Innhold

1 INNLEDNING **2**

2 DEN LOGISTISKE LIGNINGEN **2**

2.1 Fangst 3

2.2 Forsinket reaksjon 4

3 UTVIKLINGEN AV JORDAS BEFOLKNING **4**

4 KONKURRANSE OM SAMME RESSURS **7**

5 LOTKA-VOLTERRA-LIGNINGENE **8**

6 HVAL OG KRILL **11**

7 ARTER SOM HAR GJENSIDIG NYTTE AV HVERANDRE **13**

8 ETTERORD **15**

9 REFERANSER **15**

10 APPENDIX: LIGNINGSLØSER I MATLAB **17**

1 INNLEDNING

Dette notatet ble opprinnelig laget på grunnlag av modellingsseminaret i 1995 som dreide seg om populasjonsmodeller. Notatet er kortfattet og forutsetter at leseren har noe kjennskap til analyse av ikke-lineære systemer av ordinære diff.ligninger. Til slutt i notatet finner dere noen av referansene som stoffet er hentet fra, samt et appendix som viser hvordan en kan lage et enkelt program i Matlab^{TM} for selv å sjekke ut noen av systemene som behandles.

2 DEN LOGISTISKE LIGNINGEN

Den *logistiske ligningen* er en ikke-lineær første ordens diff.ligning som kan skrives

$$\frac{dN^*}{dt^*}\frac{1}{N^*} = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right). \tag{1}$$

Ligningen beskriver antall individer N^* i en enkelt-populasjon som funksjon av tiden, t^*. Konstanten K kalles berekraftig nivå eller kapasitet, mens r er en vekstrate. Hvis $N^* \ll K$, gir løsningen omlag eksponensiell vekst, $N^* = N_0 \exp(rt^*)$, med naturlig tidsskala $1/r$. Kapasiteten K, som også er en stasjonær løsning, gir oss en skala for N^*. Dette fører til den skalerte ligningen

$$\frac{dN}{dt} = N - N^2. \tag{2}$$

Det naturlige er å løse ligningen vha. separasjon, men det aller enkleste er å føre inn $U = 1/N$, som gir den lineære ligningen $\dot{U} + U = 1$, med generell løsning

$$U(t) = 1 + Ae^{-t}. \tag{3}$$

Følgelig blir

$$N(t) = (1 + Ae^{-t})^{-1} = \frac{1}{1 + e^{-(t-t_0)}}. \tag{4}$$

Herfra ser vi at *alle* løsninger i intervallet $\langle 0, 1\rangle$ lar seg uttrykke ved hjelp av funksjonen

$$s(t) = \frac{1}{1 + e^{-t}}, \tag{5}$$

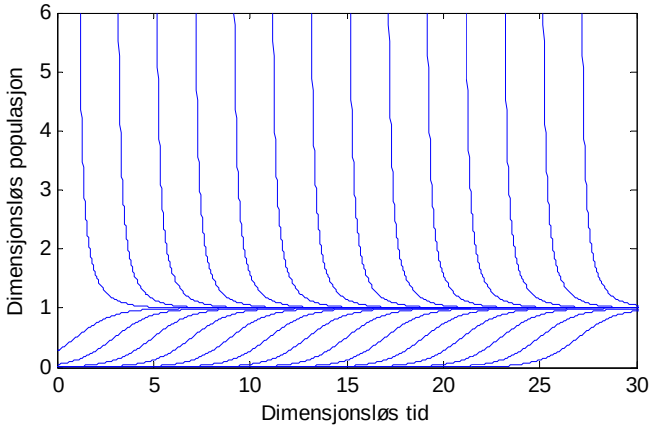
som kalles den logistiske kurven, eller *sigmoiden*. Løsninger i intervallet $\langle 1, \infty\rangle$ utvikler seg ifølge funksjonen $1/(1 - e^{-t})$, og dette er vist på figur 1. Vi ser umiddelbart at $N \equiv 1$ er en stabil likevektsløsning, mens $N \equiv 0$ er ustabil (Rent *fysisk* vil naturligvis $N = 0$ være stabil!). Det er et karakteristisk trekk ved sigmoiden at uansett hvor lang tid det har tatt for en populasjon å karre seg opp til et nivå f.eks. $K/10$, så tar det bare en tid $\mathcal{O}(1/r)$ for å nå metning. Vi ser også at en fra et vilkårlig høyt startnivå stuper ned til likevekt i løpet av en tid $\mathcal{O}(1/r)$. Endringer i K har derfor dramatiske konsekvenser.

Knepet med å føre inn $U = 1/N$ er også nyttig hvis r og K varierer med tiden. Hvis vi bryter litt med notasjonen ovenfor og skriver $K^*(t^*) = K\kappa(rt^*)$, $r^* = r\rho(rt^*)$, får vi etter skalering ligningen

$$\frac{dN}{dt} = \rho(t)N\left(1 - N/\kappa(t)\right), \tag{6}$$

eller

$$\frac{dU}{dt} + \rho(t)U = \rho(t)/\kappa(t), \tag{7}$$



Figur 1: Løsninger av den dimensjonsløse logistiske ligningen.

som er en lineær første ordens ligning. For å se på et enkelt eksempel, kan vi la $\rho(t) = 1$ og $1/\kappa(t) = 1 + a\sin(\omega t)$. Da er løsningen etter at transienter har dødd ut

$$N(t) = \left\{1 + \frac{a}{\sqrt{1+\omega^2}}\sin\left(\omega t - \phi\right)\right\}^{-1}, \quad \phi = \arcsin\left(\frac{\omega}{\sqrt{1+\omega^2}}\right). \tag{8}$$

Oppførselen når $\omega \to 0$ og $\omega \to \infty$ er som forventet.

2.1 Fangst

Det er enkelt å bygge fangst inn i en logistisk modell, for eksempel fiskebestanden i et havområde. Modellen tar utgangspunkt i den logistiske ligningen og i tillegg antar vi en fangst pr. tidsenhet som er proporsjonal med bestanden og antall båter (u^*) som deltar i fisket,

$$\frac{dN^*}{dt^*} = rN^*\left(1 - \frac{N^*}{K}\right) - \alpha N^* u^*. \tag{9}$$

Ved å skalere som ovenfor, blir ligningen

$$\frac{dN}{dt} = N - N^2 - \mu N, \quad \mu = \alpha u^*/r. \tag{10}$$

Likevektsløsningene blir nå $N_1 = 0, \quad N_2 = 1 - \mu$. Vanlig lineær stabilitetsanalyse gir at løsningen $N_1 = 0$ er stabil for $\mu > 1$ og ustabil for $\mu < 1$, mens $N_2 = 1 - \mu$ er stabil når $\mu < 1$. Tilfellet $\mu = 1$ overlates til leseren.

