



המחלקה למתמטיקה
Department of Mathematics

**פרויקט מסכם לתואר בוגר במדעים (B.Sc)
במתמטיקה שימושית**

מודלים מתמטיים של אינטראקציה בין פונדקאי ופרזיטואיד
ראובן שטרן

Mathematical Models of Host Parasitoid Interaction
Reuven Stern

Advisor:

ד"ר חגי כתריאל
Dr. Hagai Katriel

מנחה:

Karmiel

May 2014

כרמיאל

מודלים מתמטיים של אינטראקציה בין פונדקאי ופרזיטואיד.

מבוא:

מה היא הדברה ביולוגית?

עם התפתחות אמצעי התחבורה הגלובליים מתרבים והולכים המקרים של נדידת מזיקים לחקלאות, מאזור לאזורים מרוחקים. יצורים שבארץ מוצאם אינם מהווים בעיה קשה בגלל שיש להם אויבים טבעיים שמרסנים את קצב ההתרבות שלהם מתרבים באופן לא מבוקר וגורמים נזקים לחקלאות באזורים שאינם אזור המוצא שלהם.

כך בשנת 1888 פגעה כנימת "איצריית ההדרים" בפרדסי קליפורניה והביאה את תעשיית הפרדסנות שם לסף כליה. הכנימה ניזונה מפרי ההדר ומפרישה טל דבש שמהווה מצע להתרבות של מושבות פטריות שחורות שגורמים לפרי להיות לא ראוי לשיווק. בסופו של דבר נמצא פתרון, חיפושית אדומה הדומה לפרת משה רבנו *Rodolia cardinalis* שמה המדעי, יובאה מאוסטרליה. חיפושית זאת היא אויב טבעי של איצריית ההדרים. בתוך שנתיים חיסלה החיפושית את בעיית איצריית ההדרים והפרדסנים יכלו לשוב ולשווק את הפרי. החיפושית האדומה-שחורה חיסלה את איצריית ההדרים חלקה אחר חלקה. זחלים וחיפושיות בוגרות טרפו את הכנימות ואת שקי הביצים. חיפושית צורכת כמות גדולה של כנימות, כמו כן החיפושית וגם הזחל מצטיינים בתנועה מהירה מכנימה לכנימה ובכך היא מצטיינת כאויב טבעי של איצריית ההדרים. חשוב לציין שהחיפושיות לא חיסלו לחלוטין את איצריית ההדרים אלא הורידו את ריכוזה לרמה כזאת שפגיעת איצריית ההדרים אינה מהווה נטל כלכלי, שרידי איצריית ההדרים סיפקו מזון לחיפושיות כך שנוצר איזון טבעי בין שתי האוכלוסיות.

זאת הייתה הפעם הראשונה שהאדם עשה שימוש מוצלח בהדברה ביולוגית יזומה.

ההגדרה המדויקת של הדברה ביולוגית יזומה היא הפעלה של אויבים טבעיים המשתייכים לכל מיני קבוצות כנגד מזיקי חקלאות. בטבע קיים מצב בו אוכלוסיית חרקים מזיקים נתונה, כמעט תמיד, תחת שליטה של מרקם שלם של אויבים טבעיים.



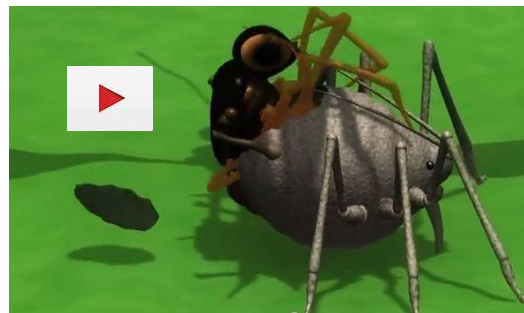
© Amir Weinstein

איור 1 איצריית ההדרים - נימפות (דרגה ראשונה) מגיחות משק הביצים (על ינבוט)

באמצעות הדברה הביולוגית היזומה ניתן להעמיק את מחקר עולם החרקים ושאר פרוקי הרגליים למיניהם. מסתבר שהחרקים מפעילים "הגיון הפשוט" כלומר "אין לכרות את הענף עליו אתה יושב".

ביישום הדברה ביולוגית יזומה חשוב להקפיד על כלל זה. יש לשים לב לכך שהחרק המזיק לא ייעלם לחלוטין, כך שגם לאויב הטבעי יהיה מקור מזון. במונחים מתמטיים מצב שבו המזיק מוכחד גורר הכחדה של האויב הטבעי ושווי המשקל שנוצר איננו יציב. מצב רצוי הוא כזה שהאויב הטבעי יוריד את ריכוז המזיקים לרמות נמוכות אך לא יכחיד אותם לגמרי. בהדברה ביולוגית יזומה נחפש שווי משקל כזה שריכוז המזיקים יהיה מתחת לסף הכלכלי, כך שהחקלאי לא יצטרך להשתמש באמצעי הדברה נוספים. האלטרנטיבה להדברה ביולוגית, הדברה הכימית מכחידה מזיק חקלאי, רק לתקופות קצרות ויש לשוב ולרסס בכל עונה מה שגורם לעלות גבוהה ביחד עם סכנות הסביבתיות שמתלוות לכך. בנוסף על כך ידועים מקרים שחרקים מזיקים מפתחים עמידות בפני חומר הדברה כימי זה או אחר. סכנות כאלה לא קיימות בהדברה הביולוגית, המסתמכת על איזון טבעי בין מזיק לאויבו. הדברה הביולוגית יכולה להתקיים לאורך זמן ללא צורך בהתערבות תקופתית, אולם יש לזכור שלא תוריד את רמת המזיק לאפס. [4]

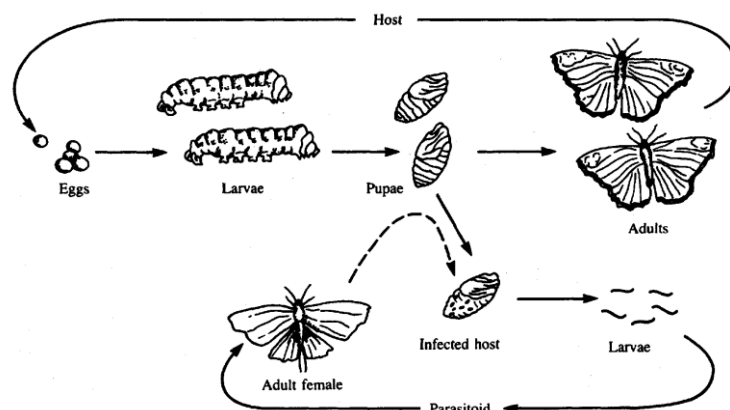
סוג של טפילים המשמשים לעיתים קרובות בהדברה הביולוגית הם פרזיטואידים. בשונה מטפילים אחרים, כגון קרציות או כינים, פרזיטואידים משלימים את התפתחותם, או את כל תקופת הזנתם כזחל, בתוך גופו של פונדקאי או בצמוד אליו. שלא כמו טפילים אחרים פרזיטואיד קוטל את הפונדקאי שלו. עיקר הפרזיטואידים המשמשים בהדברה ביולוגית נמנים עם סדרות הזבובאים (ידועים כ- 15,000 מינים) והדבוראים (ידועים כ- 50,000 מינים). בסדרת הזבובאים חיים בני משפחת זבובי הזחלים בעיקר כטפילים (אם כי לא תמיד) על זחלי פרפראים ופשפשאים. בסדרת הדבוראים קיימות כמה משפחות של צרעות שהן טפילות על חרקים בלבד. צרעות פרזיטואידיות גודלן מילימטרים אחדים והן משמשות בהדברה הביולוגית זה יותר ממאה שנה. נקבת הצרעה הפרזיטואידית מצוידת באיבר הטלה משורי ארוך, לעיתים ארוך יותר מממדי גופן. הצרעה הפרזיטואידית קודחת חור בגוף הפונדקאי ומטילה ביצים בתוך גופו או עליו, גם אם הוא מסתתר.



איור 2 צרעה טפילית בוקעת מגוף כנימה.

הצרעה הפרזיטואידית ובעיקר הנקבות הן בעלות כושר תעופה כלומר נידות מאוד ולכן יעילות באיתור הפונדקאים. פרזיטואידים ניחנו ביכולת מרשימה לאתר פונדקאים גם כאשר האחרונים נמצאים בריכוז אוכלוסיה נמוך. תכונה מרשימה של נקבות צרעות טפיליות היא הכושר להבחין בין פונדקאי שהותקף על-ידי נקבות אחרות מבנות מינו, או ממינים אחרים, ובין פונדקאי שטרם הותקף. [3]

פרזיטואיד הוא אורגניזם המבלה חלק ניכר ממשך חייו בתוך גופו של אורגניזם פונדקאי, או צמוד אליו לכן נוצר באופן טבעי סינכרון מלא בין הדורות של הפרזיטואידים והפונדקאים כמוצג באיור 3.



מודלים מתמטיים רבים פותחו לחקר של דו קיום אוכלוסיות פונדקאים ופרזיטואידים, כאן יוצגו מספר מודלים כאלה. בפרק הראשון נחקר מודל המבוסס על מערכת משוואות הפרש של Nicholson-Bailey. עבודת המחקר של הביולוג Alexaner John Nicholson ו-Victor Albert Bailey נערכה בשנות ה-30 של המאה העשרים ופורסמה במאמר ב-1935. למרות שהעבודה שלהם מצוטטת בספרים ובמאמרים רבים למשל [1], לא הצלחתי למצוא הפניה למאמר המקורי. כאמור הדברה ביולוגית מבוססת על יצירת שיווי משקל יציב בין המזיקים (פונדקאים) לאויבים טבעיים של המזיקים (פרזיטואידים). שחזרתי את הניתוח שבוצע ב[1] והעמקתי יותר, הניתוח מראה שהמודל הזה לא מאפשר שיווי משקל יציב ולכן דרוש מודל משופר. שיפור אחד כזה הוא מודל מרחבי דו מימדי מבוסס על אותה מערכת משוואות הפרש. מודל זה שמוצע ונחקר ב [2] נחקר גם כאן. הרחבתי את הניתוח האמפירי והצגתי תוצאות גרפיות ואנימציה מעניינת. המודל הזה אכן מראה אפשרות לקיום שיווי משקל יציב במקרים מסוימים. הוספתי ניתוח אנליטי במקרה פרטי של מרחב בן שני תאים, ניתוח שלא מצאתי כמותו בספרות. כמו כן הוספתי מודל בזמן רציף המדמה אינטראקציה בין שתי אוכלוסיות שאין להן עונות רבייה מוגדרות ולכן אין משמעות למושג הדור.

בפרק השני נחקר פתרון אחר לבעיית אי קיום נקודת שבת יציבה. המודל מבוסס על מערכת משוואות הפרש הכוללת התחשבות בכשר הנשיאה של הסביבה (Carrying Capacity) בדומה למודל הלוגיסטי. זאת מערכת משוואות ההפרש המוצגת ב [1] ניתחתי את המודל ומצאתי נקודת שבת יציבה בתחום מצומצם של ערכי הפרמטרים. חקרתי גם את המודל הדו מימדי המבוסס על מערכת משוואות ההפרש המשופרת. למיטב ידיעתי לא פורסמו מחקרים המבוססים על השילוב הזה. לסיום הפרק השני נחקר מודל דומה למודל המתוקן, בזמן רציף שמתאים למערכת שבה הרבייה אינה מתקיימת בעונות מוגדרות.

בפרק השלישי נחקרו מודלים מבוססי אוטומטים תאיים (Cellular Automata). נחקר מודל של מערכת טורף נטרף כמוצע ב [2]. נבנה ונחקר מודל אוטומטים תאיים "אריתמטי" שבו בכל דור נוספת או נגרעת יחידה אחת מריכוז הפונדקאים או הפרזיטואידים או משניהם. ולבסוף נחקר מודל אוטומטים תאיים "גיאומטרי" שבו בכל דוד ריכוז הפונדקאים והפרזיטואידים מוכפל בגורם קבוע או בהופכי של הגורם הזה.

כל המודלים מדמים אוכלוסית "פונדקאים" שריכוזם יסומן ב N ואוכלוסית נקבות של "פרזיטואידים" שריכוזם יסומן ב P .

למען בהירות המודל נניח כי:

1. פונדקאים שנפגעו כלומר הוטלו בהם ביצי פרזיטואיד יוצרים את הדור הבא של פרזיטואידים.
2. פונדקאים שלא נפגעו יוצרים את הדור הבא של פונדקאים.
3. שיעור הפונדקאים שנפגע תלוי בשיעור המפגשים בין פונדקאי ופרזיטואיד ויכול להיות פונקציה של ריכוז הפונדקאים וריכוז הפרזיטואידים.

1 מודל מבוסס שעור גידול קבוע של פונדקאים

בפרק זה נחקור מודל שבו שעורי גידול אוכלוסיית הפונדקאים בהעדר פרזיטואידים, קבוע ואינו תלוי בריכוזי הפונדקאים.

1.1 מערכת מעורבת היטב

פיתוח המודל

נחקור תחילה מערכת שאינה מתייחסת לפיזור מרחבי של אוכלוסיות הפונדקאים והפרזיטואידים. יהיו N_t ריכוז אוכלוסיית הפונדקאים ו P_t ריכוז אוכלוסית נקבות הפרזיטואידים בדור t . נסמן:

$f = f(N_t, P_t)$ שעור הפונדקאים שלא נפגעו, כלומר לא הוטלו בהם ביצי פרזיטואיד.

λ שעור הגידול של ריכוז אוכלוסית הפונדקאים (ההפרש בין שעור ילודה לשעור תמותה) c מספר ממוצע של ביצי פרזיטואיד שמהן בוקעות נקבות מהטלה בפונדקאי אחד, זאת מאחר והנקבות יוצרות את דור ההמשך.

אזי נסיק את מערכת משוואות ההפרש:

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t) & (1) \\ P_{t+1} = c N_t (1 - f(N_t, P_t)) & (2) \end{cases}$$

ריכוז הפונדקאים בדור הבא מתכונתי לריכוזם בדור הנוכחי ולשעור אי ההפגעות על ידי פרזיטואידים. ריכוז הפרזיטואידים בדור הבא מתכונתי לריכוז הפונדקאים ולשעור ההפגעות של הפונדקאים. אין קשר ישיר בין ריכוז הפרזיטואידים בדור הבא לריכוזם בדור הנוכחי, קשר זה נוצר רק על ידי שעור ההפגעות של הפונדקאים.

מציאת פונקציה $f(N_t, P_t)$ מתאימה

תוחלת המספר הכולל של מפגשים ליחידת זמן (דור) בין נקבת פרזיטואיד ופונדקאי מתכונתי למכפלת הריכוזים $N_e = \alpha N_t P_t$ כאן α מקדם המיצג את יעילות החיפוש של נקבת הפרזיטואיד ביחידת זמן. תוחלת מספר המפגשים לפונדקאי יחיד ביחידת זמן הוא אם כן $\mu = \frac{N_e}{N_t} = \alpha P_t$. נשים לב שרק המפגש הראשון בין פונדקאי לפרזיטואיד משמעותי (אנחנו מניחים שנקבת פרזיטואיד לא תטיל ביצים בפונדקאי שכבר נפגע).

נניח שמספר המפגשים של פונדקאי יחיד עם נקבות פרזיטואידים בתקופה של דור אחד יתפלג פילוג פואסוני

$$P(X = k) = \frac{e^{-\mu} \mu^k}{k!}$$

לכן ההסתברות של פונדקאי לא להיפגע היא:

$$f(N_t, P_t) = P(X = 0) = e^{-\mu} = e^{-\alpha P_t}$$

נציב ב (1) ו (2) ונקבל את מערכת משוואות ההפרש הידועה של Nicholson-Bailey^[1]

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t e^{-\alpha P_t} \\ P_{t+1} = c N_t (1 - e^{-\alpha P_t}) \end{cases} \quad (3)$$

כדי לפשט את מערכת המשוואות נבצע החלפת משתנים, נציב ב (3), (4)

$$\begin{aligned} \tilde{N}_t &= \alpha c N_t, & \tilde{N}_{t+1} &= \alpha c N_{t+1} \\ \tilde{P}_t &= \alpha P_t, & \tilde{P}_{t+1} &= \alpha P_{t+1} \end{aligned}$$

ונקבל

$$\begin{cases} \frac{\tilde{N}_{t+1}}{\alpha c} = \frac{\lambda \tilde{N}_t}{\alpha c} e^{-\tilde{P}_t} \\ \frac{\tilde{P}_{t+1}}{\alpha} = \frac{c \tilde{N}_t}{\alpha c} (1 - e^{-\tilde{P}_t}) \end{cases}$$

אזי αc ו α הם גורמי כיוול ל N ו P בהתאמה. גורמים אלה משנים את הערכים המספריים המתקבלים מחישוב המודל אבל התוצאה האיכותית, שתתקבל עבור $\tilde{N}, \tilde{P}$ זהה לזאת שתתקבל עבור N, P , לכן נשתמש ב $\tilde{N}, \tilde{P}$.

לצורך הפשטות נשמיט מכאן והלאה את סימון הגל ונקבל

$$\begin{cases} N_{t+1} = \lambda N_t e^{-P_t} \\ P_{t+1} = N_t (1 - e^{-P_t}) \end{cases} \quad (5)$$

$$P_{t+1} = N_t (1 - e^{-P_t}) \quad (6)$$

נזכור שמכאן והלאה N, P הם הריכוזים המנורמלים.

חקירת המודל

מציאת נקודות שבת

המטרה בהדברה ביולוגית היא להגיע למצב שווי משקל יציב שבו ריכוז הפונדקאים נמוך מן הסף הכלכלי. לשם כך עלינו למצוא נקודות שבת יציבות שיתאימו לתנאי הזה.

נקודת שבת היא נקודה (N, P) המקיימת $N_{t+1} = N_t, P_{t+1} = P_t$, כלומר

$$\begin{cases} N = \lambda N e^{-P} \\ P = N (1 - e^{-P}) \end{cases} \quad (7)$$

$$P = N (1 - e^{-P}) \quad (8)$$

מ (7) נקבל

$$N(1 - \lambda e^{-P}) = 0$$

נבחין במקרים שונים

$$P=0 \Leftrightarrow N=0 \quad .א$$

אזי $(0,0)$ היא נקודת שבת (טריווילית)

$$N \neq 0, \lambda \neq 1$$

ב.

$$\lambda e^{-P} = 1$$

$$P = \ln \lambda$$

נציב ב (8) ונקבל

$$\ln \lambda = N \left(1 - \frac{1}{\lambda} \right), \quad \lambda \neq 0$$

$$N = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, \lambda \neq 1$$

אזי כאשר $\left(\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, \ln \lambda \right), \lambda \neq 0, \lambda \neq 1$ היא נקודת שבת.

המקרה $\lambda < 1$ מיצג מצב של הכחדות אוכלוסיית הפונדקאים גם בהעדר פרזיטואידים ואין לו חשיבות להדברה ביולוגית.

נשים לב ש $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} \frac{N}{P} = \lim_{\lambda \rightarrow \infty} \frac{\lambda}{\lambda - 1} = 1$ כלומר בערכים גבוהים של λ הריכוזים המנורמלים של הפונדקאים והפרזיטואידים, במצב שיווי משקל שווים.

$$N \neq 0, \lambda = 1$$

ג.

$$e^{-P} = \frac{1}{\lambda} \text{ נובע ש } (7) \text{ ולכן}$$

$$\begin{cases} N = \lambda N e^{-P} = N \\ P = N \left(1 - \frac{1}{\lambda} \right) = 0 \end{cases} \quad (9) \quad (10)$$

מ (10) נובע $P = 0$ מערכת משוואות ההפרש (9), (10) מתקיימת לכל N לכן כל נקודה מהמשפחה $(N, 0), \lambda = 1$ היא נקודת שבת. כלומר במצב שבו בהעדר פרזיטואידים אוכלוסיית הפונדקאים סטטית, נקודת שיווי המשקל מתקבלת בהעדר פרזיטואידים.

יציבות של נקודות השבת

יציבות נקודת השבת במערכת לינארית של משוואות הפרש

נתבונן תחילה במשוואת הפרש לינארית, הומוגנית ואוטונומית (קבועה בזמן)

$$x_{t+1} = c x_t$$

עם תנאי התחלה x_0

נבחין ש

$$x_{t+1} = c x_t = c(c x_{t-1}) = c^2 x_{t-1}$$

$$= c(c^2 x_{t-2}) = c^3 x_{t-2}$$

.....

$$= c^{t+1}x_0$$

כלומר פתרון המשוואה הוא $x_t = c^t x_0$, למשוואה נקודת שבת טריוויאלית בלבד.

יציבות הפתרון תלוי בערך של c , נבחין במספר מקרים

$|c| > 1$ הסדרה מתבדרת והפתרון אינו יציב.

$|c| < 1$ הסדרה מתכנסת ל 0 והפתרון יציב.

$c = 1$ הסדרה קבועה והפתרון אינו יציב.

$c = -1$ הסדרה מתנדנדת בין שני ערכים קבועים והפתרון אינו יציב.

תהא נתונה מערכת משוואות לינארית, הומוגנית, אוטונומית (קבועה בזמן)

$$X_{t+1} = AX_t \quad (11)$$

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, X_0 = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}, X_t = \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} \quad \text{כאן}$$

מן הניתוח של משוואה בודדת ננחש שקיימים פתרונות של המערכת מהצורה:

$$X_t = \begin{pmatrix} \xi^t x_0 \\ \xi^t y_0 \end{pmatrix}$$

ופתרונות אחרים הם צרופים לינאריים של פתרונות אלה.

שלא כמו במשוואה בודדת ξ איננו נתון בצורה מפורשת. ולכן נחפש ערכים מתאימים. נכתוב את (11) בצורה מפורשת

$$X_{t+1} = \begin{pmatrix} \xi^{t+1} x_0 \\ \xi^{t+1} y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi^t x_0 \\ \xi^t y_0 \end{pmatrix}$$

$\xi = 0$ הוא מקרה פרטי לא מעניין (סדרת אפסים) לכן נתייחס רק למקרים $\xi \neq 0$ ואז

$$\begin{pmatrix} \xi x_0 \\ \xi y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} a_{11} - \xi & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \xi \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

כלומר ערכי ξ המתאימים הם הערכים העצמיים של A . כאן ישנם שני ערכים עצמיים ופתרון המערכת הוא צרף לינארי של הפתרונות המתאימים לערכים העצמיים. נגדיר את הערך העצמי הדומיננטי כך:

$$\xi_d = \{\{\xi_1, \xi_2\} : |\xi_d| = \max\{|\xi_1|, |\xi_2|\}\}$$

ואז היציבות נקבעת על ידי הערך העצמי הדומיננטי.

$0 < \xi_d < 1$ נקודת השבת יציבה, המערכת מתכנסת ל 0 באופן מונוטוני.

$1 < \xi_d$ נקודת השבת לא יציבה, המערכת מתבדרת באופן מונוטוני.

$-1 < \xi_d < 0$ נקודת השבת יציבה, המערכת מתכנסת תוך אוסצילציות.

$\xi_d < -1$ נקודת השבת לא יציבה, המערכת מתבדרת תוך אוסצילציות.

יציבות במערכת משוואות הפרש לא לינארית

נתונה המערכת

$$\begin{cases} x_{t+1} = f(x_t, y_t) \\ y_{t+1} = g(x_t, y_t) \end{cases} \quad (12)$$

f ו g פונקציות אי לינאריות. זאת מערכת הומוגנית אוטונומית (קבועה בזמן). מאחר והמערכת אי לינארית לא נוכל להשתמש בתבנית פתרון כמו במקרה הלינארי. כמו כן, כאן גם במקרה ההומוגני יתכנו נקודות שבת נוספות על הנקודה הטריווילית. נניח שמצאנו נקודת שבת של המערכת הזאת (x^*, y^*) כלומר נקודה המקיימת

$$x^* = f(x^*, y^*)$$

$$y^* = g(x^*, y^*)$$

לינאריזציה

כדי לבחון את יציבות הפתרון בסביבת נקודת השבת (x^*, y^*) נבחן את הפתרון בנקודה

$$(x^* + \delta x_t, y^* + \delta y_t) \text{ כאשר } \delta x_t \text{ ו } \delta y_t \text{ הן סטיות קטנות (פרטורבציות).}$$

נגדיר

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= x^* + \delta x_{t+1} & y_{t+1} &= y^* + \delta y_{t+1} \\ \delta x_{t+1} &= x_{t+1} - x^* & \delta y_{t+1} &= y_{t+1} - y^* \end{aligned}$$

נסיק מ 12 ש

$$\delta x_{t+1} = f(x_t + \delta x_t, y_t + \delta y_t) - x^* \quad \delta y_{t+1} = g(x_t + \delta x_t, y_t + \delta y_t) - y^* \quad (13)$$

נפתח את 12 לטור טיילור סביב (x^*, y^*)

$$f(x^* + \delta x_t, y^* + \delta y_t) = f(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_{(x^*, y^*)} \delta y_t + o(\delta x_t^2, \delta y_t^2)$$

$$g(x^* + \delta x_t, y^* + \delta y_t) = g(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_{(x^*, y^*)} \delta y_t + o(\delta x_t^2, \delta y_t^2)$$

למציאת הקרוב נזניה את הזנב מסדר 2

כעת נציב את התוצאה ב (13)

$$\begin{aligned}\delta x_{t+1} &= \underbrace{f(x^*, y^*) - x^*}_{=0} + \frac{\partial f}{\partial x} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \frac{\partial f}{\partial y} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta y_t \\ &= \frac{\partial f}{\partial x} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \frac{\partial f}{\partial y} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta y_t \\ \delta y_{t+1} &= \underbrace{g(x^*, y^*) - y^*}_{=0} + \frac{\partial g}{\partial x} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \frac{\partial g}{\partial y} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta y_t \\ &= \frac{\partial g}{\partial x} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta x_t + \frac{\partial g}{\partial y} \bigg|_{(x^*, y^*)} \delta y_t\end{aligned}$$

קבלנו מערכת לינארית מהצורה

$$\delta X_{t+1} = A \delta X_t$$

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} \bigg|_{(x^*, y^*)}, \quad \delta X_t = \begin{pmatrix} \delta x_t \\ \delta y_t \end{pmatrix}$$

כלומר **A** היא מטריצת היעקוביאן של המערכת (12), המערכת הזאת מיצגת את היציבות של המערכת האילינארית בסביבה של נקודת השבת.

ההוכחה נמצאת בספרות, למשל במקור [8], מסקנה 4.34 (נובעת ממשפט 4.33):

אם $|\xi_d| < 1$ אז פתרון האפס של (12) יציב מעריכית. יציבות מעריכית גוררת יציבות. ובאותו מקור משפט 4.38 קובע

(i) אם $|\xi_d| = 1$ אז פתרון האפס של (12) יכול להיות יציב או בלתי יציב.

(ii) אם $|\xi_d| > 1$ אז פתרון האפס של (12) בלתי יציב.

בדיקת היציבות של המערכת (3), (4)

$$X = \binom{N}{P}, \quad f(X) = \binom{\lambda N e^{-P}}{N(1 - e^{-P})}$$

מטריצת היעקוביאן

$$df(X) = \begin{pmatrix} \lambda e^{-P} & -\lambda N e^{-P} \\ 1 - e^{-P} & N e^{-P} \end{pmatrix} \quad (14)$$

ננתח בנקודות השבת שמצאנו

$$X = (0,0)$$

א.

נציב ב (14) ונקבל

$$df(X)|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

הנקודה $(0,0)$ נקודת שבת יציבה כאשר $\lambda < 1$.

הסבר ביולוגי: אם $\lambda < 1$ חל צמצום בריכוז הפונדקאים מדור לדור (גם ללא השפעת הפרזיטואידים), אוכלוסית הפונדקאים נכחדת ועמה גם אוכלוסית הפרזיטואידים.

$$X = \begin{pmatrix} \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} \\ \ln \lambda \end{pmatrix}$$

ב.

נציב ב (14) ונקבל

$$df(X)|_{\left(\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, \ln \lambda\right)} = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} \\ \frac{\lambda - 1}{\lambda} & \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \end{pmatrix}$$

נמצא ערכים עצמיים

$$\begin{vmatrix} a_{1,1} - \xi & a_{1,2} \\ a_{2,1} & a_{2,2} - \xi \end{vmatrix} = 0$$

$$\text{Trace} = \beta = a_{1,1} + a_{2,2} = 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$$

$$\text{Determinant} = \gamma = a_{1,1}a_{2,2} - a_{1,2}a_{2,1} = \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} + \ln \lambda = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$$

$$\xi_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$$

ננתח בתחומים של λ

$$\lambda > 1 \quad \text{ב.1}$$

טענה:

$$\Delta = \beta^2 - 4\gamma < 0$$

אוכיה בעזרת שתי טענות עזר:

טענת עזר: יהי $\lambda > 1$ אזי

a.

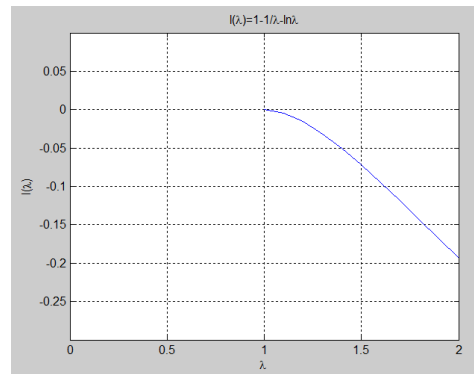
$$l(\lambda) = 1 - \frac{1}{\lambda} - \ln \lambda < 0$$

הוכחה:

$$l(1) = 1 - 1 - 0 = 0$$

$$l'(\lambda) = \frac{1}{\lambda^2} - \frac{1}{\lambda} = \frac{1}{\lambda} \left(\frac{1}{\lambda} - 1 \right) < 0$$

כלומר $l(\lambda)$ מונוטונית יורדת ולכן שלילית, כמוצג באיור 4



איור 4

טענת עזר: יהי $\lambda > 1$ אזי

b.

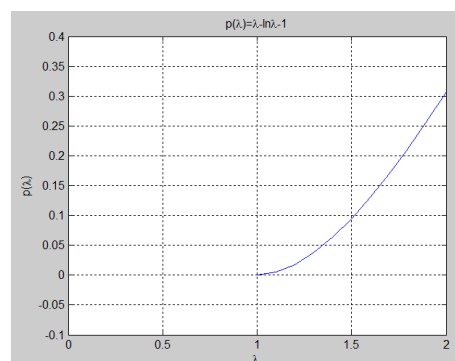
$$p(\lambda) = \lambda - \ln \lambda - 1 > 0$$

הוכחה:

$$p(1) = 1 - 0 - 1 = 0$$

$$p'(\lambda) = 1 - \frac{1}{\lambda} > 0$$

כלומר $p(\lambda)$ מונוטונית עולה ולכן חיובית, כמוצג באיור 5



איור 5

הוכחת הטענה

$$\Delta = \left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)^2 - 4 \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$$

$$\lim_{\lambda \rightarrow 1} \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} = \left[\frac{0}{0} \right] = \lim_{\lambda \rightarrow 1} \frac{\frac{1}{\lambda}}{1} = 1$$

$$\lim_{\lambda \rightarrow 1} \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} = 1 \cdot \lim_{\lambda \rightarrow 1} \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} = 1$$

$$\lim_{\lambda \rightarrow 1} \Delta(\lambda) = (1 + 1)^2 - 4 \cdot 1 = 0$$

$$\begin{aligned} \frac{d\Delta}{d\lambda} &= 2 \left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right) \left(\frac{\frac{1}{\lambda}(\lambda - 1) - \ln(\lambda)}{(\lambda - 1)^2} \right) - 4 \frac{(\lambda - 1)(\ln \lambda + 1) - \lambda \ln \lambda}{(\lambda - 1)^2} = \\ &= \frac{2}{(\lambda - 1)^2} \left[\left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right) \left(1 - \frac{1}{\lambda} - \ln \lambda\right) - 2(\lambda \ln \lambda + \lambda - \ln \lambda - 1 - \lambda \ln \lambda) \right] \\ &= \underbrace{\frac{2}{(\lambda - 1)^2}}_{>0} \left[\underbrace{\left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)}_{>0} \underbrace{\left(1 - \frac{1}{\lambda} - \ln \lambda\right)}_{<0} - \underbrace{2p(\lambda)}_{>0} \right] < 0 \end{aligned}$$

מסקנה: אם $\lambda > 1$ אז למערכת שני ערכים עצמיים מרוכבים

$$\xi_{1,2} = \frac{\beta \pm i\sqrt{4\gamma - \beta^2}}{2}$$

$$|\xi_1|^2 = |\xi_2|^2 = \frac{1}{4}(\beta^2 + 4\gamma - \beta^2) = \gamma$$

$$\gamma = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} > 1, \quad \lambda > 1$$

לכן כאשר $\lambda > 1$, $X = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}\right)$ נקודת שבת לא יציבה

ב. $\lambda < 1$ כאמור זה מקרה חסר חשיבות להדברה ביולוגית ומנותח כאן בגלל העניין המתמטי

במקרה זה מתקיים

$$0 < \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} < \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$$

ולכן

$$\Delta = \left(1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)^2 - 4 \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} > 1 + 2 \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} + \left(\frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)^2 - 4 \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}$$

$$= \left(1 - \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1}\right)^2 > 0$$

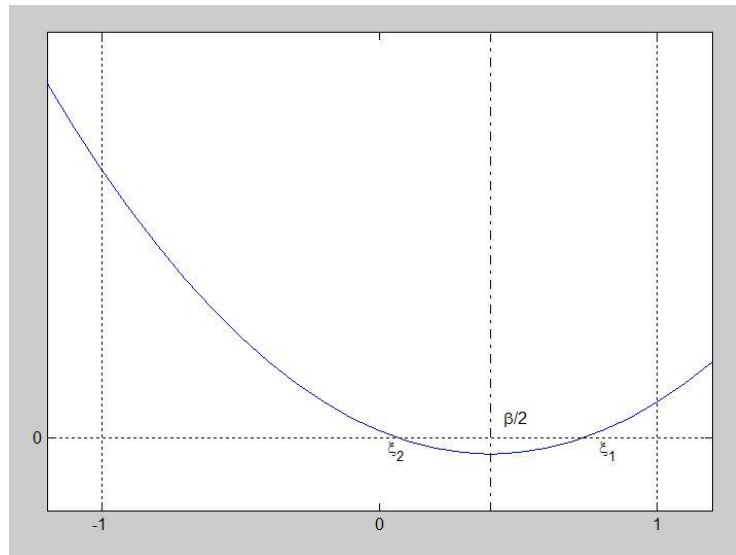
מסקנה: אם $\lambda < 1$ למערכת שני ע"ע ממשיים ξ_1, ξ_2 .

