

CODEN:LUTFD2/(TFRT-5257)/1-055/(1981)

EVOLUTIONÄRT STABILA STRATEGIER (ESS)
I EN PREDATOR BYTESDJURS MODELL

ANDERS WIKSTRÖM

INSTITUTIONEN FÖR REGLERTEKNIK
LUNDS TEKNISKA HÖGSKOLA
SEPTEMBER 1981

LUND INSTITUTE OF TECHNOLOGY DEPARTMENT OF AUTOMATIC CONTROL Box 725 S 220 07 Lund 7 Sweden	Document name MASTER THESIS
	Date of issue September 1981
	Document number CODEN:LUTFD2/(TFRT-5257)/1-055/(1981)
Author(s) Anders Wikström	Supervisor Per Molander
	Sponsoring organization
Title and subtitle Evolutionary Stable Strategies (ESS) in a Predator Prey Model (Evolutionärt Stabila Strategier (ESS) in en Predator Bytesdjurs Modell)	

Abstract

**EVOLUTIONART STABILA STRATEGIER (ESS) I EN PREDATOR BYTESDJURS MODELL.
(EVOLUTIONARY STABLE STRATEGIES (ESS) IN A PREDATOR PREY MODEL.)**

ABSTRACT

A system of ordinary nonlinear differential equations is used to examine evolutionary changes in a predator-prey community. Evolution in the β parameter of the predator and the r parameter of the prey influence the x parameter of the model. This is described by mathematical functions, so-called fitnessfunctions. It is examined if the form of the curve of the fitnessfunction influence the possibility of the predator and the prey, respectively, to develop an Evolutionary Stable Strategy (ESS). It is also examined how evolution of β and r , respectively, reflect on the ecological stability of the community. The result of analysis and simulation is that the predator can develop an ESS in two of the four curves that were examined, while the prey can develop an ESS in three out of four examined curves. Evolution in both β and r can destabilize the system. The unstable cases show a stable limit cycle.

Key words		
Classification system and/or index terms (if any)		
Supplementary bibliographical information		
ISSN and key title		ISBN
Language Swedish	Number of pages 55	Recipient's notes
Security classification		

EVOLUTIONÄRT STABILA STRATEGIER (ESS) I EN PREDATOR BYTESDJURS
MODELL

av

ANDERS WIKSTRÖM

Ett examensarbete i reglerteknik

Handledare:

Per Hagander, Inst. för Reglerteknik, Lunds Tekniska Högskola

Per Molander, Försvarets Forskningsanstalt (FOA), Stockholm

Nils-Chr. Stenseth, Inst. för Zoologi, Oslo Universitet

September 1981

SAMMANFAITNING

Ett system av ordinära olinjära differentialekvationer används för att undersöka evolutionära förändringar i en predator bytesdjurs modell. Utvecklingen av predatorns β parameter och bytesdjurets r parameter påverkar även modellens x parameter genom funktionssamband, sk fitnessfunktioner. Det är undersökt om fitnessfunktionernas utseende påverkar predatorns resp bytesdjurets möjlighet att uppnå Evolutionärt Stabila Strategier (ESS). Det är även undersökt om evolution hos β resp r påverkar samhällets ekologiska stabilitet. Resultatet av analysen och simuleringarna visar att predatoren kan uppnå ESS i två av de fyra undersökta fallen medan bytesdjuret uppnår ESS för tre av de fyra undersökta kurvformerna. Evolution i både β och r kan destabilisera systemet. I det instabila fallet blir lösningen en stabil limit cycle.

INNEHÅLL

1. INLEDNING

2. BEGREPPSAPPARAT OCH DEFINITIONER

2.1 Ekologisk stabilitet

- a. Grundmodell
- b. Stabilitet mot invasion av mutanter

2.2 Evolutionär stabilitet

- a. Ekologisk tid och evolutionär tid
- b. Evolutionsbegreppet
- c. Fitnessfunktioner
- d. En modell för evolution
- e. ESS i modellen

3. PROBLEMSTÄLLNINGAR

4. ANALYS AV SHAFFER OCH ROSENZWEIGS MODELL

4.1 Shaffer och Rosenzweigs modell

4.2 Evolution i Shaffer och Rosenzweigs modell

4.3 Analys av PROBLEM 1

- a. ESS för predatorn
- b. ESS för bytesdjuret

4.4 Analys av PROBLEM 2

5. SIMULERINGAR AV MODELLERNA

5.1 Den ursprungliga modellen

5.2 ESS modeller

6. DISKUSSION

LITTERATUR

APPENDIX 1

APPENDIX 2

APPENDIX 3

APPENDIX 4

1. INLEDNING

Matematiska modeller har alltmer börjat användas inom ekologin. Modeller blir ett hjälpmedel som tillsammans med fältstudier och laboratorieexperiment kan ge nya kunskaper om hur djur och växter samverkar i ekosystem. Modellerna kan vara av "praktisk" eller "teoretisk" art. En praktisk modell kan exempelvis användas om man vill ta reda på hur många sälar som kan utgållras årligen utan att populationen blir hotad. Ett exempel på en teoretisk frågeställning är om ett ekosystem har större sannolikhet att överleva ifall varje art samverkar med ett stort antal andra arter jämfört med om varje art samverkar med bara några få andra arter (Maynard Smith 1974).

En teoretisk modell är mera generell än en praktisk. En ekologisk teori ska kunna ge kunskap både om ekosystem i allmänhet och om en viss art i en viss miljö. Vid uppställandet av en praktisk modell får man utnyttja fältstudier och uppmätta data om det samhälle^(*) som ska studeras. En teoretisk modell uppställs på basis av allmänna fysikaliska och biologiska lagar. För att tillfullt verifiera en ekologisk teori bör analysen av modeller kompletteras, där så är möjligt, med studier av verkliga ekosystem.

(*) samhälle; En kombination av växt- eller djurpopulationer som brukar återfinnas i en bestämd typ av miljö (Nihlgård, Rundgren 1978).

När det är svårt att få data har modeller en viktig användning. Modellstudier kan begränsa antalet möjligheter som man kan förvänta sig existera ute i naturen. Detta att skilja det möjliga från det omöjliga är en av de viktigaste orsakerna till att man analyserar enkla (teoretiska) modeller. Vid analys av evolutionära förändringar hos organismer har användningen av modeller stora fördelar. Det är omöjligt att få data som visar något om själva evolutionsprocessen. Däremot finns det komparativa data som visar evolutionens resultat. Därför bör man analysera modeller som antar olika evolutionsprocesser och som förutsätter olika utfall av evolutionen. Eftersom det finns data på utfallet av evolutionen, kan därmed alternativa evolutionsprocesser testas. (Stenseth pers konsult).

Bristen på data från naturen ökar, som påpekats ovan, nyttan av modellanvändningar men denna brist medför samtidigt nackdelar. Modellen måste uteslutande konstrueras på teoretisk basis. Frånvaron av data gör det sedan svårt att kontrollera rimligheten av modell antaganden. Det finns en risk att man hamnar i en situation av teoretiska spekulationer med modeller som har byggts upp axiomatiskt, där man till slut saknar all kontakt med verkligheten. En del av begreppen i detta arbete kan sägas tangera det spekulativa området. Icke desto mindre är det en förhoppning att detta arbete kan ge ett bidrag till diskussionen om evolutionsprocesserna.

Den evolutionsprocess som är viktigast för organismernas anpassning är det naturliga urvalet (den naturliga selektionen). I det naturliga urvalet "vinner" den

organismtyp som kan utnyttja de tillgängliga resurserna på ett sådant sätt att den får större avkomma per individ än de andra. Eftersom egenskaper ärvs får avkomman samma selektiva fördelar som sina föräldrar. Därmed kommer den välanpassade typen att spridas i populationen (McNaughton, Wolf 1979).

Många organizmer lever i ett mycket komplext samspel med andra organizmer. För att underlätta analysen av evolutionens verkan i sådana samverkande samhällen har Maynard Smith och Price (1963) infört begreppet "Evolutionary stable strategy" (ESS). En ESS är en strategi vilken, om de flesta individerna i en population anammar den, inte kan bli utkonkurrerad av någon annan strategi (Maynard Smith, Price 1963). Man kan uttrycka det så att den bästa strategin som finns för en individ beror på vad majoriteten av populationen gör. Eftersom resten av populationen utgörs av individer som var och en försöker maximera sin egen framgång, är den enda strategin som kommer att överleva en som, när den väl är utvecklad, inte kan utkonkurreras av någon avvikande strategi. Ursprungligen gällde ESS begreppet beteendemässiga anpassningar. Det har senare utvidgats till att gälla alla former av evolutionära anpassningar (Dawkins 1978).

Om en organism utvecklar en egenskap innebär detta, om resurserna är begränsade, att en annan egenskap kommer att försvagas (Rosenzweig 1974, 1979). Sådana samband mellan utvecklingen av olika färdigheter kan i en modell uttryckas som funktionssamband. Funktionerna kallas fitnessfunktioner (Levins 1968). Dessa funktioner utgör begränsningar för hur en viss organism kan utvecklas. I

detta arbete kommer det att undersökas hur fitnessef funktionernas utseende påverkar möjligheten till att uppnå ESS. En modell av Shaffer och Rosenzweig (1978) som beskriver ett predator (=rovdjur) -bytesdjurs förhållande används för detta ändamål. Det ska även undersökas något om hur evolution hos bytesdjuret resp rovdjuret påverkar den ekologiska stabiliteten hos samhället.

2. BEGREPPSAPPARAT OCH DEFINITIONER (*)

2.1 Ekologisk stabilitet

a. Grundmodell

Ett organismssamhälle kan beskrivas med de enskilda arternas antal och deras interaktion. En tillståndsvektor $\bar{X} = (X_1 \dots X_n)^T$ införs för att beskriva populationsfördelningen i samhället. Elementen X_j beskriver tätheten hos varje art.

Det antas att samhällets beteende i ekologisk tid kan beskrivas av ett system av kontinuerliga deterministiska differentialekvationer. Systemet skrivs i vektorform:

$$\frac{d\bar{X}}{dt} = \bar{f}(\bar{X}). \quad (1)$$

Jämviktstillstanden hos systemet definieras som lösningarna till ekvationen

$$\bar{f}(\bar{X}) = \bar{0}. \quad (2)$$

Ekvation (2) kan ha många lösningar och var och en av dessa ger en jämviktspunkt. För att avgöra karaktären, dvs om den är stabil eller instabil, på en viss jämviktspunkt $\hat{\bar{X}}$ används Poincare's sats. Enligt denna sats avgörs stabiliteten av egenvärdena till matrisen \bar{Q} .