Et jevnt uttak pr. tidsenhet kan uttrykkes som

$$\frac{dQ}{dt^*} = \alpha N_2 u^* = \alpha u^* K(1-\mu) = rK\mu(1-\mu), \tag{11}$$

og dette har et maksimum for $\mu = 1/2$, dvs., $u^* = r/(2\alpha)$ og $N_2^* = K/2$. En optimal forvaltning oppnås derfor når fisket holder bestanden på et nivå der vi har maksimal tilvekst, dvs. på halvparten av maksimal bestand,– som er en velkjent "lov" innen ressursforvaltning.

2.2 Forsinket reaksjon

Forsinkelse i en logistisk modell kommer naturlig inn i systemer der veksten er avhengig av forholdene en stund tilbake. Ligningen er

$$\frac{dN^*}{dt^*}\frac{1}{N^*} = r\left(1 - \frac{N^*(t^* - \tau^*)}{K}\right) \tag{12}$$

som etter samme skalering som ovenfor blir

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)\left(1 - N(t-\tau)\right). \tag{13}$$

I May (1973) nevnes at vår norske nobelprisvinner i økonomi, Ragnar Frisch, var den første som begynte å anvende slike modeller. Det ser generelt ikke ut til å være mulig å løse ligningen analytisk, men vi har fremdeles likevektsløsningen $N(t) \equiv 1$. Lineær stabilitetsanalyse går ut på å føre inn $N(t) = 1 + a(t)$ og neglisjere ledd av $O(a^2)$. Dette gir prototypen på en forsinkelsesligning,

$$\dot{a}(t) = -a(t-\tau). \tag{14}$$

Ligningen er lineær slik at summen av løsninger fremdeles er en løsning. Det er derfor rimelig å studere oppførselen av fourierkomponenter, og ved å sette inn en komponent på formen $a(t) = a_0 e^{zt}$, $z = x + iy$, får vi en kompleks ligning for z,

$$z = -e^{-z\tau}, \tag{15}$$

eller følgende par for (x, y):

$$\begin{aligned} x &= -e^{-x\tau}\cos(y\tau), \\ y &= e^{-x\tau}\sin(y\tau) \end{aligned} \tag{16}$$

Siden $e^{-zt} = e^{-xt}e^{-iyt}$, vil stabilitetsegenskapene bestemmes av verdien på x. Det er lett å vise at hvis $0 \leq \tau < 1/e$, så vil løsningen være reell med $-e < x < -1$, med andre ord, $N(t) = 1$ vil være stabil. I intervallet $1/e < \tau \leq \pi/2$ vil den dominerende løsningen fremdeles ha negativ realdel, men vil nå være kompleks. Dette gir en dempet oscillasjon som i grensen med lite utslag er eksponensielt dempet. Når $\tau = \pi/2$, har den lineariserte ligningen en periodisk løsning, og for større τ vil det være løsninger der $x > 0$. Da er altså $N(t) = 1$ ikke lenger stabil.

For et ytterligere studium av ligninger med forsinkelsesledd, såkalte *delay equations,* henvises til literaturen, for eksempel, Hairer, Nørsett og Wanner (1993). Det er påstått at denne type ligninger forklarer forekomsten av lemenår, se figur 2. Merk forøvrig også at det fins programpakker for *delay equations* i Matlab^{TM} fritt tilgjengelig på *Internett.*

3 UTVIKLINGEN AV JORDAS BEFOLKNING

I laboratoriestudier av lukkede bakteriekulturer har det vist seg vanskelig å finne en oppførsel som følger en logistisk modell. I stedet faller populasjonen etterhvert mot 0 på grunn av *selv-forgiftning.* Det er ikke usannsynlig at noe tilsvarende vil også gjelde for menneskeheten. Forgiftningen kan for eksempel skyldes PCB, langlivede radioaktive isotoper og hormonhermere som påvirker fertiliteten. Dette har vi allerede sett slå ut for våre naboer oppe i Arktis.

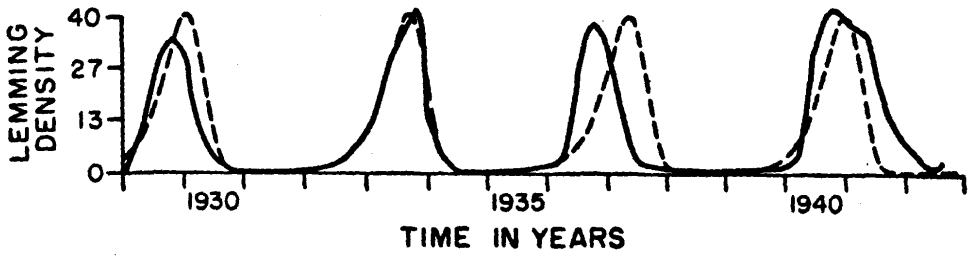


FIG. 2. Shelford's (1943) data on the lemming population in the Churchill area in Canada (expressed as numbers of individuals per hectare), compared with a naive theoretical curve (dashed line) obtained from the simple time delayed logistic equation (3); the time delay T is taken to be a little under one year ($T = 0.72$ yr.).

Figur 2: Lemenforekomst i Churchill, Canada, tilpasset en forsinkelse på 9 måneder (en vinter) (May, 1978).

I en verden der velferdsgodene er jevnere fordelt, ville det være naturlig at utslipp pr. tidsenhet er proporsjonalt med antall individer. Total mengde forurensniger på tidspunktet t^* blir da proporsjonal med

$$\int_{-\infty}^{t^*} N^*(s^*)\, ds^* \tag{17}$$

hvis forurensningene ikke brytes ned. I tillegg antar vi at den negative påvirkningen på vekstraten er proporsjonal med mengden forurensninger. Dette gir oss følgende modifiserte modell:

$$\frac{1}{N^*(t^*)}\frac{dN^*(t^*)}{dt^*} = r\left(1 - \frac{N^*(t^*)}{N_m}\right) - c\int_{-\infty}^{t^*} N^*(s^*)\, ds^*,\ c > 0. \tag{18}$$

(Dette er ikke noen en original tanke, men eksakt referanse mangler).