טענה: נקודת השבת תהיה יציבה כלומר $|\xi_1| < 1, |\xi_2| < 1$ אם יתקיימו שלושה תנאים המוצגים בצורה מקובצת באי שוויון הבא

$$2 > 1 + \gamma > |\beta|$$

הוכחה:

התבוננות באיור 6 מגלה שתנאי הכרחי ומספיק ש $|\xi_1| < 1, |\xi_2| < 1$ הוא



איור 6 מיקום הערכים העצמיים

$$1 - \left|\frac{\beta}{2}\right| > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$$

$$1 - |\beta| + \frac{\beta^2}{4} > \frac{\beta^2 - 4\gamma}{4}$$

$$-|\beta| > -\gamma - 1$$

$$|\beta| < 1 + \gamma$$

ובנוסף לפי Vieta מתקיים $\xi_1 \xi_2 = \gamma$ כלומר כדי ששני השורשים יהיו קטנים מ 1 צריך להתקיים

$$\gamma < 1 \quad \gamma + 1 < 2 \quad \text{מ.ש.ל.}$$

כעת נבחן יציבות של נקודת השבת:

טענה: יהי $\lambda < 1$ אזי $\beta \geq 1 + \gamma$

הוכחה:

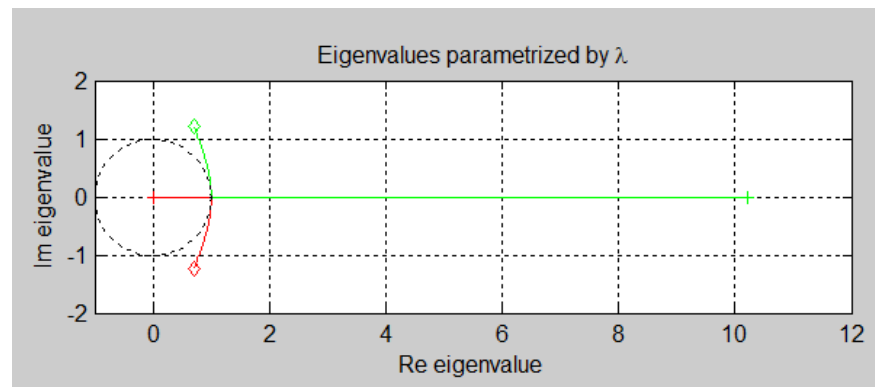
נניח בשלילה ש $\beta < 1 + \gamma$ אזי

$$1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} < 1 + \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}$$

לכל $\lambda > 0$, $\lambda \neq 1$ מתקיים $\frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} > 0$ לכן $\lambda > 1$ וזאת סתירה לתנאי $\lambda < 1$.

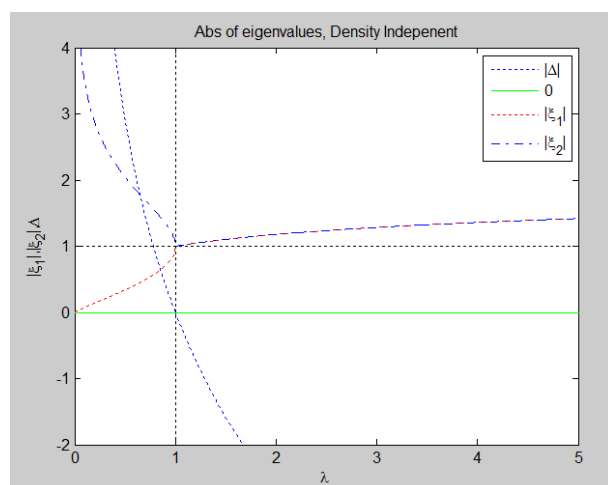
מסקנה: כאשר $0 < \lambda < 1$, $X = \left(\frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, \ln \lambda \right)$ נקודת שבת לא יציבה

באיור 7 מוצג מהלך מיקום הערכים העצמיים במישור המרוכב בתלות ב λ . מן האיור רואים בברור שאין שום מצב שבו שני המודולי של הערכים העצמיים קטנים מ 1.



איור 7 מיקום ערכים עצמיים במישור המרוכב (הקצה הימני שואף לאינסוף)

באיור 8 מוצגים מודולי של הערכים העצמיים וכן ערך הדיסקרמיננטה Δ בתלות ב λ גם כאן רואים שלכל $\lambda > 0$ לפחות אחד המודולי של הערכים העצמיים גדולים מ 1



איור 8 ערך מוחלט של ע"ע

$P = 0, \lambda = 1$ זהו מקרה

ג.

פרטי מעניין
נציב ב (14) ונקבל

$$\lim_{\lambda \rightarrow 1} df(X) = \begin{pmatrix} 1 & -N \\ 0 & N \end{pmatrix}$$

כאשר $N \geq 1$ הנקודות $X = (N, 0), 0 < N < \infty, P = 0, \lambda = 1$ מהוות אינסוף נקודות שבת לא יציבות.

מכאן לא ברור מה קורה כאשר $N < 1$. מתוצאות סימולציה נראה שאלה אינסוף נקודות שבת יציבות (מושכות).

תוצאות סימולציה:

$\lambda > 1$

א.

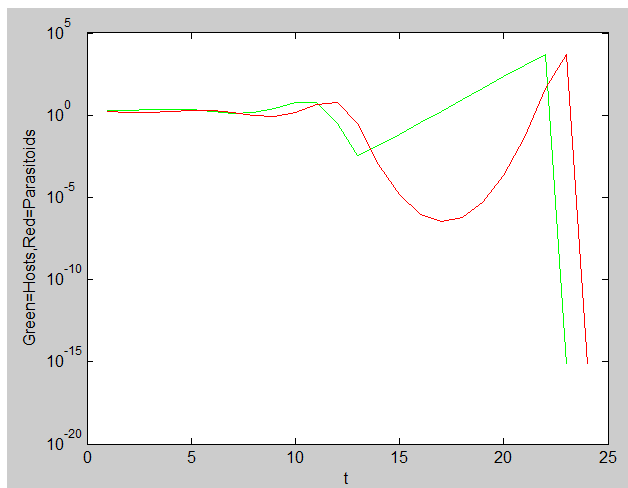
בחרתי נקודות מוצא בקרבת נקודת השבת כמוצג באיור 9א. לאחר שתי הקפות של נקודת השבת הערך של N_t מגיע למספר הקטן ביותר שניתן ליצג כ Double כלומר לצורך החישוב $N_t = 0$. כעת P_t מתאפס בדור אחד. איור 9א מראה את התהליך במישור הפזה, אותם נתונים מוצגים כפונקציה של מספר הדור באיור 9ב.

חשוב לציין שבשרטוטי מישור הפזה יש משמעות אך ורק לנקודות הדיסקרטיות (קדקדים) והקווים המקשרים הם קוי עזר להבנת סדר האירועים. לכן קווים נחתכים אינם סותרים את ייחודיות הפתרון.

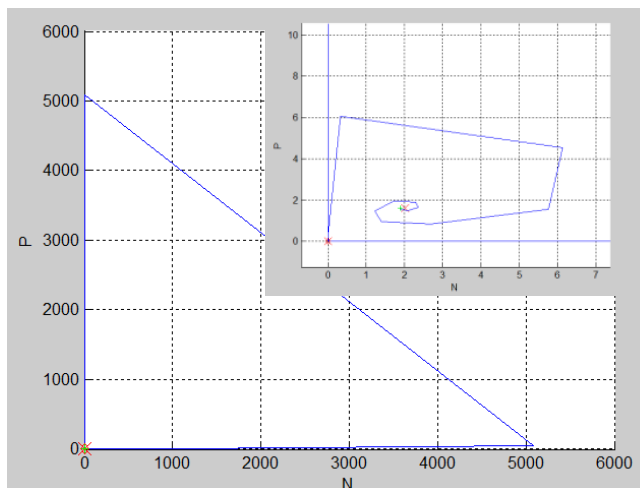
מצאתי באופן אנליטי שהנקודה $(0,0)$ נקודת שבת לא יציבה אבל תוצאת הסימולציה מראה שהמערכת מתכנסת לנקודה זאת, יש כאן לכאורה סתירה.

הסבר: על סמך (5) ו (6) הנקודה $(0,0)$ היא נקודת אוסף: מסלול שעובר בנקודה המקיימת $N_t = 0$ מתכנס לנקודה הטריווילית ומתבדר לכל מסלול אחר. באופן מתמטי כל נקודת התחלה שבה $N_0 \neq 0$ לא תעבור בנקודה שבה $N_t = 0$. למעשה, בגלל הדיוק שבחרתי (Double) כל $N_t < 2.22507 * 10^{-308}$ הופך ל $N_t = 0$ ולכן המערכת מתכנסת לנקודה $(0,0)$.

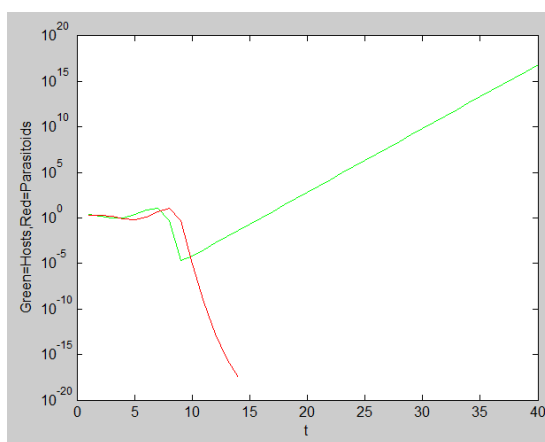
בבחירת נקודת התחלה אחרת, איור 10, לאחר 2 הקפות של נקודת השבת P_t מגיע לערך אפסי ואז N_t גדל לאינסוף.



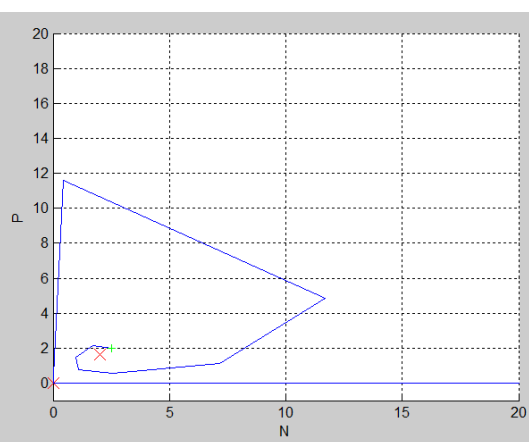
איור 9 ערכי P ו- N בתלות בדור



איור 10 א מישור הפזה, נקודות השבת מסומנות ב X

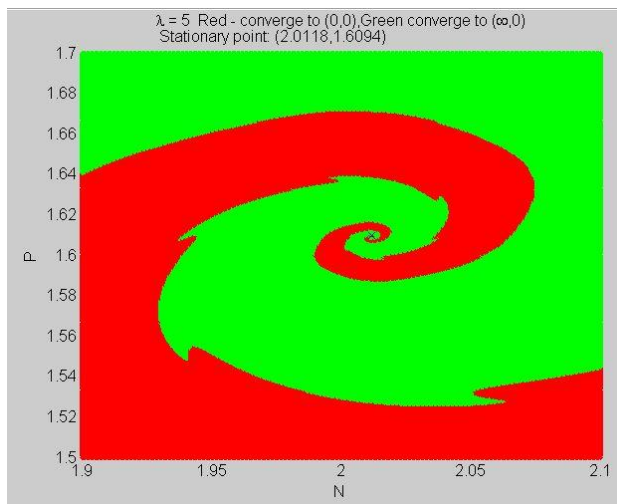


איור 10 ב ערכי P -ו- N בתלות בדור

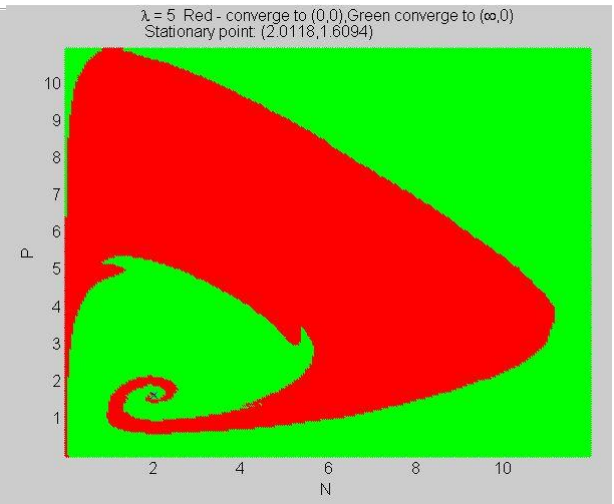


איור 11 א מישור הפזה, נקודות השבת מסומנות ב X

באיור 11 מוצג המקום הגיאומטרי של נקודות התחלה שגורמות להכחדה של שני המינים (אדום) לעומת נקודות התחלה שגורמות להכחדת הפרזיטואידים וגדילה בלתי מוגבלת של הפונדקאים (ירוק).



איור 11 תהליך סביב נקודת השבת



איור 12 מקום גיאומטרי של נקודות מוצא לפי מצב סופי:

אדום (0,0) ירוק (∞,0). נקודת השבת מסומנת ב X
תופעות קצה בריכוזים נמוכים מאוד

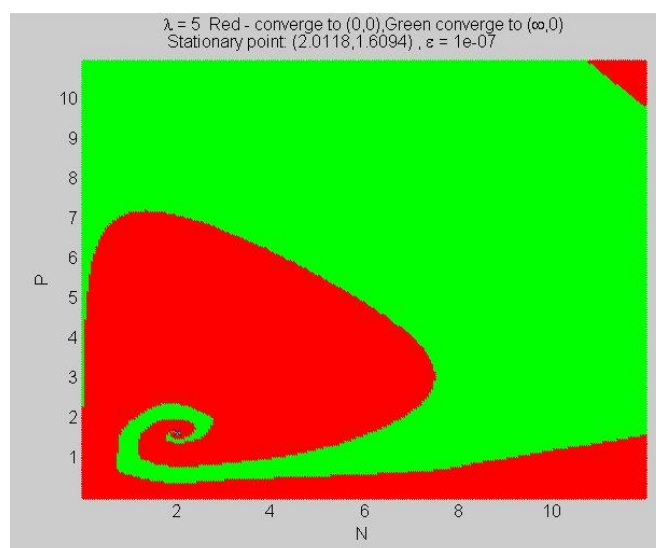
א. אי רציפות בסביבת ריכוז 0

בסימולציה ריכוז האוכלוסיות יכול להיות נמוך ככל שהדיוק הנבחר מרשה. אני השתמשתי בדיוק Double המאפשר ליצג כל מספר גדול מ $2.22507 \cdot 10^{-308}$, מובן שאין משמעות ביולוגית למספרים קטנים מאוד (למשל קטנים מ 10^{-20}), לכן נשנה מעט את מערכת משוואות ההפרש. כל ערך של N ו- P קטן מ ε_1 שנקבע שרירותית, יאוץ ל 0.

$$N_{t+1} = \begin{cases} \lambda N_t e^{-P_t}, & \lambda N_t e^{-P_t} > \varepsilon_1 \\ 0, & \text{else} \end{cases}$$

$$P_{t+1} = \begin{cases} N_t (1 - e^{-P_t}), & N_t (1 - e^{-P_t}) > \varepsilon_1 \\ 0, & \text{else} \end{cases}$$

באיור 12 מוצג המקום הגיאומטרי של נקודות התחלה שמתכנסות ל (0,0) או ל (∞,0) עבור $\varepsilon_1 = 10^{-7}$. הצורה במתקבלת דומה לאיור 11, בקנה מידה שונה.



ε_1

לגודל ε_1 יש משמעות ביולוגית. הנחנו שבסביבה הנדונה קיים מספר גדול של פונדקאים ופרזיטואידים, ולכן אנחנו מתייחסים לריכוז שלהם כפונקציה רציפה. כאן, כשמגיעים לריכוז נמוך מאוד צריך לזכור שקיימת רזולוציה סופית, ובמספרים קטנים קיימת אי רציפות. מקיום של פרט יחיד (ε_1) עוברים ל-0.

ב. שימור על ידי נדידה (מערכת עם השפעות חיצוניות)

במקרים רבים קיימת נדידה של פרטים מאזורים סמוכים לתוך הסביבה הנחקרת, כך שלמעשה אין הכחדה מוחלטת של מין, או שמתקיימת הזנה רציפה של פרזיטואידים. כדי לדמות מצב זה נשנה את

מערכת משוואות ההפרש כך שהערך המינימלי של N_t ו- P_t לא יכול לרדת מתחת ל- $\varepsilon_P, \varepsilon_N$ בהתאמה:

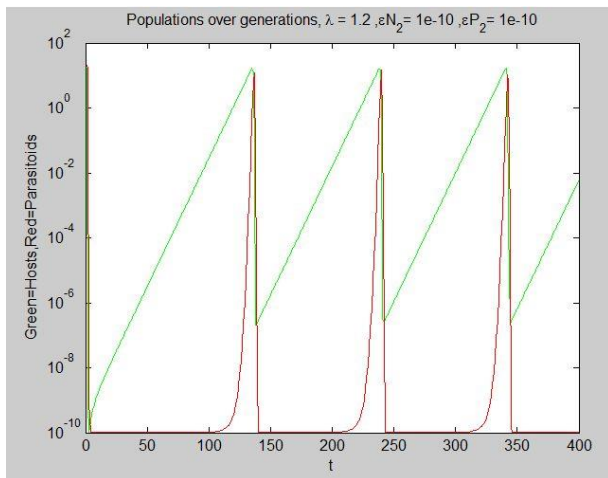
$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-P_t} + \varepsilon_N$$

$$P_{t+1} = N_t(1 - e^{-P_t}) + \varepsilon_P$$

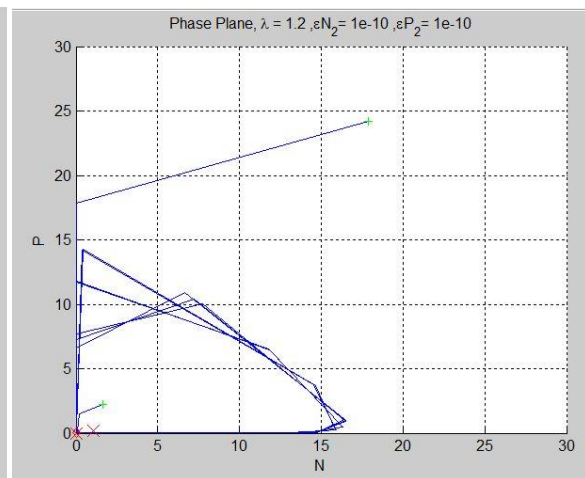
במקרה זה מתקבל "מסלול סגור גבולי" (Limit Cycle) כמוצג באיור 13. אמנם אף אחד מן המינים לא נכחד ולא גדל ללא גבול, אבל קיימת תנודתיות בלתי מתרסנת והאוכלוסיות גדלות ומצטמצמות באופן ניכר מדי כמה דורות. ניתן לבקר את הדינמיקה של המערכת על ידי שינוי הפרמטרים

$\varepsilon_N, \varepsilon_P$. באיור 13 מוצג המקרה $\lambda = 1.2, \varepsilon_N = \varepsilon_P = 10^{-10}$.

תכונה זאת משמעותית בתכנון של הדברה ביולוגית, על ידי הזרמה של פרזיטואידים לאזור ניתן למנוע התרבות ללא גבול של הפונדקאים.



איור 13 אוסצילציות (Limit Cycle) במישור הזמן



איור 14 התנהגות אוסילטורית (Limit Cycle) במישור הפזה
שתי נקודות התחלה מסומנות ב +

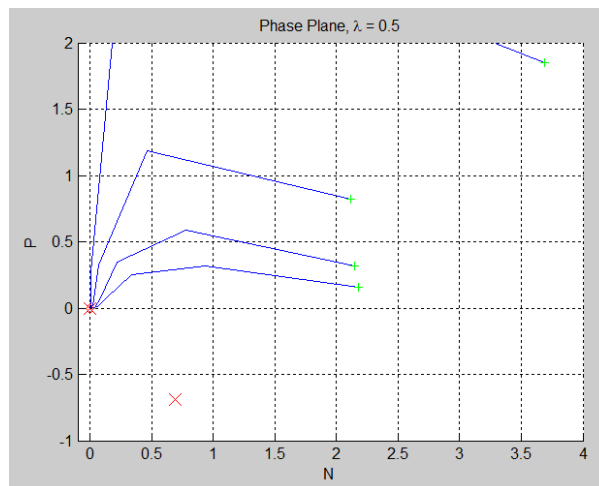
ב. $\lambda < 1$

נקודת השבת הלא טריוויאלית בעלת P שלילי וכל מסלול בעל P_0 חיובי מתכנס לראשית. ראה דוגמא של מספר נקודות התחלה באיור 14.

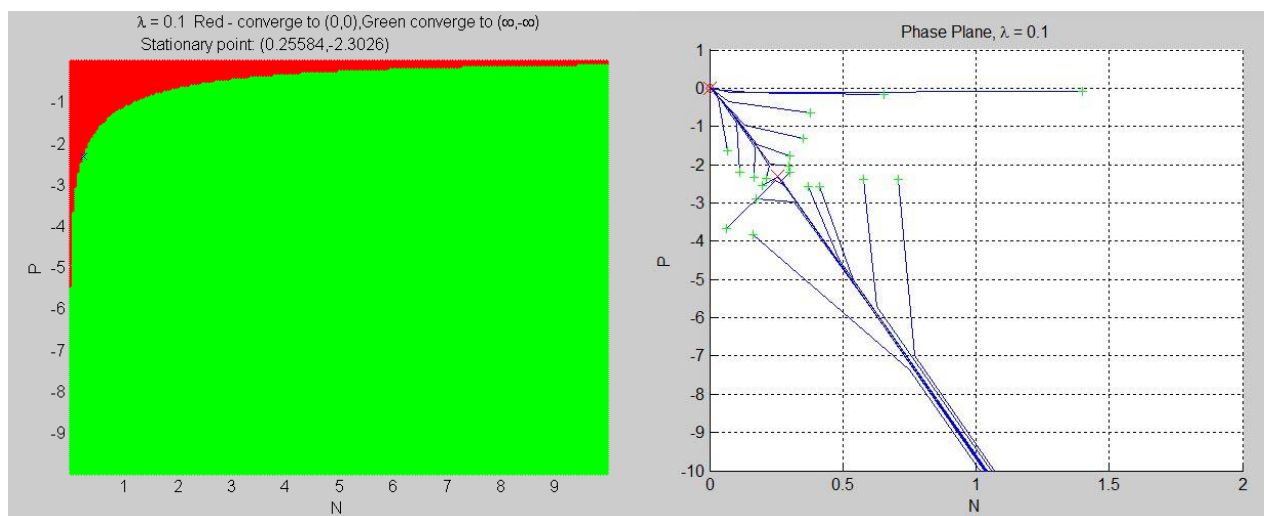
הסביבה של נקודת השבת הלא טריוויאלית לא מעניינת מבחינה ביולוגית, אבל יש בה עניין מתמטי. באיור 15 מוצג מישור הפזה עם מספר נקודות התחלה שנבחרו באקראי. רואים שישנם שני תחומים של

נקודות התחלה כאלה שנמשכות ל- $(0,0)$ וכאלה שנמשכות ל- $(\infty, -\infty)$. באיור 15 ובאיור 15g מוצג

המקום הגיאומטרי של נקודות התחלה שנמשכות ל $(0,0)$, (מסומן באדום) או ל $(\infty, -\infty)$ (מסומן בירוק) לשני ערכים שונים של λ .

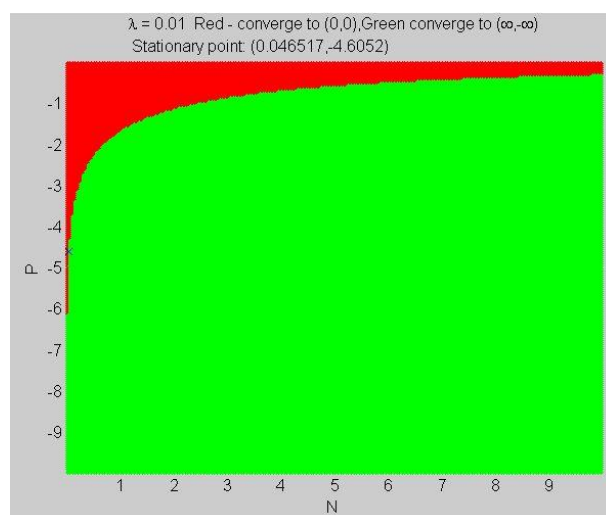


איור 14: $\lambda < 1$, נקודות השבת מסומנות ב X, נקודות התחלה מסומנות ב +



איור 15: מקום גיאומטרי, ירוק נמשך ל $(\infty, -\infty)$, אדום נמשך ל $(0,0)$, $\lambda = 0.1$

$\lambda = 0$



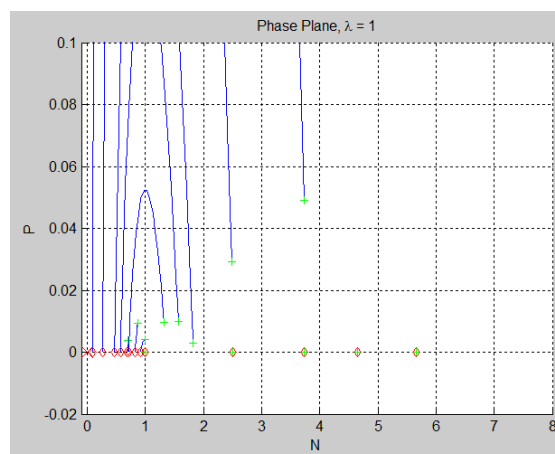
איור 15 מקום גיאומטרי, ירוק נמשך ל $(\infty, -\infty)$, אדום נמשך ל $(0,0)$, $\lambda = 0.01$

ג. $\lambda = 1$

כל נקודה מהמשפחה $(N, 0)$ היא נקודת שבת. תכונה זאת מוצגת באיור 16. ההתפתחות תלויה בנקודת ההתחלה (N_0, P_0) .

לכל נקודת התחלה שבה $P_0 \neq 0$ המסלול נמשך לנקודת שבת $(N, 0)$, $0 < N < 1$.

נקודת התחלה שבה $P_0 = 0$ היא נקודת שבת לכל N_0 , כאשר $N_0 < 1$ נקודת השבת יציבה וכאשר $N_0 > 1$ נקודת השבת לא יציבה.



איור 16 יציבות נקודה $\lambda = 1$

מסקנה:

המערכת של Nicholson-Bailey^[1] איננה יציבה בהעדר התערבות חיצונית, אמנם לכל $\lambda > 1$. ניתן להגיע למצב של פתרון חסום מסוג מסלול סגור גבולי במערכת לא סגורה, כלומר מערכת שבה קיימת נדידה של פרזיטואידים לתוך הסביבה.

זה לא תואם את תוצאות הפעלת שיטת ההדברה הביולוגית. הניסיון מראה מקרים רבים בהם הצליחו להביא למצב שיווי משקל יציב לאורך זמן ללא התערבות חיצונית מתמשכת.

1.2 מודל מרחבי

קיימות בספרות הצעות רבות לשיפור המודל כדי להתגבר על הסתירה בין המודל של Nicholson –Bailey ותוצאות אמפיריות. בעבודה זאת יוצגו מספר מודלים משופרים, הראשון הוא המודל מרחבי שהוצע על ידי Comins, Hassel & May^[2]. זהו מודל שבו הסביבה מחולקת לתאים ופונדקאים ופרזיטואידים יכולים לנדוד בין תאים סמוכים. בכל דור שעור מסוים של פונדקאים נודד מכל תא לתאים ההצמודים אליו. אותו תהליך קורה לפרזיטואידים, לאו דווקא באותו שעור. תהליך הנדירה חל בכל תא של האזור כך שלולא הייתה קימת אינטראקציה בין המינים, היינו מקבלים פיזרה (dispersion) פעפוע דיסקרטי.

כדי להציג את משוואות המודל נחלק את חישוב ריכוזי הפונדקאים והפרזיטואידים בכל תא בכל דור לשני שלבים:

- שלב הפזירה שבו ריכוזי הפונדקאים וריכוזי הפרזיטואידים בתוך כל קבוצת תאים, משתנה כפונקציה של ריכוז אותו מין בתא עצמו ובתאים השכנים.
- שלב האינטראקציה שבו מספרי הפונדקאים והפרזיטואידים בתוך כל תא משתנים לפי המודל של Nicholson-Bailey^[1]

שלב הפזירה

יהא μ_N שעור הפונדקאים הנודדים בדור אחד מתא לתאים השכנים.

יהא μ_P שעור הפרזיטואידים הנודדים בדור אחד מתא לתאים השכנים.

יהא $N_{i,t}^+$ ריכוזי הפונדקאים בתא i לאחר הפזירה בזמן t

יהא $P_{i,t}^+$ ריכוזי הפרזיטואידים בתא i לאחר הפזירה בזמן t

משוואות הפזירה של התא i יראו כך:

$$N_{i,t}^+ = (1 - \mu_N)N_{i,t} + \mu_N \bar{N}_{i,t}$$

$$P_{i,t}^+ = (1 - \mu_P)P_{i,t} + \mu_P \bar{P}_{i,t}$$

כאן $\bar{N}_{i,t} = \frac{\sum_j N_{j,t}}{8}$ הוא הריכוז הממוצע של פונדקאים בתאים השכנים לתא i

ו- $\bar{P}_{i,t} = \frac{\sum_j P_{j,t}}{8}$ הריכוז הממוצע של פרזיטואידים בתאים השכנים לתא i

j הם כל התאים השכנים של התא i במוצג באיור 17

j=4	j=3	j=2
j=5	i	j=1
j=6	j=7	j=8

איור 17 הגדרת שכנים

אפשר לראות תהליך זה כפתרון נומרי של משוואת הדיפוזיה בשיטת הפרשים סופיים.

תנאי שפה:

מתוך קבוצת תנאי השפה האפשריים מעניין להתבונן בשלושה תנאי שפה עיקריים

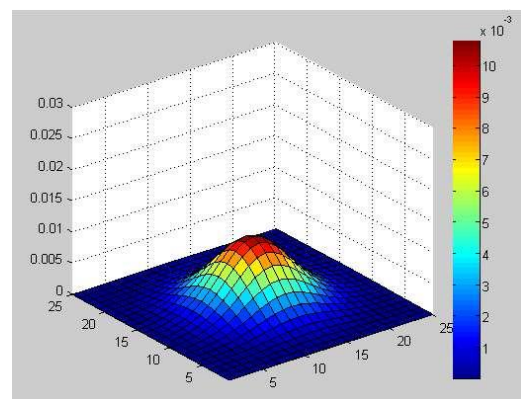
מחזורי – הצמדה של השפה הימנית של הסביבה לשמאלית והעליונה לתחתונה, מי שנודד מעבר לשפה השמאלית מגיע לשפה הימנית וכן הלאה. (טורוס טופולוגי). תהליך הפזירה מקיים חוק שימור. תנאי שפה אלה משמשים לעיתים לסימולציה של תחום אינסופי.