(*) Kapitel 2 bygger på (Reed, Stenseth 1981), samt på personlig kommunikation med Stenseth

$$\bar{Q} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}_1 & \dots & \frac{\partial f}{\partial x}_1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f}{\partial x}_n & \dots & \frac{\partial f}{\partial x}_n \end{bmatrix}$$

Om alla egenvärden till \bar{Q} ligger till vänster om imaginära axeln är jämviktspunkten asymptotiskt stabil under förutsättning att vissa regularitets villkor är uppfyllda (Aström 1970). Om minst ett av egenvärdena till \bar{Q} ligger till höger om imaginära axeln är jämviktspunkten instabil. Ett enligt ovanämnda definition stabilt system svarar mot ett ekologiskt stabilt samhälle.

b. Stabilitet mot invasion av mutanter

En invasionsmodell används för att beskriva mutanters inverkan i samhället. Uppkomsten av mutanter ses som en invasion inifrån samhället (detta sker vid vanliga mutationer). Naturligtvis kan de invaderande typerna även komma utifrån dvs från andra samhällen och den beskrivna metoden är användbar även i sådana fall. $\bar{Y} = (Y_1, \dots, Y_m)^T$ införs för att beskriva tätheten hos de invaderande typerna. m är i allmänhet skild från n (dock inte nödvändigtvis). Den utvidgade modellen blir:

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{X}}{dt} &= \bar{f}(\bar{X}, \bar{Y}) \\ \frac{d\bar{Y}}{dt} &= \bar{g}(\bar{X}, \bar{Y}).\end{aligned}\tag{3}$$

vidare gäller:

$$\bar{f}(\bar{X}, 0) = \bar{f}(\bar{X}) \text{ och } \bar{g}(\bar{X}, 0) = 0$$

dvs om det saknas invaderare så återgår systemet (3) till grundsystemet (1).

samt:

$$\frac{\partial \bar{g}}{\partial \bar{X}}(\bar{X}, 0) = 0$$

dvs när mutanterna är få påverkas de ej av ursprungsarten.

Det antas att mutanterna är få när de först uppträder. För att avgöra om mutanterna kan invadera samhället undersöks jämviktspunkten $\bar{X} = \hat{X}$, $\bar{Y} = 0$ för system (3). Om jämviktspunkten är instabil kan mutanterna invadera men om jämviktspunkten är stabil kan mutanterna inte invadera. Med denna metod kan man bara avgöra om invasion är möjlig eller ej. Beteendet efter invasion (om den är möjlig) måste undersökas med andra metoder.

Det lineariserade systemet (3) får matrisen:

$$\tilde{P} = \begin{bmatrix} \tilde{Q} & \tilde{S} \\ \tilde{O} & \tilde{R} \end{bmatrix}, \quad (4)$$

där

$$\tilde{Q} = \frac{\partial \tilde{f}}{\partial \tilde{X}}(X, 0) = \frac{\partial \tilde{f}}{\partial X}(X)$$

$$\tilde{S} = \frac{\partial \tilde{f}}{\partial \tilde{Y}}(X, 0) \quad \tilde{R} = \frac{\partial \tilde{g}}{\partial \tilde{Y}}(X, 0)$$

Egenvärdena till \tilde{P} är egenvärdena till \tilde{Q} tillsammans med egenvärdena till \tilde{R} . Eftersom invasionen sker till ett stabilt system ligger \tilde{Q} :s egenvärden säkert till vänster om imaginära axeln. Problemet reduceras därmed till att gälla \tilde{R} :s egenvärden. Systemet blir instabilt dvs invasion är möjlig om \tilde{R} har något egenvärde i höger halvplan. Ligger \tilde{R} :s samtliga egenvärden i vänster halvplan motstår systemet invasion. Om \tilde{R} skulle ha ett egenvärde som ligger på imaginära axeln måste stabiliteten undersökas med särskilda metoder.

Jämviktsläget $\tilde{X}=\hat{X}$ $\tilde{Y}=0$ ligger på randen av ekvationssystemets definitionsmängd. Det medför att man får vara lite försiktig vid tillämpandet av Poincare's sats. Det går emellertid visa att det inte ställer till några problem i detta fall (Se Reed, Stenseth 1981).

2.2 Evolutionär stabilitet

a. Ekologisk tid och evolutionär tid

I de följande resonemangen behövs två tidsbegrepp, ekologisk och evolutionär tid. Med ekologisk tid menas det vanliga "t" i differentialekvationerna. Det evolutionära tidsbegreppet är längsammare och knutet till evolutionära förändringar hos de ingående arterna i samhället. Endast evolutionära förändringar som resulterar i förändringar i ekvationernas parametrar är här intressanta medan andra evolutionära förändringar bertaktas som neutrala. Alla sådana parametrar samlas i en evolutionär variabel \bar{a} . Den evolutionära variabeln \bar{a} beskriver hur arternas fenotyper^(*) varierar under evolutionär tid. Ett ekvationssystem med en evolutionär variabel får tidsberoende parametrar. För att underlätta analysen antas att de evolutionära förändringarna sker så långsamt i förhållande till den ekologiska tidsskalan att elementen i den evolutionära variabeln kan approximeras till konstanter vid stabilitetsanalysen. Detta antagande är rimligt ur biologisk synvinkel då evolutionära förändringar i allmänhet kräver åtskilliga generationer för att märkas.

(*) Fenotyp, Summan av en individs egenskaper vid ett visst tillfälle. Fenotypen utgör resultatet av genotypens (=arvet) reaktion med miljön (Müntzing 1977).

b. Evolutionsbegreppet

En evolutionär förändring är en förändring av genfrekvensen i en population^(*) under evolutionär tid. Det existerar ett flertal mekanismer som kan ge upphov till sådana förändringar:

- 1) Mutationer är en plötslig förändring av arvsanlagen genom att DNA molekylens kemiska sammansättning påverkas. Detta kan ske spontant eller inducerat av exempelvis joniserande strålning, kemiska ämnen, värme etc.
- 2) Genflöde kan uppkomma då migration till eller från en lokal population förekommer. Om immigranterna resp emigranterna har en annorlunda genuppsättning än den lokala populationen kommer dess genfrekvens att förändras.
- 3) Genetisk drift kan uppkomma vid små populationsstorlekar. I en population på 10 individer kan det hända att en sällsynt gen bara finns hos en individ. Om denna inte kan reproduceras sig så försvinner genen ur populationen och därmed ändras dess genfrekvens.
- 4) Naturlig selektion är en miljömässigt riktad förändring av genfrekvensen i en population under evolutionär tid. Individerna i en population har en ärftligt betingad variation som innebär skillnader i möjligheten att överleva och reproduceras sig. Om en viss fenotyp kan utnyttja

(*) En förändring av genfrekvensen i en population är detsamma som en förändring av de i populationen ingående individernas arvsanlag.

resurserna på ett sådant sätt att den kan få större avkomma per-individ än de övriga innehåller nästa generation proportionellt sett flera av den typen. Avkomman som ärver sina föräldrars (sin förälders) selektiva fördelar kan även öka sin andel i tredje generationen osv. Resultatet blir att en sådan framgångrik fenotyp förmår att sprida sig i populationen under evolutionär tid (McNaughton, Wolf 1979).

Samtliga ovan beskrivna evolutionsmekanismer har viktig ekologisk betydelse. Det är emellertid endast den naturliga selektionen som kan ge en anpassning med någon grad av regelbundenhet (McNaughton, Wolf 1979).

För att förenkla terminologin kallas i fortsättningen alla som avviker från ursprungstypen i en population för mutanter. Detta oavsett om de uppkommit genom mutationer eller någon annan evolutionsmekanism.

c. Fitnessfunktioner

En organism som utvecklar en färdighet gör detta på bekostnad av andra färdigheter om resurserna är begränsade. Den nyutvecklade egenskapen kräver mera energi en tid vilket medför mindre energi över till andra aktiviteter (Rosenzweig 1974, 1979). Detta innebär en restriktion på vilka värden den evolutionära variabelns komponenter kan anta. $\bar{\Omega}_f$ som är en delmängd av R_f^n . Ω_f är artens fitnessset (Levins 1968). Den bestämmer gränserna för fenotypernas variation dvs hur långt evolutionen kan gå. Det maximala värdet för en komponent a_j beror på värdet av de övriga

komponenterna ... $a_{j-1} \ a_j \ a_{j+1} \ ...$. Randen på fitnesssetet bestäms av en fitnesssetfunktion som definieras av

$$a_j = f(\dots, a_{j-1}, a_{j+1}, \dots). \quad (5)$$

Alla kombinationer av $a_1 \dots a_n$ utanför fitnesssetet är biologiskt omöjliga. För modellerna i detta arbete representerar de punkter som ligger på fitnesssetfunktionens kurva de optimala kombinationerna (Stenseth 1981).

d. En modell för evolution

I avsnitt 2.1 används två distinkta typer, de ursprungliga arterna och mutanterna. Införandet av den evolutionära variabeln betyder att en parametrisering av problemställningen gjorts. Fördelen med detta är att evolutionen beskrivs som en utveckling av ursprungstypen. De två synsätten är egentligen två sidor av samma sak där man i varje enskilt fall väljer det synsätt som passar bäst. Med den evolutionära variabeln införd får man följande definition på en mutant. En mutant är en individ med ett värde \bar{a} på den evolutionära variabeln som skiljer sig från det värde \hat{a} villket huvuddelen av ursprungstypen har.

Den evolutionära variabeln \bar{a} införs i grundmodellen (1). Modellen skrivs:

$$\frac{d\bar{X}}{dt} = \bar{F}(\bar{X}; \bar{a}). \quad (6)$$

Det antas att det existerar ett stabilt jämviktsläge $\hat{X}(a)$ som blir en funktion av a . Allmänt sett kan det finnas olika stabila jämviktslägen för ett givet värde på a beroende på hur utvidgningen av modellen görs. Genom införandet av variabeln \bar{a} kan evolutionens effekt på den ekologiska stabiliteten studeras.

För att undersöka hur mutanter klarar sig i konkurrensen med ursprungstyperna används invasionsmodellen (3) med den evolutionära variabeln \bar{a} införd. Ursprungstyperna beskrivs av \bar{X} och mutanterna av \bar{Y} . Mutanternas ekvationer har samma parametrar som motsvarande ursprungstyper men den evolutionära variabeln antar skilda värden. Den utvidgade modellen blir:

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{X}}{dt} &= f(\bar{X}, \bar{Y}; \bar{a}, \bar{a}') \\ \frac{d\bar{Y}}{dt} &= g(\bar{X}, \bar{Y}; \bar{a}, \bar{a}'). \end{aligned} \quad (7)$$

där $\bar{a} \neq a'$

Enligt (4) undersöks

$$R = \frac{\partial g}{\partial Y}(\hat{X}(a), 0; a, a'). \quad (8)$$

Om R har samtliga egenvärden i vänster halvplan kan mutanten inte invadera. I annat fall kan den invadera.

e. ESS i modellen

Den ursprungliga definitionen av en ESS lyder: An ESS is "a strategy such that, if most of the members of a population adopt it, there is no 'mutant' strategy that would give higher reproductive fitness" (Maynard Smith, Price 1973). I ett samhälle som beskrivs av en modell av typen (7) har ursprungstypen ett visst värde på den evolutionära variabeln $\bar{a} = \hat{a}$. Om \hat{a} är en ESS avgörs av stabiliteten hos jämviktpunkten $\bar{X} = \hat{X}$, $\bar{Y} = 0$. (8) ger R-matrisen:

$$R = -\frac{\partial g}{\partial Y}(\hat{X}(\hat{a}), \bar{Y}(\hat{a}), \hat{a}'). \quad (9)$$

Om R har samtliga egenvärden i vänster halvplanet för alla $\hat{a}' \neq \hat{a}$ i en liten omgivning till \hat{a} säges \hat{a} vara en (lokal) ESS. Så länge \bar{Y} representerar mutanter uppkomna inom samhället kan det antas att \bar{a} förändras kontinuerligt (eller med små språng). Där räcker det ovan definierade lokala ESS begreppet. Om dock \bar{Y} representerar invasion från andra samhällen som är geografiskt separerade med det invaderade samhället kan \bar{a} göra språngvisa förändringar. I sådana fall kan en global ESS definieras där man jämför \hat{a} med alla tänkbara \hat{a}' inom arternas fitnessset.