Kan så en populasjon som følger denne ligningen overleve i lengden? Anta at $\lim_{t^*\to\infty} N^*(t^*) = a > 0$, og at populasjonen starter på $N_s < N_m$. Løsningen vil holde seg mindre enn N_m og følgelig blir

$$\frac{dN^*(t^*)}{dt^*} < N_m\left(r - c\int_{-\infty}^{t^*} N^*(s^*)\, ds^*\right). \tag{19}$$

Siden $\lim_{t^*\to\infty} N^*(t^*) = a$, vil høyresiden gå mot $-\infty$ når $t^* \to \infty$, og dette er helt uforenlig med at $N^*(t^*) \to a$.

En enkel alternativ modell, som ikke har fullt så dramatiske følger, ville være

$$\frac{1}{N^*(t^*)}\frac{dN^*(t^*)}{dt^*} = r\left(1 - \frac{N^*(t^*)}{N_m}\right) - c\int_{-\infty}^{t^*} e^{-(t^*-s^*)/\tau} N^*(s^*)\, ds^*. \tag{20}$$

Her brytes forurensningene (eller virkningen på vekstraten) ned med tidskonstant τ, og det ser ut til at denne tillater en viss populasjon å overleve (Overlates til leseren å studere nærmere).

Vi går tilbake ligning 18 og skalerer på vanlig måte. Dette gir oss

$$\frac{1}{N}\frac{dN}{dt} = 1 - N - \alpha\int_{-\infty}^{t} N(s)\, ds,\ \alpha = \frac{cN_m}{r^2}. \tag{21}$$

Ligningen reduseres til en 2. ordens ligning ved å føre inn $C(t) = \int_{-\infty}^{t} N(s)\,ds$, men kan sannsynligvis ikke løses analytisk. Hvis α er stor, og vi starter med en liten populasjon, kan en forvente at N aldri når opp mot 1. Hvis vi da ser bort fra andre ledd på høyre side, får vi en ligning som gir oss øvre grenser for populasjonen i følge den komplette ligningen,

$$\frac{1}{N_u}\frac{dN_u}{dt} = 1 - \alpha \int_{-\infty}^{t} N_u(s)\,ds. \tag{22}$$

Her kan vi føre inn $P(t) = \alpha \int_{-\infty}^{t} N_u(s)\,ds$, som leder til ligningen

$$P'' = P'(1 - P). \tag{23}$$

Ligningen kan integreres en gang,

$$P'(t) = P - \frac{P^2}{2} + A, \tag{24}$$

der A er en konstant. Hvis vi nå begrenser oss til en situasjon der både $P(t)$ og $P'(t)$ går mot 0 når $t \to -\infty$, må $A = 0$, og vi får igjen en logistisk ligning. Løsningen for N blir

$$N(t) = \frac{1}{\alpha}P'(t) = \frac{1}{2\alpha}\cosh^{-2}\left(\frac{t - t_0}{2}\right). \tag{25}$$

Denne funksjonen er ikke ulik en gauss-klokke med maksimum for $t = t_0$. Som forventet vil liten α gi en stor maksimum befolkning.

Hvis en skulle tilpasse modellen til virkelige data, kunne en ta utgangspunkt i vendepunktene for funksjonen. La

$$N_0(\tau) = \cosh^{-2}(\tau/2). \tag{26}$$

Det er enkelt å vise at $N_0''(\tau) = 0$ for $\tau = \pm 2\,\mathrm{atanh}(1/3) = \pm 1.3170...$ Hvis vi dermed setter $\tau_0 = -2\,\mathrm{atanh}(1/3)$, finner vi

$$\begin{aligned} N_0(\tau_0) &= \frac{2}{3}, \\ N_0'(\tau_0) &= \frac{2}{9}\sqrt{3}. \end{aligned} \tag{27}$$

Jordas befolkning påstås å ha gått gjennom vendepunktet $N''(t_s) = 0$ i 1996, da vi hadde, i følge mine kilder,

$$\begin{aligned} N(t_s) &= 5.75 \times 10^9 \text{ individer}, \\ \frac{dN}{dt}(t_s) &= 8.3 \times 10^7 \text{år}^{-1}. \end{aligned} \tag{28}$$

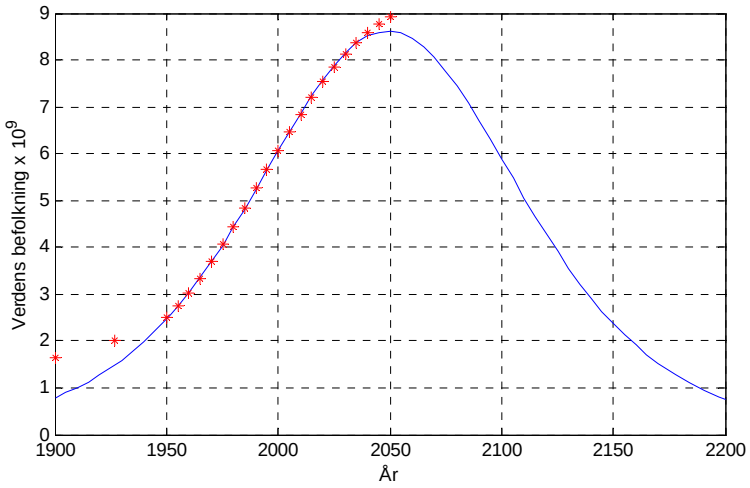
Ved å sette

$$N^*(t^*) = N_{\max} N_0\left(\frac{t^* - t_{\max}}{B}\right), \tag{29}$$

finner vi

$$\begin{aligned} N_{\max} &= \frac{3}{2}5.75 \times 10^9 \ = 8.62 \times 10^9, \\ B &= \frac{8.62 \times 10^9}{8.3 \times 10^7}\frac{2}{9}\sqrt{3}\text{år} = 40\text{år} \\ t_{\max} &= 1996 + 1.3170 \times 40 = 2049. \end{aligned} \tag{30}$$

På figur 3 er $N^*(t^*)$ plottet mot årstallet og sammenlignet med data og prediksjoner (utarbeidet av FN) som finnes på *Wikipedia*. Ikke uventet faller kurvene godt sammen mellom 1950 og 2040, men en kan naturligvis ikke legge for mye i en slik enkel modell.