בולע – נקבע ערך קבוע לתאים שמחוץ לשפות הסביבה. למשל אם הערך שנבחר הוא 0, כלומר הפרט (פונדקאי או פרזיטואיד) לא יכול להתקיים מחוץ לגבולות הסביבה, כל פרט שיוצא מגבולות הסביבה אובד. במד"ח זה נקרא תנאי דיריכלה. זהו תהליך לא משמר.

מחזיר – פרט שמגיע לשפה מוחזר לתוך הסביבה. אין מעבר פרטים בשפה לכן זהו תנאי נוימן, תהליך משמר.

בהמשך אתמקד אך ורק בתנאי שפה מחזיר.

באיור 18 מודגם תהליך הפזירה. במערך בגודל 25X25. בהתחלה תא (13,13) מכיל 1 וכל שאר התאים מכילים 0. בסרטון רואים את תהליך הפזירה. (לחץ CTRL והקש על התמונה להפעלת הסרטון).



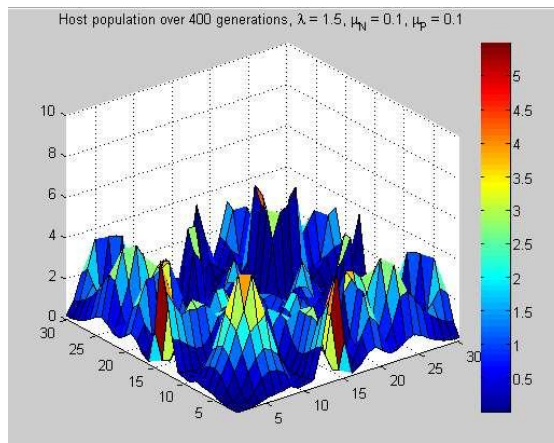
איור 18 תהליך הפזירה

לאחר שלב הפזירה כפי שהוצג לעיל אחשב את שלב האינטראקציה

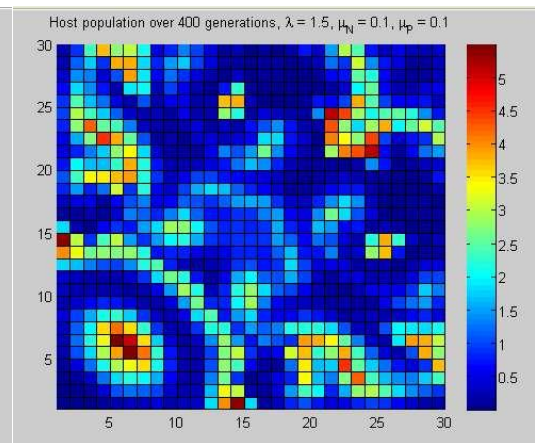
$$N_{t+1} = \lambda N_t^\dagger e^{-P_t^\dagger}$$

$$P_{t+1} = N_t^\dagger (1 - e^{-P_t^\dagger})$$

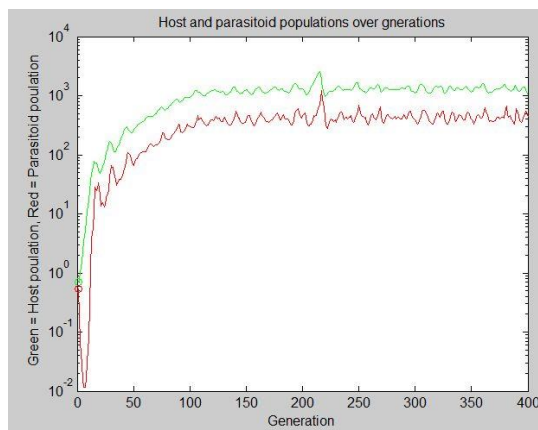
באיורים הבאים מוצגות תוצאות מרחביות בצורת סרטונים המראים את הדינמיקה של התהליך. בנוסף מוצג סכום הריכוזים בכל התאים במישור הפזה ועל ציר הזמן, לערכים שונים של הפרמטרים λ , μ_N ו- μ_P . בכל הסימולציות בתנאי ההתחלה כל תאים ריקים פרט לתא (3,3) המכיל $N_0 = P_0 = 1$. באיורים הבאים לחץ CTRL והקש על התמונה להפעלת סרטון.



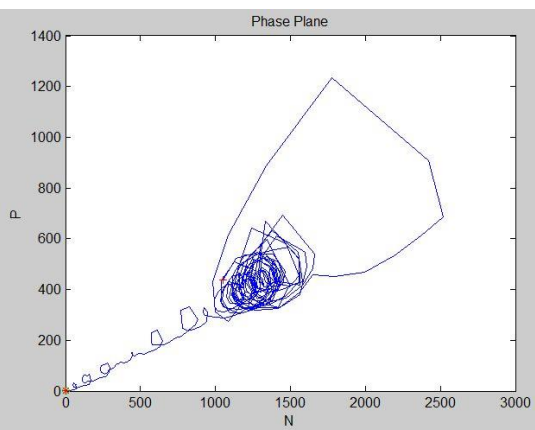
איור 19 מבט צד



איור 19 מבט על

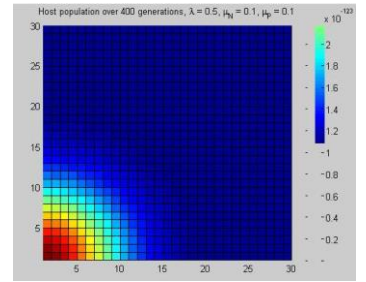
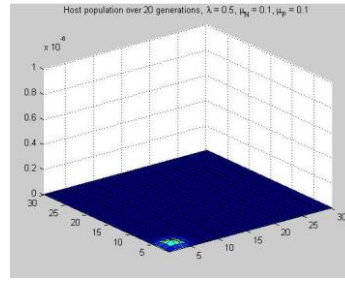
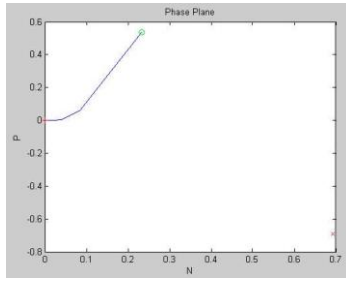
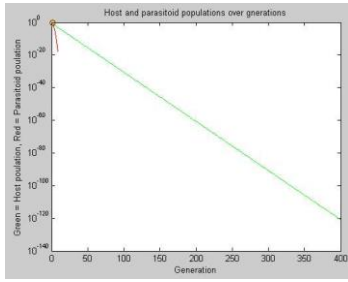


איור 19 סכום הריכוזים לפי דורות

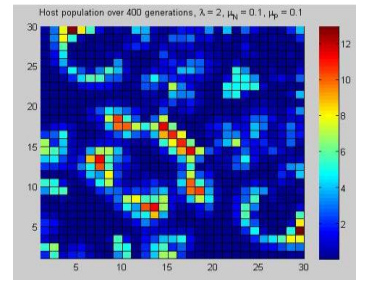
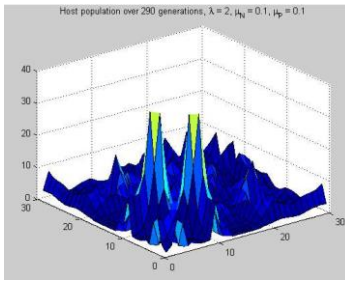
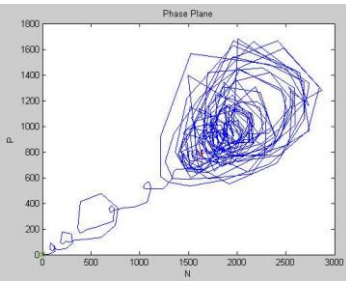
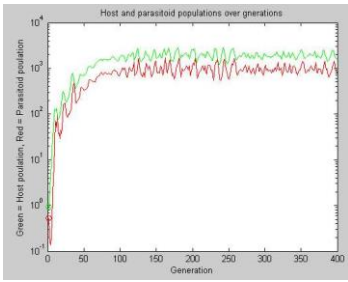


איור 19 מישור הפזה סכום הריכוזים

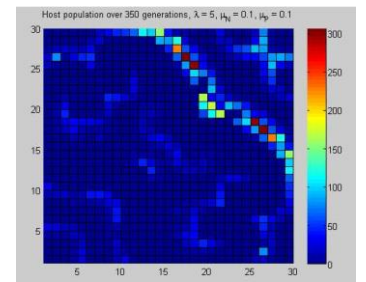
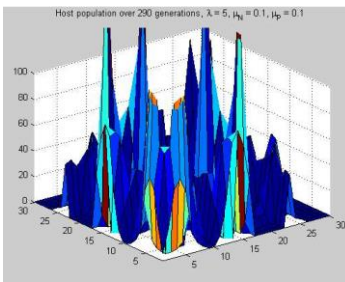
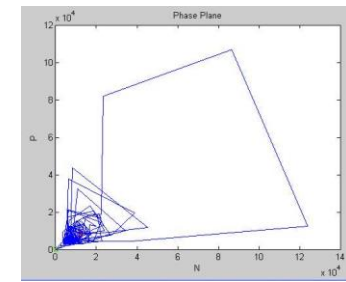
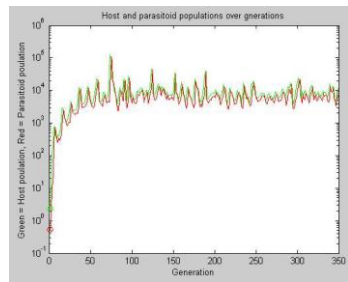
באיורים 20 עד 23 מוצגת התנהגות המערכת בערכי λ שונים עם $\mu_N = \mu_P = 0.1$



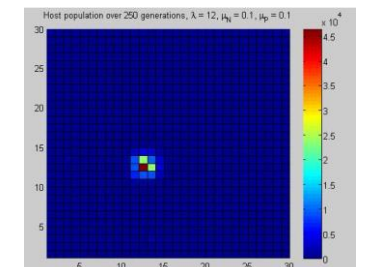
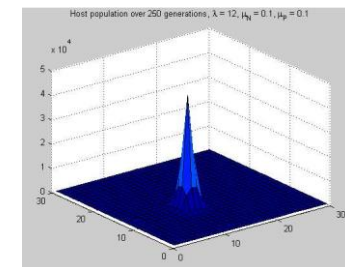
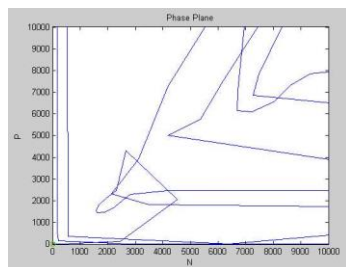
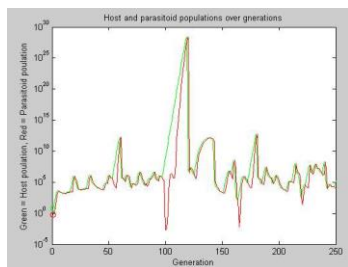
איור 20, $\lambda = 0.5$



איור 21, $\lambda = 2$



איור 22, $\lambda = 5$

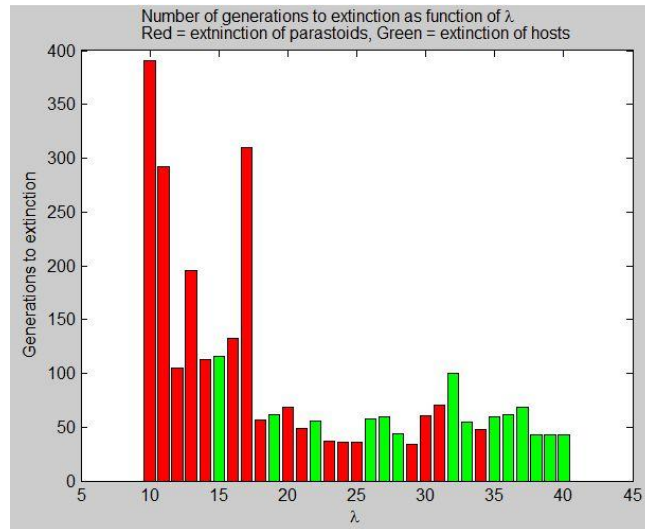


איור 23, $\lambda = 12$

באופן אמפירי ניתן להראות שעבור $\lambda < 9$ אין הכחדה של המינים. נבדקו 50,000 דורות. במישור הפזה רואים מסלול סגור גבולי. זה מתאים באופן איכותי לממצאים בשטח כאשר לאורך מספר גדול של דורות

שתי האוכלוסיות מתקיימות בריכוזים שמתנדנדים בתנודות קלות. עבור $\lambda \geq 10$ מתרחשת הכחדה, אבל לא ניתן לחזות את מספר הדורות עד להכחדה. כמו כן לא ניתן לצפות האם הפונדקאים יכחדו (ובעקבותיהם יכחדו גם הפרזיטואידים) או שהפרזיטואידים יכחדו ועקבותיהם הפונדקאים יתרבו ללא הגבלה. באיור 24 מוצגים מספרי הדורות עד להכחדה: עמודה ירוקה מציינת את מספר עד להכחדה של הפונדקאים ובעקבותיה הכחדה של הפרזיטואידים, עמודה אדומה מציגת את מספר הדורות עד להכחדה של הפרזיטואידים ועקב כך גידול לאינסוף של אוכלוסית הפונדקאים.

ההתנהגות הבלתי ניתנת לחיזוי של המודל יכולה לשמש נושא לחקירה נוספת.

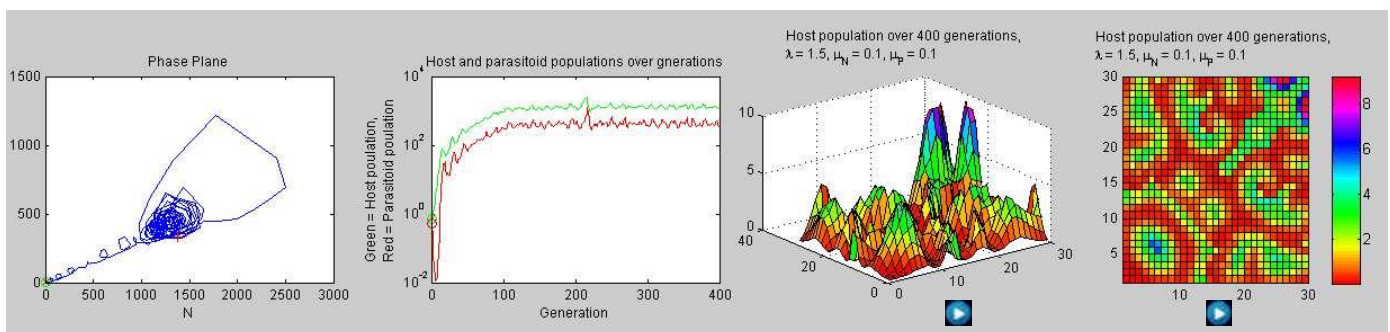


איור 24 מספר דורות להכחדה. אדום הכחדת פרזיטואידים, ירוק הכחדת פונדקאים

סיווג תוצאות מרחביות

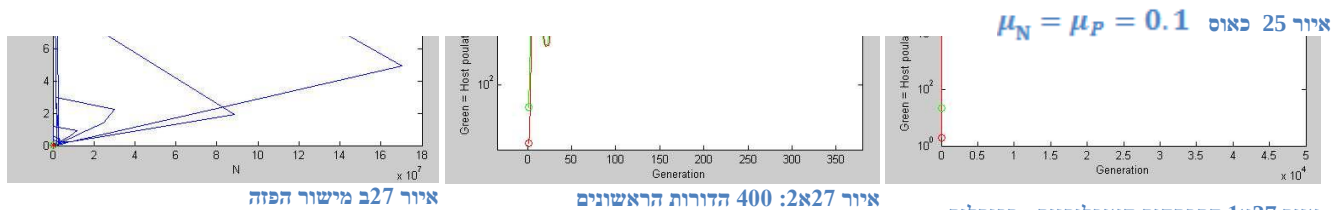
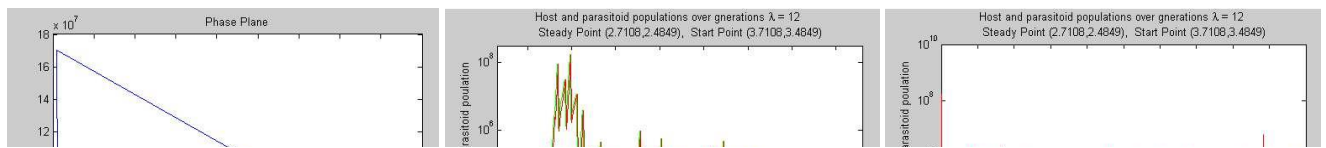
בסעיף הקודם השתמשנו במקדמי הגירה $\mu_N = \mu_P = 0.1$ והבחנו בפיזור האוכלוסיות בצורה כאוטית. עבור ערכים אחרים של מקדמי הגירה מקבלים תצורות שונות.

באיור 25 : $\mu_N = \mu_P = 0.1$ מוצגת התנהגות כאוטית כפי שראינו בסעיף הקודם. להפעלת סרטונים



יש ללחוץ על CTRL וכפתור ההפעלה בתוך האיור.

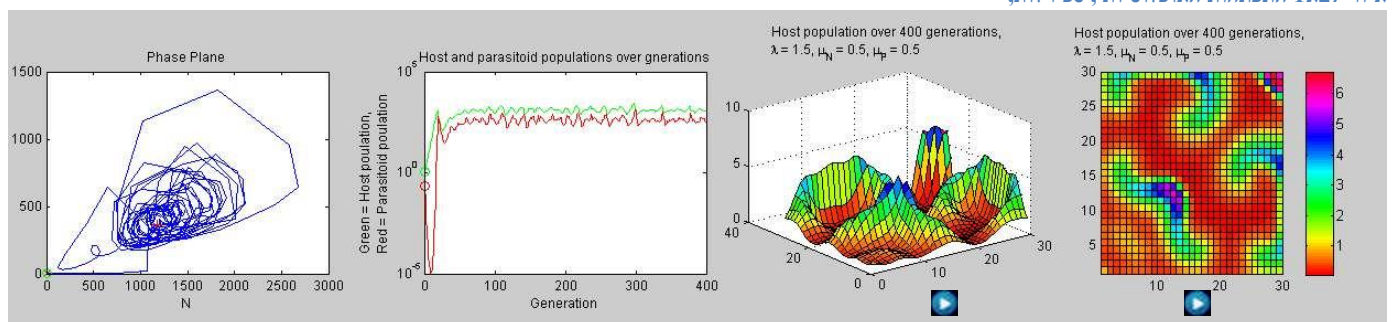
באיור 26 ובסרטונים המקושרים רואים צורה אופיינית של ספירלות כאשר $\mu_N = \mu_P = 0.5$. גם כאן הריכוזים הכוללים של הפונדקאים ושל הפרזיטואידים משתנים בצורה לא צפויה. כאשר $\lambda \leq 12$ לא נגרמת הכחדה עד 50,000 דורות כמוצג באיור 27.



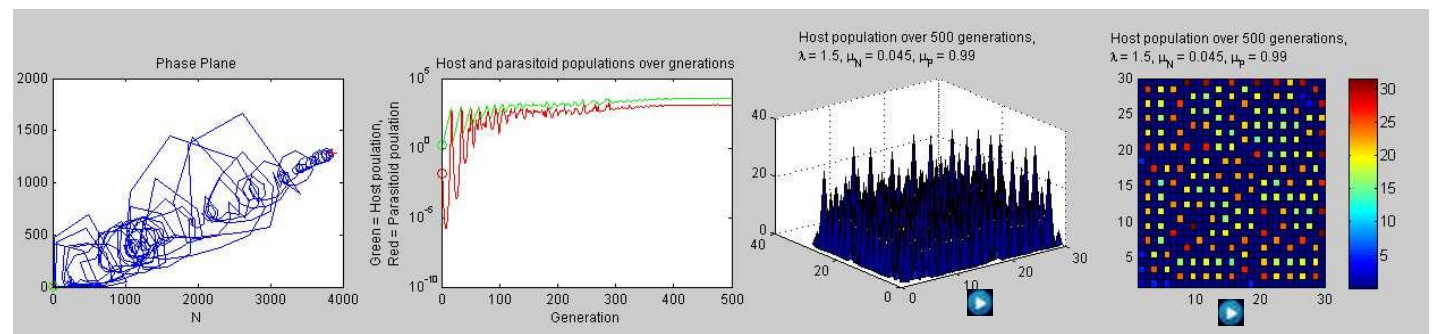
איור 27 מישור הפזה

איור 27א: 400 הדורות הראשונים

איור 1א27 התפתחות האוכלוסיות, ספירלות,



איור 27א: 400 הדורות הראשונים



איור 28 שריג גבישי, $\mu_N = 0.045, \mu_P = 0.99$

באיור 28 מוצגת התפתחות המובילה לתצורת שריג גבישי יציב $\mu_N = 0.045, \mu_P = 0.99$. זהו שווי משקל יציב, בכל תא ריכוזי המינים נמצאים בשווי משקל. הסבר ביולוגי לתופעה:

בכל דור מספר קטן של פונדקאים "מוצא מקלט" בתאים שכנים. בדור הבא רוב הפרזיטואידים בורחים מן התא ומספר קטן של פונדקאים חוזר "הביתה" ומתרבה.

תנאי התחלה:

בכל המקרים שנבדקו בתנאי התחלה ישנו תא אחד שמכיל פונדקאים ופרזוטואידים. אם ערכי הצפיפות של שני המינים לא שונים מאוד זה מזה צורתו האיכותית של הפתרון לא תלויה במספרים המדויקים. אם בתנאי ההתחלה הפרזוטואידים מרוכזים באזור אחד והפונדקאים באזור אחר, כך שבין שני האזורים קיים אזור ריק שרוחבו גדול מסף התלוי בפרמטרים λ, μ_N, μ_P , לא תתרחש אינטראקציה ותחול הכחדה או התפוצצות לאינסוף.

1.3 ניתוח אנליטי של המודל המרחבי

בגלל מורכבות הבעיה אנתח מערכת בעלת 2 תאים. זהו ניתוח מקורי שלא מצאתי דומה לו בספרות.

פרזיטואידים ופונדקאים בשני

N^a	N^b
P^a	P^b

יהיו $N_t^a, N_t^b, P_t^a, P_t^b$ ריכוזי התאים בדור ה- t כמוצג באיור 29.

איור 29 סביבה בעלת 2 תאים

נסמן ב- $N_t^{a\dagger}, N_t^{b\dagger}, P_t^{a\dagger}, P_t^{b\dagger}$ את הריכוזים בדור ה- t , אחרי שלב הפזירה. יהיו μ_N ו- μ_P מקדמי ההגירה של פונדקאים ופרזיטואידים בהתאמה. הריכוזים לאחר הפזירה בדור t נתונים במערכת הבאה:

$$N_t^{a\dagger} = N_t^a(1 - \mu_N) + N_t^b \mu_N \quad (15)$$

$$N_t^{b\dagger} = N_t^a \mu_N + N_t^b(1 - \mu_N) \quad (16)$$

$$P_t^{a\dagger} = P_t^a(1 - \mu_P) + P_t^b \mu_P \quad (17)$$

$$P_t^{b\dagger} = P_t^a \mu_P + P_t^b(1 - \mu_P) \quad (18)$$

ברור שמתקיים חוק שימור:

$$N_t^{a\dagger} + N_t^{b\dagger} = N_t^a + N_t^b$$

$$P_t^{a\dagger} + P_t^{b\dagger} = P_t^a + P_t^b$$

ותנאי השפה הוא מקרה פרטי של תנאי נוימן וגם של תנאי מחזורי.

קיימת נקודה יציבה מרחבית, כלומר $N_t^{a\dagger} = N_t^a, P_t^{a\dagger} = P_t^a$, נדידה מתוך כל תא שווה לנדידה אל תוכו

למציאת נקודה זאת למשל עבור N נציב ב (15)

$$N_t^a(1 - 1 + \mu_N) = N_t^b \mu_N$$

$$N_t^a = N_t^b, \quad \mu_N \neq 0$$

$$P_t^a = P_t^b, \quad \mu_P \neq 0$$

ובאותו אופן $\mu_P \neq 0$. הנקודה היציבה שמצאתי היא הומוגנית, כלומר אם בדור t הריכוזים של מין אחד בשני התאים שווים, אין נדידה של אותו מין בדור t . אבל זאת מסקנה טריוויאלית.

כעת נחפש נקודות שבת של המערכת

נציב את N_t^a, P_t^a ו- N_t^b, P_t^b מ (15) עד (18) ב (5), (6) ונקבל

$$\begin{aligned} N_{t+1}^a &= \lambda(N_t^a(1 - \mu_N) + N_t^b \mu_N) e^{-[P_t^a(1-\mu_p) + P_t^b \mu_p]} \\ N_{t+1}^b &= \lambda(N_t^a \mu_N + N_t^b(1 - \mu_N)) e^{-[P_t^a \mu_p + P_t^b(1-\mu_p)]} \\ P_{t+1}^a &= (N_t^a(1 - \mu_N) + N_t^b \mu_N) \left(1 - e^{-[P_t^a(1-\mu_p) + P_t^b \mu_p]}\right) \\ P_{t+1}^b &= (N_t^a \mu_N + N_t^b(1 - \mu_N)) \left(1 - e^{-[P_t^a \mu_p + P_t^b(1-\mu_p)]}\right) \end{aligned}$$

נחפש נקודות שבת המקיימת

$$N_{t+1}^a = N_t^a = N^a, N_{t+1}^b = N_t^b = N^b, P_{t+1}^a = P_t^a = P^a, P_{t+1}^b = P_t^b = P^b$$

$$N^a = \lambda(N^a(1 - \mu_N) + N^b \mu_N) e^{-[P^a(1-\mu_p) + P^b \mu_p]} \quad (19)$$

$$N^b = \lambda(N^a \mu_N + N^b(1 - \mu_N)) e^{-[P^a \mu_p + P^b(1-\mu_p)]} \quad (20)$$

$$P^a = (N^a(1 - \mu_N) + N^b \mu_N) \left(1 - e^{-[P^a(1-\mu_p) + P^b \mu_p]}\right) \quad (21)$$

$$P^b = (N^a \mu_N + N^b(1 - \mu_N)) \left(1 - e^{-[P^a \mu_p + P^b(1-\mu_p)]}\right) \quad (22)$$

מ (19) ו- (20)

$$\begin{aligned} \frac{N^a}{N^b} &= \frac{\lambda(N^a(1 - \mu_N) + N^b \mu_N)}{\lambda(N^a \mu_N + N^b(1 - \mu_N))} e^{-[P^a(1-\mu_p) + P^b \mu_p - P^a \mu_p - P^b(1-\mu_p)]} \\ &= \frac{\mu_N(N^b - N^a) + N^a}{\mu_N(N^a - N^b) + N^b} e^{-[P^a - P^a \mu_p + P^b \mu_p - P^a \mu_p - P^b \mu_p + P^b \mu_p]} \\ &= \frac{\mu_N(N^b - N^a) + N^a}{\mu_N(N^a - N^b) + N^b} e^{-[(P^a - P^b)(1-2\mu_p)]} \end{aligned}$$

למשוואה הזאת יש פתרון

$$N^a = N^b, \quad P^a = P^b$$

זהו אותו פתרון שמצאתי בסעיף הקודם משיקולים מרחביים, נסמן

$$N^a = N^b = N, \quad P^a = P^b = P \quad (23)$$

כלומר פתרונות שמקיימים תנאי זה הם פתרונות הומוגניים.

נוכיח שהתנאי (23) הוא קונסיסטנטי.

נציב ב (21)

$$P^a = (N(1 - \mu_N) + N\mu_N)(1 - e^{-[P(1 - \mu_p) + P\mu_p]})$$

$$= N(1 - e^{-P})$$

(ונציב ב 22)

$$P^b = (N\mu_N + N(1 - \mu_N))(1 - e^{-[P\mu_p + P(1 - \mu_p)]})$$

$$= N(1 - e^{-P})$$

כלומר התנאי $N^a = N^b$, $P^a = P^b$ הוא קונסיסטנטי
 כעת נציב את (23) ב (19) ו (21), נקבל

$$\begin{cases} N = \lambda N e^{-P} \\ P = N(1 - e^{-P}) \end{cases}$$

זאת המערכת של נקודת השבת (7), (8) של המערכת המקורית (5), (6).
 כלומר נקודת שבת של הסביבה (סכום הריכוזים בשני התאים).

$$(N^a + N^b, P^a + P^b) = (2N, 2P) = \left(2 \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, 2 \ln \lambda\right), N^a = N^b = N, P^a = P^b = P$$

בנקודת השבת הריכוזים בשני התאים זהים ואין הבדל בין סביבה בת שני תאים לסביבה בת תא גדול אחד. זאת מסקנה שהינו יכולים לקבל משיקולי סימטריה.

נקודות שבת נוספות

בוצעה אנליזת מונטה קרלו. נבחרו באקראי 100 צירופים של הפרמטרים $\lambda, \mu N, \mu P$. לכל צירוף כזה חושבו 100 פתרונות נומריים של המערכת (19), (20), (21), (22), כל פתרון מבוסס על צירוף שונה של תנאי התחלה לפתרון. נתגלה שלמערכת (19), (20), (21), (22) קיימים פתרונות שאינם מקיימים את התנאי (23). (פתרונות אי הומוגניים) רוב הפתרונות הנוספים מכילים לפחות ריכוז אחד שלילי. מובן שכל

הפתרונות הנוספים הם זוגות סימטריים כלומר הפתרונות $(N_1^a, N_1^b, P_1^a, P_1^b)$, $(N_2^a, N_2^b, P_2^a, P_2^b)$ מקיימים את מערכת השוויונים

$$\begin{cases} N_2^a = N_1^b \\ N_2^b = N_1^a \\ P_2^b = P_1^a \\ P_2^a = P_1^b \end{cases}$$

קיים לפחות זוג אחד של פתרונות אי הומוגניים **חיוביים!**

טענה:

היחס $P^a + P^b = (N^a + N^b) \left(1 - \frac{1}{\lambda}\right)$ מתקיים לכל נקודת שבת (גם אם התנאי (23) לא מתקיים)

הוכחה:

מ (19) ו (21)

$$\begin{aligned} P^a &= N^a(1 - \mu_N) + N^b \mu_N - \frac{1}{\lambda} N^a \\ &= N^a \left(1 - \mu_N - \frac{1}{\lambda}\right) + N^b \mu_N \end{aligned}$$

מ (20) ו (22)

$$\begin{aligned} P^b &= N^a \mu_N + N^b(1 - \mu_N) - \frac{1}{\lambda} N^b \\ &= N^a \mu_N + N^b \left(1 - \mu_N - \frac{1}{\lambda}\right) \end{aligned}$$

הגודל שמעניין אותנו הוא סכום האוכלוסיות בשני התאים

$$\begin{aligned} P^a + P^b &= N^a \left(1 - \mu_N - \frac{1}{\lambda} + \mu_N\right) + N^b \left(\mu_N + 1 - \mu_N - \frac{1}{\lambda}\right) \\ &= (N^a + N^b) \left(1 - \frac{1}{\lambda}\right) \end{aligned}$$

יציבות של מערכת בעלת שני תאים

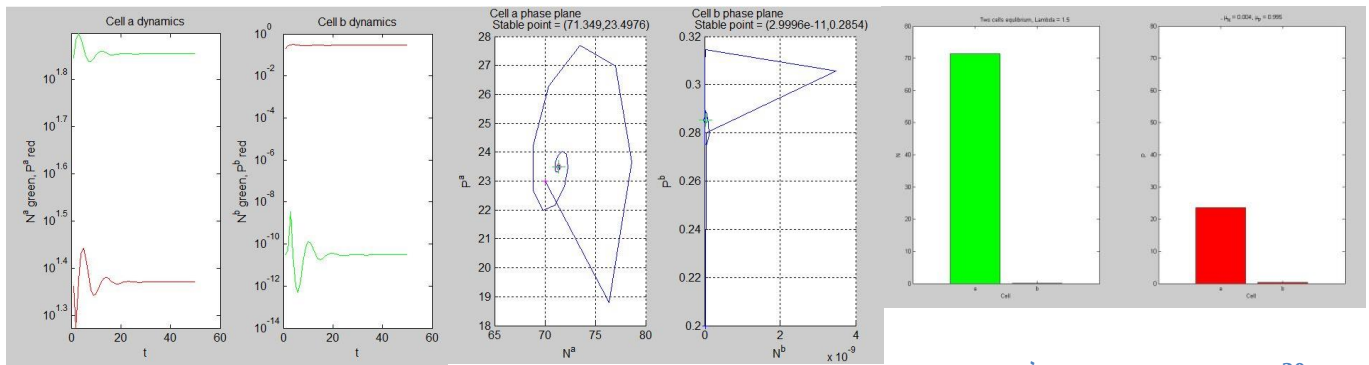
א. אם התנאי (23) מתקיים (פתרון הומוגני) $N^a = N^b, P^a = P^b$

מאחר ובהתקיים התנאי הזה סביבה בת שני תאים, במצב יציב פועלת כסביבה בת תא אחד אזי גם בסביבה בעלת שני תאים נקודת השבת איננה יציבה. אם תנאי ההתחלה הומוגניים, כלומר מתקיים

$N_0^a = N_0^b, P_0^a = P_0^b$ אז ברור שהפתרון איננו יציב. מן הסימולציה ראיתי שגם בתנאי התחלה אי הומוגניים קיים בתנאים מסוימים תהליך שמביא את המערכת למצב הומוגני שהוא כאמור לא יציב.