3. PROBLEMSTÄLLNINGAR

För att konkretisera de allmänna teorierna ovan kan man tänka sig ett samhälle med en rovdjursart som lever på ett visst bytesdjur. Om rovdjuret ständigt utvecklas till en allt bättre jägare finns det risk för att det till slut blir så effektivt att det kan utrotta bytesdjuret och därmed utrotta sig själv. Detta kan undvikas om bytesdjuret "svarar" på rovdjurets evolution på ett sådant sätt att samhället bibehålls i ett samevolverat ESS-tillstånd. Fitnessfunktionerna innebär en begränsning av hur arternas evolution kan ske. Hur kommer en sådan begränsning att påverka rovdjurets resp bytesdjurets möjlighet att uppnå en ESS? Man kan tolka vissa utseenden hos fitnessfunktionerna som resultat av en viss miljö. Därmed går det undersöka om miljöns utseende påverkar möjligheten till och "läget" av ESS för samhället. En annan intressant frågeställning är i vilken grad den ekologiska stabiliteten i samhället påverkas av evolutionen. Kommer evolution hos predatorn att destabilisera samhället? Hur påverkar bytesdjurets evolution stabiliteten? Således kommer dessa frågeställningar att undersökas. De gäller alla ett samhälle bestående av en predator och ett bytesdjur. Frågeställningarna skrivs i punktform:

PROBLEM_1: Hur påverkar utseendet hos fitnessfunktionerna arternas möjlighet att uppnå en ESS?

PROBLEM_2: Kommer evolution hos predatoren resp evolution hos bytesdjuret att påverka den ekologiska stabiliteten?

Dessa frågeställningar kommer att testas på en modell publicerad av Shaffer och Rosenzweig (1978). Modellen är en generell representation av ett predator- bytesdjurssamhälle.

4. ANALYS AV SHAFFER OCH ROSENZWEIGS MODELL

4.1 Shaffer och Rosenzweigs modell

Modellen är hämtad från en artikel: "Homage to the Red Queen I. Coevolution of Predators and their Victims." (Shaffer, Rosenzweig 1978). Den beskriver ett predator -bytesdjurs förhållande. V (Victim) betecknar bytesdjurens täthet och P (Predator) betecknar predators täthet. Modellen skrivs:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = V_r(1-V/K) - PkV/(x+V) = V_F \\ \frac{dP}{dt} = P\beta kV/(x+V) - Pd = P_F \end{cases} \quad (10)$$

För modellen gäller att: $\beta k - d > 0$ och $x < K$.

r betecknar bytesdjurets tillväxt per capita vid låg täthet.

K representerar det maximala antalet bytesdjur vid främvaro av predator (=bytesdjurens carrying capacity).

Uttrycket $kV/(x+V)$ kallas predators funktionella respons och beskriver predationen. Predatorn blir "mätt" dvs det finns en maximal uttagsnivå av byten per rovdjur när bytesdjuren finns i överflöd. Se fig 1.

k representerar predators per capita maximala uttagsnivå av byten (se fig 1).

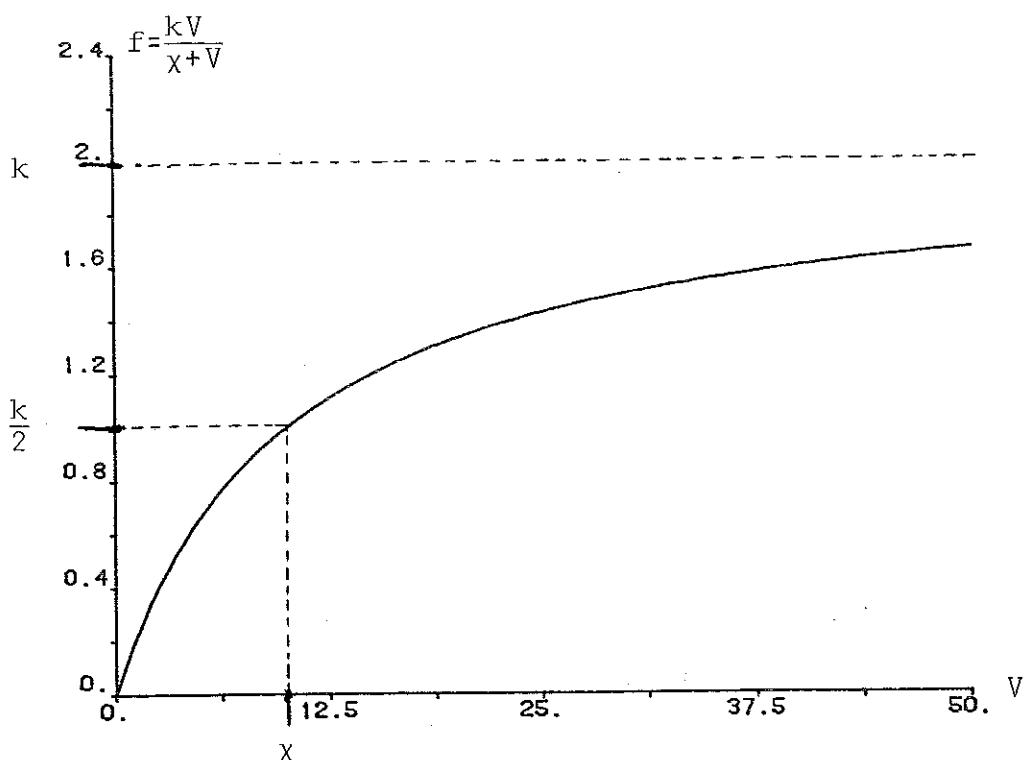


Fig 1 Predatorens funktionella respons f .

x är en halveringskonstant för predationen (se fig 1). En effektiv predator ger ett lågt x medan ett bytesdjur som klarar sig bra mot predatoren ger ett högt x . x påverkas således både av predatoren och bytesdjuret.

β är rovdjurets per capita tillväxt per fångat byte.

d representerar predatorens nettomortalitet.

Modellen har jämviktspunkten:

$$\left\{ \begin{array}{l} \hat{V} = x_d / (\beta k - d) \\ \hat{P} = \{ r x \beta / (\beta k - d) \} + \{ 1 - x_d / [(\beta k - d) K] \}. \end{array} \right. \quad (11)$$

Linearisering av (10) kring (\hat{V}, \hat{P}) ger om $\beta k > (1+x/K)d$ matrisen:

$$\bar{Q} = \begin{bmatrix} \hat{V} [1 - r/K + \hat{P}/(x+\hat{V})]^2 & -\hat{V}k/(x+\hat{V}) \\ \hat{P}\beta k x / (x+\hat{V})^2 & 0 \end{bmatrix}. \quad (12)$$

Villkoret för stabilitet är att \bar{Q} :s egenvärden ligger i vänster halvplanet dvs att $\text{tr } \bar{Q} < 0$. Detta ger olikheten:

$$(\beta k - d) / (\beta k + d) < x/K \quad (13)$$

eller ekvivalent:

$$\hat{V} > 1/2(K-x). \quad (14)$$

Grafisk analys av modellen, enligt fig 2, ger att villkoret (14) är ekvivalent med att \hat{V} ligger till höger om maximivärdet \hat{V}^* på kurvan $\hat{V}=0$. För en mera fullständig fasplansanalys hänvisas till APPENDIX 2. Där är även visat att system (10) uppfyller villkoren enligt Kolmogorovs teorem. Om dessa villkor är uppfyllda säger Kolmogorovs teorem att systemet antingen har en stabil jämviktspunkt eller en stabil limit cycle. Det innebär att 1) Om olikhet (14) är uppfyllt så har system (10) en stabil jämviktspunkt. 2) Om olikhet (14) inte är uppfyllt så har system (10) en stabil limit cycle. Tyvärr fungerar bara teoremet på andra ordningens system. Därmed kan det inte användas på

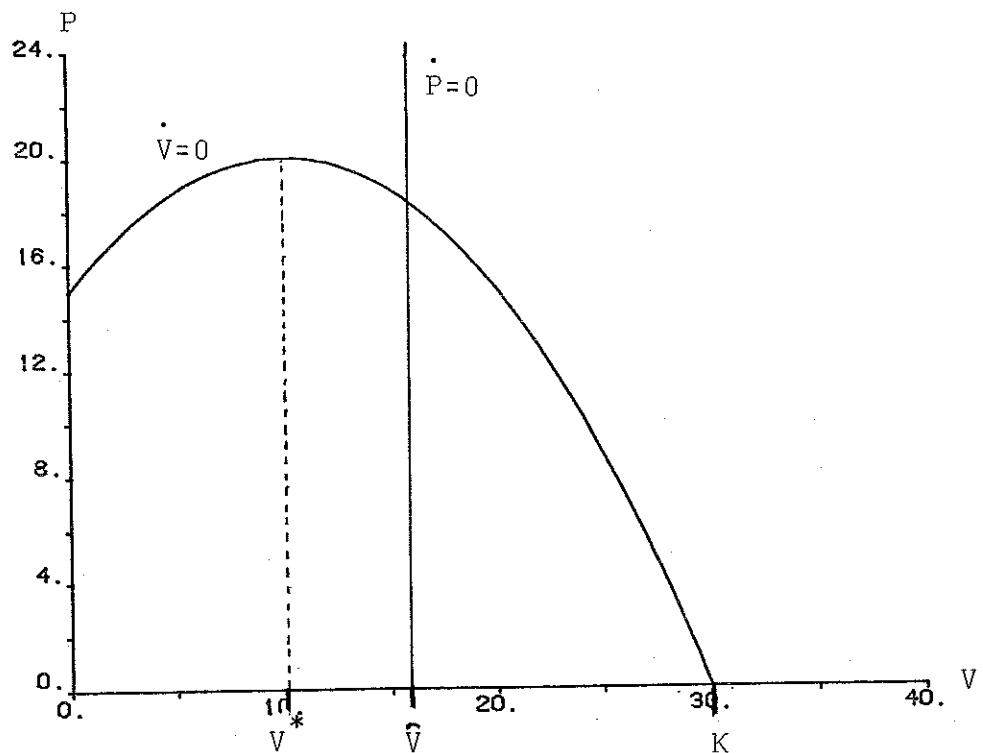


fig 2 Grafisk analys av modellen.

evolutionsmodellerna nedan (May 1972).