Figur 3: Utviklingen av jordas befolkning for en logistisk modell med forgiftning fra forurensninger (hel strek). Virkelig befolkningsutvikling og FN's estimater (stjerner).

4 KONKURRANSE OM SAMME RESSURS

I 1934 skrev den russiske biologen G. F. Gause boka *The struggle for existence,* der han formulerte *The Competitive Exclusion Principle* som sier at to arter ikke kan eksistere side ved side i lang tid hvis de konkurrerer som samme begrensede ressurs (en aktuell situasjon i dagens Midt-Østen?). En enkel modell som gjenspeiler et slikt forhold er følgende:

$$\frac{1}{N_1^*}\frac{dN_1^*}{dt^*} = r_1\left(1-\alpha N_2^*\right), \tag{31}$$

$$\frac{1}{N_2^*}\frac{dN_2^*}{dt^*} = r_2\left(1-\beta N_1^*\right). \tag{32}$$

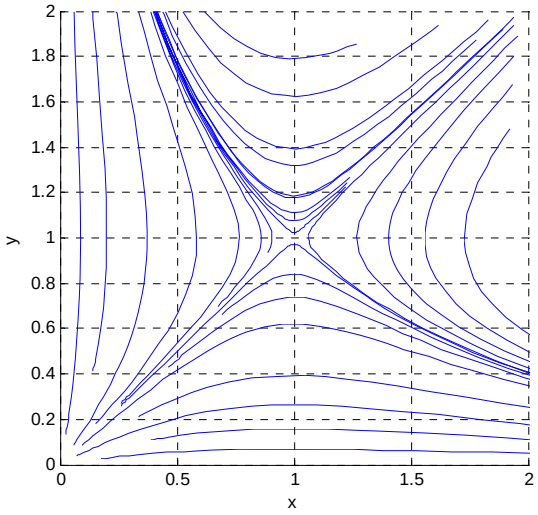
Her forekommer det to opplagte tidsskalaer, nemlig $1/r_1$ og $1/r_2$. Hvis et er stor forskjell på skalaene, vil dette bli et stivt system, med en oppførsel som er karakteristisk for singulær perturbasjon. Skaleringen er grei, og leder til et dimensjonsløst system på formen

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1-y\right),$$

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon y\left(1-x\right),$$

der parameteren ε uttrykket forholdet mellom tidsskalaene. Fra symmetrien i ligningene ser vi at alle konklusjoner som gjelder for små ε kan omskrives til tilsvarende utsagn for store ε. Det er derfor nok å betrakte $\varepsilon < 0 \leq 1$. Systemet har singulære punkter i (1,1) som er et sadelpunkt, og (0,0) som er en ustabil node. Hvis den ene av populasjonene er 0, vokser den andre uten grenser, så modellen er altså ikke spesielt realistisk.

En numerisk løsning av systemet for $\varepsilon = 1$ er vist i Fig. 4. Vi ser at første kvadrant deles opp i fire områder begrenset av koordinataksene og to kurver som krysser i (1,1). Disse kurvene kalles *separatriser.* Som en forstår, vil systemer i nærheten av separatrisen $y = x$ leve farlig: Bare små utenforstående forstyrrelser kan være er nok til at bevegelsen hopper over på andre siden og vi får fundamentalt forskjellig utvikling.



Figur 4: Numerisk løsninger for Gauses modell når $\varepsilon = 1$.

Det er enkelt å finne en implisitt ligning for banene ved å dividere ligningene på hverandre og separere variablene:

$$\left(\frac{1}{y} - 1\right) dy = \varepsilon \left(\frac{1}{x} - 1\right) dx. \tag{33}$$

Dette gir alle ikke-trivielle baner uttrykt ved

$$ye^{-y} = C\left(xe^{-x}\right)^{\varepsilon},\ 0 < \varepsilon \leq 1, \tag{34}$$

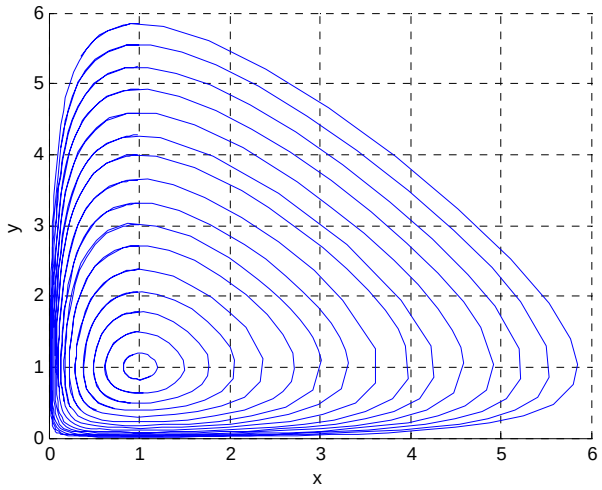
og hvor hvor C er en positiv konstant. For gitte verdi av ε og C ser vi fra funksjonsforløpet til xe^{-x} at det kan finnes opptil fire par løsninger. To og to av disse ligger på samme bane. Maksimumsverdien av venstresiden er e^{-1}. Hvis $\max_x C(xe^{-x})^{\varepsilon} > e^{-1}$, dvs. $C > e^{\varepsilon - 1}$, vil vi beskrive banene til høyre og venstre for likevektspunktet (1,1). I motsatt fall beskrives banene over og under (1,1). Separatrisene er gitt implisitt av

$$ye^{-y} = e^{\varepsilon - 1}\left(xe^{-x}\right)^{\varepsilon}. \tag{35}$$

Tilsvarende modeller har også blitt satt opp for krigføring. En skal være forsiktig med å trekke bastante konklusjoner ut fra såvidt primitive modeller, og det finnes mange systemer i naturen som tilsynelatende bryter med Gauses prinsipp (blant annet plankton, i følge Wikipedia).