ב. אם התנאי (23) לא מתקיים (פתרון לא הומוגני)

בתנאים מסוימים קיימת נקודת שבת לא טריוויאלית יציבה. זהו מצב שיווי משקל דומה לשריג גבישי כמוצג באיור 30. (לחץ CTRL והקלק על תמונה 30 להצגת סרטון).



איור 30. התפתחות דורית של הריכוזים

איור 30. מישור הפזה בשני התאים

איור 30. ריכוזים במצב שיווי משקל
 $\lambda = 1.5, \mu_N = 0.004, \mu_P = 0.995$

הערות:

- שיווי משקל יציב מושג רק בערכי מקדמי הגירה המקיימים $\mu_N \ll 1, 1 - \mu_P \ll 1$
- בדוגמא המוצגת באיור 30 תנאי ההתחלה קרובים לנקודת השבת. כאשר תנאי ההתחלה רחוקים קצת יותר הפתרון מתכנס לנקודת השבת תוך תנודות גדולות מאוד, עשרות סדרי גודל.
- תוצאת הסימולציה זהה לפתרון הנומרי של מערכת המשוואות
- תוצאה זאת מתאימה לנאמר ב [2], שם נטען ששריג גבישי נצפה גם בסביבה של 2 תאים

1.4 מודל בזמן רציף:

ננתה מערכת דומה למערכת של Nicholson-Bailey, שאינה מסונכרנת דורית כלומר רבייה ופגיעה מתרחשים שלא במועדים מוגדרים.

נציג את (5) כמשוואה בזמן רציף

$$N(t+1) = \lambda N(t)e^{-P(t)}$$

כאן 1 הוא פרק זמן של דור כלומר הזמן הדרוש למחזור חיים שלם של פונדקאי ופרזיטואיד, גלומה כאן הנחה שקיים סינכרון בין מחזור החיים של פונדקאי ושל פרזיטואיד. כדי לחקור מקרים שבהם לא קיים סינכרון כזה (קיימת חפיפה בין מחזורי חיים של פרטים שונים), עלינו לחשב את התפתחות האוכלוסיה בפרק זמן h שנוכל להקטינו כרצוננו. נשים לב ש λ היחס בין הריכוז בזמן t והריכוז בזמן $t+1$ מתחלק לשני חלקים $\lambda = 1 + (\lambda - 1)$ האיבר הראשון מייצג את ריכוז הפונדקאים שעברו מזמן t לזמן $t+1$ והאיבר השני מייצג את התוספת בפרק הזמן באורך 1. תוספת הריכוז בפרק זמן h מתכונתית לגודל h . השפעת הפרזיטואידים תלויה אף היא בגודל h באותו האופן.

תוספת אוכלוסיה נטו בפרק הזמן h .
אוכלוסיה מקורית
יבודה-תמותה-השפעת פרזיטואידים
בהשפעת
פרזיטואידים

$$N(t+h) = \underbrace{N(t)e^{-hP(t)}} + \underbrace{(\lambda-1)hN(t)e^{-hP(t)}}$$

$$\frac{N(t+h) - N(t)}{h} = \frac{N(t)(e^{-hP(t)} - 1)}{h} + \frac{(\lambda-1)hN(t)e^{-hP(t)}}{h}$$

$$N'(t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{N(t)(e^{-hP(t)} - 1)}{h} + (\lambda-1) \lim_{h \rightarrow 0} N(t)e^{-hP(t)} = \left[\frac{0}{0} \right] + (\lambda-1)N(t)$$

$$= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{-N(t)P(t)e^{-hP(t)}}{1} + (\lambda-1)N(t)$$

$$= N(t)(\lambda-1-P(t))$$

המודל המקורי מניח שפרזיטואידים מתקיימים רק במשך דור אחד. כעת נוסיף למודל את הפרמטר d , שעור תמותה של פרזיטואידים בכל יחידת זמן (משך של דור אחד). בפרק זמן h שעור התמותה הוא hd .

$$P(t+h) = \underbrace{P(t)(1-hd)}_{\text{שוררים מזמן } t \text{ עד } t+h} + \underbrace{N(t)(1-e^{-hP(t)})}_{\text{Nicholson-Bailey לפי ריבוי לפי}}$$

$$\frac{P(t+h) - P(t)}{h} = \frac{N(t)(1-e^{-hP(t)})}{h} - dP(t)$$

$$\begin{aligned} P'(t) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{N(t)(1-e^{-hP(t)})}{h} - dP(t) = \left[\frac{0}{0} \right] - dP(t) \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{N(t)P(t)e^{-hP(t)}}{1} - dP(t) \\ &= N(t)P(t) - dP(t) \end{aligned}$$

במודל הדורי שעור התמותה $d = 1$ לכן נניח גם כאן ש $d = 1$

$$P'(t) = N(t)P(t) - P(t) = P(t)(N(t) - 1)$$

קבלנו מערכת משוואות דיפרנציאליות

$$\begin{cases} N'(t) = N(t)(\lambda - 1 - P(t)) \\ P'(t) = P(t)(N(t) - 1) \end{cases}$$

זהו מודל טורף טרף של Lotka Volterra.

ניתוח המודל:

מציאת נקודות קריטיות:

נחפש נקודות המקיימות $N' = P' = 0$

$$\begin{cases} N(\lambda - 1 - P) = 0 & (24) \\ P(N - 1) = 0 & (25) \end{cases}$$

א. נקודת קריטית טריוויאלית $(N, P) = (0, 0)$

ב. $N \neq 0$

מ (24) נסיק

$$\lambda - 1 - P = 0$$

$$P = \lambda - 1$$

$$P \neq 0 \Leftrightarrow \lambda \neq 1 \quad \text{ב.1}$$

מ 25)

$$N = 1$$

נקודה קריטית: $(N, P) = (1, \lambda - 1)$

נשים לב שעבור $\lambda < 1$ הנקודה הקריטית היא בעלת $P < 0$ כלומר הנקודה הקריטית לא מייצגת ריכוז ממשי.

ב. $\lambda = 1 \Leftarrow P = 0$ (נזכור ש $N \neq 0$)

כל נקודה מהמשפחה $(N, P) = (N, 0), N \in (0, \infty)$ היא נקודה קריטית.

יציבות של הנקודות הקריטיות

נגדיר $X = \begin{pmatrix} N' \\ P' \end{pmatrix}$ וכן

$$f(X) = \begin{pmatrix} (\lambda - 1 - P)N \\ P(N - 1) \end{pmatrix}$$

ונבצע לינאריזציה. מטריצת היעקוביאן תהיה אם כן

$$df(X) = \begin{pmatrix} \lambda - 1 - P & -N \\ P & N - 1 \end{pmatrix}$$

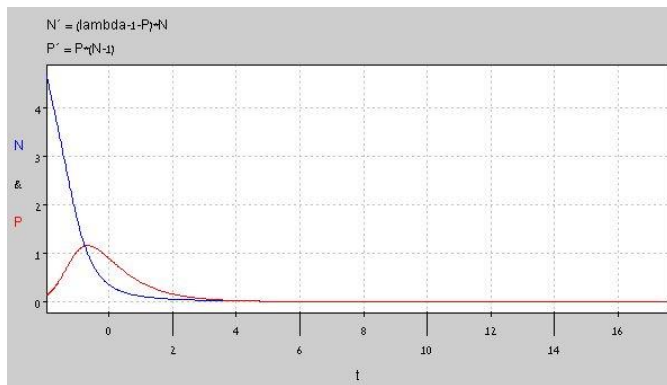
$$(N, P) = (0, 0) \quad \text{א.}$$

$$df(X)|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} \lambda - 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

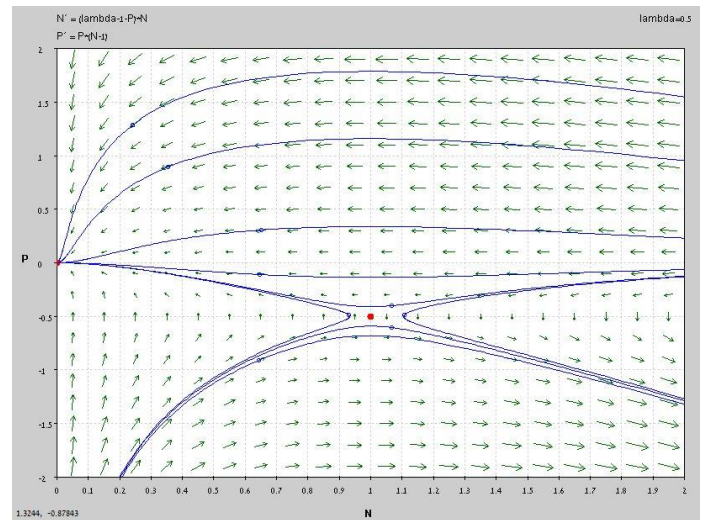
א. $\lambda < 1$ נקודה קריטית מסוג צומת, יציב

א. $\lambda > 1$ ערכים עצמיים שונים סימן לכן נקודת אוקף.

א. $\lambda = 1$ נקודה קריטית לא יציבה (אוקף)



איור 31 ריכוזים בסביבת הנקודה הקריטית (0, 0)



איור 31 $\lambda = 0.5$ ----- (0,0)

כמו במודל הדיסקרטי הנקודה (0,0) יציבה כאשר $\lambda < 1$

ב. $(N, P) = (1, \lambda - 1)$

$$df(x)|_{(1,\lambda-1)} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \lambda - 1 & 0 \end{pmatrix}$$

מציאת ערכים עצמיים:

$$\begin{vmatrix} -\xi & -1 \\ \lambda - 1 & -\xi \end{vmatrix} = 0$$

$$\xi^2 + \lambda - 1 = 0$$

$$\xi_{1,2} = \pm\sqrt{1-\lambda}$$

1. ב. $0 < \lambda < 1$

$$Re\xi_1 = \sqrt{1-\lambda} > 0$$

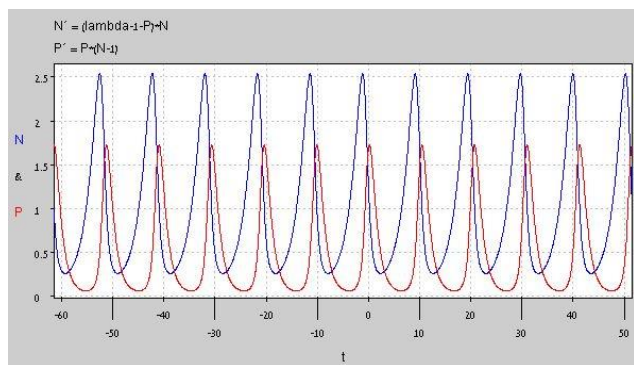
אחד הערכים העצמיים חיובי לכן נקודה קריטית לא יציבה.

2. ב. $\lambda > 1$

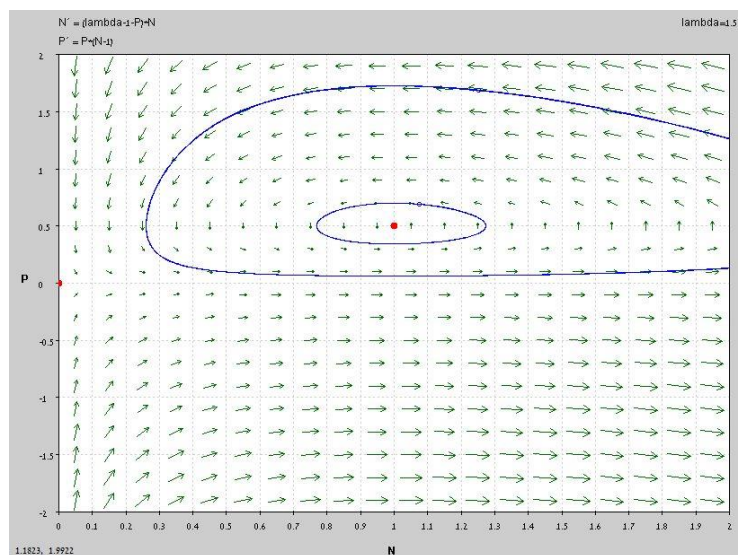
$$\xi_1 = i\sqrt{(\lambda - 1)}$$

$$\xi_2 = -i\sqrt{(\lambda - 1)}$$

נקודה קריטית מסוג מרכז, כאן לא ניתן להסתמך על הלינארזציה.



איור 32 ריכוזים סביב הנקודה הקריטית $(1, \lambda - 1)$



מקרה זה שונה מהותית מן המודל הדיסקרטי $(1, \lambda - 1)$

ב. $\lambda = 1$

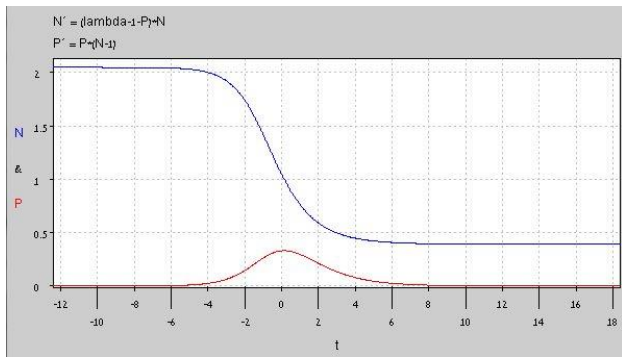
$$df(x)|_{(1,\lambda-1)} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

המטריצה אינה לכסינה, ישנן אינסוף נקודות קריטיות על ציר N . היציבות נקבעת לפי הערך של N :

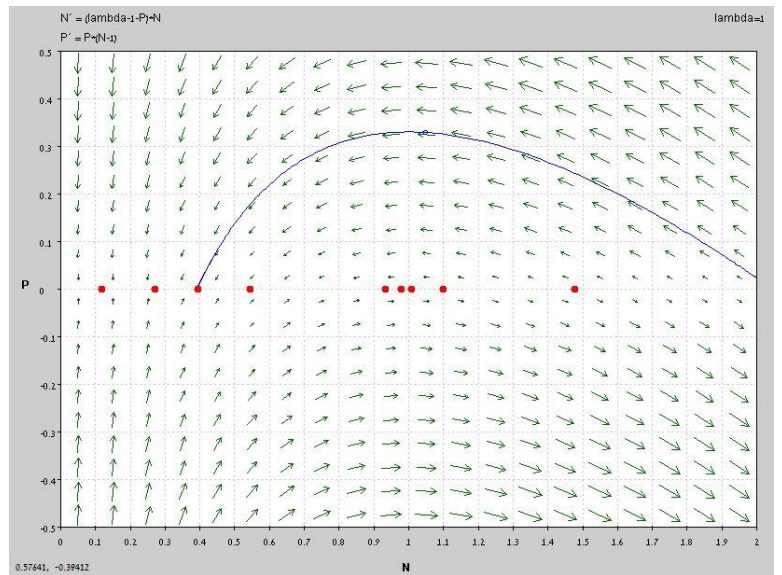
$N < 1$ נקודות קריטיות יציבות.

$N > 1$ נקודות קריטיות לא יציבות.

כאן התוצאה זהה למודל הדיסקרטי



איור 33 ב $\lambda = 1$ צפיפויות



איור 33 א $\lambda=1$ מישור הפזה של הנקודות הקריטיות

באיור 33 א רואים שכל נקודה על ציר N היא נקודה קריטית. הנקודה הקריטית יציבה כאשר $N < 1$ ולא יציבה אחרת

2 מודל תלוי צפיפות.

כאן נחקור מודל שבו שיעור גידול הפונדקאים משתנה כפונקציה של ריכוז (צפיפות) הפונדקאים.

2.1 מודל מעורב היטב

בנית המודל

נחזור תחילה למודל שאינו מבוסס על פיזור מרחבי, כלומר המודל מבוסס על ההנחה שתנאי הריכוז אחידים בכל הסביבה הנחקרת. על פי המודל של Nicholson-Bailey בכל המצבים אוכלוסית הפרזיטואידים נכחדת ואוכלוסית הפונדקאים נכחדת או מתפוצצת לאינסוף, זה לא מיצג מצב מציאותי. לכן הוצע [1] לשנות את (3) כך ש λ עצמה תהיה תלויה בריכוז הפונדקאים. כאן אנחנו מניחים ששיעור הגידול של אוכלוסית הפונדקאים משתנה כפונקציה של ריכוז (צפיפות) האוכלוסיה. $N_{t+1} = \lambda(N_t)e^{-\alpha P_t}$, בתור $\lambda(N_t)$ נשתמש בפונקציה:

$$\lambda(N_t) = e^{r(1-\frac{N_t}{K})}$$

זה גורם לכך שעבור $N_t < K$ בהעדר פרזיטואידים אוכלוסית הפונדקאים גדלה בשעור הולך ויורד ככל ש N_t מתקרב לערך של K , ועבור $N_t > K$ אוכלוסית הפונדקאים פוחתת בשעור קיטון הולך וגדל ככל ש N_t גדול יותר. אינטואיטיבית, בהעדר פרזיטואידים המערכת תתיצב כאשר $N = K$ לכן K הוא כשר הנשיאה של הסביבה. בהעדר פרזיטואידים זהו המודל הלוגיסטי. (נרשום מחדש את (3), (4) כך:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t e^{r(1-\frac{N_t}{K})-\alpha P_t} & (26) \\ P_{t+1} = cN_t(1 - e^{-\alpha P_t}) & (27) \end{cases}$$

נגדיר

$$\begin{aligned} \tilde{N}_t &= \alpha c N_t, & \tilde{N}_{t+1} &= \alpha c N_{t+1} \\ \tilde{P}_t &= \alpha P_t, & \tilde{P}_{t+1} &= \alpha P_{(t+1)} \end{aligned}$$

(ונציב ב (26), (27))

$$\begin{cases} \frac{\tilde{N}_{t+1}}{\alpha c} = \frac{\tilde{N}_t}{\alpha c} e^{r(1-\frac{\tilde{N}_t}{\alpha c K})-\tilde{P}_t} & (28) \\ \frac{\tilde{P}_{t+1}}{\alpha} = \frac{\tilde{N}_t}{\alpha c} (1 - e^{-\tilde{P}_t}) & (29) \end{cases}$$

$$\tilde{K} = \alpha c K \quad \text{נסמן}$$

כלומר α ו αc הם מקדמי כיוול שאינם משפיעים על התכונות האיכותיות של מערכת המשוואות אלא על הערך המספרי של המשתנים. לנוחיות נשמיט מכאן ולהבא את סימון הגל ב $\tilde{N}, \tilde{P}, \tilde{K}$ ונזכור שמעשה N, P, K הם ערכים מנורמלים. מערכת המשוואות שננתח תהיה אם כן:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t e^{r(1-\frac{N_t}{K})-P_t} \\ P_{t+1} = N_t(1 - e^{-P_t}) \end{cases} \quad (30)$$

$$(31)$$

ניתוח המודל

מציאת נקודות שבת

$$\begin{cases} N = N e^{r(1-\frac{N}{K})-P} \\ P = N(1 - e^{-P}) \end{cases} \quad (32)$$

$$(33)$$

א. נקודת שבת טריוויאלית: $(N, P) = (0, 0)$

ב. $N \neq 0, \quad r \neq 0$

מ (32) נסיק

$$1 - e^{r(1-\frac{N}{K})-P} = 0$$

$$r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P = 0 \quad (34)$$

$$N = K \Leftrightarrow P = 0 \quad 1.ב$$

נקודת שבת $(N, P) = (K, 0)$

בנקודה זאת אין פרזיטואידים וריכוז הפונדקאים שווה לכשר הנשיאה של הסביבה.

2.ב $P \neq 0$

$$P = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad \text{מ (34) נסיק ש}$$

$$\frac{P}{r} = 1 - \frac{N}{K}$$

$$\frac{N}{K} = 1 - \frac{P}{r}$$

$$N = K \left(1 - \frac{P}{r}\right) \quad (35)$$

נציב את (35) ב (33)

$$P = K \left(1 - \frac{P}{r}\right) (1 - e^{-P})$$

צמצמנו את המערכת למשוואה אחת. כדי לפתור את המשוואה נגדיר

$$f(P) = K \left(1 - \frac{P}{r}\right) (1 - e^{-P}) \quad (36)$$

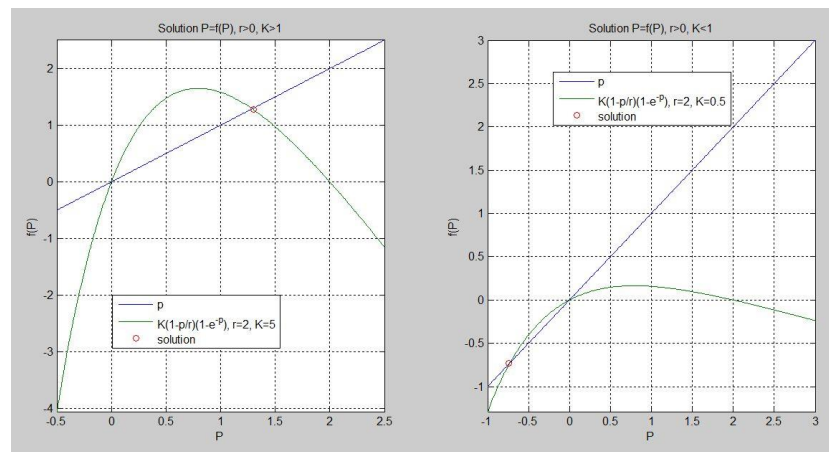
ונפתור באופן נומרי את המשוואה $P = f(P)$

כאן נבחין בין שני מקרים

א. $r > 0$ כמוצג באיור 34.

טענה: לכל $K > 0$ למשוואה $f(P) = P$ יש לכל היותר שני פתרונות. שאחד מהם הוא הפתרון

הטריווילי $P^* = 0$.



איור 34 פתרון P , $r > 0$, $K < 1$ בחלון הימני ו $K > 1$ בחלון השמאלי

הוכחה:

א. בקטע $(-\infty, r+2)$, f פונקציה קעורה ממש.

הוכחה:

$$\begin{aligned} f'(P) &= K \left[-\frac{1}{r} (1 - e^{-P}) + \left(1 - \frac{P}{r}\right) e^{(-P)} \right] \\ &= K \left[-\frac{1}{r} + e^{-P} \left(\frac{1}{r} + 1 - \frac{P}{r} \right) \right] \end{aligned} \quad (37)$$

$$f''(P) = Ke^{-P} \left(-\frac{1}{r} - 1 + \frac{P}{r} - \frac{1}{r} \right) = -Ke^{-P} \left(\frac{2}{r} + 1 - \frac{P}{r} \right) \quad (38)$$

מ (38) נובע תנאי הכרחי ומספיק ש $f(P)$ תהיה קעורה ממש הוא

$$f''(P) = -K \left(\frac{2}{r} + 1 - \frac{P}{r} \right) < 0$$

$$K > 0 \text{ ולכן}$$

$$\frac{2}{r} + 1 - \frac{P}{r} > 0$$

$$P < r + 2$$

אזי בקטע $(-\infty, r + 2)$ הפונקציה f קעורה ממש, אחרת הפונקציה קמורה.

נראה שבקטע $(-\infty, r + 2)$ הפונקציה חותכת את הישר $g(P) = P$ לכל היותר ב 2 נקודות. הוכחה:

יהי ℓ ישר החותך את $f(P)$ בנקודות P_1, P_2 כלומר

$$(P_1, f(P_1)) \in \ell$$

$$(P_2, f(P_2)) \in \ell$$

מאחר ו f קעורה ממש מתקיים

$$\lambda f(P_1) + (1 - \lambda)f(P_2) < f(\lambda P_1 + (1 - \lambda)P_2), \quad \lambda \in (0, 1), \quad P_1 \neq P_2$$

נניח בשלילה שקיימת נקודת חיתוך שלישית בין הישר ℓ וגרף הפונקציה f , כלומר קיים P_3 המקיים

$$(P_3, f(P_3)) \in \ell$$

אזי קיימת $\bar{\lambda} > 0$ כך ש $P_3 = \bar{\lambda}P_1 + (1 - \bar{\lambda})P_2$, ניתן לסדר את מספור הנקודות באופן

$$0 < \bar{\lambda} < 1 \text{ כלומר } P_1 < P_3 < P_2$$

$$\bar{\lambda}f(P_1) + (1 - \bar{\lambda})f(P_2) = f(P_3) = f(\bar{\lambda}P_1 + (1 - \bar{\lambda})P_2)$$

סתירה!

מסקנה בקטע $(-\infty, r + 2)$ קיימות לכל היותר שתי נקודות חיתוך שאחת מהן היא הנקודה הטריווילית.

נתבונן בקטע $(r + 2, \infty)$

מ (36) נסיק שבקטע הזה $f(P) \leq 0$ ולכן לא יתכן חיתוך עם הישר $g(P) = P$

הוכחתי שעבור $r > 0$ למשוואה $f(P) = P$ יש לכל היותר שני פתרונות שאחד מהם הוא הפתרון הטריווילי.

נשים לב שהפתרון P^* חיובי כאשר $K > 1$ ושלילי כאשר $K < 1$. נקודת שבת בעלת $P^* < 0$ לא מייצגת ריכוז ממשי.

$$P^* \in \begin{cases} (-\infty, 0), & K < 1 \\ (0, r), & K > 1 \end{cases}$$

לסיכום:

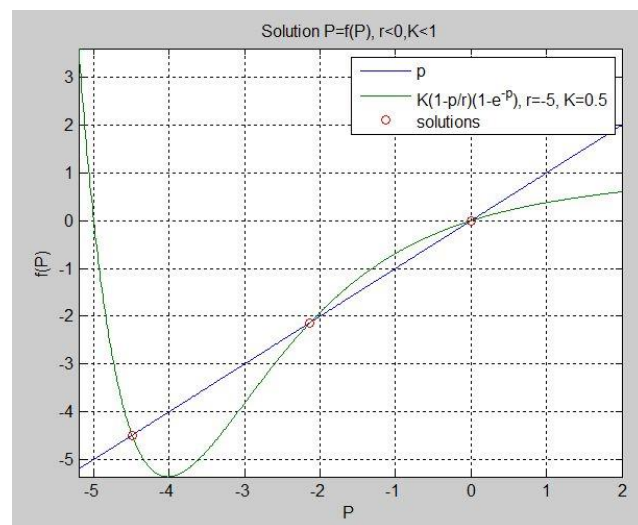
כאשר $r > 0$ קיים פתרון יחיד (טריוויאלי) כאשר $K = 1$. לכל ערך אחר של K קיים פתרון אחד נוסף על הפתרון הטריוויאלי. הפתרון הנוסף חיובי רק אם $K > 1$.

הסבר "ביולוגי":

ננסה להבין את המשמעות של התנאי $K > 1$ לקיום נקודת שבת חיובית. נזכור שלמעשה K בניתוח הקודם הוא הערך המנורמל $\tilde{K} = \alpha c K$ כאשר α ו c הם גורמי היעילות של הפרזיטואידים ו K כושר הנשיאה של הסביבה. אם הפרזיטואידים אינם יעילים וכושר הנשיאה נמוך, נקודת שיווי המשקל היחידה היא הנקודה הטריוויאלית.

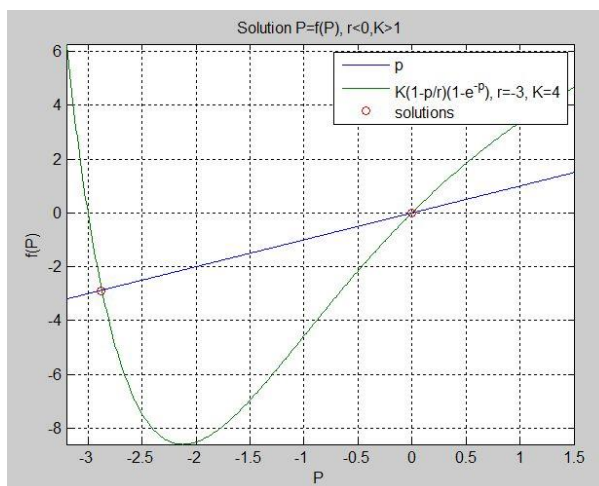
ב. $r < 0$

גם כאן קיים הפתרון הטריוויאלי לכל ערכי K ו r אבל קיימים פתרונות נוספים מסוגים שונים. באיור 35 מוצג מצב של שני פתרונות נוספים שליליים.



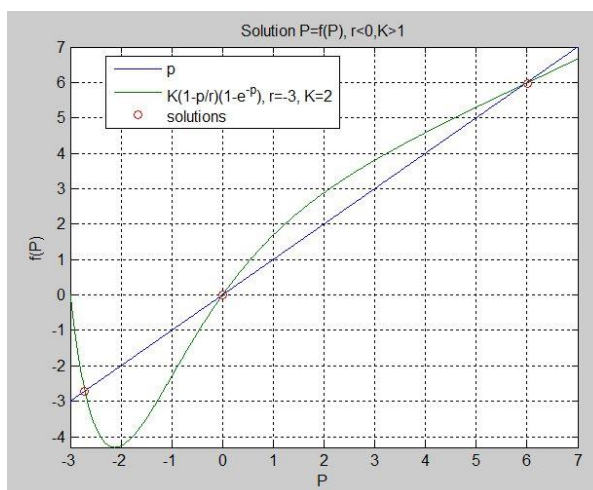
איור 35 שני פתרונות שליליים מלבד הפתרון הטריוויאלי

באיור 36 מוצג מצב של פתרון נוסף שלילי יחיד



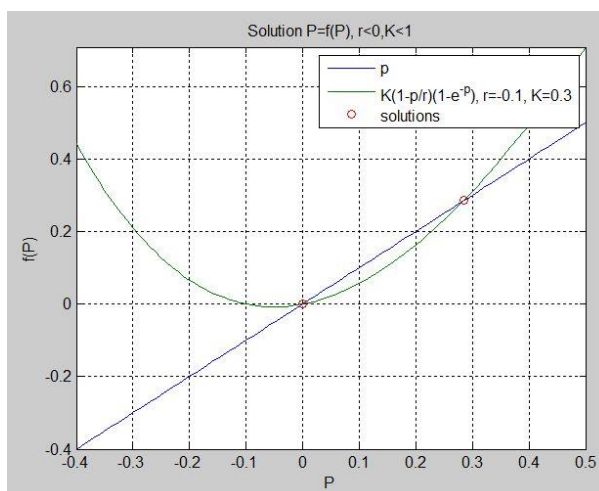
איור 36 פתרון שלילי אחד מלבד הפתרון הטריוויאלי

באיור 37 מוצג מצב של שני פתרונות נוספים שונים סימן



איור 37 פתרון חיובי ופתרון שלילי (מלבד הפתרון הטריוויאלי)

באיור 38 מוצג פתרון נוסף חיובי יחיד



איור 38 פתרון חיובי יחיד מלבד הפתרון הטריוויאלי

הערה: נבדוק את הסימן של N במקרה המוצג באיור 38:

$$N = K \left(1 - \frac{P}{r}\right) = 0.3 \left(1 + \frac{0.29}{0.1}\right) = 1.17$$

הפתרון המוצג באיור 38 מיצג נקודה במרחב הביולוגי כלומר $N > 0, P > 0$. נתבונן ב (30)

$$N_{t+1} = N_t e^{r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) - P_t} \quad \text{אם } r < 0 \text{ ו } N_t > K \text{ אז } N_{t+1} > N_t$$

נזכור ש e^r מיצג את שעור הצמיחה של הפונדקאים, מתקבלת צמיחה חיובית למרות שעור הצמיחה טן מ 1.

מסקנה: המודל הזה איננו מתאים לבעיה הביולוגית כאשר $r < 0$.

