

STABILITETI I SISTEMEVE TË NDËRVEPRIMIT TË SPECIEVE NËPËRMJET MODELEVE DISKRETE DHE HIBRIDE

MALVINA MARKU., MARGARITA IFTI.

Universiteti i Tiranës, Fakulteti i Shkencave të Natyrës, Departamenti i Fizikës
e-mail: malvina.marku@fshn.edu.al

Përmbledhje

Në këtë punim studionet një model i thjeshtuar pre-grabitqar me dy specie, si model i përgjithësuar Lotka-Volterra, dhe prezantohet modelimi i këtij sistemi me anë të modeleve diskrete Booleane dhe hibride pseudo-diferenciale (PLDE). Rezultatet e simulimeve numerike tregojnë se, ndërsa zgjidhja në hapësirën e vazhduar parashikon ekzistencën e një pike fikse globalisht të qëndrueshme dhe lëkundjen e popullatave të specieve rreth kësaj pike, ekzistenca dhe natyra e pikës fikse sipas modelit Boolean dhe hibrid PLDE ruhet. Gjithashtu, modelet diskrete përshkruajnë (cilësisht) sjelljen e sistemit në kushtet e deficencave të specieve, të parashikuara edhe nga modeli i vazhduar. Megjithatë, modelet diskrete nuk arrijnë të përshkruajnë rritjen eksponenciale, të presë në mungesë të grabitqarëve, si dhe ekzistencën e pikës fikse $(0,0)$, të parashikuar nga modeli i vazhduar. Nëpërmjet këtij punimi synojmë të provojmë saktësinë e modeleve diskrete Booleane dhe hibride, si një metodë efikase në studimin kualitativ të sistemeve të mëdha, të modeluara si modele të përgjithësuara Lotka-Volterra.

Fjalëkyçe: Sistemet pre-grabitqar, modelet diskrete, pika fikse, modeli hibrid, lëkundje.

Abstract

In this study, we consider a simplified prey-predator system of two species, as a generalized Lotka-Volterra model, and introduce the discrete Boolean and piecewise differential equation (hybrid-PLDE) model of this system. The numerical results show that, while the stability analysis in the continuous space predicts the existence of a globally stable fixed point as well as oscillations around this point, the existence and the nature of the fixed point in the Boolean and hybrid-PLDE model is conserved. We also show that the discrete and hybrid models successfully describe the system behaviour in the deficiencies of species, as predicted in the continuous model. Even so, the discrete models fail to capture the exponential growth of the prey in the predator deficiency condition as well as the existence of the null fixed point. Through this study, we aim to prove the qualitative accuracy of the Boolean and hybrid models in qualitatively analysing of large ecological system, modelled as the generalized Lotka-Volterra systems.

Key words: Prey-predator systems, discrete models, fixed point, hybrid models, oscillations.

Hyrje

Që prej formulimit të modelit të ndërveprimit të specieve nga Lotka dhe Volterra (Lotka, 1926) (Volterra, 1926), mjaft sisteme të tjera u përshkruan si sisteme ndërveprimi pre-grabitqar, simbioze ose konkurrence. Në ekonomi dhe politikë, një përshkrim i tillë vërehet në ndërveprimet midis kompanive ose partive politike konkurruese; në sistemet biologjike rregullatore, modeli i ndërveprimit të specieve përshkruan veprimin e faktorëve rregullues në aktivitetin e gjeneve dhe sintezën e proteinave (Vallino, 2010; Marku, *et al.*, 2017; Ifti & Bergersen, 2014). Megjithëse dinamika e modeleve Lotka-Volterra është tashmë e mirë-studiuar. Studime të fundit hedhin dritë mbi sjelljen e tyre në rastet e sistemeve me numër të madh speciesh (Allesina & Tang, 2015; Allesina & Tang, 2012), si dhe studimin e topologjisë së sistemit me anë të teorisë rrjetore (Jain & Krishna, 2001).

Në paraqitjen rrjetore të sistemeve rregullatore/ekologjike, komponentët e një sistemi përbëjnë nyjet ndërkohë që ndërveprimet mes tyre paraqiten nëpërmjet lidhjeve. Sipas llojit të sistemit të konsideruar, lidhjet mund të jenë të drejtuara ose jo; në sistemet rregullatore, nyjet janë të orientuara, duke treguar veprimin e një komponenti mbi komponentët e tjerë dhe drejtimin e përhapjes së informacionit ose të masës. Paraqitja rrjetore e sistemeve rregullatore/ekologjike mundëson analizën strukturore (që jep të dhëna mbi organizimin, heterogjenitetin dhe shpejtësinë e shpërndarjes së informacionit) dhe modelimin e dinamikës së rrjetit (që analizon evolucionit kohor të përqendrimit të komponentëve) (Robeva, 2015).