4.2 Evolution i Shaffer och Rosenzweigs modell

Alla parametrar i modellen kan i princip förändras under evolutionär tid. För att förenkla analysen antas att endast β , r och x genomgår evolution. Den evolutionära variabeln blir således $\bar{a} = (\bar{\beta}, \bar{r}, \bar{x})$. Det antas även att evolutionen bara sker hos en art i taget. Detta entagande är rimligt ur biologisk synvinkel eftersom det är liten sannolikhet att två mutationer sker vid exakt samma tidpunkt (Stenseth pers konsult). Evolutionen hos de två arterna kan med denna modelltyp anses ske tämligen oberoende av varandra. Därför

förlorar man ej i allmängiltighet då man separerar problemen. Fitnessetfunktionen blir med dessa antaganden $x=x(\beta, r)$. Denna delas upp i två delar: Predatörernas fitnessetfunktion $x(\beta)$ och bytesdjurets fitnessetfunktion $x(r)$. Dessa används i modellen när resp djur genomgår evolution. Antagandet att en organism ej samtidigt kan optimera flera komponenter i å leder till följande villkor för $x(\beta)$ och $x(r)$:

$$\frac{\partial x(\beta)}{\partial \beta} > 0, \quad \frac{\partial x(r)}{\partial r} < 0. \quad (15)$$

För övrigt är det svårt att förutse utseendet hos fitnessfunktionerna. Därför kommer några typfall att studeras. För rovdjuret undersöks kurvorna enligt fig 3. Predatörernas fitnessetfunktioner tecknas:

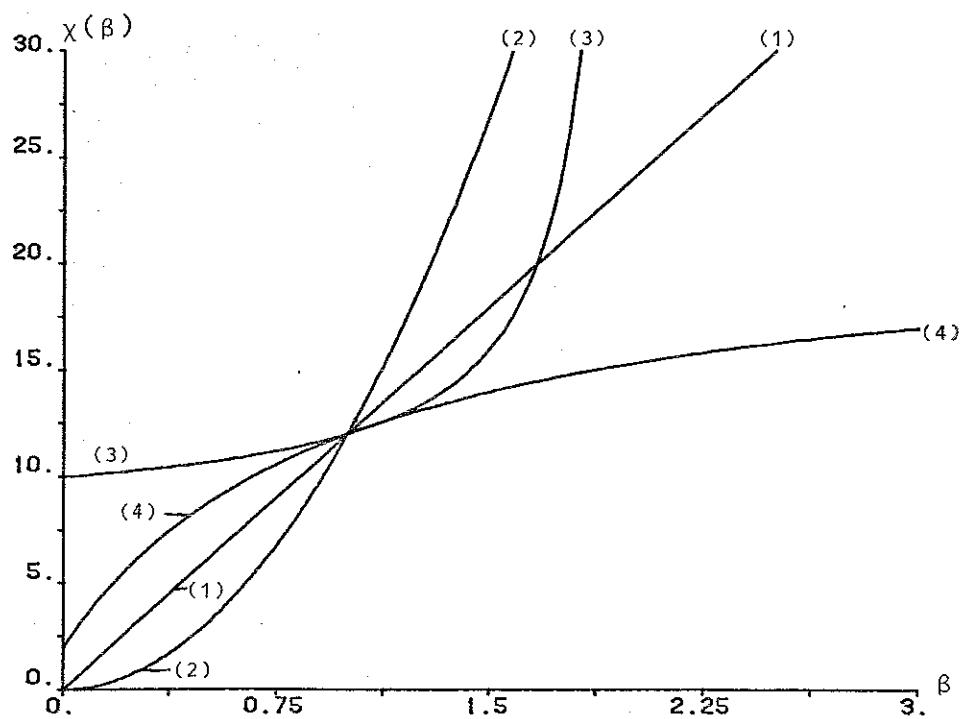


Fig 3 Predatörernas fitnessetfunktioner. P1=(1), P2=(2), α=2, P3=(3), P4=(4).

Kurva P1: $x = C\beta$

$$\frac{\Omega}{\beta} = C\beta + \beta > 0 \quad (16)$$

Kurva P2: $x = C\beta^{-\alpha}$

$$\frac{\Omega}{\beta} = C\beta + \beta > 0 \quad \alpha > 1 \quad (17)$$

Kurva P3: $x = x_0 (\beta - \beta_0) / (\beta - \beta_0 + C)$

$$\frac{\Omega}{\beta} = C\beta + 0 < \beta < \beta_0 - C \quad (18)$$

Kurva P4: $x = x_0 - C / (\beta + \beta_0)$

$$\frac{\Omega}{\beta} = C\beta + \beta > 0 \quad (19)$$

För bytesdjuret undersöks kurvorna enligt fig 4.
 Bytesdjurets fitnessfunktioner tecknas!

Kurva V1: $x = Cr^{-\alpha}$

$$\frac{\Omega}{r} = Cr + r > 0 \quad \alpha > 0 \quad (20)$$

Kurva V2: $x = x_0 + C / (r - r_0)$

$$\frac{\Omega}{r} = Cr + 0 < r < r_0 \quad (21)$$

Kurva V3: $x = x_0 - Cr$

$$\frac{\Omega}{r} = Cr + 0 < r < x_0 / C \quad (22)$$

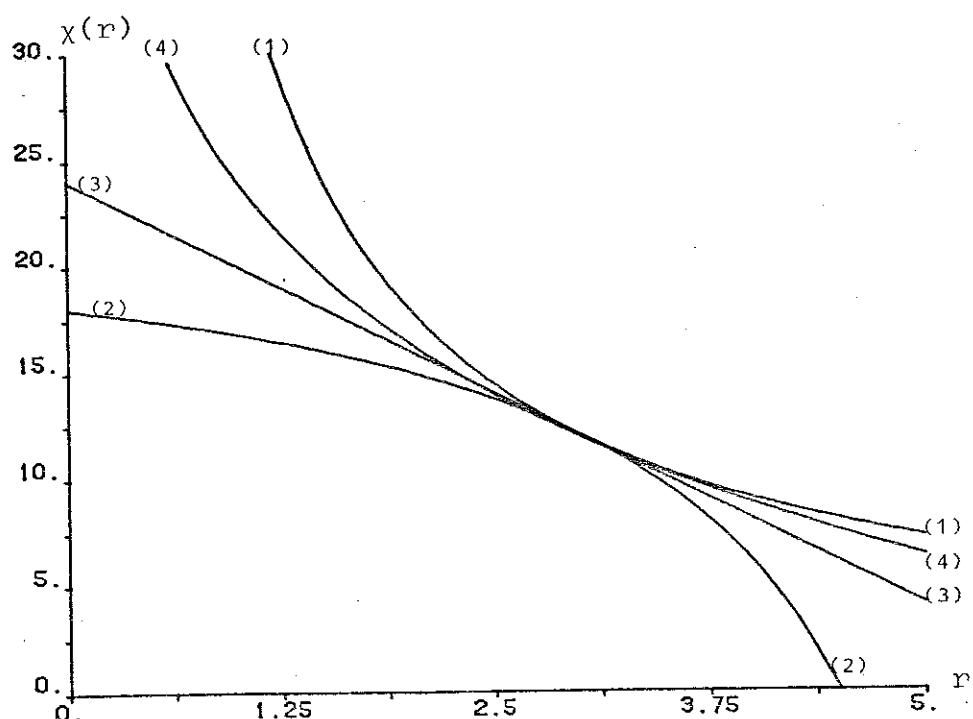


Fig 4 Bytesdjurets fitnessfunktioner. V1=(1), $\alpha=1$, V2=(2), V3=(3), V4=(4).

$$\text{Kurva V4: } x = x_0 - C \ln(r) \quad \Omega_r = C(r \ln r - 1) \quad (23)$$

Modellen utvidgas i enlighet med system (7) för att beskriva uppträdandet av mutanter i samhället. De utvidgade systemen blir av tredje ordningen. Om rovdjuret utvecklas genom att parametern β förändras under evolutionär tid skrivs, med den införda fitnessfunktionen, den utvidgade modellen enligt:

$$\begin{cases} dV/dt = Vr(1-V/K) - PkV/(x(\beta)+V) - P'kV/(x(\beta')+V) \\ dP/dt = P\beta kV/(x(\beta)+V) - Pd \\ dP'/dt = P'\beta' kV/(x(\beta')+V) - P'd. \end{cases} \quad (24)$$

V är tätheten för bytesdjuret, P är tätheten för den ursprungliga rovdjursarten och P' är tätheten för rovdjurs-mutanten. De båda predatorstyperna kommer att konkurrera om bytesdjuren. Motsvarande modell när bytesdjuren är under utveckling blir:

$$\begin{cases} dV/dt = Vr(1-(V+V')/K) - PkV/(x(r)+V+V') \\ dP/dt = P\beta kV/(x(r)+V+V') + P\beta' kV'/(x(r')+V+V') - Pd \\ dV'/dt = V'r'(1-(V+V')/K) - PkV'/(x(r')+V+V'). \end{cases} \quad (25)$$

V är den ursprungliga bytesdjursartens täthet, V' är bytesdjurs-mutantens täthet och P är predators täthet. I detta fallet blir de två bytesdjurstyperna konkurrenter om den gemensamma nivån K (carrying capacity).

4.3 Analys av PROBLEM 11

ESS som funktion av fitnessfunktionerna.

a. ESS för Predatorn

System (24) har en \bar{R} -matris i jämviktspunkten $(\hat{V}, \hat{P}, 0)$ som enligt (8) blir:

$$\bar{R} = \partial/\partial P' (P' f_{P'}) \text{ i punkten } (\hat{V}, \hat{P}, 0)$$

detta ger:

$$\bar{R} = f_{P'}(\hat{V}, \hat{\beta}') + \partial f_{P'}/\partial P' (\hat{V}, \hat{\beta}') = f_{P'}(\hat{V}, \hat{\beta}') \quad (26)$$

\bar{R} -matrisen blir en skalär som är lika med P' 's reproduktionshastighet i jämviktspunkten $(\hat{V}, \hat{P}, 0)$. Villkoret för att $\hat{\beta}$ är en ESS blir därför:

$$f_{P'}(\hat{V}, \hat{\beta}') < 0 \quad (27)$$

för alla β' i en liten omgivning till $\hat{\beta}$

Problemet har reducerats till att gälla artens nettoreproduktions hastighet. Denna är, för typen P , definitionsmässigt noll vid jämviktsläget dvs $f_P(\hat{V}, \hat{\beta}) = 0$.

Därför finner man ett ESS värde $\hat{\beta}$ för P genom att maximera reproduktions hastigheten med avseende på den evolutionära variabeln β , medan man håller samhället på en fix jämviktspunkt. Förutsättningen för att arten ska kunna uppnå

en ESS är således att det existerar ett maximum för $f_P^*(\hat{\beta})$ med avseende på $\hat{\beta}$. I APPENDIX 1a finns en analys av reproduktions hastighetens möjlighet till maxima för de olika kurvformerna på fitnessfunktionen $x(\beta)$. Det visar sig att kurvorna (P1) och (P4) saknar maximum inom Ω_β . Däremot finns det ett maximum för kurvorna (P2) och (P3). Maximivärdet är för kurvan (P2) enligt (A1.3) lika med:

$$\hat{\beta} = ad / [k(x-1)]. \quad (28)$$

Kurvan (P3) har enligt (A1.4) ett maximum för:

$$\hat{\beta} = \beta_0 - (C\beta_0 - Cd/k)^{1/2}. \quad (29)$$

Sammanfattnings1 Predatorns reproduktions hastighet har ett maximum inom Ω_β då fitnessfunktionen följer sambanden (P2) och (P3). Däremot saknas maximum inom Ω_β för sambanden (P1) och (P4). Det innebär att arten kan uppnå en ESS inom Ω_β för kurvorna (P2) och (P3) medan ESS värdet ligger på randen av Ω_β för kurvorna (P1) och (P4).

b. ESS för Bytesdjuret

System (25) har en \bar{R} matris som i enlighet med predatorns matris blir lika med $f_V^*(\hat{V}, \hat{P}_r)$ dvs V' 's reproduktions hastighet. Villkoret för att finna en ESS för bytesdjuret blir även här existensen av ett maximum för reproduktions hastigheten inom Ω_r . I APPENDIX 1b finns en analys av $f_V^*(\hat{V}, \hat{P}_r)$'s möjligheter till maximum med avseende på r för de olika kurvformerna på $x(r)$. Kurvan (V1) saknar maximum

inom Ω_r . De övriga kurvorna (V2), (V3) och (V4) har däremot ett maximum. Maximivärdet för kurvan (V2) är enligt (A1.7) lika med:

$$\hat{r} = \mu + r_0 - C/(2x_0) - \left\{ \mu(\mu + 2r_0 - C/x_0) + EC/2x_0 \right\}^{1/2} \quad (30)$$

där:

$$\mu = C(\beta k - d)/(2\beta k x_0)$$

Kurvan (V3) har enligt (A1.8) maximivärdet:

$$\hat{r} = \beta k x_0 / [C(2\beta k - d)] \quad (31)$$

Kurvan (V4) har enligt (A1.9) maximivärdet:

$$\hat{r} = \exp [E x_0 / C + d / (bk) - 1] \quad (32)$$

Sammanfattning: Bytesdjurets reproduktions hastighet har maximum på randen av Ω_r då fitnessfunktionen följer sambandet (V1). För de övriga sambanden (V2), (V3) och (V4) ligger maximat inom Ω_r . Det innebär att arten kan uppnå en ESS inom Ω_r för de tre senare kurvorna medan ESS värdet ligger på randen av Ω_r för den första kurvan.