סיכום:

עבור $P \geq 0, r > 0$ למערכת שתי נקודות שבת ללא תנאי $(0,0), (K,0)$ ונקודת שבת שלישית בערכי P חיוביים בתנאי:

$$\left(K \left(1 - \frac{P^*}{r}\right), P^*\right), \quad K > 1$$

הפתרון למשוואה $f(P) = P$ ימצא בדרך נומרית. לצורך החישוב הנומרי דרוש ערך התחלתי. כדי למצוא קרוב שישמש ערך התחלתי נקרב את $f(P)$ על ידי פרבולה כמוצג באיור 39.

$$y = ax^2 + bx + c, \quad c = 0$$

$$ax \left(x + \frac{b}{a}\right) \Big|_{x=r} = 0$$

$$b = -ar$$

$$y = a(x^2 - rx)$$

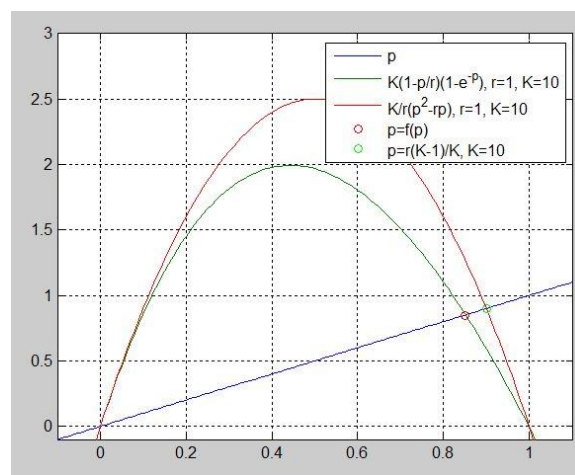
$$y' = 2ax - ar$$

נבחר שרירותית

$$y'(0) = -ar = f'(0) = K$$

$$a = -\frac{K}{r}$$

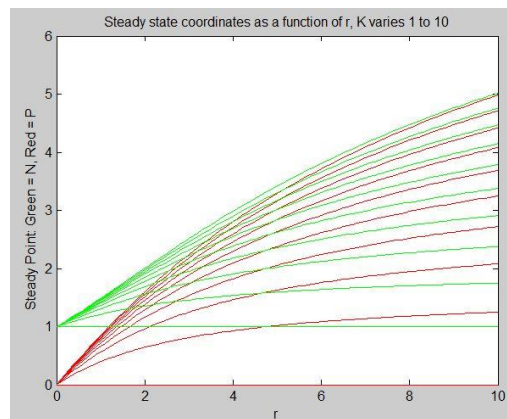
$$y = -\frac{K}{r}x^2 + Kx = x, \quad x \neq 0$$



$$x = \frac{r(K-1)}{K} = P_{initial}$$

איור 39 מציאת ערך התחלתי לחישוב נומרי של P^*

בעזרת הערך ההתחלתי חושבו באופן נומרי הקואורדינטות של נקודת השבת לערכים שונים של r ו K כמוצג באיור 40.



איור 40 קואורדינטות של נקודות השבת בתלות ב r ו K

כדי למצוא אם נקודת שבת נתונה יציבה נחקור את התלות של P ב N , נגדיר פונקציה $N = g(P)$

טענה: $g(P)$ הפיכה

הוכחה:

מ (33) נמצא

$$N = \frac{P}{1 - e^{-P}}$$

$$N' = \frac{1 - e^{-P} - P e^{-P}}{(1 - e^{-P})^2} = \frac{1 - e^{-P} (1 + P)}{(1 - e^{-P})^2}$$

טענת עזר: $1e^{-P}(1 + P) <$

הוכחה:

נגדיר $h(P)$ כך:

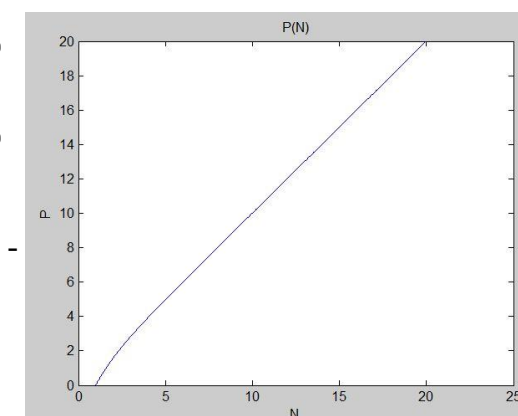
$$h(P) = e^{-P}(1 + P)$$

$$h(0) = 1$$

$$h'(P) = e^{-P}(-(1 + P) + 1) = -P e^{-P} < 0$$

לכן $N' > 0$ ומכאן ש $N(P)$ פונקציה רציפה ומונוטונית ולכן חז"ע, אי לכך הפיכה ונוכל

לשרטט את $h^{-1} = P(N)$ כמוצג באיור 41.



טענה: הפונקציה

$$l: (K, r) \rightarrow (N, P)$$

איננה חח"ע. לכל זוג (N, P) , $N > P$ ניתן למצוא אינסוף זוגות (K, r) כך ש $r > P, K > 1$ הוכחה:

מ (34) מצאנו את (35)

$$N = K \left(1 - \frac{P}{r} \right)$$

מ (33)

$$N = \frac{P}{1 - e^{-P}}$$

$$K \left(1 - \frac{P}{r} \right) = \frac{P}{1 - e^{-P}}$$

למשוואה הזאת יש אינסוף פתרונות מהצורה (K, r) לכל P

יציבות של נקודות השבת

נגדיר:

$$X = \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix}, \quad f(X) = \begin{pmatrix} N e^{r(1-\frac{N}{K})-P} \\ N(1 - e^{-P}) \end{pmatrix}$$

ונבצע לינאריזציה (נחשב את מטריצת היעקוביאן)

$$df(X) = \begin{pmatrix} e^{r(1-\frac{N}{K})-P} \left(1 - \frac{rN}{K} \right) & -N e^{r(1-\frac{N}{K})-P} \\ 1 - e^{-P} & N e^{-P} \end{pmatrix}$$

$$X = (0,0) \text{ א.}$$

$$df(X)|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} e^r & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

הנקודה $(0,0)$ יציבה אם $r < 0$

הסבר: כאשר $N_t \ll K$, e^r הוא שיעור הצמיחה של הפונדקאים (λ) כאשר הוא קטן מ 1 אוכלוסית הפונדקאים נכחדת ואז אין קיום לפרזיטואידים וגם הם נכחדים.

$$X = (K, 0) \text{ ב.}$$

$$df(X)|_{(K,0)} = \begin{pmatrix} 1-r & -K \\ 0 & K \end{pmatrix}$$

$$\det \begin{pmatrix} 1-r-\xi & -K \\ 0 & K-\xi \end{pmatrix} = 0$$

$$(1-r-\xi)(K-\xi) = 0$$

$$\xi_1 = 1-r, \quad \xi_2 = K$$

$$|\xi_1| < 1 \Rightarrow |1-r| < 1 \Rightarrow 0 < r < 2$$

$$|\xi_2| < 1 \Rightarrow 0 < K < 1$$

הנקודה $(K, 0)$ יציבה בתנאי

$$\begin{cases} r < 2 \\ K < 1 \end{cases}$$

הסבר:

כאן המקום להזכיר שאנחנו משתמשים בערכים מנורמלים. למעשה התנאי הוא

$$\begin{cases} r < 2 \\ \tilde{K} < 1 \end{cases}$$

כלומר

$$\begin{cases} r < 2 \\ acK < 1 \end{cases}$$

נזכור ש α ו c הם גורמי היעילות של הפרזיטואידים. כאשר הפרזיטואידים יעילים מדי (התנאים לא מתקיימים) נקודת שבת זאת לא יציבה, הפרזיטואידים גורמים להכחדת הפונדקאים ובעקבות זאת גם להכחדת הפרזיטואידים.

הראיתי ש $(0,0)$ נקודת שבת לא יציבה ויש כאן לכאורה סתירה, למעשה כל מסלול שעובר בנקודה מהמשפחה $(0,P)$ מתכנס לנקודה הטריווילית מסלול אחר מתבדר, לכן כאשר N_t יורד לערך קטן מרזולוציית החישוב המסלול מתכנס לנקודה הטריווילית.

$$X = \left(K \left(1 - \frac{P^*}{r} \right), P^* \right), \quad K > 1 \quad 2.ב$$

$$df(X)|_{(K(1-\frac{P}{r}),P)} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{rN}{K} & -N \\ 1 - e^{-P} & Ne^{-P} \end{pmatrix}$$

ננתה יציבות בעזרת עקבה ודטרמיננטה

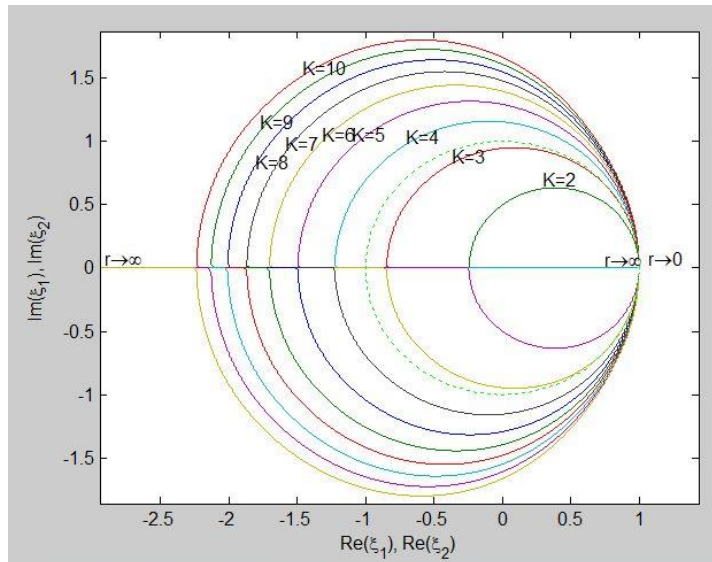
$$Trace = \beta = 1 - \frac{rN}{K} + Ne^{-P}$$

$$Det = \gamma = \left(1 - \frac{rN}{K} \right) Ne^{-P} + N(1 - e^{-P}) = N \left(1 - \frac{rN}{K} e^{-P} \right)$$

הערכים העצמיים יחושבו כך:

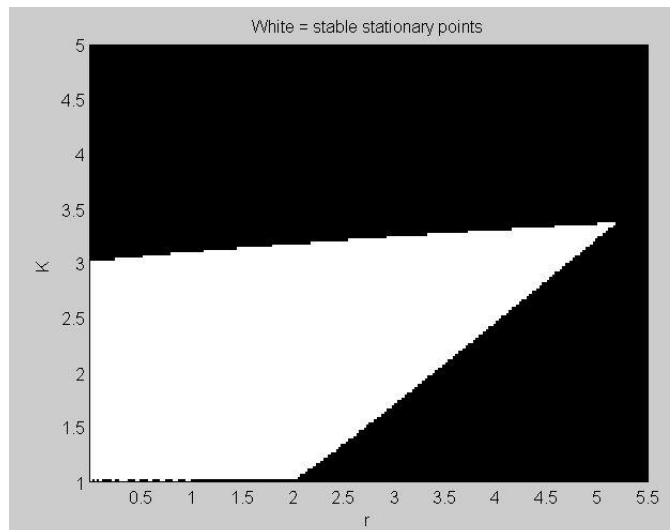
$$\xi_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$$

והתנאי ליציבות $|\xi_1| < 1, |\xi_2| < 1$
מיקום הערכים העצמיים במישור המרוכב מוצג באיור 42



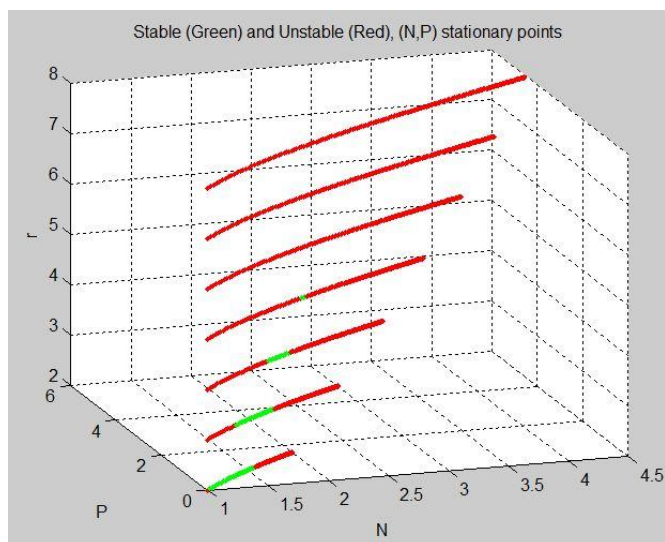
איור 42 מהלך ע"ע במישור המרוכב (הקו המקוקו הוא מעגל היחידה)

כאן רואים שלא קיימות נקודות שבת יציבות ב $K \geq 4$.
הצבתי את התנאים וחישבתי את הערכים העצמיים. באיור 43 מוצגים אזור יציב (לבן) ואזור בלתי יציב (שחור).

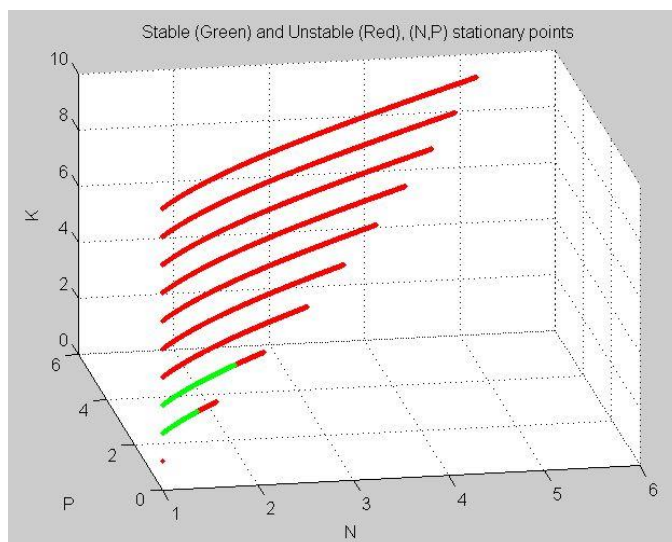


איור 43 אזור יציב (לבן) ואזור בלתי יציב (שחור)

בגלל ש (N, P) איננה פונקציה חח"ע של (K, r) לא ניתן לקבוע יציבות של נקודת שבת במישור (N, P) , היציבות של נקודה נקבעת לפי (N, P, K) או (N, P, r) באיור 44 מוצגות נקודות יציבות בירוק ואי יציבות באדום.



איור 44 נקודות יציבות (ירוק) במרחב (N, P, r)



איור 44 נקודות יציבות (ירוק) במרחב (N, P, K)

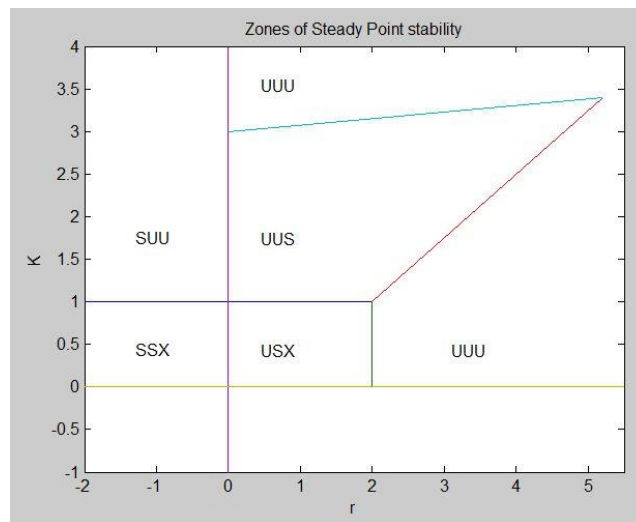
סימולציה

נבחן התנהגות איכותית של המערכת על פי היציבות של שלוש נקודות השבת. לשלוש נקודות שבת יש שמונה צירופי יציבות שונים. למעשה רק 5 יכולים להתקיים.

בטבלה 1 העמודות השמאליות מייצגות את נקודות השבת שסומנו ב **Sp1, Sp2, Sp3**. בשורה השנייה רשומות ההגדרות של נקודות השבת. בשורה השלישית רשומים התנאים ליציבות של הנקודה המתאימה. בשורות הבאות רשומה תכונת היציבות: S יציב ו-U בלתי יציב או X אם לא קיימת נקודת שבת מתאימה.

באיור 45 מסומנים האזורים השונים על פי היציבות (S), אי יציבות (U) או אי קיום (X), של שלושת נקודות השבת.

בעמודה הרביעית רשומים ערכי r ו- K מיצגים שנבחרו להרצת הסימולציה. בעמודה החמישית רשום המצב הסופי של המערכת בתנאים אלה. אם המערכת יציבה רשומה נקודת השבת אליה מתכנסת המערכת. אם המערכת לא יציבה רשומים הערכים אליהם שואפים ערכי N ו- P . הרישום **(Osc, 0)** פרושו תנודות יציבות של ריכוז N וערך 0 של ריכוז P . באותה עמודה כל שורה תגדירה נקודת התחלה שונה. בעמודה האחרונה ישנה הפניה לאיור מתאים למצב הנבחר.



איור 45 אזורי יציבות (S) ואי יציבות (U)

טבלה 1 אופי איכותי של המערכת בתלות ביציבות נקודות השבת ונקודות התחלה

Sp1	Sp2	Sp3	(r,K)	End Points	איור
(0,0)	(K,0)	$(K(1-P/r),P)$			
$r < 0$	$r < 2$ $K < 1$		← Stability Condition		
U	U	U	(4,6)	(Osc,0)	46a
			(6,4)	Sp1	46b
U	U	S	(3,2)	Sp1	47a
				Sp3	47b
				(Osc,0)	47c
U	S	X	(1.5,0.5)	Sp1	48a
				Sp2	48b
U	S	S			
S	U	U	(-0.5,3.5)	SP1	49
S	U	S			
S	S	X	(-0.2,0.7)	SP1	50a
				(∞, ∞)	50b
S	S	S			

Sp = Stationary Point

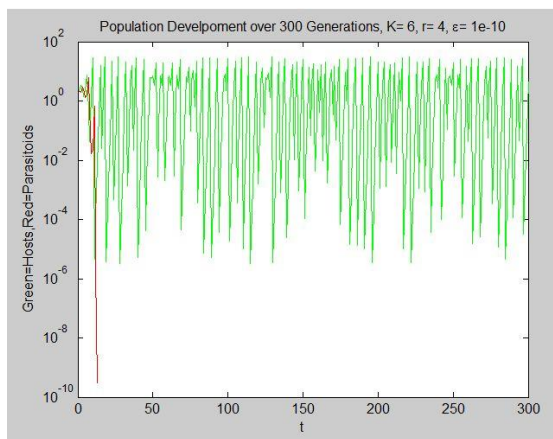
S = Stable

U = UnStable

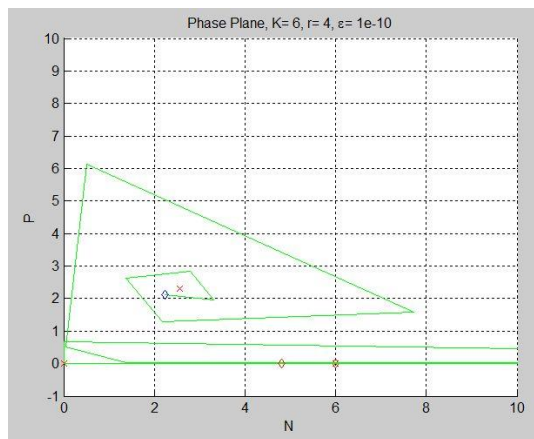
X = No positive solution

Osc= Oscilations (chaotic)

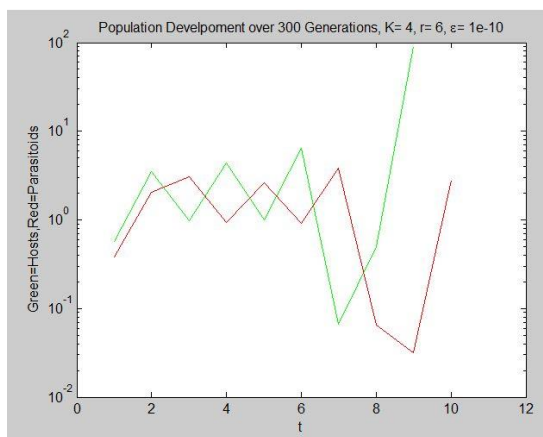
בכיתוב לאיורים הבאים מסומן קיצור מצב היציבות של שלוש נקודות השבת באותיות U בלתי יציב ו S יציב. לדוגמה USU פרושו Sp1 ו Sp3 בלתי יציבות ו Sp2 יציבה.



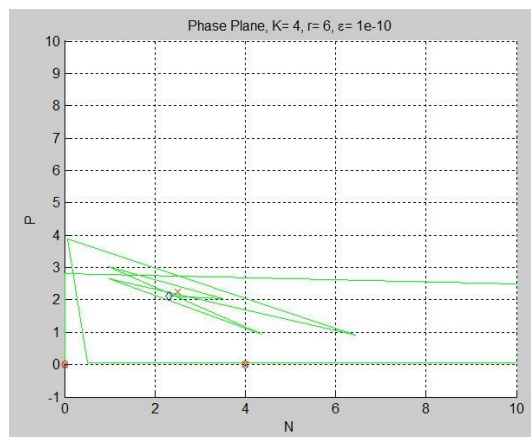
איור 2א46 טטט



איור 1א 46 טטט

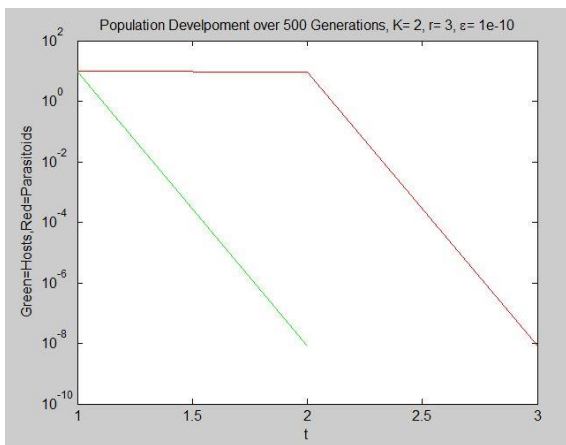


איור 2ב46 טטט בצעד הבא שני ערכים מתאפסים (0 לא ניתן להצגה בסקלה הלוגריתמית)

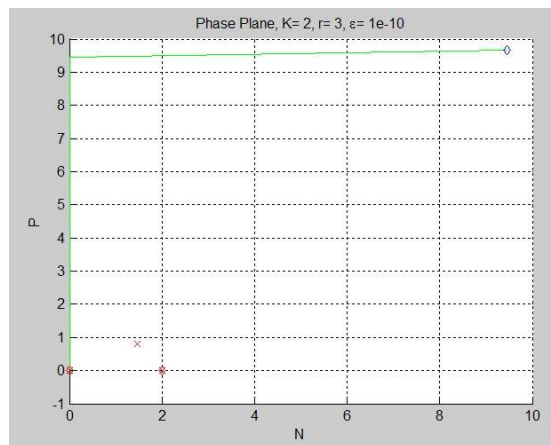


איור 1ב46 טטט

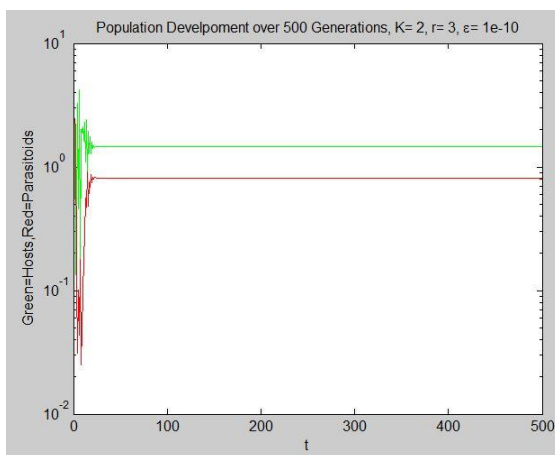
איורים 46א ו-46ב נבדלים בפרמטרים K ו- r בשני המקרים שלוש נקודות השבת לא יציבות.



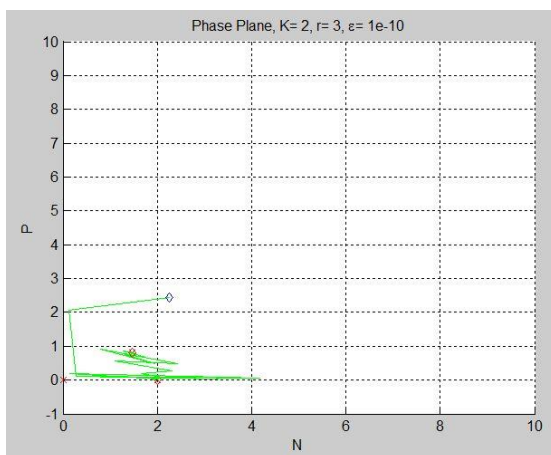
איור 2א47 UUS



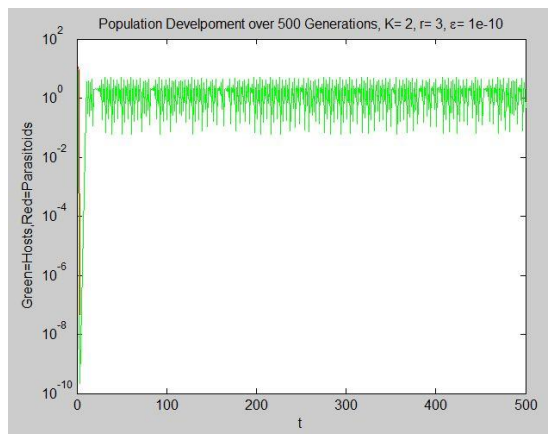
איור 1א47 UUS



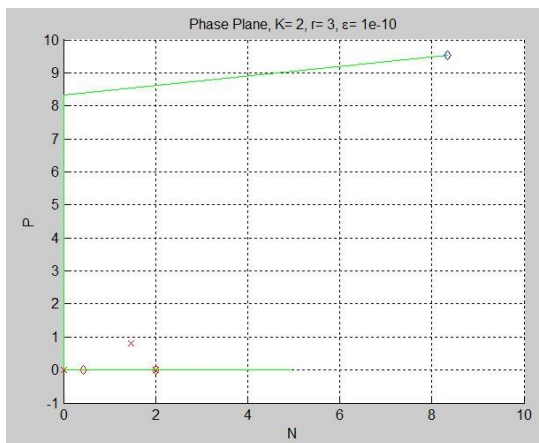
איור 2ב47 UUS



איור 1ב47 UUS

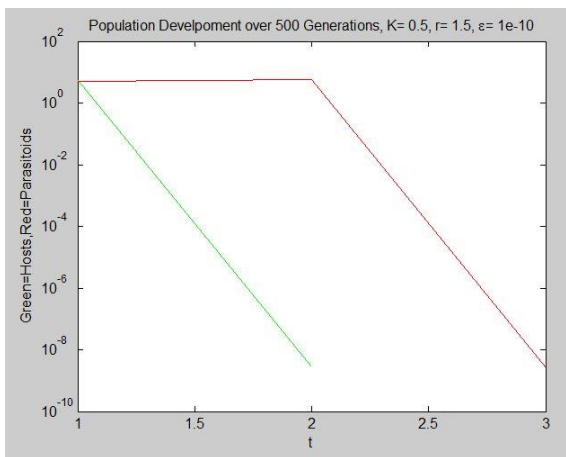


איור 2ג47 UUS

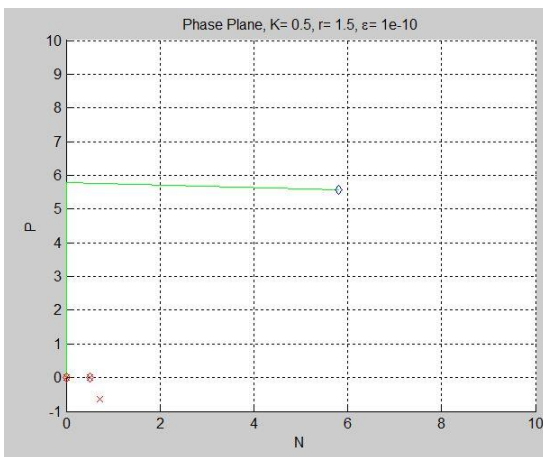


איור 1ג47 UUS

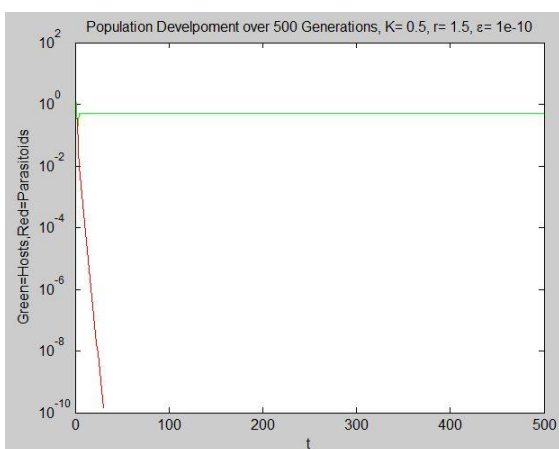
באיורים 47א, 47ב ו47ג אותם פרמטרים גורמים לתוצאה שונה בהתאם לנקודת ההתחלה.



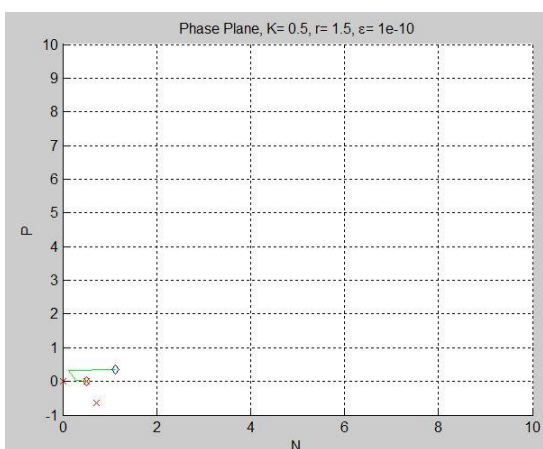
איור 2א48 USU



איור 1א48 USU

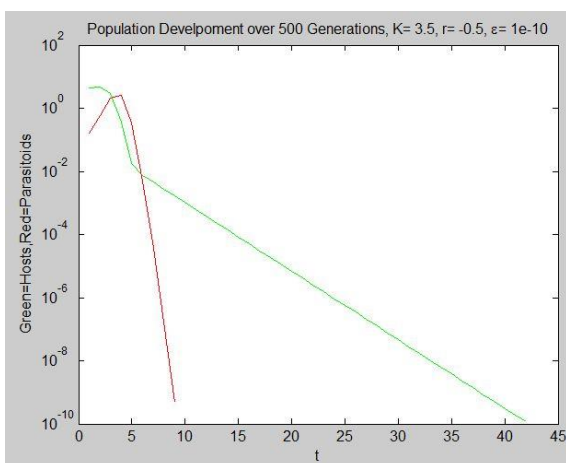


איור 2ב48 USU

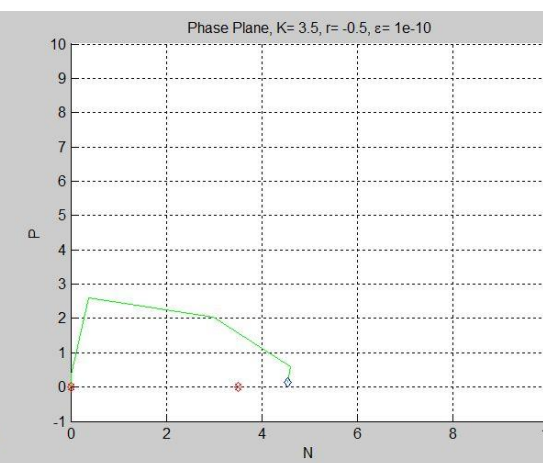


איור 1ב48 USU

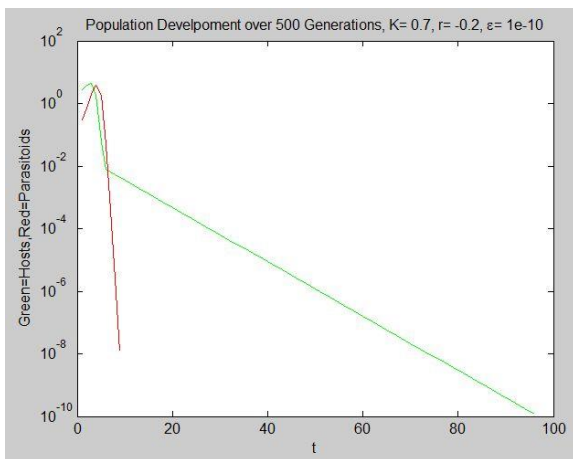
גם באיורים 48א ו-48ב אותם פרמטרים עם נקודות התחלה שונות יוצרים תוצאות שונות.