Në varësi të përshkrimit të gjendjes së nyjeve, modelet e studimit të dinamikës së sistemeve rregullatore/ekologjike mund të ndahen të tri kategori (Saadatpour & Albert, 2013): (1) *modelet e vazhduara* (Novak & Tyson, 2004; Novak, *et al.*, 2001), (2) *modelet diskrete* (Kauffman, 1993; Thomas, 1979) dhe (3) *modelet hibride* (Glass, 1975). Modelet e vazhduara, të paraqitura me anë të një sistemi ekuacionesh diferencialë të funksioneve të përqendrimit të çdo komponenti, përbëjnë metodën më të saktë të studimit të dinamikës së sistemit; megjithatë, aplikimi i këtyre modeleve në sisteme reale kufizohet nga mungesa e informacionit mbi llojet dhe kinetikën e ndërveprimeve ndërmjet komponentëve. Nga ana tjetër, modelet diskrete, si modelet Booleane dhe modelet logjike, sigurojnë një analizë cilësore të sjelljes së sistemit, pa pasur nevojën e njohjes së parametrave të ndërveprimeve. Modelet hibride u zhvilluan për të lidhur dy klasat e modeleve, në të cilët, çdo komponent karakterizohet nga një variabël diskret dhe një variabël i vazhduar. Zgjedhja e modelit të studimit të dinamikës së sistemit do të varet tërësisht nga sasia e informacionit të disponueshëm mbi komponentët, llojet e ndërveprimeve ndërmjet tyre dhe parametrat kinetikë të ndërveprimeve.

Modeli i përgjithësuar i ndërveprimit të specieve

Dinamika e një sistemi të ndërveprimit të specieve varet drejtpërdrejt nga mënyrat e ndërveprimit. Në përgjithësi, ndërveprimi i specieve përbën një rrjet mjaft kompleks – *rrjeti trofik*. Tre tipet kryesorë të ndërveprimit të specieve janë (Bazykin, 1998):

1. $(++)$ – protokooperim, mutualitet ose simbiozë;
2. $(--)$ – inhibim i përbashkët konkurrues, ose konkurrencë për një objektiv të përbashkët;
3. $(+-)$ – ndërveprimet grabitqar-pre ose parazit-trup.

Për një sistem prej N speciesh, shpejtësia e ndryshimit të densitetit të secilës specie përkaktohet nga efektet e çdo specieje tjetër në sistem (Takeuchi, 1996):

$$\dot{x}_i = x_i^\alpha \left(b_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} x_j^\beta \right), i = 1, 2, \dots, N \quad (1)$$

ku b_i është koeficienti i rritjes së brendshme të species X_i ndërsa a_{ij} paraqet efektin e species X_j mbi specien X_i . I zbatuar fillimisht në rastin 2-përmasor mbi një model peshkimi, ekuacioni (1) përbën modelin e përgjithësuar *Lotka-Volterra* (1926) (Lotka, 1926; Volterra, 1926; Boccara, 2010). Termi i parë në relacionin (1) paraqet shpejtësinë e ndryshimit të densitetit të species X_i në mungesë të specieve të tjera në sistem, ndërkohë që termi i fundit paraqet efektin e diversitetit në sistem, në një prej rasteve të bashkëveprimit të specieve. Matrica $A = (a_{ij})$ quhet *matrica e komunitetit* ose *matrica e ndërveprimit* dhe shenjat e elementëve të saj përcaktohen nga lloji i ndërveprimit. Elementët e diagonales së matricës A janë, zakonisht, elementë jozero dhe paraqesin kufizueshmërinë e rritjes së pafundme të densitetit.

Hapësira e gjendjes e ekuacionit (1) është ortanti pozitiv

$$\mathbb{R}_+^N = \{x = (x_1, x_2, \dots, x_N) \in \mathbb{R}^N | x_i \geq 0, \forall i = 1, 2, \dots, n\} \quad (2)$$

Hapësira \mathbb{R}_+^N është invariante, pra, çdo zgjidhje në \mathbb{R}_+^N mbetet në këtë hapësirë për të gjithë intervalin e kohës në të cilën është përcaktuar zgjidhja x^* e $\dot{x} = f(x) = 0$.