4.4 Analys av PROBLEM 2:

Evolutionens påverkan på den ekologiska stabiliteten

Den ekologiska stabiliteten hos system (10) bestäms av olikhet (13). Då predatoren utvecklas genom att β ökar skrivs olikheten:

$$(\beta k - d) / (\beta k + d) < x(\beta) / K \quad (33)$$

där enligt (15) $\partial x / \partial \beta > 0$. Vidare gäller enligt förutsättningarna för modellen att:

$$\beta k - d > 0 \quad \text{och} \quad K > x(\beta)$$

Det medför att VL växer med β till sitt max värde som är lika med ett. Eftersom $HL < 1$ måste det finnas β värden för vilka olikhet (33) ej gäller. Det innebär att evolution hos predatorns β parameter kan destabilisera systemets jämviktspunkt.

Vid evolution hos bytesdjuret genom ökning av parametern r skrivs olikhet (13):

$$(\beta k - d) / (\beta k + d) < x(r) / K \quad (34)$$

Där enligt (15) $\partial x(r) / \partial r < 0$. VL påverkas ej av r medan HL minskar med ökande r . Sålunda kan evolution hos bytesdjurets r parameter destabilisera jämviktspunkten.

Sammanfattning: Både evolution hos predatorns β parameter

och bytesdjurets r parameter kan påverka system (10) så att dess jämviktspunkt blir instabil. Det instabila fallet blir här en stabil limit cycle eftersom system (10) uppfyller villkoren enligt Kolmogorovs sats (se APPENDIX 2).

5. SIMULERINGAR AV MODELLERNA

För att testa resultaten av analysen samt illustrera det dynamiska beteendet hos modellerna har dessa simulerats. Simuleringarna är på intet sätt fullständiga och här redovisas endast några typfall. Simuleringarna är gjorda på en dator (PDP 15 och VAX) med grafisk utrustning. Programmen (se APPENDIX 3) är skrivna i SIMNON (Elmqvist 1975).

5.1 Den ursprungliga modellen (10).

I fig 5 visas ett fasplan av modell (10). Parametervärdena är: $r=3.5$, $K=20$, $k=2$, $x=12$, $\beta=1.4$, $d=0.8$. Dessa ger jämviktspunkten $(\hat{V}, \hat{P})=(4.8, 22.3)$. Fasplansanalysen i APPENDIX 2 ger med dessa värden insatta i (A 2.7):

$$5.09 > 1.$$

(A 2.9) ger:

$$0.56 < 0.6.$$

(A 2.7) och (A 2.9) är uppfyllda vilket ger ett stabilt focus. Vid simuleringarna av (10) har alla stabila jämviktpunkter varit stabila focus eller noder.

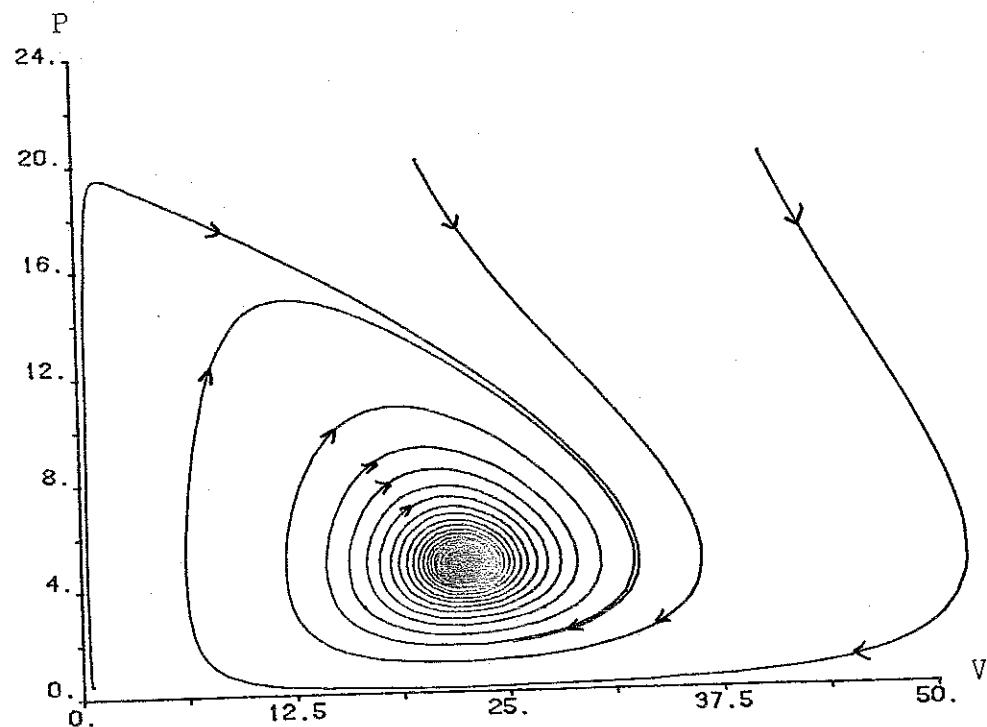


fig 5 Fasplan på en stabil jämviktspunkt för Shaffer och Rosenzweigs modell (10).

Med samma parameteruppsättning som ovan utom $K=25$ uppfylls inte (A 2.9). (A 2.7) blir

$$5.48 > 1.$$

(A 2.10) blir

$$0.56 > 0.48.$$

(A 2.7) och (A 2.10) är uppfyllda vilket ger ett instabilt focus. Fig 6 visar ett fasplan av systemet. Detta är ett instabilt focus omslutat av en stabil limit cycle. Alla simulerade instabila jämviktspunkter har haft stabila cykler.

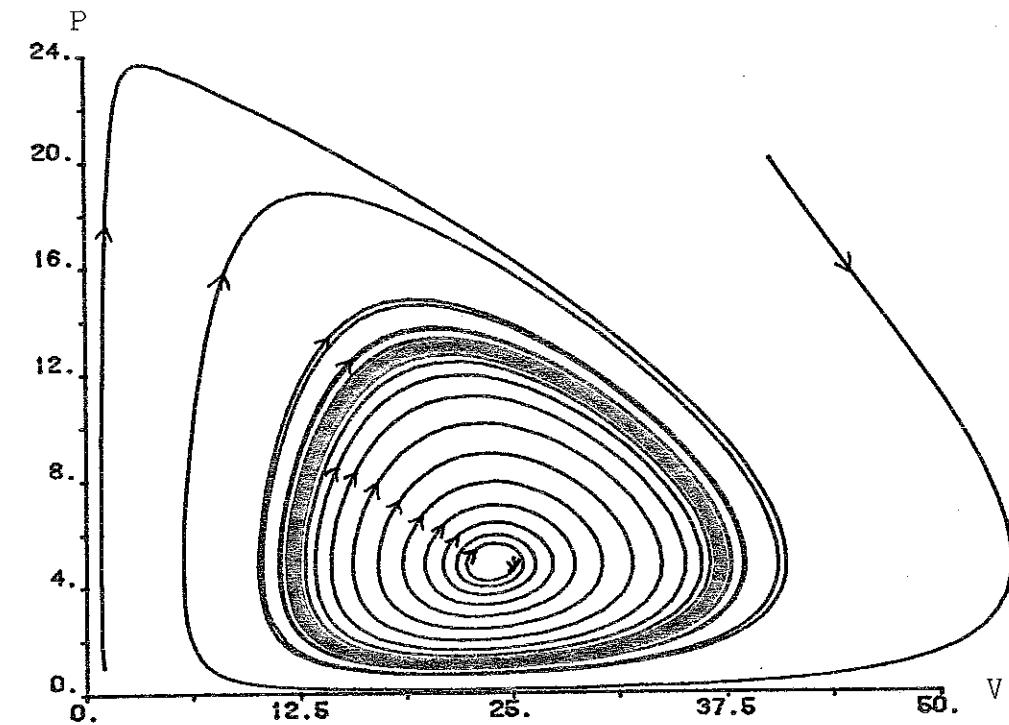


fig 6 Fasplan på en (lokalt) instabil jämviktspunkt för modell (10).

5.2 ESS modeller

Modell (24) med två predatorer och ett bytesdjur är simulerad med parametrarna: $r=3$, $K=20$, $k=3$, $x=x(\beta)$, $x'=x(\beta')$, β och β' varierar, $d=0.8$. Här visas endast simuleringar med fitnessfunktionen P_3 :

$$x = \frac{x_0 (\beta - \beta_0)}{(\beta - \beta_0 + C)}$$

där: $x_0 = 2$, $\beta_0 = 2.5$, $C = 0.5$.

Dessa värden insatta i (28) ger ett ESS värde på $\hat{\beta} : \hat{\beta} = 1.44$.

Fig 7 visar en simulering med de ovan givna värdena på parametrarna med $\beta=1.4$ och $\beta'=1.45$. Mutanten "släpps in" i ett ekologiskt stabilt samhälle. Av fig 7 framgår det att mutanten P' som har ett högre värde på β' lyckas konkurrera ut ursprungstypen P . I fig 8 gäller samma förhållanden som i fig 7 utom att $\beta=1.45$ och $\beta'=1.5$. Här lyckas inte mutanten invadera samhället trots att den har ett högre β' värde. Resultatet i fig 7 och fig 8 antyder ett ESS värde i närmheten av $\beta=1.45$.