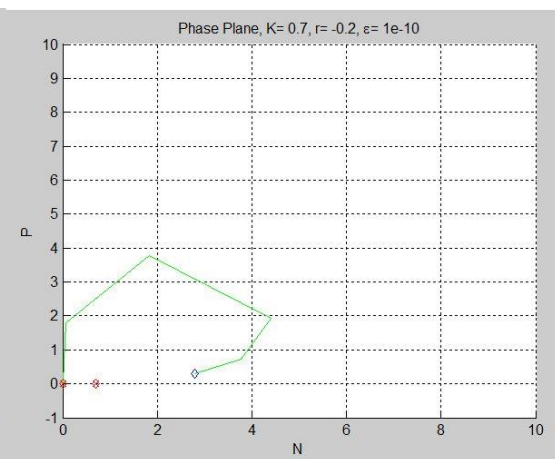
איור 2_49 SUU



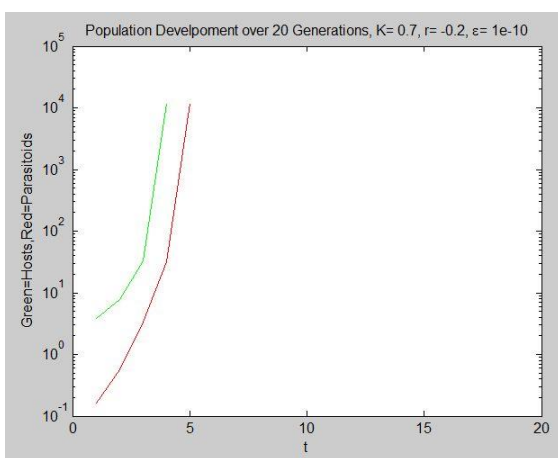
איור 1_49 SUU



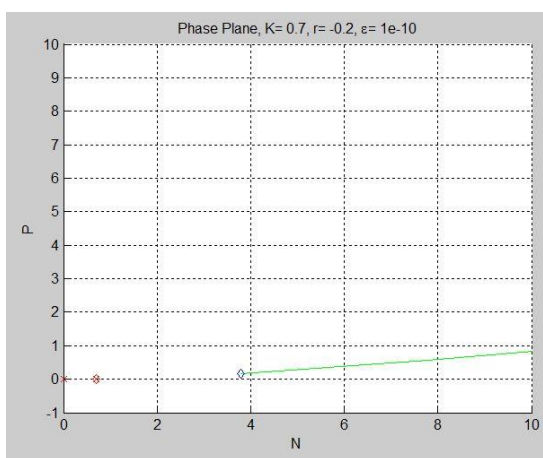
איור 2א50 SSU



איור 1א 50 SSU



איור 2ב50 SSU



איור 1ב50 SSU

באיור 50א ו-50ב נקודות התחלה שונות (עם פרמטרים זהים) גורמות לתוצאות שונות.

מסקנות:

1. בתנאים UUS קיים פתרון יציב בתחום מסוים של נקודות התחלה אבל לא קיים מצב יציב שאינו תלוי בנקודת ההתחלה.
2. התנאים לקיום מצב יציב תלויים בפרמטרים r ו- K שאינם נשלטים.
3. ברור שחלק מהתוצאות מייצגות כשל של המודל. למשל איור 50 ב ($r < 0$) הוא בהכרח לא מתאים לבעיה הביולוגית, ולכן אין להשתמש במודל ל $r < 0$, אבל זהו כאמור מצב לא מעניין לצרכי הדברה ביולוגית.

2.2 מודל מרחבי תלוי צפיפות

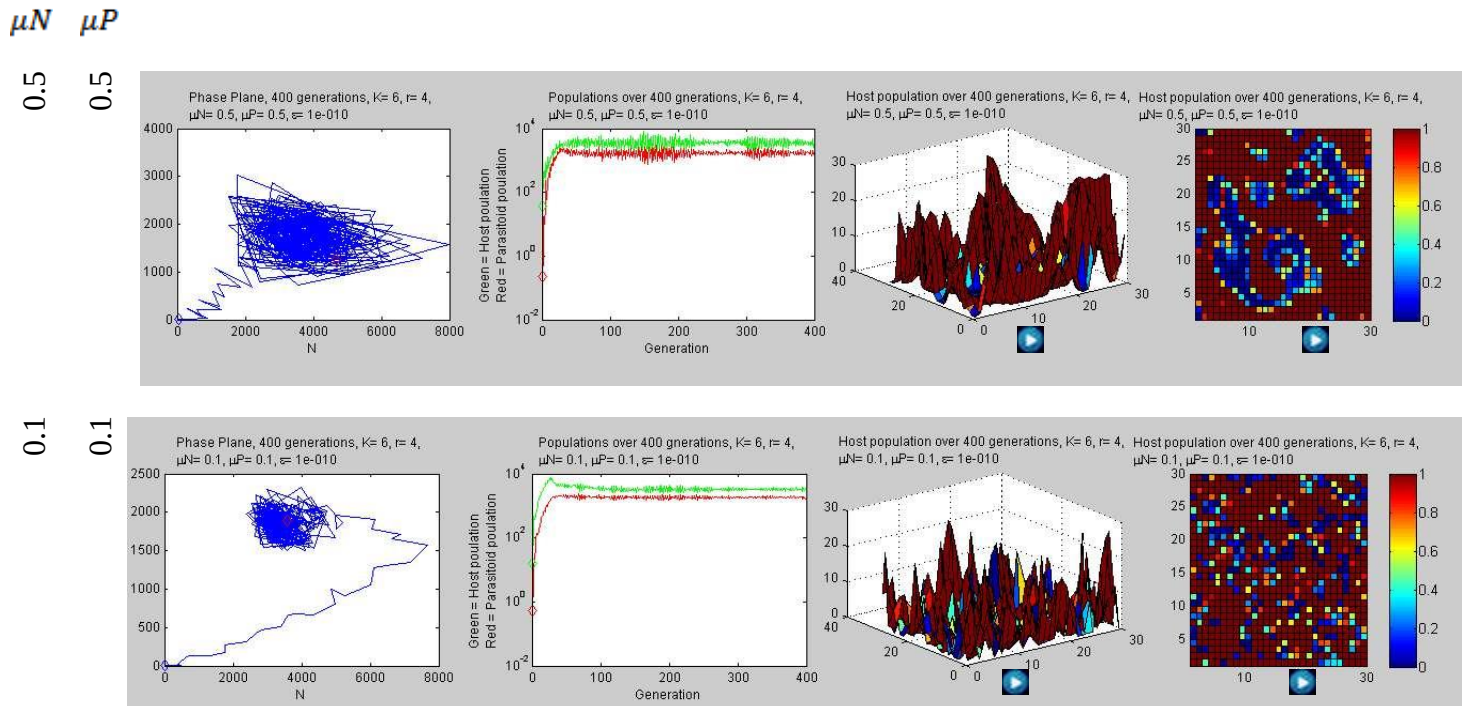
גם במודל המעורב היטב עם תלות בצפיפות לא נמצאה נקודת שבת יציבה ללא תלות בתנאי התחלה, לכן בחרתי לחקור מודל מרחבי תלוי צפיפות. כמו בפרק הקודם נגדיר סביבה זו מימדית של תאים, פונדקאים

ופרזיטואידים נודדים בכל דור מתא לכל שמונת התאים השכנים לפי מקדמי נדידה קבועים μ_N ו μ_P והדינמיקה מוגדרת על ידי המודל תלוי הצפיפות שחקרתי בסעיף 2.1. למיטב ידיעתי לא פורסמה עבודה שמשלבת את שני ההשיפורים למודל היסודי של Nicholson-Bailey.

באיורים 51 עד 56 מוצגת התנהגות המערכת בתלות בערכי K, r, μ_N, μ_P .

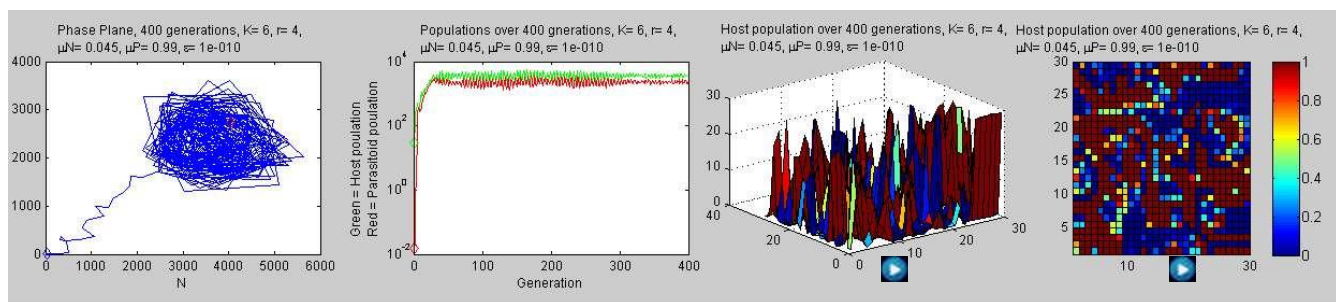
כל איור מציג זוג של ערכי הפרמטרים r ו- K שנבחרו לפי קריטריוני היציבות בטבלה 1. לכל צירוף של r ו- K נבחנו צירופים שונים של μ_N ו- μ_P כמצוין בשוליים השמאליים. בכל החישובים $\varepsilon_1 = 10^{-10}$. כלומר ערך של $P < \varepsilon_1$ וערך של $N < \varepsilon_1$ מוחלפים ב 0. האיורים מסומנים בצירופי אותיות U ו S המיצגות את היציבות או אי יציבות של שלוש נקודות השבת כפי שהוגדרו בטבלה 1.

בלחיצה על CTRL וכפתור ההפעלה ניתן לצפות בדינמיקה של התפתחות אוכלוסית הפונדקאים.

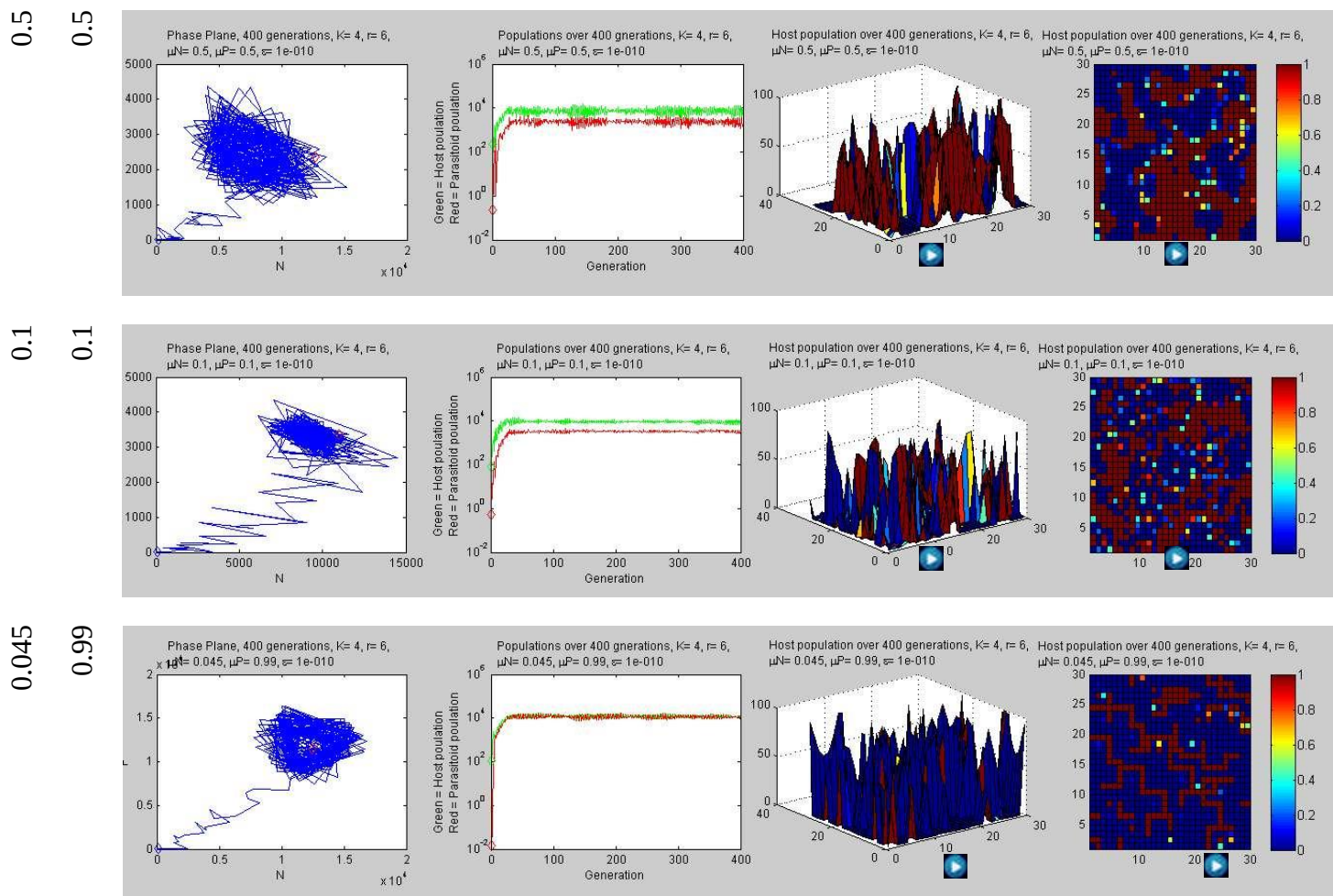


0.045

0.99



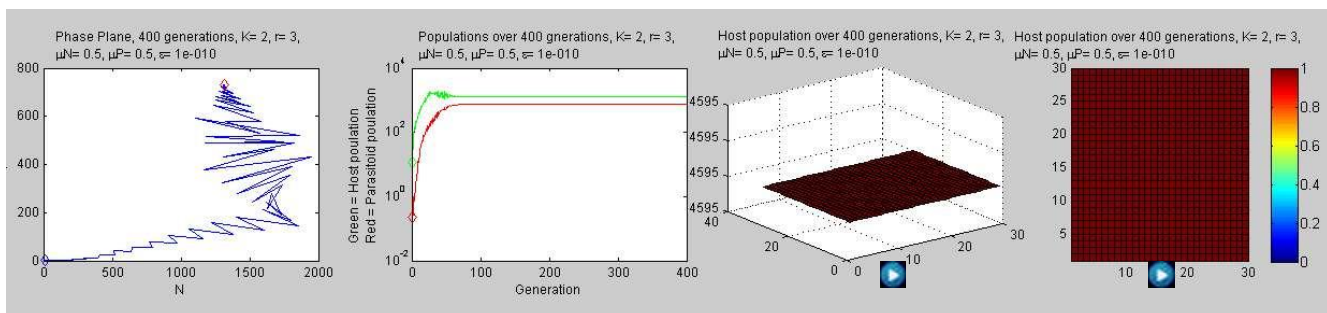
איור 151_1



איוור 52_SUU_2

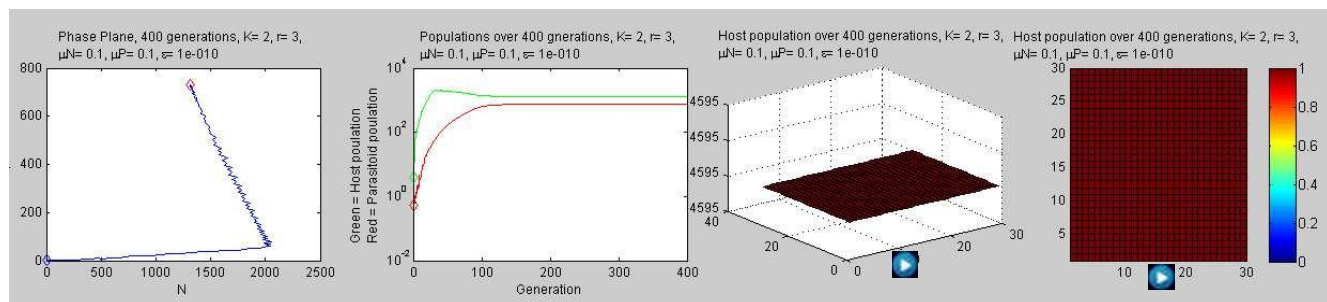
0.5

0.5



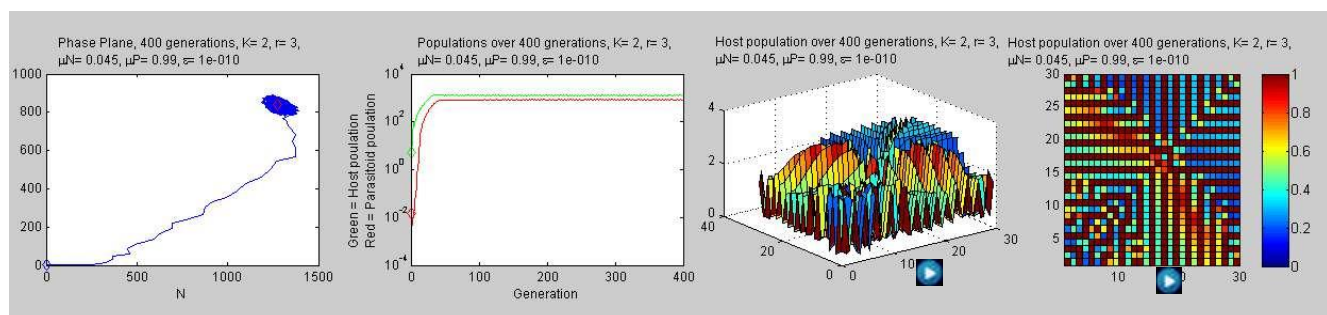
0.1

0.1

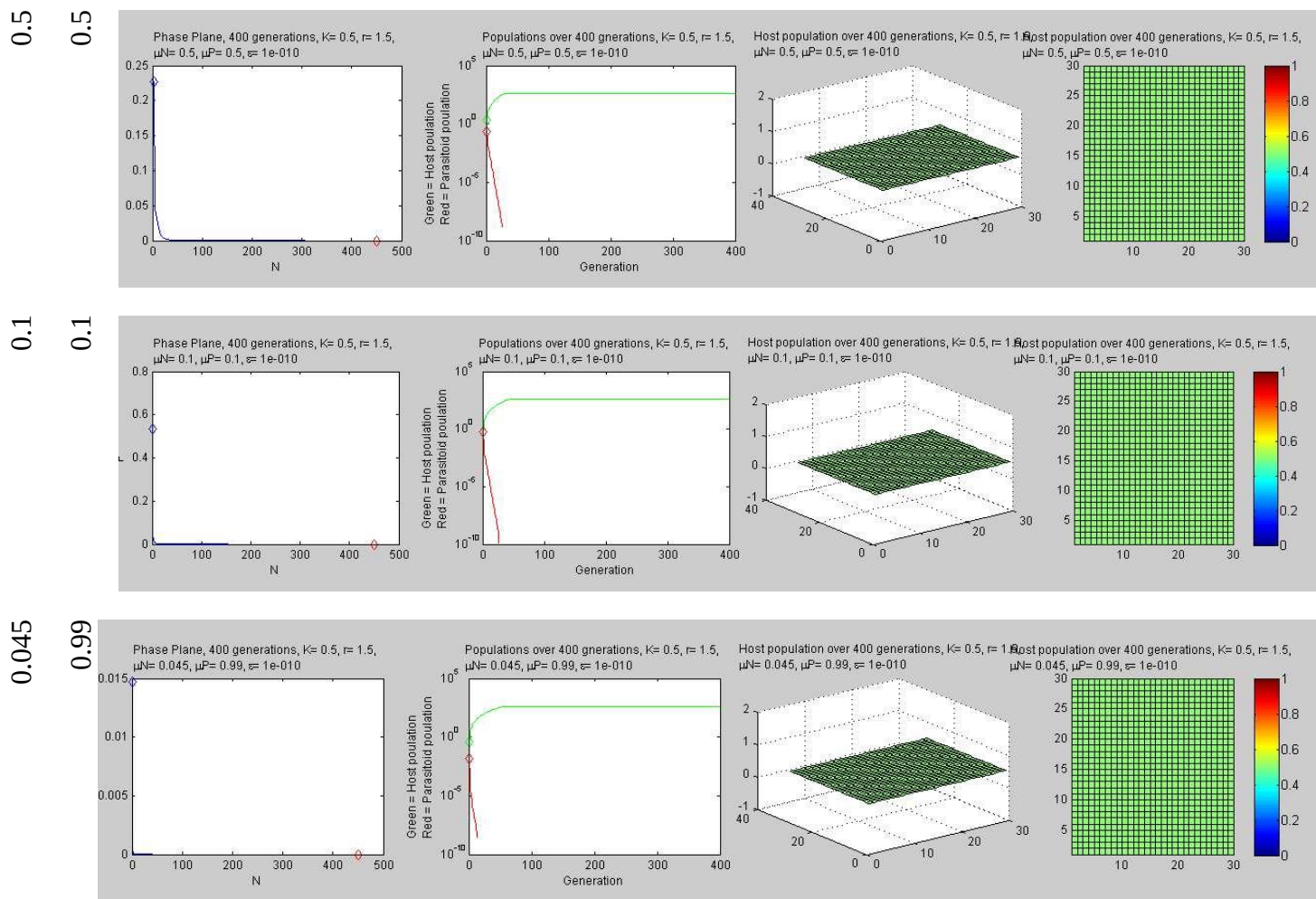


0.045

0.99



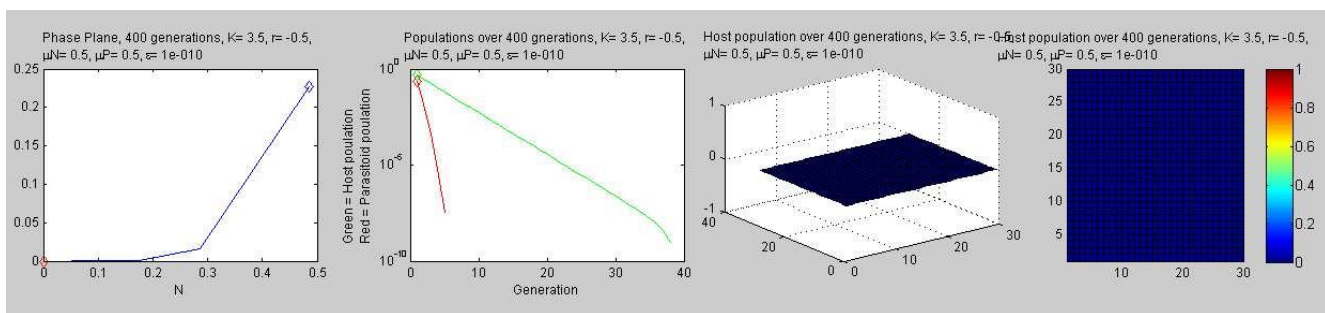
איוו 53 UUS



איור 54 USU

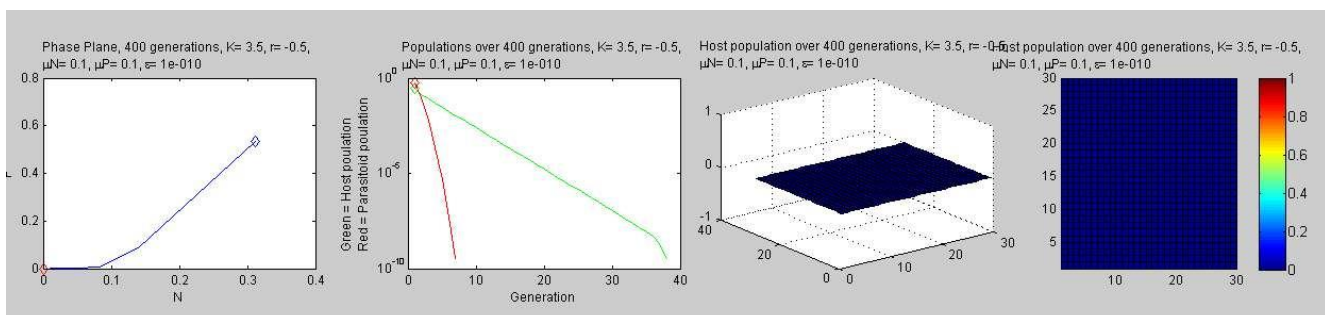
0.5

0.5



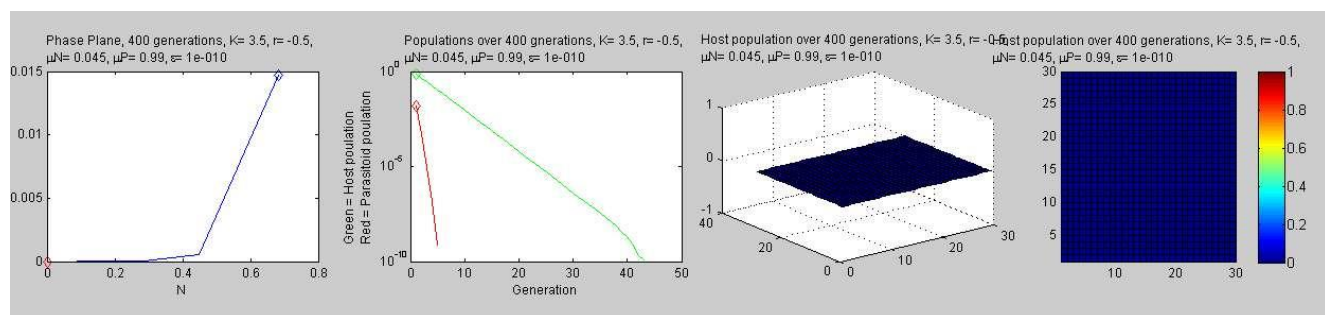
0.1

0.1

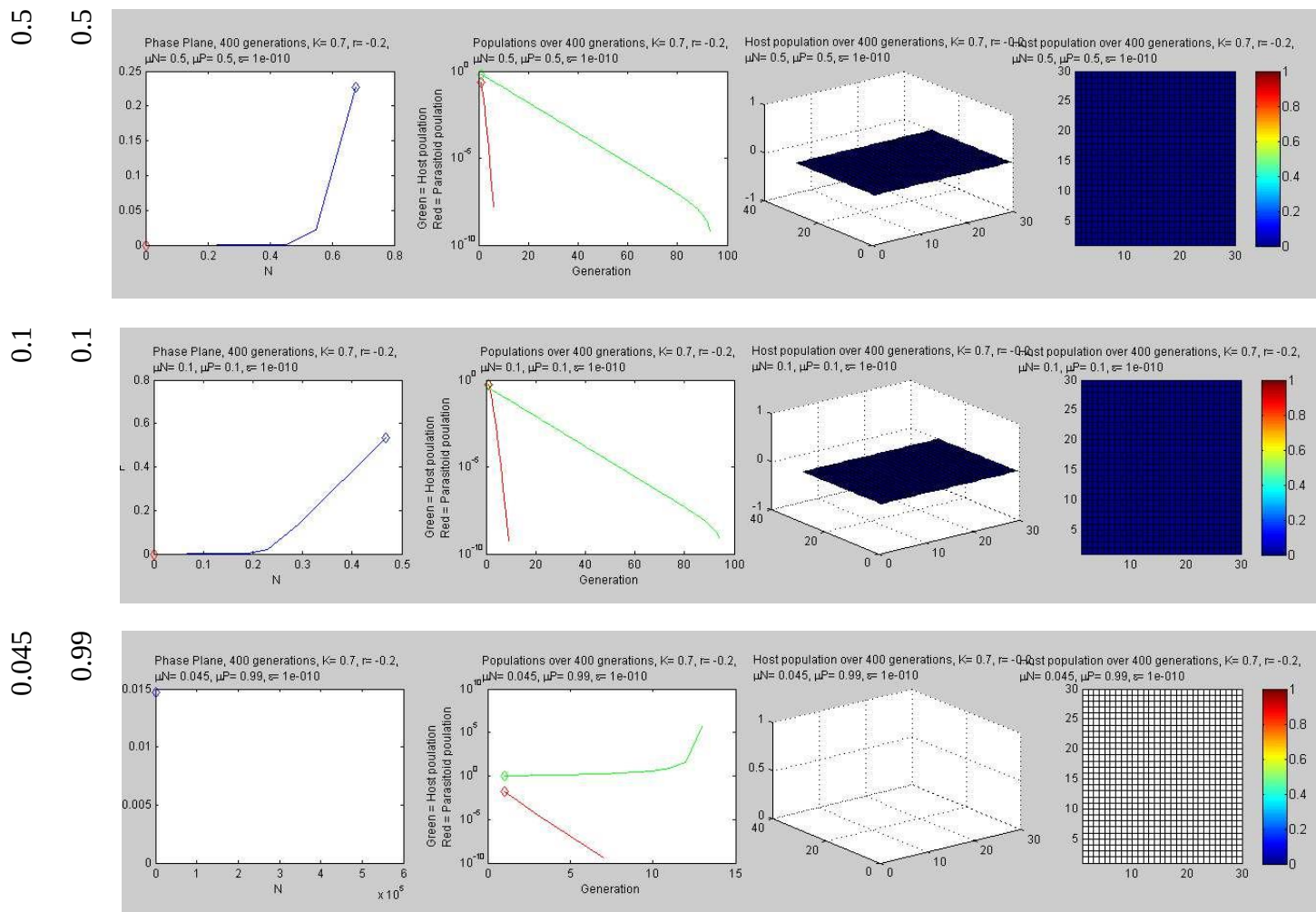


0.045

0.99



SUU 55 איור



איור 56 SSU

השוואת המודל המרחבי תלוי צפיפות למודל המרחבי המבוסס על Nicholson-Bailey.

- מודל תלוי צפיפות ישנה התיצבות של המערכת במקרים USU ו UUS.
- נוסף מקרה של בריחה לאינסוף (SSU) שנוגד את האינטואיציה.
- לא מצאתי מצב של יציבות מרחבית משולב עם יציבות דורית בדומה לשריג גבישי. המצב המוצג באיור 53 הוא מצב של יציבות דורית (סכום הריכוזים בכל התאים מתייצב למצב שיווי משקל) אבל התמונה המרחבית איננה יציבה.

השוואת התאמת המודלים לנתונים אמפיריים היא מעבר לגבולות עבודה זאת.

2.3 מודל רציף תלוי צפיפות

ננתה מערכת משוואות דיפרנציאליות דומה למודל תלוי צפיפות שאינה מסונכרנת דורית. נטפל תחילה במשוואת ההפרש הראשונה (30) נרשום אותה כמשוואה בזמן רציף.

$$N(t+1) = N(t)e^{r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)}$$

זהו פתרון של משוואה דיפרנציאלית אילינארית המייצגת את ריבוי האוכלוסיה בדור t כלומר תוספת הריכוז מזמן t עד זמן $t+1$, אם שער הגידול באותו דור הוא $r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)$. אנחנו מעוניינים בגידול האוכלוסיה בפרק זמן $h < 1$. בפרק זמן זה גידול האוכלוסיה הוא $h\left[r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)\right]$ כלומר

$$N(t+h) = N(t)e^{h\left[r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)\right]}$$

נחשב את הנגזרת של $N(t)$

$$\frac{N(t+h) - N(t)}{h} = \frac{N(t) \left(e^{h\left[r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)\right]} - 1 \right)}{h}$$

$$\begin{aligned} N'(t) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{N(t) \left(e^{h\left[r\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)-P(t)\right]} - 1 \right)}{h} = \left[\frac{0}{0} \right] \\ &= N(t) \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - P(t) \right] \end{aligned}$$

את הנגזרת של $P(t)$ חשבנו במודל שאינו תלוי צפיפות, משוואה (22). קבלנו מערכת משוואות דיפרנציאליות

$$\begin{cases} N'(t) = N(t) \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - P(t) \right] \\ P'(t) = P(t)(N(t) - 1) \end{cases}$$

ניתוח המודל

נקודות קריטיות

$$\begin{cases} N \left[r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P \right] = 0 & (39) \\ P(N-1) = 0 & (40) \end{cases}$$

א. $N = 0$

מ (40) נובע $P = 0$ כלומר $(N, P) = (0, 0)$ היא נקודה קריטית (טריוויאלית)

ב. $N \neq 0$

1.1. $P = 0, r \neq 0$

מ (39) נובע $N = K$, כלומר $(N, P) = (K, 0)$ היא נקודה קריטית שניה. כצפוי בהעדר פרזיטואידים ריכוז פונדקאים שווה לכשר הנשיאה הוא נקודת שיווי משקל.