Për sistemet e llojit $\dot{x}(t) = f(x(t))$, stabiliteti i pikës fikse mund të studiohet në mënyrë të drejtpërdrejtë nëpërmjet funksioneve të Lyapunov-it (1892) (Lyapunov, 1992), të përpiluar fillimisht për studimin e stabilitetit të lëvizjes, për të evituar zgjidhjen e ekuacionit diferencial me anë të integritit, duke përdorur funksionet skalarë (energjitikë) $V(x)$ të tillë që

$V(\mathbf{x}^*) = 0$ dhe $V(\mathbf{x}) > 0, \mathbf{x} \in]0, r[(r > 0), \mathbf{x} \neq \mathbf{x}^*$ (Grilli, et al., 2017) (Bhatia & Szegö, 1967).

Baseni i tërheqjes së pikës *asimptotikisht të qëndrueshme* përkufizohet si bashkësia e kushteve fillestare të sistemit, për të cilat trajektorët e sistemit konvergjojnë në pikën pikse. Pika e ekuilibrit, për të cilën baseni i tërheqjes përbën të gjithë hapësirën e gjendjeve, quhet *pikë globalisht stable*. Në termat e funksionit të Lyapunov-it, pika fikse është globalisht stable nëse $V(\mathbf{x})$ është pozitivisht i përcaktuar në hapësirën e gjendjeve, $V(\mathbf{x}) \rightarrow \infty$ kur $\|\mathbf{x}\| \rightarrow \infty$ dhe $\dot{V}(\mathbf{x}) < 0$ në gjithë hapësirën e gjendjeve.

Dinamika dhe stabiliteti i sistemeve ekologjike është studiuar gjerësisht në rastet deterministike (ligji i veprimit të masave) dhe perturbative (ekuacioni Fokker – Planck, ekuacioni i përgjithësuar, ekuacioni Langevin) (Takeuchi, 1996; Allesina & Tang, 2012), ndërkohë që disa modele të sistemeve ekologjike kanë analizuar edhe efektet evolutive (zhvendosje gjenetike, mutacion) dhe efektet termodinamike (difuzion, emigrim) (Ifti & Bergersen, 2014; Duty, 2000). Sjellja e sistemit është tashmë e njohur dhe pranon zgjidhje periodike, siç është treguar fillimisht nga Volterra, ndërkohë që paraqitja e sistemit me anë të grafeve është përdorur nga (Jain & Krishna, 2001) për të analizuar stabilitetin e sistemit, duke studiuar spektrin e vlerave vetjake të matricës së ndërveprimit, pa nevojën e zgjidhjes së ekuacioneve diferenciale (Allesina & Tang, 2015).

Modelet Booleane

Modelet Booleane të studimit të dinamikës së sistemeve rregullatore u formuluan nga Kauffman (Kauffman, 1993), i nxitur nga vëzhgimi i mjaft proceseve qelizore dhe biokimike, të cilat karakterizoheshin nga një përgjigje *sigmoide* ndaj sinjaleve të ndryshme (Jacob & Monod, 1961). Në thelb, një rrjet Boolean përbëhet prej N variablash (komponentësh) X_i , gjendjet binare të të cilëve, $x_i \in \{0,1\}, i = 1,2, \dots, N$, në çdo hap kohor t , përcaktohen nga veprimi i komponentëve rregullues, nëpërmjet funksioneve Booleanë, $f_i: \{0,1\}^N \rightarrow \{0,1\}$:

$$x_i(t+1) = f_i(x_{i_1}(t), x_{i_2}(t), \dots, x_{i_{m_i}}(t)) \quad (3)$$

ku m_i tregon numrin e rregullatorëve të komponentit X_i , veprimi i të cilëve paraqitet me anë të operatorëve Booleanë AND, OR (aktivizim) dhe NOT (inhibim) (Bower & Bolouri, 2004; Robeva, 2015; Saadatpour & Albert, 2013). Bashkësia e të gjitha gjendjeve të mundshme dhe kalimeve ndërmjet tyre përbëjnë *hapësirën e gjendjeve*, paraqitja grafike e së cilës përbën *grafin e kalimit të gjendjeve*, nyjet e të cilit përfaqësojnë gjendjet e mundshme të sistemit, ndërsa lidhjet përfaqësojnë kalimet e lejuara ndërmjet tyre, të përcaktuara nga funksionet Booleanë. *Gjendja* e sistemit është një sekuençë e renditur vlerash binare (1 dhe 0), secila prej të cilave shpreh gjendjen e

