^n k_j^{(i)} \quad (22)$$

$$r^{(i)} - h^{(i)} \simeq \frac{\sum_{j=1}^n k_j^{(i)}}{\sum_{j=1}^n X_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j)} \quad (23)$$

Hasonló gondolatmenettel, immáron a szórássokra nézve

$$D^2(K^{(i)}) = (r^{(i)} + h^{(i)})x_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j) \quad (24)$$

$$\sum_{j=1}^n D^2(K_j^{(i)}) \longrightarrow \sum_{j=1}^n (k_j^{(i)} - (r^{(i)} - h^{(i)})x_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j))^2 \quad (25)$$

kapjuk, hogy

$$r^{(i)} + h^{(i)} \simeq \frac{\sum_{j=1}^n (k_j^{(i)} - (r^{(i)} - h^{(i)})x_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j))^2}{\sum_{j=1}^n X_t^{(i)}(t_{j+1} - t_j)} \quad (26)$$

(22) és (25)-ből azonnali a két paraméter értéke meghatározott.

Az elméleti eredményeket valós idősorok adataira vizsgáltuk. Így a Hudson-öbölbeli lynx canadensis (hiúz), valamint lepus americanus (nyúl) esetén számított értékek egy évre

$$r^{(hiuz)} \simeq h^{(hiuz)} \simeq 9.29 \quad (27)$$

$$r^{(nyul)} \simeq h^{(nyul)} \simeq 81.13 \quad (28)$$

Továbbá beszámolunk arról, hogy folyamatban van az említett sztochasztikus differenciálegyenletek megoldásainak szimulálása valós véletlen számokat felhasználva, köszönhetően a többek között erre a célra megépített számítógépéknél.

Ugyancsak terveink között szerepel a születés-halálzási folyamat paramétereinek genetikusan algoritmusok segítségével történő becslése nagyobb idősorok esetén.

Arra az esetre, amikor nem tételezhetjük fel, hogy az illető egyedszámváltozásokat a születés-halálzási folyamat fogyasztás-orientált dinamikája írja le, neurális hálózatok alkalmazását tervezük az adott idősorokban fellelhető minták felismeréséhez.

0.3 Bibliográfia

[1] Kloeden, Peter E, Platen, Eckhard. Numerical Solution of Stochastic Differential Equations. Series: Stochastic Modelling and Applied Probability. Vol. 23, 1st ed. 1992

[2] Gerall A. Edgar. Measure, Topology and Fractal Geometry

[3] Ladányi, Márta. Folyamatszempléti lehetőségek az agro-ökoszisztémák modellezésében. Budapesti Corvinus Egyetem, Matematika és Informatika Tanszék, 2006

[4] Tóth János, Simon L. Péter. Differenciálegyenletek. Bevezetés az elméletbe és az alkalmazásokba. Típotech Kiadó, 2005

[5] Medvegyev Péter. Sztochasztikus Analízis. Típotech Kiadó, 2004