2. $P \neq 0$

מ (40) נובע $N = 1$

נציב ב (39) ונקבל

$$P = r \left(1 - \frac{1}{K} \right)$$

כלומר

$$(N, P) = \left(1, r \left(1 - \frac{1}{K} \right) \right) \quad (41)$$

זאת נקודה קריטית שלישית

בדיקת יציבות של הנקודות הקריטיות

לצורך בדיקת היציבות נבצע לינאריזציה

יהי

$$X = \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix}$$

וכן

$$f(X) = \begin{pmatrix} N \left[r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - P \right] \\ P(N-1) \end{pmatrix}$$

ומטריצת היעקוביאן

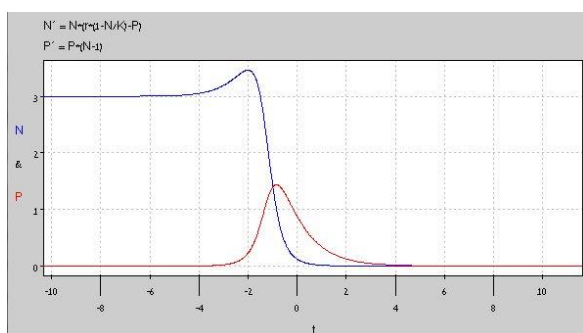
$$df(X) = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2N}{K}\right) - P & -N \\ P & N-1 \end{pmatrix}$$

נציב את הנקודות הקריטיות

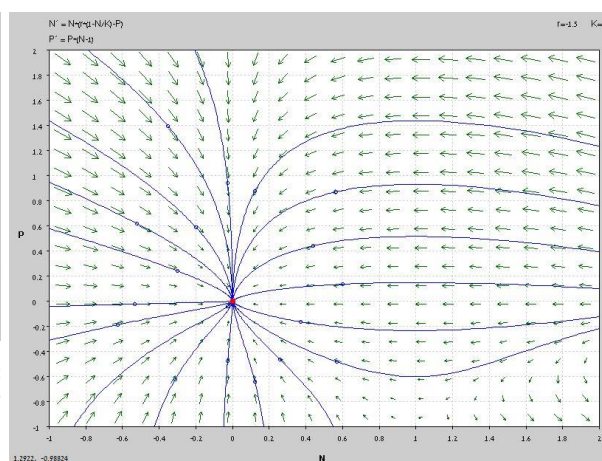
$$(N, P) = (0, 0) \quad \text{א.}$$

$$df(X)|_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

אם $r < 0$ הנקודה $(N, P) = (0, 0)$ נקודה קריטית יציבה דיוקן פזה צומת יציב כמוצג באיור 57.

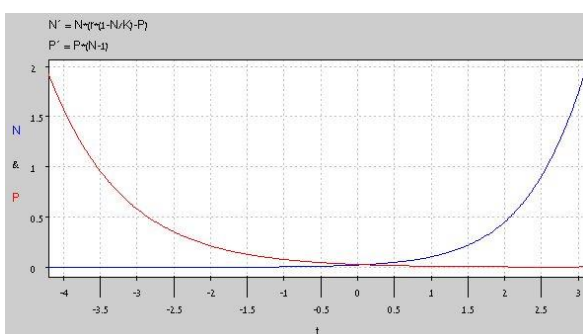


איור 57 התפתחות זמנית של האוכלוסיות בסביבת הנקודה הטרוויאלית

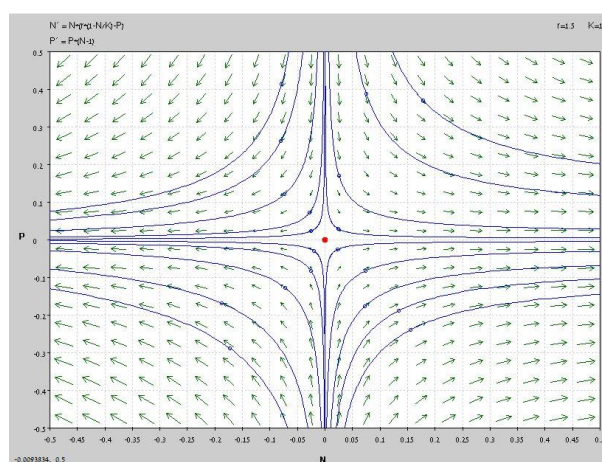


איור 57 נקודה קריטית טרוויאלית יציבה

אם $r > 0$ הנקודה קריטית הטרוויאלית לא יציבה מסוג אוכף. המסלול מתכנס לנקודה הטרוויאלית אם נקודת ההתחלה היא מסוג $(0, P(0))$, ומתבדר לכל נקודת התחלה אחרת, כמוצג באיור 58.



איור 58 התפתחות זמנית של האוכלוסיות בסביבת הנקודה



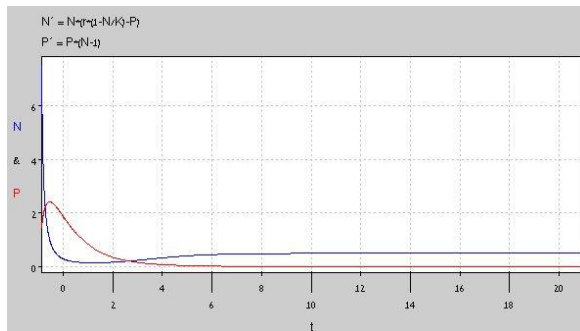
איור 58 נקודה קריטית טרוויאלית לא יציבה

$$(N, P) = (K, 0) \quad \text{ב.}$$

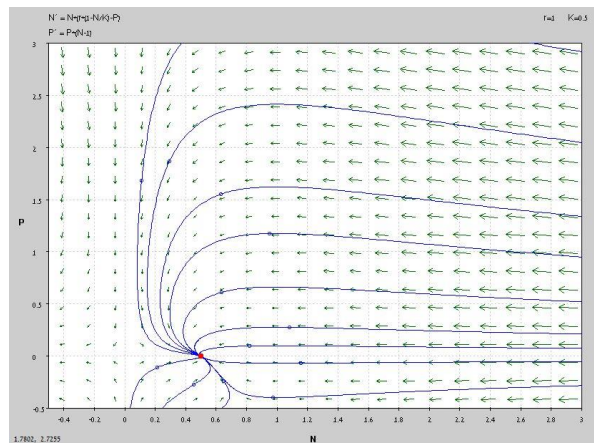
$$df(X)|_{(K,0)} = \begin{pmatrix} -r & -K \\ 0 & K-1 \end{pmatrix}$$

אנחנו מעניינים רק במקרים בהם $K > 0$

נקודה קריטית זאת יציבה לכל $1 > K > 0, r > 0$ דיוקן הפזה הוא צומת יציב כמוצג באיור 59. כבר קבענו שהמודל לא מייצג את הביולוגיה אם $r < 0$ עכשיו רואים שבמודל הרציף, בתנאי זה נקודת השבת הזאת לא יציבה. פרוט נוסף מוצג בטבלה 2.



איור 59 התפתחות זמנית בסביבת הנקודה הקריטית $(K, 0)$ יציבה



איור 59א נקודה קריטית $(K, 0)$ $K = 0.5, r = 1$ יציבה

$$(N, P) = \left(1, r \left(1 - \frac{1}{k}\right)\right) \quad \lambda$$

$$\begin{aligned} df(X)|_{(1, r(1-\frac{1}{k}))} &= \begin{pmatrix} r[(1-\frac{2}{k}) - (1-\frac{1}{K})] & -1 \\ r(1-\frac{1}{k}) & 0 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -\frac{r}{K} & -1 \\ r(1-\frac{1}{k}) & 0 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

נחשב את הערכים העצמיים ξ_1, ξ_2

$$Trace = \beta = -\frac{r}{K}$$

$$Det = \gamma = r(1 - \frac{1}{k})$$

$$\xi_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$$

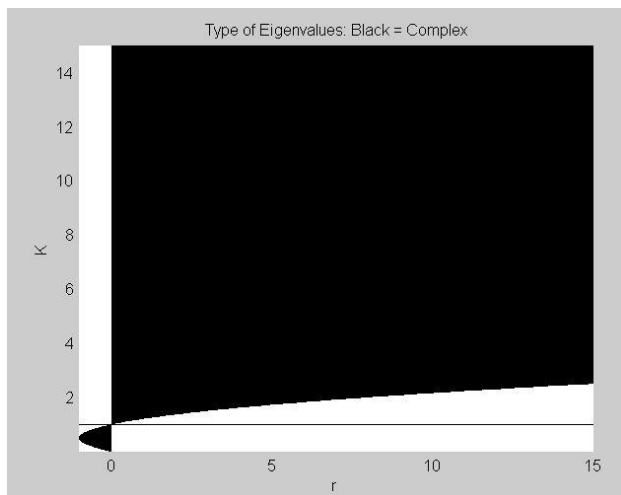
נחפש ערכי (r, K) שבהם הדיסקרמיננטה $\Delta = \beta^2 - 4\gamma$ שלילית.
נפתור את אי השוויון

$$\Delta = \beta^2 - 4\gamma = \left(-\frac{r}{K}\right)^2 - 4r\left(1 - \frac{1}{K}\right) < 0$$

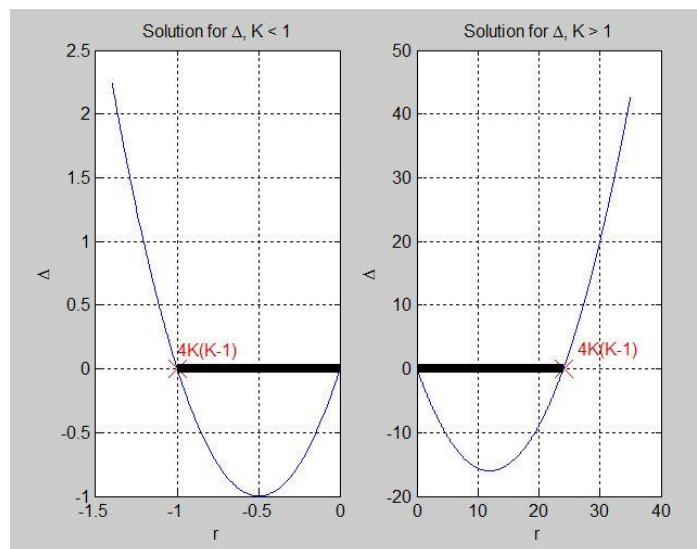
נתבונן בפרבולה $\Delta = ar^2 + br$ החותכת את ציר r בנקודות $r_1 = 0$ ו- $r_2 = -\frac{b}{a}$, כלומר

$$r_2 = \frac{4\left(1 - \frac{1}{K}\right)}{\left(-\frac{1}{K}\right)^2} = 4K(K - 1)$$

באיור 60 מוצגים שני מצבים של הפרבולה עבור $K > 1$ ו- $K < 1$ ובאיור 60 מסומנים בשחור האזורים במישור (r, K) שבהם הדיסקרמיננטה שלילית.



איור 60 אזורים של Δ חיובית (לבן) ושלילית (שחור)



איור 60 פתרון $\Delta < 0$

נבחין בין מספר מקרים

$$r > 0 \quad 1.ג$$

ננתח מספר תחומים של K

$$0 < K < 1 \quad a.1.ג$$

$$\beta = -\frac{r}{K} < 0$$

$$\gamma = r\left(1 - \frac{1}{K}\right) < 0$$

בתחום הזה כל הע"ע ממשיים

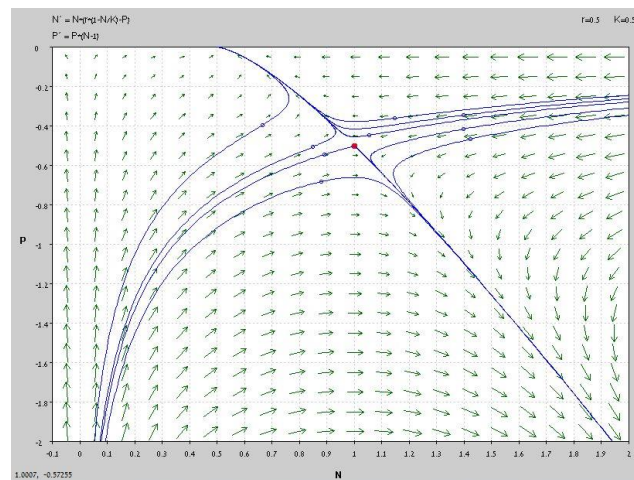
$$\Delta = \beta^2 - 4\gamma > 0$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} > \frac{\beta + |\beta|}{2} = 0$$

$$\xi_2 = \frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < \frac{\beta - |\beta|}{2} < 0$$

הנקודה הקריטית בתחום הזה אינה יציבה. דיוקן פזה = אוסף

בתחום הזה הנקודה הקריטית היא בעלת $P < 0$ ואינה משמעותית מבחינה ביולוגית אבל היא משפיעה על ההתנהגות האיכותית בתחום המשמעותי. ראה איור 61.



איור 61 $r = K = 0.5$ $(N, P) = (1, r(1 - \frac{1}{K}))$ לא יציבה

$$K = 1 \quad \text{b.l.g}$$

$$\beta = -r < 0$$

$$\gamma = r(1 - 1) = 0$$

$$\Delta = \beta^2 - 4\gamma > 0$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} = \frac{\beta + |\beta|}{2} = 0$$

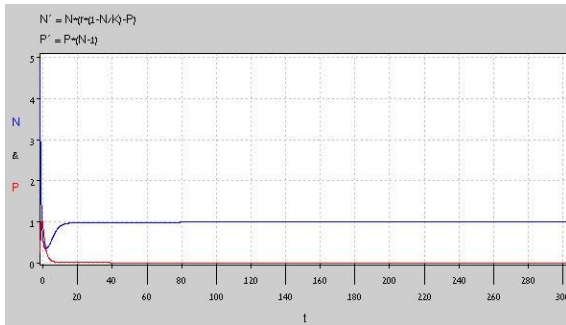
$$\xi_2 = \frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} = \frac{\beta - |\beta|}{2} = -r < 0$$

הנקודה הקריטית איננה יציבה למעשה הנקודה הזאת מתלכדת עם הנקודה $(K, 0)$. כאן ניתן להבחין בשני מקרים נבדלים בנקודות ההתחלה:

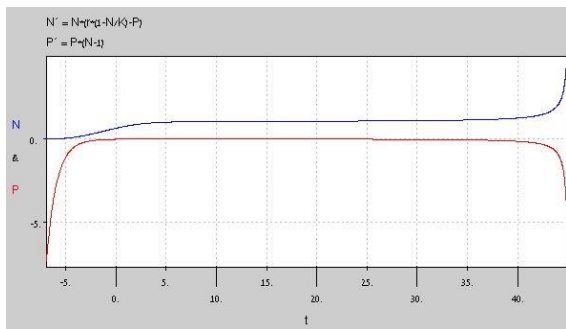
$$P(0) > 0 : \text{המסלול מתכנס ל} (K, 0)$$

המתמטי. $P(0) < 0$: המסלול מתבדר. למקרה הזה אין משמעות ביולוגית והוא מוצג בגלל העניין

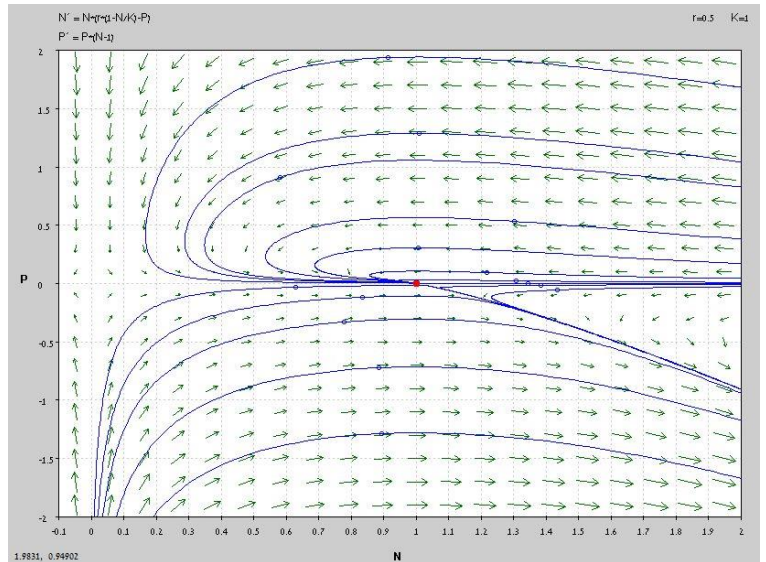
מקרים אלה מוצגים באיור 62.



איור 62: מצב יציב $P(0) > 0$



איור 62: מצב לא יציב $P(0) < 0$



איור 62: $r = 0.5, K = 1$ $(N, P) = \left(1, r\left(1 - \frac{1}{K}\right)\right)$

$$K > 1 \quad \text{c.l.1.}$$

$$\beta = -\frac{r}{K} < 0$$

$$\gamma = r\left(1 - \frac{1}{K}\right) > 0$$

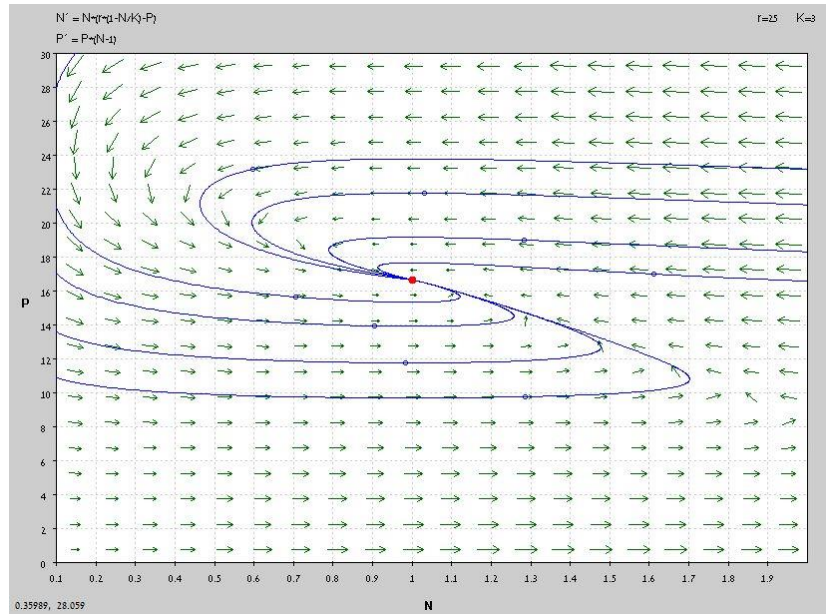
$$\text{c.l.1.}$$

$$\Delta > 0 \Leftrightarrow r > 4K(K-1)$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < \frac{\beta + |\beta|}{2} = 0$$

$$\xi_2 = \frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 0$$

זאת נקודה קריטית יציבה, דיוקן פזה צומת יציב כמוצג באיור 63. למעשה מתקבל דיוקן פזה דומה לצומת מנוון, זאת תוצאה של השפעת הנקודות הקריטיות האחרות.

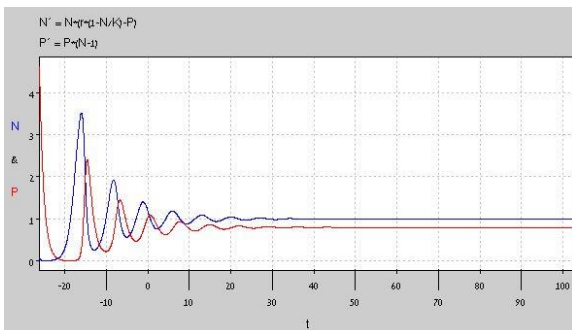


איור 63 $(N, P) = \left(1, r\left(1 - \frac{1}{K}\right)\right)$ $5r = 25, K = 3$

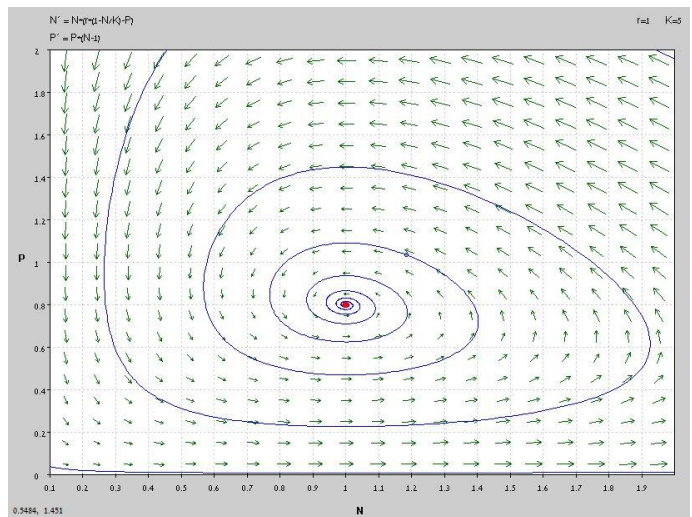
ג.1.c.2 $\Delta < 0 \Leftrightarrow r < 4K(K - 1)$

$$Re\xi_1 = Re\xi_2 = \frac{\beta}{2} < 0$$

נקודה קריטית יציבה, דיוקן פזה מוקד יציב כמוצג באיור 64.



איור 64 התפתחות זמנית



איור 64א $(N, P) = \left(1, r\left(1 - \frac{1}{K}\right)\right)$ $5r = 1, K = 5$

ג.2 $r < 0$

$$\beta = -\frac{r}{K} > 0$$

ג.2.a $0 < K < 1$

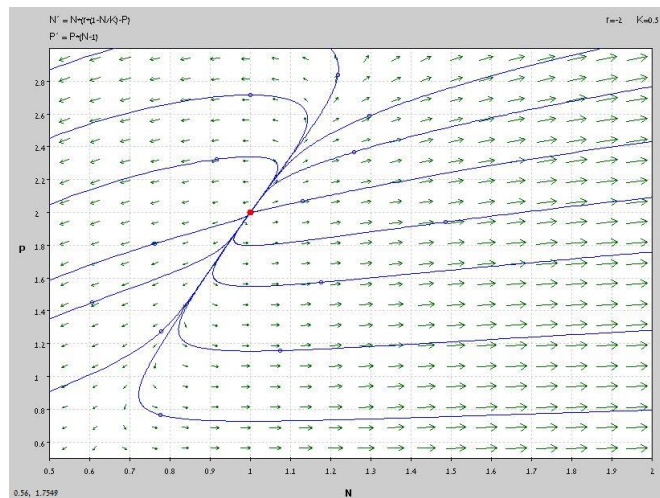
$$\gamma = r \left(1 - \frac{1}{K} \right) > 0$$

$$\Delta > 0 \Leftrightarrow r < 4K(K-1) \quad 1.a.2.g$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} > 0$$

$$\xi_2 = \frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} > (\beta - |\beta|) = 0$$

נקודה קריטית לא יציבה, דיוקן פזה צומת בלתי יציב כמוצג באיור 65.

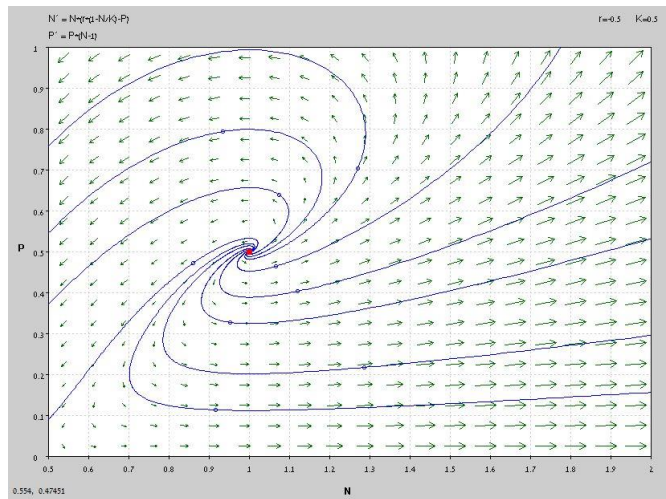


$$5r = -2, K = 0, (N, P) = \left(1, r \left(1 - \frac{1}{K} \right) \right) \text{ איור 65}$$

$$\Delta < 0 \Leftrightarrow r > 4K(K-1) \quad 2.a.2.g$$

$$Re\xi_1 = Re\xi_2 = \frac{\beta}{2} > 0$$

נקודה קריטית לא יציבה. דיוקן פזה מוקד בלתי יציב כמוצג באיור 66.



איור 66 $(N, P) = \left(1, r \left(1 - \frac{1}{k}\right)\right)$, $K = 0$, $r = -0.5$

$$K = 1 \quad \text{ב.2.ג}$$

$$\gamma = 0$$

$$\Delta = \beta > 0$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + |\beta|}{2} = \beta > 0$$

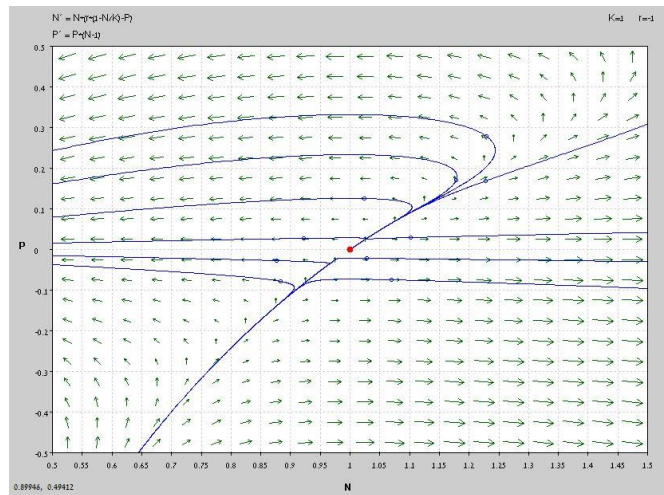
$$\xi_2 = \frac{\beta - |\beta|}{2} = 0$$

במקרה הזה הנקודה הקריטית מתלכדת עם הנקודה הקריטית $(K, 0)$.
נקודה קריטית לא יציבה. המסלול תלוי בנקודת ההתחלה

$P(0) > 0$ המסלול מתבדר כמו צומת בלתי יציב

$P(0) < 0$ המסלול מתבדר כמו בנקודת אוכף (למצב הזה אין משמעות ביולוגית)

כמוצג באיור 67



$$r = -1, K = 1 \quad (N, P) = \left(1, r\left(1 - \frac{1}{K}\right)\right) \text{ איור 67}$$

$$K > 1 \quad \text{c.2.g}$$

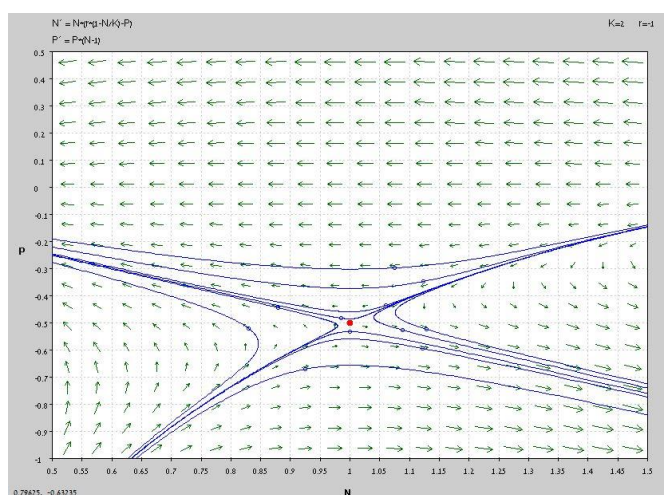
$$\gamma = r\left(1 - \frac{1}{K}\right) < 0$$

$$\Delta = \beta^2 - 4\gamma > 0$$

$$\xi_1 = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} > \frac{\beta + |\beta|}{2} = 0$$

$$\xi_2 = \frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < \frac{\beta - |\beta|}{2} = 0$$

נקודה קריטית לא יציבה. הנקודה הקריטית בעלת $P < 0$ לכן איננה משמעותית מבחינה ביולוגית אבל משפיעה על ההתנהגות בתחום המשמעותי. דיוקן פזה צומת לא יציב כמוצג באיור 68.



$$r = -1, K = 2 \quad (N, P) = \left(1, r\left(1 - \frac{1}{K}\right)\right) \text{ איור 68}$$

מסקנה:

הנקודה הקריטית $(N, P) = \left(1, r \left(1 - \frac{1}{k}\right)\right)$ יציבה לכל $r > 0, K \geq 1$ ובלתי יציבה לכל צרוף אחר של r, K .

ד. $r = 0$, מקרה פרטי הדרוש טיפול מיוחד

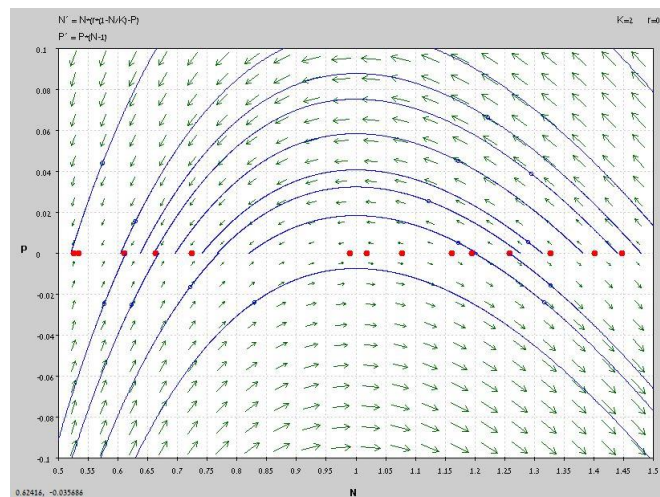
מ (39 ו 40) נסיק

$$\begin{cases} -NP = 0 \\ P(N-1) = 0 \end{cases}$$

למערכת הזאת אינסוף פתרונים מהצורה $(N, 0)$

$$df(X)|_{(N,0), r=0} = \begin{pmatrix} 0 & -N \\ 0 & N-1 \end{pmatrix}$$

אינסוף נקודות קריטיות יציבות לכל $N < 1$ ולא יציבות ל N אחר, כמוצג באיור 69.



איור 69: $r = 0$ אינסוף נקודות קריטיות מסוג $(N, 0)$ יציבות כאשר $N < 1$

בטבלה 2 מרוכזים התכונות של נקודות השבת בתלות בפרמטרים עם הפניות לאיורים המתאימים.

איור	דיוקן פזה	יציב	N	Δ	K	r	(N,P)	סימן		
57	אוכף	לא	$r>0$				(0,0)	κ		
58	צומת	כן	$r<0$							
59	צומת	כן	$0<K<1$		$r>0$	1.ב		ב		
	אוכף	לא	$K>1$							
	אוכף	לא	$r<0$	$K<1$		2.ב				
	צומת	לא		$0>K>1$						
61	אוכף	לא	$0<K<1$		$r>0$	1.ג	a.1.ג	λ		
	62	*כן	$K=1$				b.1.ג			
	63	צומת	כן	$K>1$			$\Delta>0$		c.1.ג	
	64	מוקד	כן				$\Delta<0$		2c.1.ג	
	65	צומת	לא	$r<0$	2.ג	a.2.ג	1a.2.ג			
	66	מוקד	לא			$\Delta<0$	2a.2.ג			
	67	לא**	$K=1$			b.2.ג				
	68	אוכף	לא			$K>1$			c.2.ג	
	69		לא	N>1	$r=0$				(N,0)	ד
			כן	N<1						

* יציב כאשר $P(0) > 0$

** צורת המסלולים תלויה בנקודת ההתחלה

הבדלים בולטים בין המודל הדיסקרטי ומודל בזמן רציף

1. במודל בזמן רציף יש נקודה קריטית יציבה (כאשר $K > 1$) לכל תנאי ההתחלה

2. מיקום נקודת השבת המשמעותית שונה

במודל הדיסקרטי $(K(1 - \frac{P^*}{r}), P^*)$

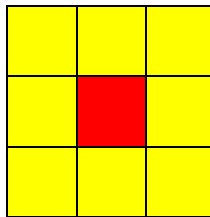
במודל בזמן רציף $(1, r(1 - \frac{1}{K}))$

3. במודל הדיסקרטי המצב שאיננו מתבדר הוא מסלול סגור גבולי, כלומר הפרמטרים קובעים את גודל התנודות בלי תלות בתנאי ההתחלה. מצב זה מתקיים רק עם הזנה קבועה של פרזיטואידים. במודל בזמן רציף המקרה המקביל הוא דיוקן פזה מסוג "מרכז" כלומר גודל התנודות נקבע על ידי תנאי ההתחלה. המצב הזה מתקיים גם ללא הזנה מן החוץ.

3 שימוש באוטומטים תאיים לסימולציה של הבעיה המרחבית

גישה נוספת לטיפול בבעיה המרחבית היא שימוש באוטומטים תאיים (Cellular Automata). כאן נראה שהתנהגות דומה למודל המרחבי המפורש ניתנת ליצוג על ידי פרמטרים איכותיים בעיקרם ובעזרת מודל פשוט המשתמש רק בחוקים ברורים למעבר ממצב אחד של כל תא למצב הבא. גישה זאת מוצעת ב [2]

במקום משוואות מפורשות אנחנו מתייחסים לכל תא כמכונת מצבים. המצב הבא של התא מוגדר באופן חד ערכי על ידי המצב הנוכחי של התא עצמו ושל התאים השכנים. קיימות מספר צורות להגדיר שכנים, בחרתי בשיטת Moore, שמונת התאים הסמוכים לתא הנבדק הם שכניו ראה איור 70.