secilit komponent. Grafikisht, bashkësia e të gjitha gjendjeve dhe kalimet e lejuara ndërmjet tyre paraqiten me anë të një N -kubi (hiperkub të përmasës së N -të). Një N -kub Boolean përmban 2^N kulme dhe $N \times 2^{N-1}$ lidhje. Karakteristika kryesore e rrjetave Booleane është hapësira e fundme e gjendjeve, ç'ka implikon karakterin deterministik të sistemit, i cili, eventualisht, do të kthehet në një prej gjendjeve të mëparshme, ose do të lëkundet ndërmjet një grupi gjendjesh. Këto gjendje përkufizohen si *tërheqësit dinamikë (pikë fikse ose cikël limit)* të rrjetit Boolean, ndërkohë që bashkësia e gjendjeve që konvergjojnë drejt tërheqësit përbëjnë *basenin e tërheqjes*. Perioda e ciklit limit përkufizohet si numri i gjendjeve në të cilat lëkundet sistemi dhe varion nga 1 (pika fikse) në 2^N (e gjithë hapësira e gjendjeve përbën një cikël limit) (Kauffman, 1993).

Modeli Boolean është model diskret, pra, koha është diskrete dhe implicite. Në parim, koha mund të implementohet në dy metoda kryesore: (i) *metoda sinkrone* dhe (ii) *metoda asinkrone*. Gjendjet pasardhëse të çdo komponenti dhe, në këtë mënyrë, gjendjet pasardhëse të sistemit, do të gjenerohen sipas algoritmit të metodës së përdorur (Robeva, 2015). Është e rëndësishme të theksohet se, për shkak të natyrës rastësore të përzgjedhjes së permutimeve ose nyjeve për të cilat gjenerohet gjendja pasardhëse në çastin $t + 1$, grafet e kalimit të gjendjeve me metodat asinkrone shoqërohen edhe me analizën e zinxhirëve të Markovit (Grinstead & Snell, 2012).

Modelet hibride

Në sistemet rregullatore, varësia e shpejtësisë së sintezës së një komponenti të sistemit nga përqendrimi i rregullatorëve të tij, jepet, në trajtë të përgjithshme, me anë të funksionit:

$$\frac{d\bar{x}_i}{dt} = \lambda_i f_i(\bar{x}_1 \bar{x}_2 \dots \bar{x}_N) - \gamma_i \bar{x}_i, \quad i = 1, 2 \dots N \quad (4)$$

ku λ_i dhe γ_i janë, përkatësisht, konstantet e prodhimit dhe zbrërthimit të komponentit X_i ndërsa funksionet $f_i(x) : \mathbb{R}_+^N \rightarrow \mathbb{R}_+$ paraqesin varësinë e shpejtësisë së sintezës së një komponenti X_i nga komponentët e tjerë në sistem. Përqendrimet jo-negative (të vazhduara) \bar{x}_i , në mjaft raste, ndjekin një kurbë sigmoidale, të shprehur me anë të funksionit të Hill-it:

$$f_i^H = \frac{\lambda_i \bar{x}_i^{n_i}}{\theta_i^{n_i} + \bar{x}_i^{n_i}} \quad (5)$$

ku θ_i ($\theta_i < \lambda_i/\gamma_i$) përbën një përqendrim *prag* ndërsa n_i është koeficienti i Hill-it të komponentit X_i . Për shkak të kësaj sjelljeje me hop, funksionet f_i përafrohen me funksionet Booleane F_i ndërsa përqendrimet e vazhduara \bar{x}_i zëvendësohen me analoget e tyre logjike x_i ; në këtë mënyrë, ekuacioni (4) shkruhet

$$\frac{d\bar{x}_i}{dt} = \lambda_i F_i(x_1, x_2, \dots, x_N) - \gamma_i \bar{x}_i, \quad i = 1, 2 \dots N \quad (6)$$

ku $F_i(\mathbf{x}): \mathbb{R}_+^N \rightarrow \{0,1\}$ është funksioni Boolean i rregullimit të sintezës së komponentit X_i . Funksionet $F_i(\mathbf{x})$ japin kushtet nën të cilët komponenti X_i prodhohet me koeficient sinteze λ_i ; këto kushte mund të paraqiten si kombinim i funksioneve shkallë $s^+, s^-: X \times \mathbb{R}_+^N \rightarrow \{0,1\}$, ku

$$s^+(x_i, \theta_i) = \begin{cases} 1, & x_i > \theta_i \\ 0 & x_i < \theta_i \end{cases}, \quad s^-(x_i, \theta_i) = 1 - s^+(x_i, \theta_i) \quad (7)$$