5 LOTKA-VOLTERRA-LIGNINGENE

Lotka-Volterra ligningene, som også kalles også rovdyr/bytte-ligningene, ble formulert av Alfred J. Lotka og Vito Volterra, uavhengig av hverandre, omkring 1925. Siden ligningene er inngående beskrevet i alle bøker om ikke-lineære diff.ligninger, er framstillingen nedenfor meget kortfattet.



Figur 5: Baner for Lotka-Volterra-systemet når $\varepsilon = 1$ beregnet numerisk. Den numeriske løsningen går rundt banene flere ganger og treffer ikke helt.

På samme måte som ligningene ovenfor, kan de skrives som et system

$$\frac{1}{N_1^*}\frac{dN_1^*}{dt^*} = r_1\left(1 - \alpha N_2^*\right), \tag{36}$$

$$\frac{1}{N_2^*}\frac{dN_2^*}{dt^*} = r_2\left(-1 + \beta N_1^*\right), \tag{37}$$

der N_1^* er byttedyr og N_2^* er rovdyr. Som i avsnittet foran får systemet etter skalering formen

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1 - y\right), \tag{38}$$

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon y\left(-1 + x\right), \tag{39}$$

med singulære punkt i (1,1) og (0,0) uavhengig av størrelsen på ε. Det første er et senter, og det andre sadelpunkt. En figur av banene er vist i Fig. 5.

Her blir den implisitte ligningen for banene

$$ye^{-y}\left(xe^{-x}\right)^{\varepsilon} = C, \quad 0 < C. \tag{40}$$

Siden venstresiden er begrenset oppad av $e^{-1-\varepsilon}$, må følgelig $C < e^{-1-\varepsilon}$. For en gitt mulig verdi av C vil videre x begrenses til intervallet omkring $x = 1$ som oppfyller $(xe^{-x})^{\varepsilon} \geq Ce$. Vi får et tilsvarende intervall for y definert av $ye^{-y} \geq Ce^{\varepsilon}$. Dette gir at banen ligger inne i et rektangel som er definert av likhet i de respektive ulikhetene. Formen på rektanglet er bestemt av ε og C. Når C nærmer seg sin maksimale verdi, skrumper banene inn mot (1,1) og blir omlag elliptiske med senter i (1,1). Når $C << 1$ presses banen ut mot koordinataksene, med mindre $y \approx -\varepsilon x - \ln(C)$, som gir baneforløpet borte fra koordinataksene langt ute. Baneformen blir omtrent en trekant.

Begrensninger i veksten som i den logistiske ligning leder til skalerte ligninger på formen

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1 - y - \alpha x\right), \tag{41}$$

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon y\left(-1 + x - \beta y\right) \tag{42}$$

med singulære punkt i origo og (x_0, y_0) der

$$x_0 = \frac{1+\beta}{1+\alpha\beta}\ ,\ y_0 = \frac{1-\alpha}{1+\alpha\beta}. \tag{43}$$

Vi overlater til leseren å vise at (x_0, y_0) blir et stabilt fokus når α og β er små. Hva skjer ellers?

Hvis vi går tilbake til de originale Lotka-Volterraligningene og benytter at banene er periodiske med periode T, får vi

$$\frac{1}{r_1}\int\limits_{t^*=0}^{T}\frac{dN_1^*}{N_1^*} = \int\limits_{t^*=0}^{T}\left(1-\alpha N_2^*\right)dt^* = T - \alpha\int\limits_{t^*=0}^{T}N_2^*dt^*, \tag{44}$$

og tilsvarende for den andre ligningen. Men nå er jo

$$\frac{1}{r_1}\int\limits_{t^*=0}^{T}\frac{dN_1^*}{N_1^*} = \frac{1}{r_1}\left(\ln(N_1^*(T) - \ln(N_1^*(0)\right) = 0, \tag{45}$$

slik at

$$\frac{1}{T}\int\limits_{t^*=0}^{T}N_2^*dt^* = \frac{1}{\alpha}, \tag{46}$$

$$\frac{1}{T}\int\limits_{t^*=0}^{T}N_1^*dt^* = \frac{1}{\beta}. \tag{47}$$

Gjennonsnittsnivåene blir lik verdiene i det singulære punktet.

Hvis en studerer rovdyr/bytte-modeller litt mer inngående, vil en se at Lotka-Volterra ligningene er spesielle. Vanligvis vil slike modeller ha stabile likevektspunkter. Hvis en observer svingninger i naturen, vil disse ikke være periodiske løsninger om et nøytralt likevektspunkt, men derimot såkalte *stabile grensesykler* som er mer stabile overfor perturbasjoner.

Forsinkelser i Lotka-Volterramodeller har også blitt studert, og slike ligninger kan i motsetning ordinære ligninger faktisk ha *kaotisk* oppførsel.

Det er også mulig å studere hva fangst betyr for et Lotka-Volterrasystem. Hvis vi antar konstant fangst relativt til bestanden, kan dette modelleres som

$$\frac{dN_1^*}{dt^*}\frac{1}{N_1^*} = r_1\left(1-\alpha N_2^*\right) - f_1, \tag{48}$$

$$\frac{dN_2^*}{dt^*}\frac{1}{N_2^*} = r_2\left(-1+\beta N_1^*\right) - f_2. \tag{49}$$

Siden vi kan skrive

$$\frac{dN_1^*}{dt^*}\frac{1}{N_1^*} = (r_1 - f_1)\left(1 - \frac{r_1\alpha}{r_1 - f_1}N_2^*\right), \tag{50}$$

$$\frac{dN_2^*}{dt^*}\frac{1}{N_2^*} = (r_2 + f_2)\left(-1 + \frac{r_2\beta}{r_2 + f_2}N_1^*\right), \tag{51}$$

ser vi at så lenge parametrene er konstante, vil oppførselen blir som for et Lotka-Volterrasystem med modifiserte parametre. Spesielt blir

$$\frac{1}{T}\int_{t^*=0}^{T} N_2^* dt^* = \frac{1}{\alpha}\frac{r_1 - f_1}{r_1}, \tag{52}$$

$$\frac{1}{T}\int_{t^*=0}^{T} N_1^* dt^* = \frac{1}{\beta}\frac{r_2 + f_2}{r_2}. \tag{53}$$

Modellen er ikke uten videre realistisk hvis en ser på gjennomsnittlig uttatt fangstvolum pr. tidsenhet:

$$F_1 = \left\langle N_1^* \right\rangle f_1 = \frac{1}{\beta}\frac{r_2 + f_2}{r_2} f_1, \tag{54}$$

$$F_2 = \left\langle N_2^* \right\rangle f_2 = \frac{1}{\alpha}\frac{r_1 - f_1}{r_1} f_2. \tag{55}$$

Vi observerer at hvis vi bare fanger rovdyr ($f_1 = 0$), vil vi kunne fange ubegrenset uten at gjennomsnittsnivået endres. Derimot vil gjennomsnittet av byttedyr-bestanden vokse (!). Det er ellers mye som en kunne studere for slike systemer, for eksempel hvordan oppførselen blir når en har tidsvariabel fangst med variasjoner som er lange og korte i forhold til perioden for bestandsvariasjonene.