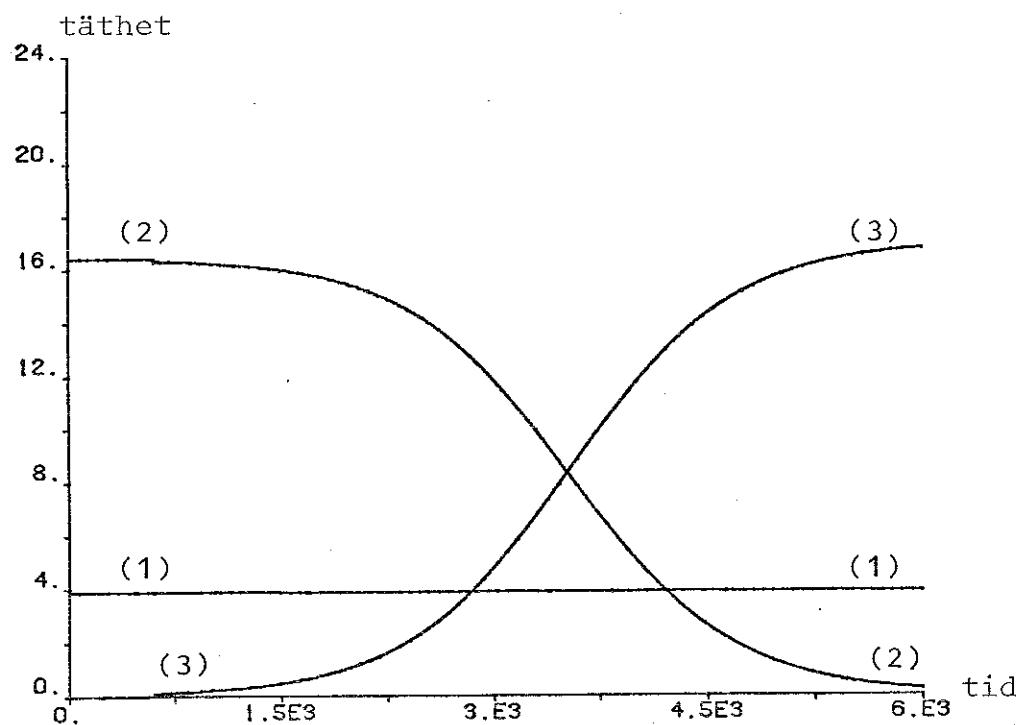


Fig 7 Simulering av modell (24). $\beta=1.4$, $\beta'=1.45$, $V=(1)$, $P=(2)$, $P'=(3)$.

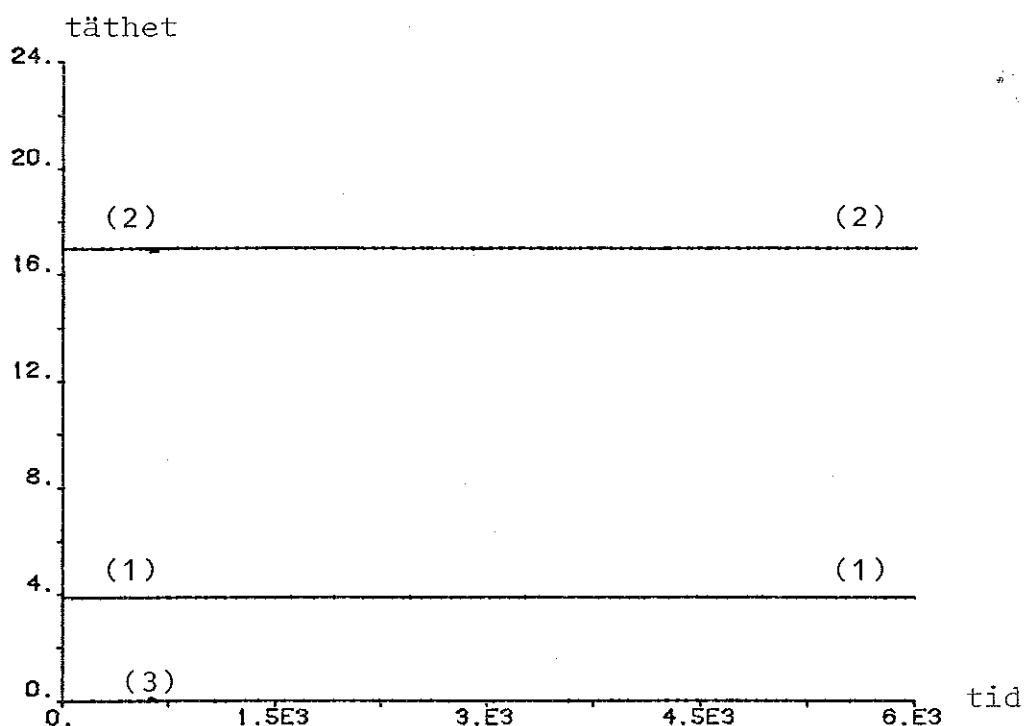


Fig 8 Simulering av modell (24). $\beta=1.45$, $\beta'=1.5$, $V=(1)$, $P=(2)$, $P'=(3)$.

Modell (25) med två bytesdjur och en predator är simulerad med parametrarna: r och r' varierar, $K=25$, $k=3$, $x=x(r)$, $x'=x(r')$, $\beta=0.5$, $d=0.8$. Här visas endast simuleringar med fitnessfunktionen V_2 :

$$x = x_0 + C / (r - r_0)$$

där: $x_0 = 24$, $r_0 = 6$, $C = 36$.

Dessa värden insatta i (30) ger ett ESS värde på $r^* = \hat{r} = 3.51$. Fig 9 visar en simulering med de givna parametrarna och med $r=3.4$ och $r'=3.5$. Mutanten V' med det större r' värdet kan konkurrera ut ursprungstypen V . Fig 10 visar samma samhälle men med $r=3.5$ och $r'=3.6$. Här lyckas inte mutanten invadera samhället. Detta tyder på ett ESS värde i näheten av $r=3.5$.

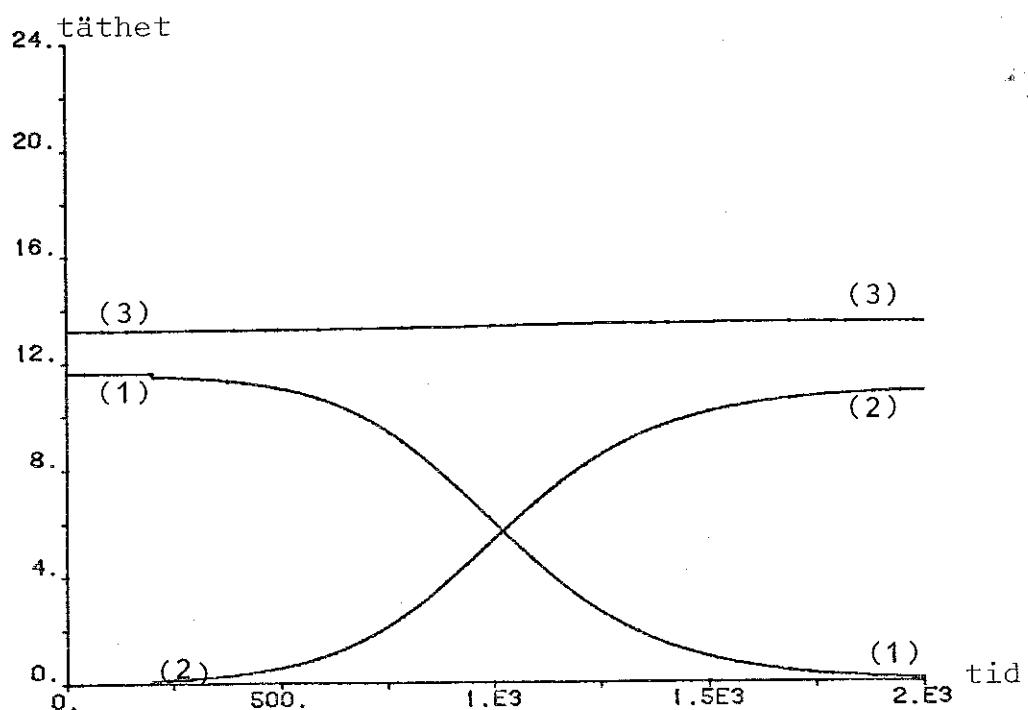


Fig 9 Simulerningar av modell (25). $r=3.4$, $r'=3.5$, $V=(1)$, $V'=(2)$, $P=(3)$.

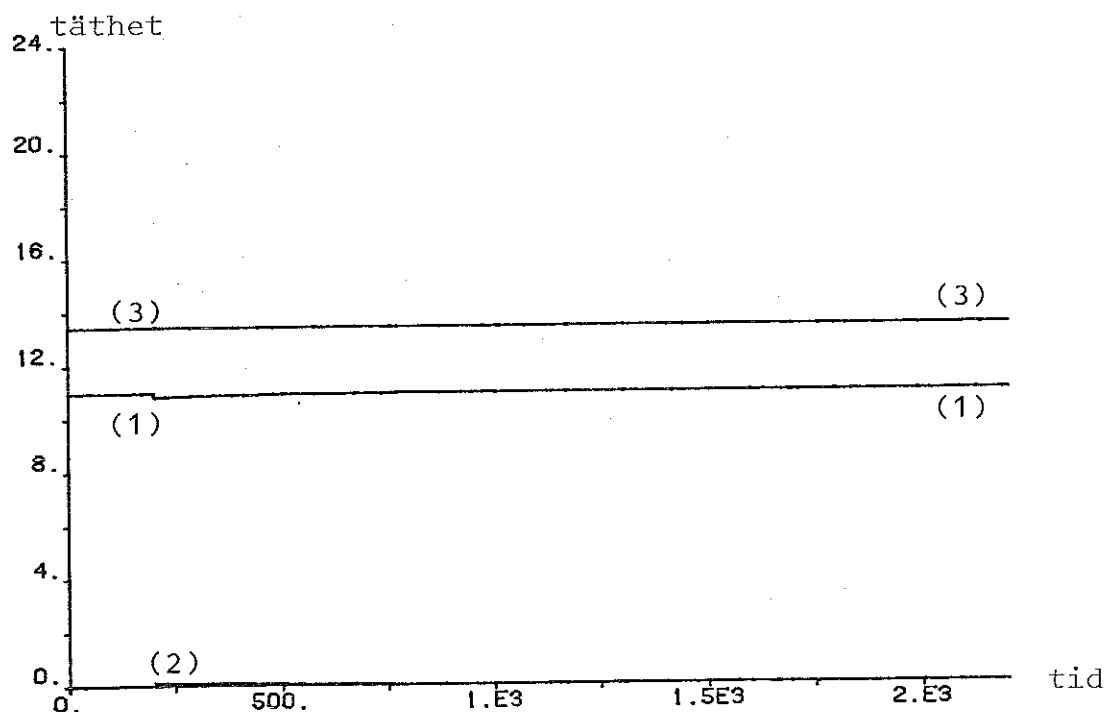


Fig 10 Simulerningar av modell (25). $r=3.5$, $r'=3.6$, $V=(1)$, $V'=(2)$, $P=(3)$.

Samtliga fitnessfunktioner: $P_1 \dots P_4$ och $V_1 \dots V_4$ har simulerats. Resultaten visar på god överensstämmelse mellan analys och simulerningar.

DISKUSSION

Predatorns möjlighet att uppnå ESS beror på hur snabbt fitnesssetfunktionen $x(\beta)$ växer. Om $x(\beta)$ växer tillräckligt snabbt i ett område bör det existera en ESS där. Det är svårare att ge en tolkning av bytesdjurets möjlighet till ESS. Där uppnås ESS för väldigt olika kurvtyper. Därför bör bytesdjuret ha stor sannolikhet att uppnå ESS.

Det viktigaste resultatet man uppnår med dessa exempel är att fitnesssetfunktionernas utseende har betydelse för möjligheten att uppnå ESS. Man bör emellertid observera att de provade funktionssambanden långt ifrån representerar alla tänkbara möjligheter ute i naturen. Det bör även påpekas att de här redovisade gränserna för Ω resp Ω_r är godtyckligt satta. Det kan tänkas att biologiska gränser i naturen utesluter flera av ESS-värdena. Resultatet är beroende av att fitnesssetfunktionerna är kontinuerliga. Om dessa skulle ha ett "brusigt" utseende eller göra spräng så gäller inte den här gjorda analysen. Det verkar dock biologiskt rimligt att anta kontinuerliga fitnesssetfunktioner.