Kështu, nëse në një çast kohe t , $x_i < \theta_i$ dhe $F_i = 0$, atëherë $\dot{x}_i < 0$ dhe x_i do të qëndrojë gjithnjë më i vogël se θ_i . Në të kundërt, nëse $F_i = 1$, atëherë $\dot{x}_i > 0$ dhe x_i mund të kalojë vlerën e përqendrimit prag. Për analogji me këtë model, ekuacioni (6) shkallëzohet në intervalin $[0,1]$, duke supozuar se $\max x_i = \alpha_i = \frac{\lambda_i}{\gamma_i} > \theta_i$; në këtë mënyrë, çdo komponent do të karakterizohet nga një parametër sinteze-degradimi:

$$\frac{dx_i}{dt} = \alpha_i (F_i(\bar{x}_1 \bar{x}_2 \dots \bar{x}_N) - \bar{x}_i), \quad i = 1, 2 \dots N \quad (8)$$

Dinamika e një sistemi rregulator të modeluar me anë të modeleve hibride mund të studihet në hapësirën fazore N -përmasore $\Omega = \Omega_1 \times \Omega_2 \times \dots \times \Omega_N$, ku, secila $\Omega_i = \{x_i \in \mathbb{R}_+ \mid 0 \leq x_i \leq \max x_i\}$, ndërkohë që kushtet e ekuilibrit dhe stabilitetit sistemit mund të gjenden në (Saadatpour & Albert, 2016; Grogard, et al., 2007; Casey, et al., 2006; Jong, et al., 2004).

Modelimi i një sistemi pre-grabitqar me anë të modelit Boolean dhe hibrid

Në këtë studim, është paraqitur një sistem Lotka-Volterra pre-grabitqar, i studiuar hollësisht në (Strogatz, 1994). Modeli ‘*lepujt kundër dhelprave*’ paraqitet me ekuacionet

$$\dot{L} = aL - bLD \quad (9)$$

$$\dot{D} = -cD + dLD$$

ku $L(t)$ dhe $D(t)$ janë popullsitë, përkatësisht, të lepujve dhe dhelprave. Parametrat e ndërveprimit a, b, c, d janë pozitivë dhe sjellja e sistemit përcaktohet nga madhësitë e tyre relative. Konkretisht, a përcakton shpejtësinë e rritjes së lepujve, b përcakton probabilitetin që një lepur të gjuhet nëse ndeshet nga një dhelprë (duke supozuar se lepujt mund të vdesin vetëm nëse gjuhen nga dhelprat), c paraqet shpejtësinë e vdekjes së dhelprave (për shkak të sëmundjeve, ose shkaqeve të tjera natyrore) ndërsa d paraqet shpejtësinë e “shndërrimit” të lepuve në dhelpra (këto të fundit gjuajnë lepuj dhe riprodhohen), nëse këto të fundit arrijnë të gjuajnë lepuj.

Modeli i mësipërm është mjaft i thjeshtëzuar dhe praktikisht joreal. *Së pari*, modeli nuk merr në konsideratë kapacitetin mbartës të mjedisit, për shembull, nëse nuk ka dhepra, modeli supozon se popullata e lepujve do të rritet pambarimisht në mënyrë eksponenciale. *Së dyti*, modeli supozon se popullata e dhelprave do të shuhet nëse nuk ka lepuj, pra, dhelprat nuk kanë asnjë burim tjetër ushqimi. *Së treti*, modeli supozon se çiftimi i dhelprave dhe i lepujve ndodh në çdo periudhë të vitit (në të vërtetë, lepujt dhe dhelprat kanë sezone të ndryshëm çiftimi) si dhe nuk merr në konsideratë një nivel prag të popullatave nën/mbi të cilin speciet do të zhduken/rriten.