6 HVAL OG KRILL

Omkring 1980 satte R.M. May opp en modell for hval-krill-systemet i Antarktis der N^*er krill-populasjonen og H^* hval-populasjonen:

$$\frac{dN^*}{dt^*}\frac{1}{N^*} = r\left(1 - \frac{N^*}{K_N}\right) - a_2 H^* - u_N F_N, \tag{56}$$

$$\frac{dH^*}{dt^*}\frac{1}{H^*} = q\left(1 - \frac{H^*}{\alpha N^*}\right) - u_H F_H \tag{57}$$

Som en ser, er maksimalt bærekraftig nivå på hvalbestanden proposjonalt med krill-nivået. Vekstratene r og q må forventes å være temmelig forskjellige, og slik at $1/r << 1/q$, dvs. $\varepsilon = q/r << 1$. Hvis vi følgelig skalerer med utgangspunkt i tidsskalaen for endringer i hvalpopulasjonen, ender vi opp med følgende singulært perturberte system:

$$\varepsilon \dot{N} = N\left(1 - N - \gamma H - f_N\right), \tag{58}$$

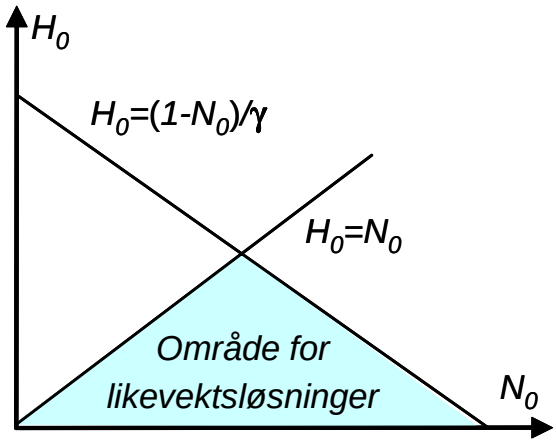
$$\dot{H} = H\left(1 - H/N - f_H\right) \tag{59}$$

Vi skal anta at f_N er f_H er konstanter mellom 0 og 1. Modellen har da et stasjonært punkt i

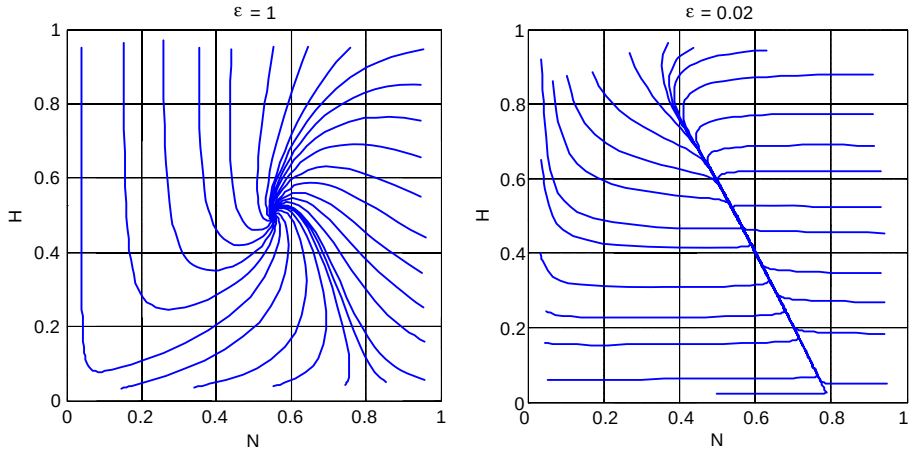
$$N_0 = \frac{1 - f_N}{1 + \gamma(1 - f_H)}, \tag{60}$$

$$H_0 = \frac{(1 - f_N)(1 - f_H)}{1 + \gamma(1 - f_H)}, \tag{61}$$

og alle singulære punkt ligger inne i en trekant som angitt på figur 6.



Figur 6: Alle likevektsløsninger ligger i det markerte området når f_N og f_H ligger mellom 0 og 1.



Figur 7: Faseplot av krill/hval-systemet med $f_N = .2$ og $f_H = .1$, $\gamma = 0.5$ og $\varepsilon = 1$ til venstre, $\varepsilon = .02$ til høyre.

Likevektsløsningene er stabile fokus som vist på figur 7. Når ε blir liten, vil løsningene få karakteristisk preg av *singulær perturbasjon.* Denne oppførselen blir ikke så påfallende i områder der $N = O(\varepsilon)$ eller $N \ll H$, siden en da også vil få andre små ledd i ligningene.Hvis bestanden av hval er lavere enn likevektsnivået, ser en hvordan systemet raskt søker inn i mot en "kvasistatisk likevekt" tilnærmet gitt av $1 - N - \gamma H - f_N = 0$, for deretter å følge denne mot likevektspunktet. Dette skyldes naturligvis at krillbestanden reagerer raskt i forhold til hvalbestanden.

For en gitt fangstrate blir uttatt mengde pr. tidsenhet

$$P_N = f_N N_0 = \frac{f_N(1-f_N)}{1+\gamma(1-f_H)}, \tag{62}$$

$$P_H = f_H H_0 = \frac{f_H(1-f_H)(1-f_N)}{1+\gamma(1-f_H)} \tag{63}$$

Vi ser at den maksimale krill-mengden vi kan ta ut er gitt av $f_N = 1/2$ uansett fangsten på hval, mens den maksimale hvalmengden er $f_H = \left(1 + \gamma - \sqrt{1+\gamma}\right)/\gamma$. Det ikke er mulig å øke hvalfangsten med å fiske krill, mens det naturligvis er gunstig å fange hval for å få kunne fange mer krill.