Evolutionen påverkar den ekologiska stabiliteten. Både en för effektiv predator eller ett bytesdjur som växer för snabbt kan stjälpa den ekologiska stabiliteten. Det instabila fallet kan emellertid betraktas som stabilt (biologiskt sett) eftersom det är en limit cycle. Periodiska svängningar i populationernas storlekar är inte ovanliga ute i naturen. Om svängningarna blir för stora är dock risken stor att någon av arterna dör ut när dess antal är vid sitt

lägsta värde. Speciellt ökar risken för kollaps av samhället om omgivningen störs kraftigt.

LITTERATUR

- Dawkins 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
- Elmgqvist 1975. SIMNON, Users manual. Report 7502 Department of Automatic Control, Lund Institute of Technology, Lund.
- Formelsamling i Reglerteknik 1977. Sigma-Tryck TLTH, Lund.
- Levins 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- May 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- Maynard Smith, Price 1963. The logic of animal conflict. Nature 246: 15-18.
- Maynard Smith 1974. Models in ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- McNaughton, Wolf 1979. General ecology. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Minorsky 1962. Nonlinear oscillations. D. van Nostrand company inc., Princeton, N. J.
- Müntzing 1977. Arftlighetsforskning. LTs förlag, Stockholm.
- Nihlgård, Rundgren. Naturens dynamik. Natur och Kultur, Stockholm.
- Reed, Stenseth 1981. On evolutionary stable strategies (ESS). Opubl. manus, Zoological Inst. Univ. of Oslo.
- Rosenzweig 1974. On the evolution of habitat selection. Proceedings of the first international congress of ecology: 401-404.
- Rosenzweig 1979. Three probable evolutionary causes for habitat selection. In: G. P. Patil and M. L. Rosenzweig, eds. Contemporary quantitative ecology and related econometrics. Int. Co-operative Publ. House, Fariland, Maryland, pp. 49-80.
- Shaffer, Rosenzweig 1978. Homage to the Red Queen. I. Coevolution of predators and their victims. Theor. Pop. Biol. 14: 135-157.
- Stenseth 1981. Evolutionary stable strategies (ESS) in food selection models with fitness sets. Opubl. manus, Zoological Inst. Univ. of Oslo.

Aström 1970. Olinjära system. Sigma-Tryck, TLTH, Lund.

APPENDIX 1 Maxima för bytesdjurets resp predators reproduktions-hastighet.

a predatorn

(10) ger

$$\frac{f_p}{P} = \frac{\beta k V}{\chi + V} - d \quad (\text{A1.1})$$

då man studerar evolution hos predatorn gäller att $\chi = \chi(\beta)$ vilket ger

$$\frac{\partial f_p}{\partial \beta} = \frac{kV}{\chi + V} - \frac{\beta k V}{(\chi + V)^2} \frac{\partial \chi}{\partial \beta}$$

$$f_p \text{ har extremvärde då } \frac{\partial f_p}{\partial \beta} = 0 \iff \frac{\partial \chi}{\partial \beta} = \frac{\chi + V}{\beta}$$

jämviktsvärdet $\hat{\chi}$ (från(11)) insättes

$$\frac{\partial \chi}{\partial \beta} = \frac{\chi k}{\beta k - d} \quad (\text{A1.2})$$

De fyra olika sambanden för $\chi(\beta)$ insättes i (A1.2).

Kurva P1: (16) insatt i (A1.1) ger

$$\frac{f_p}{P} = \frac{\beta k V}{\chi + V} = d$$

dvs $\frac{f_p}{P}$ är konstant för alla β .

Kurva P2: (17) ger $\chi = C\beta^\alpha$, $\alpha > 1$. $\Omega_\beta = \{\beta : \beta > 0\}$

$$\frac{\partial \chi}{\partial \beta} = C\alpha\beta^{\alpha-1}$$

(A1.2) ger

$$C\alpha\beta^{\alpha-1} = \frac{C\beta^\alpha k}{\beta k - d}$$

\iff

$$\hat{\beta} = \frac{\alpha d}{k(\alpha-1)} \quad (\text{A1.3})$$

$$\alpha > 1 \Rightarrow \hat{\beta} > 0 \text{ dvs } \hat{\beta} \in \Omega_{\beta}$$

Kurva P3: (18) ger $x = \frac{x_0(\beta - \beta_0)}{\beta - \beta_0 + C}$, $\beta_0 > C$ $\Omega_{\beta} = \{\beta : 0 < \beta < \beta_0 - C\}$

$$\frac{\partial x}{\partial \beta} = \frac{C x_0}{(\beta - \beta_0 + C)^2}$$

(A1.2) ger

$$\frac{C x_0}{(\beta - \beta_0 + C)} = \frac{x_0(\beta - \beta_0)k}{(\beta - \beta_0 + C)(\beta k - d)} \Leftrightarrow \hat{\beta} = \beta_0 \pm \sqrt{C\beta_0 - Cd/k}$$

Det gäller att $\beta k - d > 0 \Rightarrow \beta > d/k$ och $\beta_0 > \beta_0 - C > \beta > d/k \Rightarrow C\beta_0 - Cd/k > 0$
dvs lösningarna är alltid reella.

Lösningen $\hat{\beta}_+ = \beta_0 + \sqrt{C\beta_0 - Cd/k} > \beta_0 > \beta_0 - C$ dvs den ligger utanför Ω_{β} .

Däremot gäller att lösningen $\hat{\beta}_- = \beta_0 - \sqrt{C\beta_0 - Cd/k} < \beta_0 - C$ eftersom $d/k < \beta_0 - C \Rightarrow \sqrt{C(\beta_0 - d/k)} > C$. Vidare gäller att $\sqrt{C\beta_0 - Cd/k} < \beta_0$ då $C < \beta_0 \Rightarrow \hat{\beta}_- = \beta_0 - \sqrt{C\beta_0 - Cd/k} > 0$.

Det är därmed visat att lösningen:

$$\hat{\beta} = \beta_0 - \sqrt{C\beta_0 - Cd/k} \quad (\text{A1.4})$$

ligger i Ω_{β} .

Kurva P4: (19) ger $x = x_0 - \frac{C}{\beta + \beta_0}$, $\beta_0 > C/x_0$ $\Omega_{\beta} = \{\beta : \beta > 0\}$

$$\frac{\partial x}{\partial \beta} = \frac{-C}{(\beta + \beta_0)^2}$$

(A1.2) ger

$$\frac{-C}{(\beta + \beta_0)^2} = \frac{(x_0 - C/(\beta + \beta_0))k}{\beta k - d} \Leftrightarrow \hat{\beta} = C/x_0 - \beta_0 \pm \sqrt{(C/x_0 - \beta_0 - d/k)C/x_0}$$

Eftersom $\beta_0 > C/x_0$ så gäller att $C/x_0 - \beta_0 - d/k < \beta_0 - \beta_0 - d/k = -d/k < 0$.
Det innebär att inga rötter är reella.

b bytesdjuret

(10) ger

$$f_V = r(1-V/K) - \frac{kP}{\chi+V} \quad (\text{Al.5})$$

där $\chi = \chi(r)$

liksom för predatoren studeras $\frac{\partial f_V}{\partial r} = 0$

$$\frac{\partial f_V}{\partial r} = 1-V/K + \frac{kP}{(\chi+V)} \frac{\partial \chi}{\partial r}$$

$$\frac{\partial f_V}{\partial r} = 0 \iff \frac{\partial \chi}{\partial r} = -(1-V/K) \frac{(\chi+V)^2}{kP}$$

\hat{V}, \hat{P} från (11) insättes

$$\frac{\partial \chi}{\partial r} = - \frac{\chi \beta k}{r(\beta k - d)} \quad (\text{Al.6})$$

De fyra olika sambanden för $\chi(r)$ insättes i (Al.6).

Kurva V1: (20) insatt i (Al.5) ger

$$f_V = \left(1 - \frac{Cd}{rK(\beta k - d)}\right)(r - r)$$

dvs $f_V = 0$ för alla r .

Kurva V2: (21) ger $\chi = \chi_0 + \frac{C}{r-r_0}$, $C/\chi_0 < r_0$ $\Omega_r = \{r: 0 < r < r_0\}$

$$\frac{\partial \chi}{\partial r} = - \frac{C}{(r-r_0)^2}$$

(Al.6) ger

$$-\frac{C}{(r-r_0)^2} = -\frac{(\chi_0 + C/(r-r_0))\beta k}{r(\beta k - d)} \iff \hat{r} = \mu + r_0 - C/2\chi_0 \pm \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2}$$

$$\text{där } \mu = \frac{C(\beta k - d)}{2\beta k \chi_0}$$

$C/\chi_0 < r_0 \Rightarrow$ reella lösningar.

Lösningen $\hat{r}_+ = \mu + r_0 - C/2\chi_0 + \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} > r_0$ eftersom $\sqrt{(C/2\chi_0)^2 + \gamma} > 0$.

Lösningen $\hat{r}_- = \mu + r_0 - C/2\chi_0 - \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} < r_0$ eftersom $r_0 > C/\chi_0 \Rightarrow \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} > \gamma$.

Det gäller även att $\sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} = \sqrt{(\gamma + r_0 - C/2\chi_0)^2 + r_0(C/\chi_0 - r_0)}$ där $r_0(C/\chi_0 - r_0) < 0 \Rightarrow \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} < \gamma + r_0 - C/2\chi_0 \Rightarrow \hat{r}_- > 0$.

Det är därför visat att lösningen:

$$\hat{r} = \mu + r_0 - C/2\chi_0 - \sqrt{\mu(\mu + 2r_0 - C/\chi_0) + (C/2\chi_0)^2} \quad (\text{Al.7})$$

$$\text{där } \mu = \frac{C(\beta k - d)}{2\beta k \chi_0}$$

ligger i Ω_r .

Kurva V3: (22) ger $x = x_0 - Cr$ $\Omega_r = \{r: 0 < r < x_0/C\}$

$$\frac{\partial x}{\partial r} = -C$$

(Al.6) ger

$$-C = -\frac{(x_0 - Cr)\beta k}{r(\beta k - d)} \Leftrightarrow \hat{r} = \frac{\beta k x_0}{C(2\beta k - d)}$$

Det gäller att $\frac{\beta k x_0}{C(2\beta k - d)} < \frac{\beta k x_0}{C^2 \beta k} < x_0/C$ och $\beta k - d > 0 \Rightarrow r > 0$.

Det är därmed visat att lösningen:

$$\hat{r} = \frac{\beta k x_0}{C(2\beta k - d)} \quad (\text{Al.8})$$

ligger i Ω_r .

Kurva V4: (23) ger $x = x_0 - C \ln(r)$ $\Omega_r = \{r: r > 0\}$

$$\frac{\partial x}{\partial r} = -C/r$$

(Al.6) ger

$$-C/r = -\frac{(x_0 - C \ln(r))\beta k}{r(\beta k - d)} \Leftrightarrow \hat{r} = \exp(x_0/C + d/\beta k - 1) \quad (\text{Al.9})$$

Denna lösning är alltid positiv dvs den ligger i Ω_r .