Për të studiuar dinamikën e sistemit, është e volitshme që sistemit të sillet në

trajtën pa përmasa duke përdorur madhësitë $x = \frac{d}{c}L$ dhe

$y = \frac{b}{a}D, \tau = at, \mu = \frac{c}{a}$; në këtë mënyrë, sistemi (1) paraqitet në formën:

$$\dot{x} = x(1 - y) \quad (10)$$

$$\dot{y} = \mu y(x - 1)$$

Pikat fikse të sistemit merren nga zgjidhja e sistemit të ekuacioneve

$\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$, nga e cila shihet ekzistenca e dy pikave fikse: $\mathbf{x}_1^* = (0,0)$ dhe

$\mathbf{x}_2^* = (1,1)$. Mund të tregohet lehtë se pika \mathbf{x}_2^* është një qendër jolineare (Strogatz, 1994); në fakt çdo trajektore në kuadratin e parë orbiton rrotull

$(1,1)$, me përjashtim të trajktoreve që nisin nga boshtet koordinative, të cilat divergjojnë në infinit sipas atij boshti. Kjo mund të vërtetohet duke treguar

se $(1,1)$ paraqet një *minimum global* (Takeuchi, 1996) dhe se çdo vlerë

$V(x, y)$ është e kufizuar në kuadratin e parë.

Disa nga hipotezat fillestare të evolucionit të specieve në sistem janë:

- Preja rritet pambarimisht, nëse numri i tyre nuk kontrollon
- Mbijetesa e grabitqarëve varet nga prania e presë
- Ritmet e ngrënies së presë nga grabitqarët varen nga probabiliteti që një grabitqar të takojë një pre
- Shpejtësia e rritjes së popullsisë së grabitarëve është proporcionale me sasinë e ushqimit të konsumuar (shpejtësia e gjuetisë)

Duke u bazuar në sistemin ⁽¹⁾ funksionet Booleanë të specieve do të përshkruajnë dinamikën e popullatave të tyre me anë të operatorëve Booleanë AND, OR dhe NOT. Konkretisht, veprimi i lepujve në popullatën e dhelprave është pozitiv, ndërkohë që veprimi i dhelprave mbi popullatën e lepujve është negativ dhe shoqërohet me operatorin NOT. Modeli Boolean i

sistemit (1) dhe ekuacionet Booleane¹ dhe hibride të lepujve dhe dhelprave paraqiten në figurën 1.

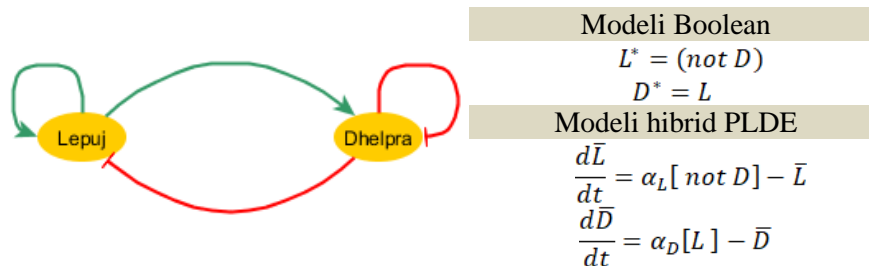


Figura 1: Modeli Boolean i sistemit lepuj – dhelpra: \rightarrow tregon veprim pozitiv ndërsa \dashv tregon veprim negativ.

Simulimi i sistemit sipas metodës sinkrone tregon se hapësira e gjendjeve karakterizohet nga një pikë fikse: (1,1) (Figura 2, a). Rasti më i thjeshtë: $L^* = \text{not } D; D^* = L$ paraqitet në figurën 2, b.

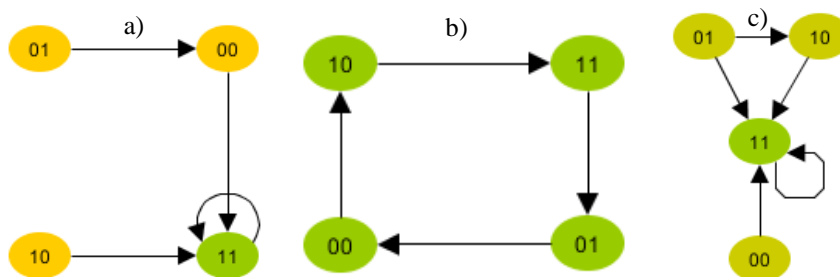


Figura 2: Grafi i kalimit të gjendjeve për modelin pre-grabitqar, sipas ekuacioneve Booleane të Figura 1.