Det er lett å tenke seg økonomiske problemstillinger knyttet til en slik modell. Hvis en fisker både hval og krill, er en interessert i å maksimalisere fortjenesten. Hvis prisene er p_N og p_H, vil en ønske å maksimalisere økonomisk utbytte pr. tidsenhet, $p_N P_N + p_H P_H$. Samtidig ligger det jo en begrensning i vekten av fangst over en periode T som kan fraktes med tilgjengelig tonnasje, $(w_N P_N + w_H P_H)T \leq L$.

Hvis fangstratene er proprosjonele med det inverse av bestandene, dvs. at det fiskes faste kvanta pr. tidsenhet uten hensyn til bestandenes størrelse, blir ligningene mer kronglete. Eventuelle likevektsløsninger finnes fra

$$N\left(1 - N - \gamma H - a_N/N\right) = N - NH^2 - \gamma HN - a_N = 0, \tag{64}$$

$$H\left(1 - H/N - a_H/H\right) = H - H^2/N - a_H = 0 \tag{65}$$

Hvis vi antar at $\gamma = 1$ og at vi bare fanger hval, utleder vi enkelt at

$$\begin{aligned} N_0 &= 1 - H_0, \\ H_0 &= \frac{1 + a_H \pm \sqrt{(1+a_H)^2 - 8a_H}}{4}. \end{aligned} \tag{66}$$

Vi har med andre ord to likevektspunkter hvis $0 < a_H < 3 - 2\sqrt{2}$. Vi overlater til leseren å undersøke nærmere hva som skjer.

Et viktig aspekt av slike modeller er også hvorvidt de er stabile overfor forstyrelser, og hvor godt fangsten lar seg kontrollere ved påbud etc. Som en forstår, er det ubegrensede muligheter til både matematisk, numerisk og økonomisk analyse.

7 ARTER SOM HAR GJENSIDIG NYTTE AV HVERANDRE

Det finnes mange ekspempler på systemer der artene har gjensidig nytte av hverandre. Planter som er avhengige av pollenbærere er et slikt eksempel. Pollenbærerne får på sin side nektar fra planten. I noen situasjoner er pollenbærerne spesielt tilpasset én type planter (eller kanskje er det omvendt?).

Det er lett å se at følgende enkle modell, der P er plantepopulasjon og B er pollenbærer, leder til en absurditet:

$$\frac{dB^*}{dt^*}\frac{1}{B^*} = (-1 + \alpha P^*), \tag{67}$$

$$\frac{dP^*}{dt^*}\frac{1}{P^*} = \varepsilon(-1 + \beta B^*). \tag{68}$$

Noe mer overraskene er det at heller ikke

$$\frac{dB^*}{dt^*}\frac{1}{B^*} = (-1 + \alpha P^* - \gamma B^*), \tag{69}$$

$$\frac{dP^*}{dt}\frac{1}{P^*} = \varepsilon(-1 + \beta B^* - \delta P^*) \tag{70}$$

fungerer.

Følgende modell, som er hentet fra May (1978), starter med en logistisk ligning for pollenbærerne, der bærekraftig populasjon avhenger av plantepopulasjonen.

$$\frac{dB^*}{dt^*} = rB^*\left(1 - \alpha\frac{B^*}{P^*}\right). \tag{71}$$

Plantemengden på sin side tilfredsstiller en ligning på formen

$$\frac{dP^*}{dt^*} = -qP^* + I\frac{\hat{B}}{\hat{B}+C}, \tag{72}$$

der $\hat{B}$ er effektiv tetthet av pollinatorer. Hvis det er svært få planter, er det ikke sikkert pollinatorene finner planter ($\hat{B} \ll B^*$), mens hvis det er mange planter, finner alle pollinatorer planter nok ($\hat{B} \approx B^*$). En mulig modell for $\hat{B}$ kan da være

$$\hat{B} = B^*\frac{P^*}{P^*+D}. \tag{73}$$

Tilsammen gir dette ligningene

$$\begin{aligned}\frac{dB}{dt}\frac{1}{B} &= 1 - a\frac{B}{P},\\ \frac{dP}{dt}\frac{1}{P} &= -\varepsilon + b\frac{B}{BP+P+1},\end{aligned} \tag{74}$$

der vi har skalert som følger:

$$P^* = DP,\ B^* = CB,\ \ a = \alpha C/D,\ \ b = I/(rD),\ \ t^* = tr,\ \ \varepsilon = q/r. \tag{75}$$

Ved å løse ligningene for likevektspunktene, kommer vi fram til

$$B_0 = \frac{1}{2a\varepsilon}\left(b - \varepsilon a \pm \sqrt{(b-\varepsilon a)^2 - 4a\varepsilon^2}\right), \tag{76}$$

$$P_0 = aB_0. \tag{77}$$

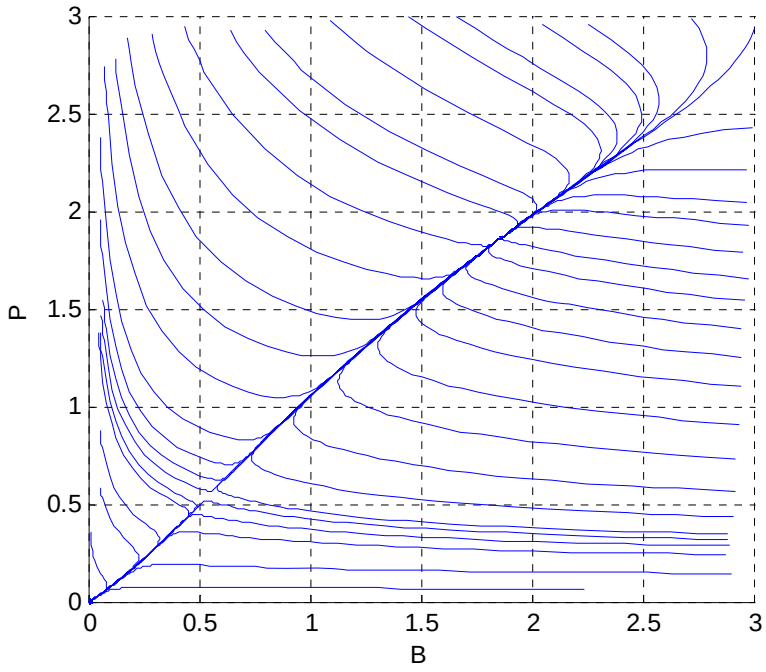
Det vil være to likevektspunkter i første kvadrant hvis $0 < b - \varepsilon a,\ \ 0 < (b-\varepsilon a)^2 - 4a\varepsilon^2$, eller

$$0 < (I - q\alpha C)/D, \tag{78}$$

$$0 < \frac{I - q\alpha C)^2 - 4\alpha q^2 CD}{D^2}. \tag{79}$$

Figur 8 er laget med et tilfeldig sett parametre som gir to likevektspunkter ($\varepsilon = 1/2, a = 1, b = 1.7$).