APPENDIX 2 Stabilitetsanalys av Shaffer och Rosenzweigs modell (10).

a fasplansanalys

(12) ger

$$\text{tr } \bar{Q} = \hat{V}(-r/K + \hat{P}/(\chi + \hat{V})^2) \quad (\text{A2.1})$$

$$\det \bar{Q} = (\hat{V}k\hat{P}\beta k\chi)/(\chi + \hat{V})^2. \quad (\text{A2.2})$$

Ekvationssystem (10) har ett focus i (\hat{V}, \hat{P}) om

$$(\text{tr } \bar{Q})^2/4 < \det \bar{Q} \quad (\text{A2.3})$$

och en nod i (V, P) om

$$(\text{tr } \bar{Q})^2/4 > \det \bar{Q} \quad (\text{A2.4})$$

(Formelsamling i Reglerteknik 1977).

Detta focus eller denna nod är asymptotiskt stabil om

$$\text{tr } \bar{Q} < 0 \quad (\text{A2.5})$$

och instabil om

$$\text{tr } \bar{Q} > 0 \quad (\text{A2.6})$$

(Formelsamling i Reglerteknik 1977).

(\hat{V}, \hat{P}) från (11) insättes i dessa olikheter. Detta ger:

(10) har ett focus om

$$\frac{4k\beta\chi}{r} \left(\frac{\beta k - d}{\chi d} - 1/K \right) + \frac{\chi}{K} \left(\frac{\beta k + d}{\beta k - d} \right) \left\{ \frac{\chi}{K} \left(\frac{\beta k + d}{\beta k - d} \right) - 2 \right\} > 1 \quad (\text{A2.7})$$

(10) har en nod om

$$\frac{4k\beta\chi}{r} \left(\frac{\beta k - d}{\chi d} - 1/K \right) + \frac{\chi}{K} \left(\frac{\beta k + d}{\beta k - d} \right) \left\{ \frac{\chi}{K} \left(\frac{\beta k + d}{\beta k - d} \right) - 2 \right\} < 1 \quad (\text{A2.8})$$

(10) är asymptotiskt stabilt om

$$\frac{\beta k - d}{\beta k + d} < \frac{\chi}{K} \quad (\text{A2.9})$$

(10) är instabilt om

$$\frac{\beta k - d}{\beta k + d} > \frac{\chi}{K} \quad (\text{A2.10})$$

b Kolmogorovs teorem

Man testar systemet på ett antal villkor (9 st). Om samtliga villkor är uppfyllda säger teoremet: a) Jämviktspunkten är ett stabilt focus eller en stabil nod. b) Jämviktspunkten är ett instabilt focus omsluten av en stabil limit cycle. (Minorsky 1962). Om villkoren är uppfyllda kan man kontrollera om a) eller b) gäller genom att använda Lyapunovs sats. Teoremet gäller bara för 2:a ordningens system. (May 1973).

Teoremet förutsätter att systemet är skrivet på formen:

$$\frac{dV}{dt} = V f_V(V, P)$$

$$\frac{dP}{dt} = P f_P(V, P).$$

(10) ger

$$f_V = r(1-V/K) - \frac{kP}{\chi+V} \quad (\text{A2.11})$$

$$f_P = \frac{\beta k V}{\chi+V} - d$$

De 9 villkoren testas på (A2.11) (May 1973):

$$(i) \quad \frac{\partial f_V}{\partial P} = - \frac{k}{\chi+V} < 0$$

$$(ii) \quad V \frac{\partial f_V}{\partial V} + P \frac{\partial f_V}{\partial P} = \frac{-Vr(\chi+V)^2 - KkP}{K(\chi+V)^2} < 0$$

$$(iii) \quad \frac{\partial f_P}{\partial P} = 0 \quad (\text{ska vara } < 0 \text{ enl teoremet})$$

$$(iv) \quad V \frac{\partial f_P}{\partial V} + P \frac{\partial f_P}{\partial P} = \frac{V\beta k \chi}{(\chi+V)^2} > 0$$

$$(v) \quad f_V(0,0) = r > 0$$

$$(vi) \quad f_V(0,A) = 0 \text{ för } A = \frac{r\chi}{k} > 0$$

$$(vii) \quad f_V(B,0) = 0 \text{ för } B = K > 0$$

$$(viii) \quad f_P(C,0) = 0 \text{ för } C = \frac{\chi d}{\beta k - d} > 0$$

$$(ix) \quad B = K > C = \frac{\chi d}{\beta k - d} = \hat{V} \quad \text{ty } K > \hat{V}$$

Samtliga villkor är uppfyllda utom (iii). Teoremet gäller dock med det (svagare) villkoret ovan. I APPENDIX 4 finns ett bevis för detta skrivet av Bengt Mårtenson matematiska inst LTH.

APPENDIX 3 Simuleringsprogrammen

a modell (10)

```

continuous system shaffer
state v p
der dv dp
dv=v*r*(1-v/k)-p*kill*v/(x+v)
dp=p*b*kill*v/(x+v)-p*d
v:10
p:10
r:3.5
k:20
kill:2
x:12
b:1.4
d:.8
end

```

b modell (24)

```

continuous system essp
state v p g
der dv dp dg
initial
xb=if pos>0 then x03*(b-b03)/(b-b03+c3) else x04-c4/(b+b04)
xeb=if pos>0 then x03*(eb-b03)/(eb-b03+c3) else x04-c4/(eb+b04)
output
dv=v*r*(1-v/k)-p*kill*v/(xb+v)-g*kill*v/(xeb+v)
dp=p*b*kill*v/(xb+v)-p*d
dg=g*eb*kill*v/(xeb+v)-g*d
v:10
p:10
g:10
r:3
k:20
kill:3
b:1
eb:1
d:.8
x03:9
b03:2.5
c3:.5
x04:22
c4:20
b04:1
pos:1
end

```

```
c modell (25)
continuous system essv
state v p f
der dv dp df
time t
initial
xr=if pos>0 then x2+c2/(r-r2) else x4-c4*LN(r)
xer=if pos>0 then x2+c2/(er-r2) else x4-c4*LN(er)
output
dv=v*r*(1-(v+f)/k)-p*kill1*v/(xr+v+f)
df=f*er*(1-(v+f)/k)-p*kill1*f/(xer+v+f)
dp=p*b*kill1*v/(xr+v+f)+p*b*kill1*f/(xer+v+f)-p*d
v:10
f:10
p:10
r:3
er:3
K:25
kill1:3
b:.5
d:.8
x2:24
r2:6
c2:36
x4:15
c4:5
pos:i
end
```

APPENDIX 4

Ett bevis för Kolmogoroffs sats om predator-bytes-ekvationer

Bengt Mårtensson

Ett bevis för Kolmogoroffs sats om predator-bytes-ekvationer

Sammanfattning

Ett bevis för Kolmogoroffs sats om predator-bytes-ekvationer ges. Av beviset följer att satsen är giltig även om självbegränsning på predatoren saknas. Detta är fallet i många modeller.

Formulerings

Den generaliserade predator-bytes-ekvationen formuleras på följande sätt:

$$\begin{cases} dN_1/dt = K_1(N_1, N_2) \cdot N_1 \\ dN_2/dt = K_2(N_1, N_2) \cdot N_2 \end{cases} \quad (*)$$

där N_1 och N_2 är populationerna av bytesdjur resp predator. Låt d/dS beteckna derivation m a p riktningen given av (N_1, N_2) . K_1 och K_2 antages C^1 -funktioner, på vilka vi lägger nedanstående villkor:

$$I_1 \quad \partial K_1 / \partial N_2 < 0$$

$$II_1 \quad \partial K_1 / \partial S < 0$$

$$III_1 \quad K_1(0,0) > 0$$

$$IV_1 \quad \text{Det finns ett } A > 0 \text{ sådant att } K_1(0,A) = 0$$

$$V_1 \quad \text{Det finns ett } B > 0 \text{ sådant att } K_1(B,0) = 0$$

$$I_2 \quad \partial K_2 / \partial N_1 \leq 0 \quad y$$

$$II_2 \quad \partial K_2 / \partial S > 0$$

$$III_2 \quad \text{Det finns ett } C > 0 \text{ sådant att } K_2(C,0) = 0$$

$$I_{1,2} \quad C < B$$

Här krävs att I_1 - III_1 , I_2 - III_2 gäller i området $N_1 > 0$, $N_2 > 0$.

Fotnot 1

Satsen är ursprungligen formulerad bara i fallet $\partial K_2 / \partial N_1 < 0$.

Under dessa förutsättningar har (*) antingen en (entydig) stabil jämviktspunkt, eller en (eller flera) stabil (-a) periodisk (-a) lösning (-ar).

Bevis

Vi noterar att II_1 (II_2) medförför att det finns exakt en kurva $K_1 = 0$ ($K_2 = 0$). Vidare, I_1 medförför att $K_1 = 0$ definierar en funktion från N_1 till N_2 . Härav följer att linjen $K_1 = 0$ måste förena A och B. Villkor $I_{1,2}$ ger att denna linjen och linjen $K_2 = 0$ korsar varandra i en punkt Z; $I_1-\text{II}_1, I_2-\text{II}_2$ garanterar vidare att detta är deras enda skärningspunkt.

Av detta sluter vi att fasplanet principiellt ser ut som i fig 1. Vi observerar att de enda singulära punkterna är 0, B och Z. Man ser omedelbart att 0 och B är instabila.

Härnäst visar vi att varje lösning till (*) kommer att stanna inom en begränsad delmängd av N_1, N_2 -planet. (Denna aspekt är utelämnad i originalartikeln (1)!) Det framgår av fig 1 att det är tillräckligt att visa detta i område I. Betrakta lösningskurvan L, startande i en godtycklig punkt i område I. Eftersom en trivial kontroll visar att lösningar som förlöper längs koordinataxlarna är begränsade kan vi anta att L inte startar på linjen $N_2 = 0$. Det är vidare ingen restriktion att anta att L inte heller startar på $K_1 = 0$. Slutligen antar vi att L inte slutar i punkten Z; i så fall är vi redan klara. Eftersom $K_1 < 0$ och $\partial K_1 / \partial N_2 < 0$ så måste $\sup_{L \cap T} K_1 = -\infty < 0$. Då $dN_1/dt = K_1 N_1 < -\infty C$, så måste L skära linjen $K_2 = 0$ efter en ändlig tid, vilket visar att varje lösning till (*) är begränsad.

Låt J beteckna funktionalmatrisen till systemet $(*)$, där derivatorna tas i punkten Z . Vi noterar att

$$\det J = N_1 \cdot N_2 \det [\text{grad } K_1, \text{grad } K_2] > 0 ,$$

där den sista olikheten följer från det faktum att $I_1 - II_1, I_2 + II_2$ medför att $(\text{grad } K_1, \text{grad } K_2)$ är ett positivt orienterat par av vektorer.

Eftersom $\lambda_1 \lambda_2 = \det J$ följer det nu att egenvärdarna antingen är reella med samma tecken, eller komplexkonjugerade. Z är således antingen en nod eller ett fokus.

Vi kan nu skilja mellan två fall. Låt L beteckna en godtycklig lösning till $(*)$!

- i) L närmar sig Z som en stabil nod eller ~~ett~~ stabilt fokus.
- ii) L närmar sig inte Z . I detta fall följer det av Poincaré-Bendixsons sats att L kommer att närlägga sig en stabil periodisk lösning. Denna behöver inte nödvändigtvis vara entydig.

Referens:

(1) A. N. Kolmogoroff: On Volterra's theory of the struggle for existence.

Återgiven på engelska i

Lecture notes in Biomathematics nr 22: The golden age of Theoretical Ecology:
1923-1940. Springer Verlag, Berlin 1978.