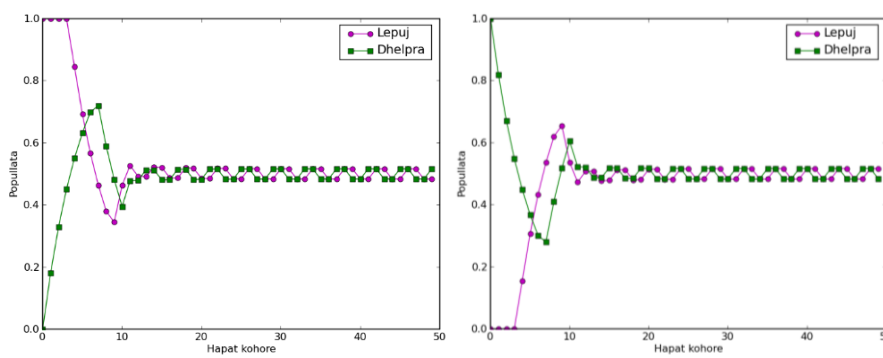


Figura 3: Stabiliteti i modelit pre-grabitqar, sipas modelit hibrid PLDE

¹ Për shkak të fokusimit në stabilitetin e sistemit, simulimet numerike në modelin Boolean janë kryer vetëm për metodën sinkrone të gjenerimit të gjendjeve. Theksojmë se, pika fikse, duke qenë invariante ndaj kohës, nuk varet nga metoda e përdorur për gjenerimin e gjendjeve pasardhëse.

Vlefshmëria e modelit kërkon testimin e hipotezave të parashikuara nga modeli i vazhduar. Konkretisht, në mungesë të dhelprave, pritet që popullata e lepujve të rritet pambarimisht, pra, për $D = OFF$, pritet që $L = 1$. Ndërkohë që, në mungesë të lepujve, popullata e dhelprave do të zhduket (është supozuar që lepujt janë burimi i vetëm i ushqimit për dhelprat), pra, për $L = OFF$, pritet që $D = 0$. Vërtet, duke u bazuar në ekuacionet Booleane, është e qartë se për $D = OFF$, popullata e lepujve do të jetë rritet përherë, pasi $L = not D = 1$, ndërkohë që për $L = OFF$, popullata e dhelprave do të shuhet, pasi $D = L = 0$.

Është e rëndësishme të theksohet se, për shkak të hapësirës së fundme dhe karakterit diskret të gjendjeve, modeli Boolean nuk mund të përshkruajë rritjen e pafundme të lepujve në mungesë të dhelprave ($L = 1$), si dhe ekzistencën e pikës fikse $(0,0)$. Ky kufizim vjen si pasojë e përafrimit të popullatave me 0 dhe 1 nëse vlerat e tyre kalojnë një nivel prag.

Në të njëjtën mënyrë, simulimi i sistemit me anë të modelit hibrid PLDE, për 100 simulime dhe 100 hapa kohorë në kushtet e normale (grafikët në blu) dhe të rasteve $D = OFF$ dhe $L = OFF$ (grafikët në jeshile) jepen në figurat 4 dhe 5.

Edhe në këtë rast, vihet re se rezultatet e simulimeve numerike përputhen plotësisht me hipotezat e modelit të vazhduar. Kështu, ndërsa popullata e lepujve dhe dhelprave lëkundet në kushtet normale ekologjike, mungesa e tyre çon, përkatësisht, në rritjen ekponenciale të lepujve (mungojnë dhelpra) ose në shuarjen e popullatës së dhelprave (mungojnë lepuj).

Për të përfshirë veprimin jolinear të ndërveprimit ndërmjet specieve, sistemi u modelua duke rishkruar ekuacionet Booleane, me një shkallë më të lartë kompleksiteti:

Modeli i vazhduar	Modeli Boolean	
$\dot{L} = aL - bLD$	$L^* = L \text{ or } not (L \text{ and } D)$	(11)
$\dot{D} = -cD + dLD$	$D^* = (L \text{ and } D) \text{ or } not D$	

Simulimet numerike sipas modelit Boolean tregojnë se sistemi karakterizohet nga e njëjta pikë fikse $(1,1)$ (Figura 2, c), ç'ka nënkupton bashkë-ekzistencën e specieve, në të njëjtën hapësirë.