Hvis systemet er til venstre for separatrisen dør det ut. Isolerte systemer av dette slaget er bare vanlige i strøk med stabile klimatiske forhold. I følge referansen, finnes det f.eks. ikke slike maur/plantesystemer nord for 24°, ikke nektarspisende flaggermus (!) nord for 33°, eller orkidebier nord for 24° i Amerika.



Figur 8: Fasediagram for pollenbærere (B) og planter (P) for en situasjon der vi har et stabilt og et ustabilt likevektspunkt.

8 ETTERORD

Den matematiske teorien som ligger bak modellene vi har sett på er en del av det som kalles *dynamiske systemer*. Dette er et felt med stor og interessant aktivitet som ikke bare omfatter differensialligninger, men også tidsdiskrete og stokastiske modeller. I spesielle tilfeller, f.eks. for noen systemer av ordinære diff. ligninger med mer enn 2 variable, diskrete modeller eller ligninger med forsinkelse, vil løsningene oppvise såkalt *kaotisk* oppførsel. I naturen opptrer det både systemer som ser ut til å være temmelig robuste overfor forstyrrelser (f.eks. beskrevet av de før nevnte stabile grensesykler) eller det helt motsatte (f.eks. ligninger for atmosfærisk turbulens,– som styrer været).

9 REFERANSER

Giordano, F.R. og M. D. Weir: *A First Cource in Mathematical Modelling*, Brooks/Cole Pub. Company, 1985.

Hairer, E., S.P. Nørsett og G. Wanner: *Solving Ordinary Differential Equations,* 2nd ed., Springer 1993.

MacDonald, N.: *Time Lags in Biological Models*, Lect. Notes in Biomathematics, Springer, Vol. 27 (1978)

May, R.M.: Mathematical Aspects of the dynamics of Animal Populations, i S.A. Levin(ed.) *Studies in Mathematical Biology* Vol. 2, MAA Studies in Mathematics (1978) pp. 317-366.

May, R.M.: *Stabily and Complexity in Model Ecosystems,* Prinston Univ. Press, 1973.

Vincent, T.L. : Vulnerability of a Prey-Predator Model Under Harvesting, *Renewable Resource Management* (Ed. S. Levin), Lect. Notes in Biomathematics, Springer, Vol. 40 (1980) pp. 112-132 (Temaet krill og hval berøres også av andre i samme bok)

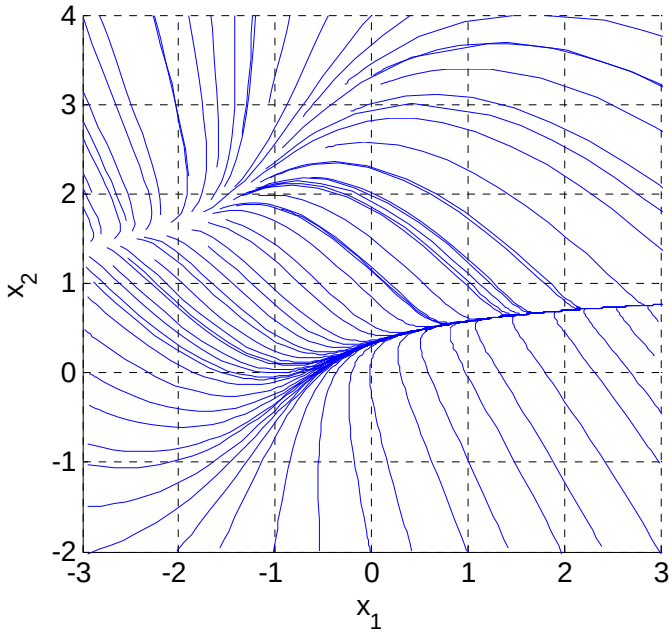
10 APPENDIX: LIGNINGSLØSER I MATLAB

Det finnes mange interaktive løsere for todimensjonale ODE-systemer på *Internett*. Nedenfor finner dere en enkel løser i MATLAB^{TM}, slik at en kan teste ut systemene som er omtalt i teksten. Løseren består av to m-filer. Den første er selve programmet, mens den andre beregner de deriverte (høyresiden) i ligningene. Se ellers dokumentasjonen av Matlab^{TM} for mer informasjon om **ode45**. Matlab-funksjonen **ginput** gjør det mulig å peke på plottet med musen for å angi startverdiene (Tekst etter % i koden er kommentar).

```
tspan = [0 10];          % Setter et tidsintervall
axis([-3 3 -2 4]); grid; % Definerer koordinatsystemet
hold on                  % Sier at koord.systemet skal ligge fast
for loop = 1:100         % Opptil 100 repetisjoner
  x0 = ginput(1);        % Plukker startverdi med musen
  [t,x]=ode45('xder',tspan,x0);  % Integrerer ligningen
  plot(x(:,1),x(:,2))    % Tegner ut banen
end;

function xd=xder(t,x)
s = x(1);
c = x(2);
xd(1)=-s*(1-c)+c;
xd(2)=s*(1-c)-c+(1-c).^2;
xd = xd';  % Kolonnevektor
```

Figur 9 viser et eksempel på hvordan baneplottet for ligningen ovenfor blir med et tilfeldig utvalg av startverdier.



Figur 9: Baner for ligningen som er definert i Matlab^{TM}-filen **xder.m** i teksten. Startpunktene angis med muse-pekeren, slik at det er mulig å undersøke spesielle områder i diagrammet i detalj.