איור 70 תאים צהובים הם השכנים של התא האדום

3.1 מודל טורף/נטרף

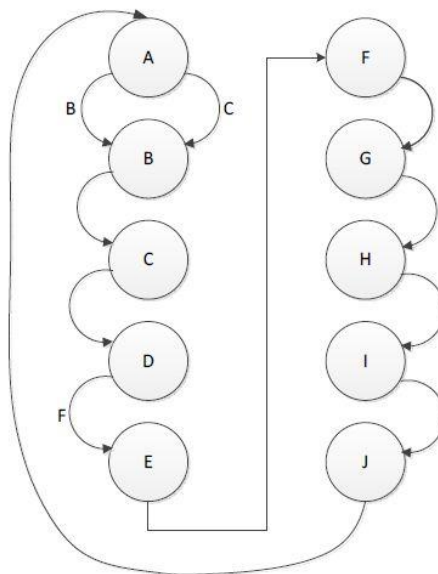
להבהרת הרעיון אציג מודל של בעיית טורף/נטרף כמוצג ב [2].

מוגדרים 8 מצבים כמוצג בטבלה 3

טבלה 3 הגדרת מצבי המערכת

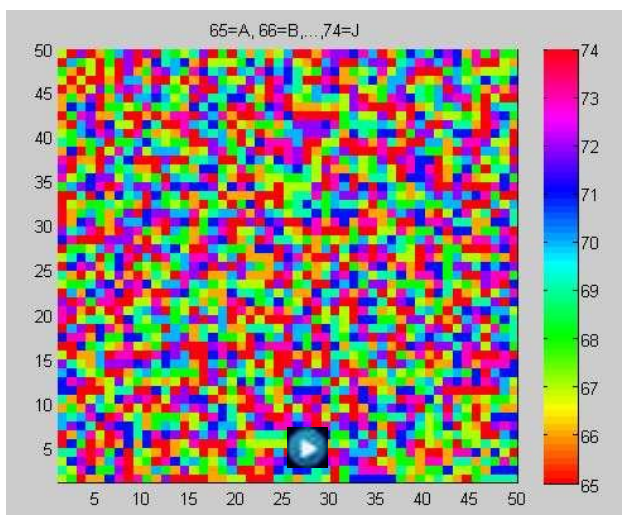
A	תא ריק
B	נטרף (מספר קטן)
C	נטרף (מספר בינוני)
D	נטרף (מספר גדול)
E	טורף ונטרף (מספר נטרפים גדול, מספר טורפים קטן)
F	טורף ונטרף (מספר נטרפים בינוני, מספר טורפים קטן)
G	טורף ונטרף (מספר נטרפים בינוני, מספר טורפים בינוני)
H	טורף ונטרף (מספר נטרפים קטן, מספר טורפים בינוני)
I	טורף ונטרף (מספר נטרפים קטן, מספר טורפים גדול)
J	טורף בלבד

מוגדרת מכונת מצבים כמוצג באיור 71



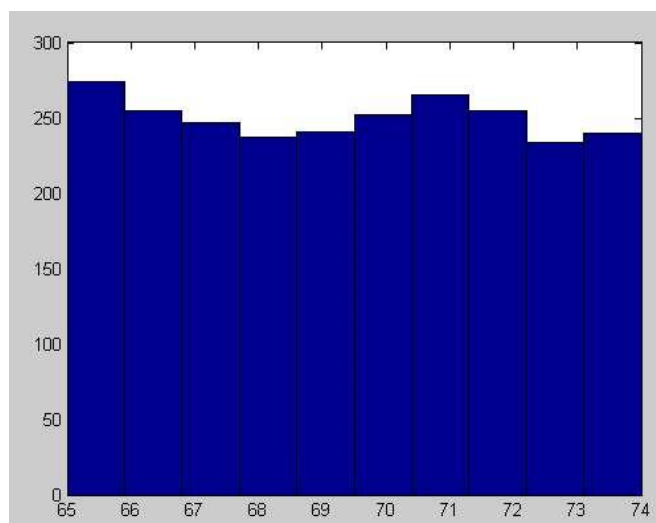
איור 71 הגדרת מעברים

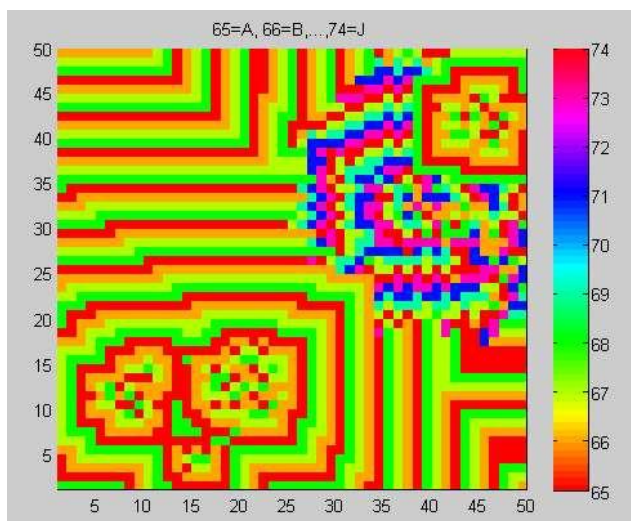
כלומר: אם התא ריק (מצב A) ובאחד התאים השכנים קיים נטרף ואין טורף (B) או (C), אז נטרף חודר לתא, מעבר למצב (B), אחרת התא נשאר ריק, מצב (A). אם קיימים הרבה נטרפים בתא (D) ובאחד התאים השכנים קיים טורף (F), אז טורף חודר לתא. מכאן והלאה נוצרת דינמיקה בין טורפים ונטרפים, ככל שמספר הטורפים בתא גדל, מצטמצם מספר הנטרפים עד שבתא ישנם טורפים בלבד (J) והם נכחדים (A) בגלל חוסר מזון.



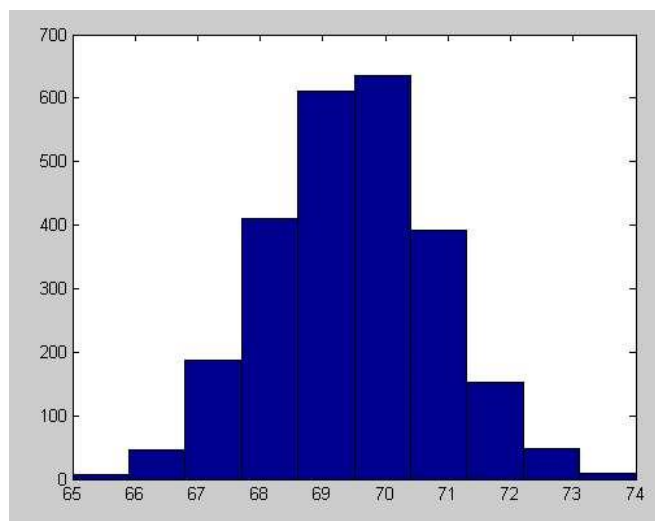
איור 72 ב מודל טורף נטרף, (לחץ על CTRL וכפתור ההפעלה לאנימציה)

איור 72 א תנאי התחלה בפילוג אחד





איור 73 מודל טורף נטרף, (לחץ על CTRL וכפתור ההפעלה לאנימציה)



איור 73 א תנאי התחלה בפילוג נורמלי

לצורך הסימולציה בחרתי תנאי שפה Neumann, לכל מצב מתאים מספר שלם מהתחום [65,74], בחרתי מצבים התחלתיים לכל התאים באופן אקראי. באיור 72 מוצגת הדינמיקה של המערכת כאשר תנאי ההתחלה מפולגים באופן אחיד. באיור 73 מוצגת אותה דינמיקה עם תנאי התחלה בפילוג נורמלי.

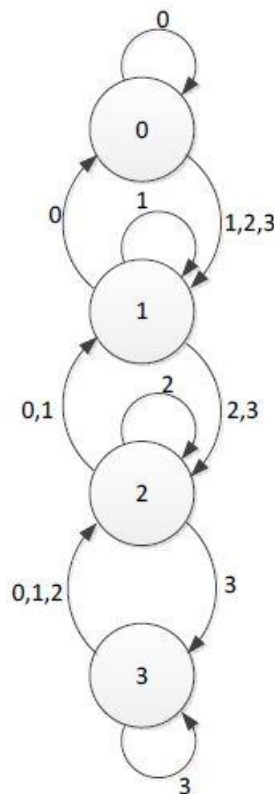


3.2 מודל פונדקאי/פרזיטואיד אריתמטי

ניסיתי לבנות מודלים מבוססי אוטומטים תאיים שידמו את בעיית פונדקאי/פרזיטואיד, תלוי צפיפות. המודל הראשון יקרא מודל אריתמטי. מצבו של תא הוא מספר שלם המורכב מריכוז הפונדקאים וריכוז הפרזיטואידים שבו. הריכוזים הם מספרים שלמים ומספר הרמות הקונטיזציה הוא פרמטר. החישוב מבוצע בשני מעברים.

i פזירה:

לצורך חישוב הפזירה אגדיר את מושג הממוצע של השכנים. ממוצע השכנים הוא סכום הריכוזים בתאים השכנים מחולק ל 8 מעוגל לרמת הקוונטיזציה הקרובה. חישוב הפזירה זהה לפונדקאים ולפרזיטואידים. אם בתא יש ריכוז N_t גבוה מהממוצע של שכניו אז הריכוז שבו יורד: $N_t^\dagger = N_t - 1$. אם הריכוז N_t נמוך ממוצע הריכוז בשכנים עולה $N_t^\dagger = N_t + 1$. אם הריכוז שווה לממוצע השכנים אז הריכוז נשאר ללא שינוי $N_t^\dagger = N_t$. מחושב באותו אופן. לדוגמא במערכת בעלת 4 רמות תהיה דיאגרמת המצבים לכל אחת משתי האוכלוסיות כמוצג באיור 74. במודל הזה מצב התא שווה לריכוז האוכלוסיה (פונדקאים או פרזיטואידים) בתוכו. נזכור שלתא יש 4 מצבים אפשריים, כלומר 4 רמות של ריכוז.



איור 74 מכונת מצבים של הפזירה לכל אחת משתי האוכלוסיות, 4 רמות

תא במצב 0 נשאר במצב 0 (ריכוז = 0) אם ממוצע הריכוזים של שכניו הוא 0. התא עובר ממצב 0 למצב 1 אם ממוצע הריכוזים של שכניו הוא 1 או 2 או 3. תא במצב 1 נשאר במצבו זה אם ממוצע הריכוזים של שכניו הוא 1. תא במצב 1 עובר למצב 2 אם ממוצע הריכוזים של שכניו הוא 2 או 3. תא במצב 1 עובר למצב 0 אם ממוצע הריכוזים של שכניו הוא 0. וכן הלאה כמוצג באיור 74.

ii אינטראקציה:

בכל חישובי האינטראקציה אם $P_t = 0$ אז $P_{t+1} = 0$ ואם $N_t = 0$ אז $N_{t+1} = 0$.
 יהי $mmax+1$ מספר רמות הקוונטיזציה במודל.
 יהי K קבוע המייצג את כשר הנשיאה של התחום.
חישוב ריכוז הפונדקאים N

במעבר ראשון נחשב את השפעת הצפיפות על N

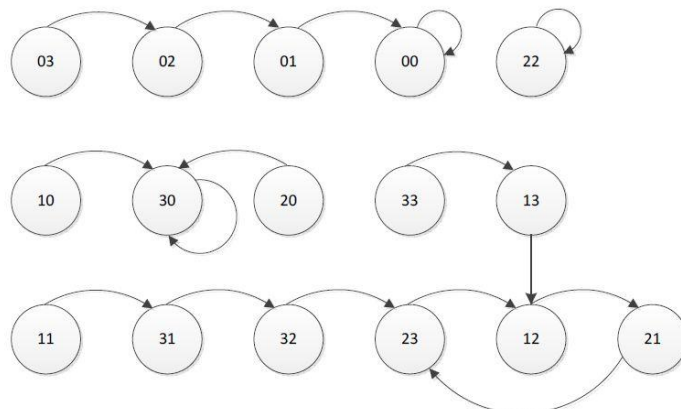
$$N_t^{\dagger\dagger} = \begin{cases} 0, & N_t^{\dagger} = 0 \\ N_t^{\dagger} - 1, & N_t^{\dagger} > K \\ N_t^{\dagger} + 1, & N_t^{\dagger} < K \\ N_t^{\dagger}, & N_t^{\dagger} = K \end{cases}$$

במעבר השני נחשב את האינטראקציה של הפונדקאים והפרזיטואידים

$$N_{t+1} = \begin{cases} 0, & N_t^{\dagger\dagger} = 0 \\ N_t^{\dagger\dagger} + 1, & N_t^{\dagger\dagger} > P_t^{\dagger} \\ N_t^{\dagger\dagger} - 1, & N_t^{\dagger\dagger} < P_t^{\dagger} \\ N_t^{\dagger\dagger}, & N_t^{\dagger\dagger} = P_t^{\dagger} \end{cases}$$

$$P_{t+1} = \begin{cases} 0, & P_t^{\dagger} = 0 \\ P_t^{\dagger} + 1, & P_t^{\dagger} < N_t^{\dagger\dagger} \\ P_t^{\dagger} - 1, & P_t^{\dagger} > N_t^{\dagger\dagger} \\ P_t^{\dagger}, & P_t^{\dagger} = N_t^{\dagger\dagger} \end{cases}$$

בכל החישובים נקטום את התוצאות ב 0 מלמטה וב $mmax$ מלמעלה.
 אם נבחר במערכת בעלת 4 רמות, נקבל מכונת מצבים אוטונומית בעלת 16 מצבים. באיור 75 מוצגת מכונה כזאת עם $K=2$, הספרות בכל מצב מייצגות את הזוג (N, P) .



איור 75 מכונת מצבים של האינטראקציה 4 רמות $K=2$

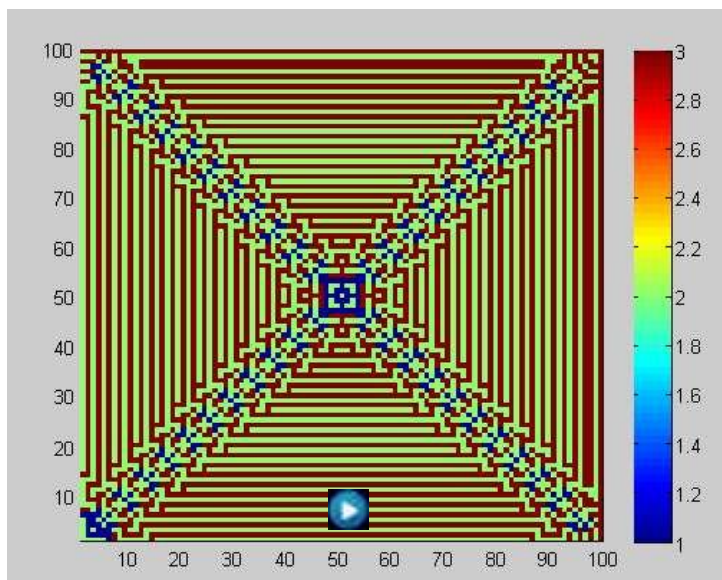
המצבים (00), (22) ו-(30) הם מצבי שיווי משקל. בהעדר פזירה המצבים האלה יציבים.

סימולציה:

נבחר מערך תאים 100×100 , המצב ההתחלתי: בכל התאים $(0,0)$ פרט לתא $(50,50)$ המכיל $(2,2)$,

$$K = 2, mmax = 3$$

מתקבלת התמונה המוצגת באיור 76.



איור 76: $K=2, mmax=3$

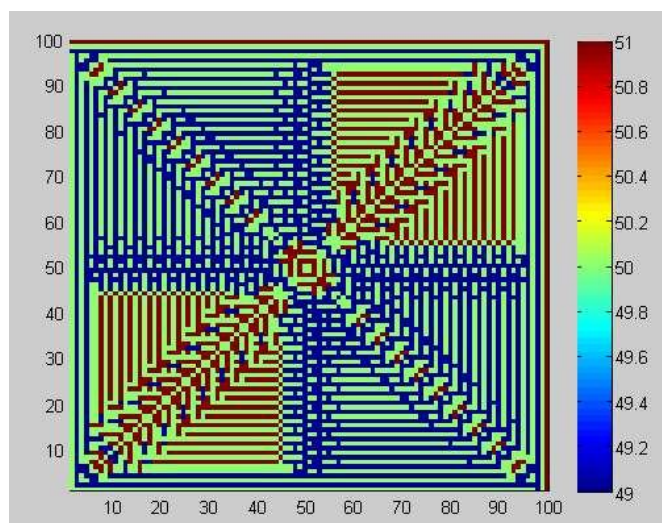
אם נגדיל את מספר הרמות, יהיה קשה לצייר את מכונת המצבים, אבל התמונות שנקבל יהיו בסיבוכיות גדולה יותר.

בצעתי סימולציה של מערך תאים בגודל 100×100 עם 64 רמות. תנאי ההתחלה: בכל התאים $(0,0)$ פרט לתאים במרכז המערך המכילים את המוצג בטבלה 4.

טבלה 4 תנאי התחלה במרכז המערך

	49	50
49	$\begin{pmatrix} (50,10) & (10,50) \\ (10,50) & (50,10) \end{pmatrix}$	
50		

מתקבלת התמונה המוצגת באיור 77. $K = 50, mmax = 63$





איור 77: $K=50, mmax=63$

3.3 מודל פונדקאי/פרזיטואיד גיאומטרי.

במודל הזה הגידול או הירידה בריכוז פונדקאים ופרזיטואידים בתנאים דומים למודל האריתמטי הוא בכפולה של הריכוז במקום תוספת.

יהיו μ_N, μ_P מקדמי ההגירה בהתאמה.

יהי α גורם הגידול של פרזיטואידים.

יהי β גורם הגידול של פונדקאים.

וכמו במודל הקודם K כשר הנשיאה ו $mmax+1$ מספר הרמות

בכל דור מבצעים תחילה את הפזירה בכל תא

$$\begin{cases} N_t^\dagger = N_t(1 - \mu_N) + \mu_N * Average(N)_t \\ P_t^\dagger = P_t(1 - \mu_P) + \mu_P * Average(P)_t \end{cases}$$

$Average(.)_t$ הוא ממוצע הריכוזים בתאים השכנים מעוגל לרמת הקוונטיזציה הקרובה.

השלב הבא הוא "תיקון" של ריכוז הפונדקאים לפי הצפיפות

$$N_t^{\dagger\dagger} = \max \left\{ N_t^\dagger \left(1 + \beta \left(1 - \frac{N_t^\dagger}{K} \right) \right), 0 \right\}$$

וכעת מבוצעת האינטראקציה

$$N_{t+1} = \begin{cases} \beta N_t^{\dagger\dagger} & , N_t^{\dagger\dagger} > P_t^\dagger \\ \frac{1}{\beta} N_t^{\dagger\dagger} & , N_t^{\dagger\dagger} < P_t^\dagger \\ N_t^{\dagger\dagger} & , N_t^{\dagger\dagger} = P_t^\dagger \end{cases}$$

$$P_{t+1} = \begin{cases} \frac{1}{\alpha} P_t^\dagger & , P_t^\dagger > N_t^{\dagger\dagger} \\ \alpha P_t^\dagger & , P_t^\dagger < N_t^{\dagger\dagger} \\ P_t^\dagger & , P_t^\dagger = N_t^{\dagger\dagger} \end{cases}$$

הערכים של P_{t+1}, N_{t+1} קטומים ב 0 וב $mmax$ ונלקח החלק השלם.

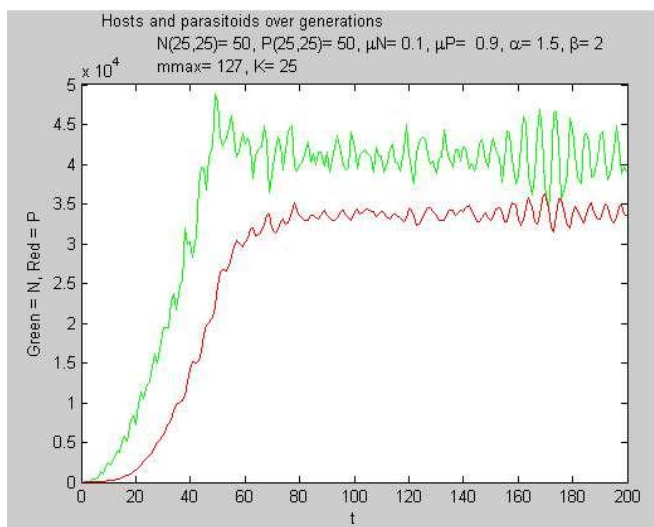
בסימולציה רואים ששינוי קטן בפרמטרים גורם לשינוי משמעותי בצורת פיזור הפונדקאים.

בכל הסימולציות שמוצגות כאן מערך של 50X50 תנאי ההתחלה: תאים ריקים, פרט לתא (25,25)

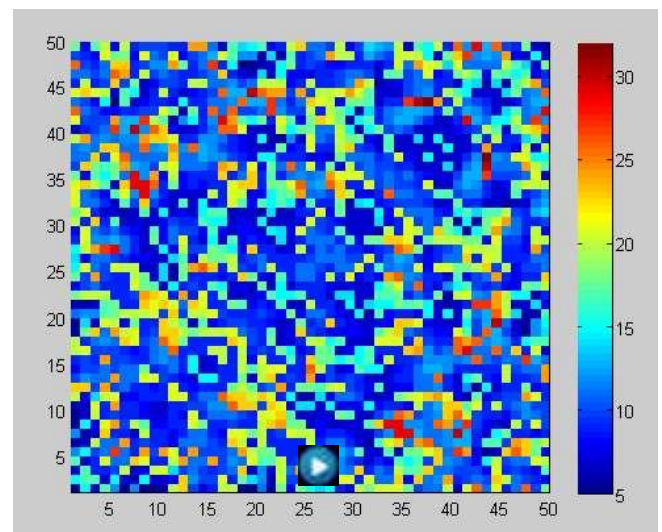
המכיל $(N, P) = (50, 50)$, $mmax = 127$.

באיור 78 מוצג המקרה

μN	μP	α	β	K
0.1	0.9	1.5	2	25



איור 78: התפתחות דורית של סכומי הריכוזים

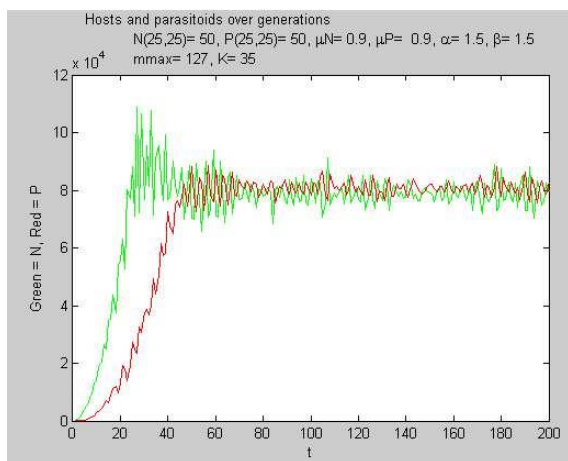


איור 78א: פזור כאוטי

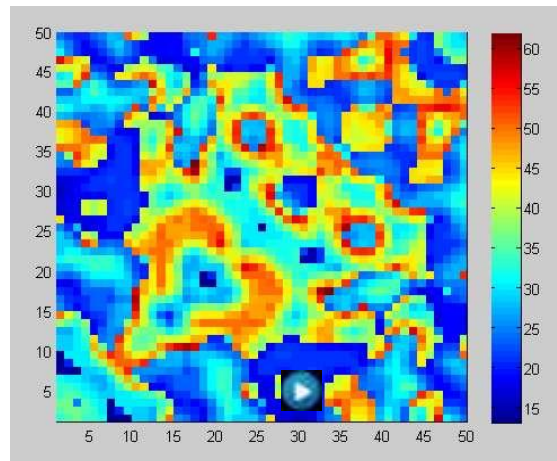
בתהליך יצירת הצורה המערכת עוברת מצורות סימטריות לצורה לכאורה כאוטית. גם סכומי הריכוזים של פרזיטואידים ופונדקאים מתנהג בצורה כאוטית.

באיור 79 מוצג המקרה

μN	μP	α	β	K
0.9	0.9	1.5	1.5	53



איור 79 ב התפתחות דורית של סכומי הריכוזים

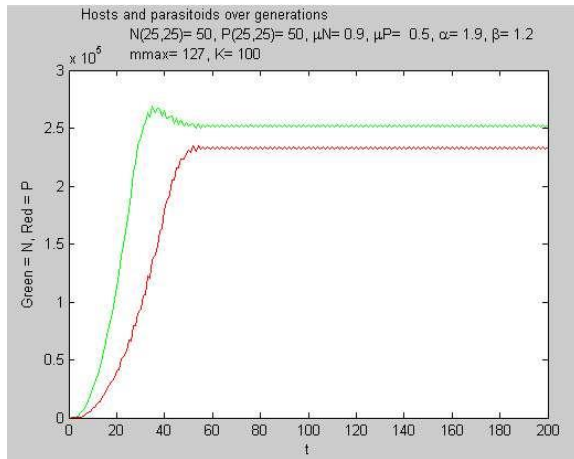


איור 79 א "טשטוש"

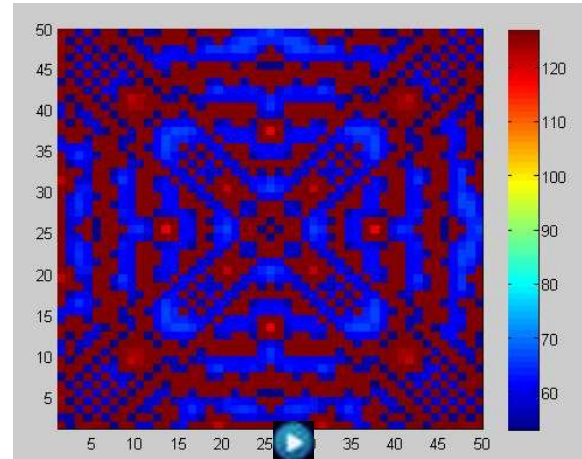
ריכוזי הפונדקאים בתאים סמוכים קרובים זה לזה ולכן מתקבלת תמונה כביכול מחוץ לפוקוס.

באיור 80 מוצג המקרה

μN	μP	α	β	K
0.9	0.5	1.9	1.2	100



איור 80: התפתחות דורית של סכומי הריכוזים



איור 80א: דו מצבי

במקרה הזה מגיעים לתנודה יציבה בין שני מצבים. הריכוז N מפולג באופן בימודאלי סביב 80 ו 120 לכן מתקבלת תמונה כמעט בינארית.

מסקנה:

בעזרת מודל פשוט יחסית ניתן להגיע למערכת בעלת סיבוכיות גבוהה שעשויה לדמות מערכת ביולוגית. דרושה עבודה נוספת כדי להגיע להתאמה ממשית בין תוצאות המודל הזה ותוצאות אמפיריות.

4 סיכום

בעבודה זאת למדתי מעט על הבסיס התיאורטי של הדברה ביולוגית. מטרת ההדברה הביולוגית להשיג שיווי משקל יציב בין אוכלוסית מזיקים לאויביהם הטבעיים כך שאוכלוסית המזיקים תהיה מתחת לסף הכלכלי. חקרתי את מערכת המשוואות של Nicholson-Bailey המוצעת לסימולציה של מערכת פונדקאים/פרזיטואידים והיישום של מערכת המשוואות להדברת מזיקים (פונדקאים) באמצעות אויבים טבעיים מסוג פרזיטואידים. הדברה ביולוגית בשיטה זאת נוסתה בהצלחה במקרים רבים. מניתוח מערכת המשוואות רואים שנקודות השבת שלה לא יציבות ולכן היא לא מיצגת נאמנה את התוצאות האמפיריות. חקרתי מספר פתרונות לשיפור המודל שהוצעו בספרות. חקרתי בעזרת סימולציה מודל מרחבי המחלק את הסביבה לתאים שפונדקאים ופרזיטואידים נודדים ביניהם. ובנוסף חקרתי באופן אנליטי מודל מרחבי מצומצם בן שני תאים. חקירה כזאת לא מצאתי בספרות. חקרתי מערכת בזמן רציף המתאימה לאוכלוסיות שהרביה שלהן לא מוגבלת לעונה מסוימת. חקרתי מודל תלוי צפיפות הדומה למודל הלוגיסטי ובנוסף חקרתי מודל המשלב את התלות בצפיפות והתלות במרחב, גם שילוב כזה לא מצאתי בספרות. בכל אחד מהמודלים המשופרים מקבלים בתנאים מסוימים נקודות שבת יציבות ולכן המודלים עשויים להתאים לסימולציה של מערכת הדברה ביולוגית מעשית. להשלמת התמונה חקרתי מערכת בזמן רציף דומה למערכת תלויה הצפיפות והראתי שמתקבלת המערכת של Lotka Volterra.

כהרחבה נוספת למדתי את נושא אוטומטים תאיים (Cellular Automata) והצעתי שני מודלים אפשריים לסימולציה של מערכת פונדקאים/פרזיטואידים בשיטה זאת.

מסקנות מעניינות

מערכת משוואות שבמודל מעורבב היטב שאין לה נקודת שבת יציבה יוצרת בתנאי התחלה מסוימים תוצאה יציבה במודל מרחבי.

מודלים בזמן רציף מפיקים תוצאות שונות מהמודלים הדיסקרטיים השקולים להם.

אוטומטים תאיים מפיקים תוצאה עם סיבוך דומה למודלים האנליטיים אבל דרושה עבודה נוספת לכויל המודל כדי להגיע לתוצאות דומות באמת.

קשיים עיקריים

הניתוח האנליטי מגלה שהנקודה הטריווילית איננה יציבה, בכל זאת הסימולציה מראה התכנסות לראשית. בהתבוננות במשוואות ברור שרק מסלול שנקודת ההתחלה שלו מהצורה $(0, P)$ יכול להתכנס. ההסבר לתופעה הוא בדיוק הסופי של התכנה, כלומר מספרים קטנים מאוד מוחלפים ל 0. גם בטבע קיים מספר סופי שאם הריכוז ירד מתחתיו (פונדקאי או פרזיטואיד בודד) הריכוז יהיה 0. אם ננסה להכליל את התופעה בסימולציות יש להוסיף פרמטרים שמייצגים את סיפי הריכוזיות של שני המינים. ניסיתי להתמודד עם הבעיה במקום אחד אבל במסגרת העבודה הזאת לא ניתן לחקור את התופעה בכל המקרים שנבדקו.

העבודה שלי הייתה מתמטית עם ניסיון להבין את המשמעות הביולוגית של התוצאות. תוצאות רבות שקבלתי מחייבות התייחסות של מומחה להדברה ביולוגית כדי להעריך את הרלוונטיות שלהן. לא הייתה לי הזדמנות להיוועץ במומחה כזה.

1. Mathematical Models in Biology
Leah Edelstein-Keshet, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada.
 SIAM 2005, unabridged republication of the work first published by Random House, New York, NY, 1988
2. The Spatial Dynamis of Host-Parasitoid Systems
N.H. Commins; M.P. Hassell; R.M. May
 The journal of Animal Ecology, Vol. 61, No. 3. (Oct., 1992), pp. 735-748
http://www.jstor.org/The_Spatial_Dynamics_of_Host-Parasitoid_Systems
3. עיונים בחקלאות אורגנית, חוברת לקורס יסודות חקלאות אורגנית, ינואר 2006
 ליקט וערך אורי אדלר, מדריך לחקלאות אורגנית
4. שכירי חרב פרוקי-רגליים : שימוש בחרקים להדברת מזיקים: ז'ר שמעון שטיינברג
 הספרייה הוירטואלית של מטה <http://lib.cet.ac.il/pages/item.asp?item=4071>
5. חלון פתוח לחרקים - הקרדינל נגד הנזירה
Amir Weinstein
insectour.blogspot.co.il/2010_12_01_archive.html#axzz2sM7Lbh7h
6. An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution, Time and Space, Second Edition.
Michael Gillman, Department of Biological Sciences, The Open University, Walton Hall, Milton Keynes.
 John Wiley & Sons, 2009
7. A New Kind of Science. *Wolfram, Stephen*, Wolfram Media, Inc., May 14, 2002. [ISBN 1-57955-008-8](https://doi.org/10.1002/9781119197095)
8. An Introduction to Difference Equations Third Edition, *Saber Elaydi*
 Department of Mathematics, Trinity University, San Antonio, Texas 78212, USA, 2005 Springer Science+Business Media, Inc.