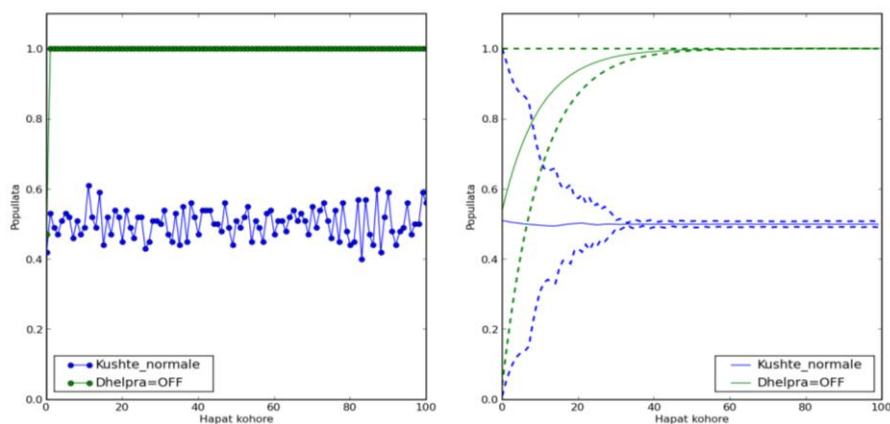


Figura 4: Rezultatet numerike të sistemit në kushte normale dhe $D = OFF$. (majtas) Intervali i vlerave dhe mesatarja sipas 100 simulimeve.

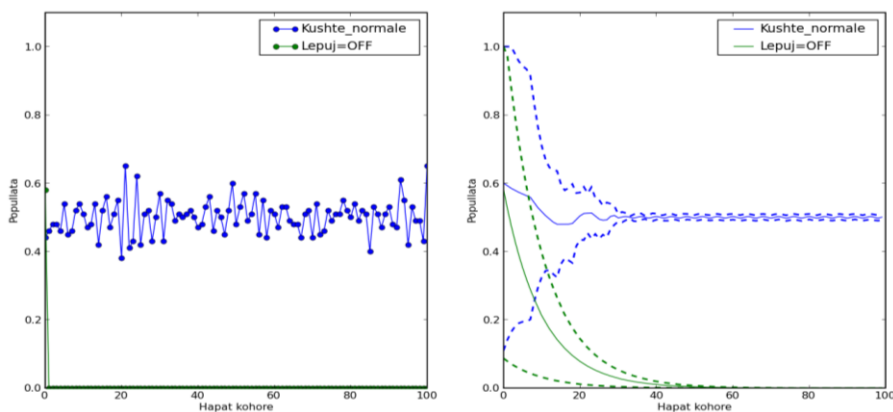


Figura 5: Rezultatet numerike të sistemit në kushte normale dhe $L = OFF$. (majtas) Intervali i vlerave dhe mesatarja sipas 100 simulimeve.

Rezultatet dhe diskutimi

Studimi i sistemeve të përgjithësuara Lotka-Volterra përbën një rëndësi të veçantë, për shkak të aftësisë përshkruese të mjaft sistemeve të tjera ndërvepruese. Megjithë thjeshtësinë e implementimit të tyre, studimi i sistemeve me numër të madh specimesh mbart vështirësi matematikore (për shkak të jolinearitetit të ndërveprimeve) dhe mungesë njohurish mbi parametrat e ndërveprimit ndërmjet specieve. Për të tejkaluar këtë vështirësi, modelet diskrete Booleane paraqesin thjeshtësinë e zbatimit, në kushtet e mungesës së plotë të informacionit kinetik sistemit. Nga ana tjetër, modelet hibride rrisin shkallën e kompleksitetit duke përfshirë të dhëna sasiore mbi vlerat e popullatat të specieve – të quajtura *gjendje treshe* (i ulët, mesatar, i

lartë) – të cilat sigurojnë informacione më të detajuara, që nuk mund të vërehen në modelet diskrete.

Parashikimet e modelit të vazhduar mbi sjelljen e një sistemi të thjeshtuar pre-grabitqar në kushte normale dhe deficiente, konkretisht, sjellja oshiluese, rritja eksponenciale e presë në mungesë të grabitqarit apo zhdukja e grabitqarëve në mungesë të presë, duket se vërtetohen (cilësisht) edhe në modelin Boolean dhe hibrid PLDE. Megjithë këtë, modelet nuk arrijnë të përshkruajnë sjelljen sasiore të sistemit në kushte deficiente.

Modelet diskrete përbëjnë një mënyrë të efektshme studimi të sistemeve në kushtet e mungesës së njohurive kinetike të ndërveprimeve ose të sistemeve të mëdha, me një shkallë të lartë kompleksiteti, duke siguruar një përshkrim të kualitativ të sjelljes së tyre në kushte të ndryshme perturbative.

Literatura

- Allesina, S. & Tang, S. (2015): The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective. *Population Ecology*, vëll. 57(1), 63-75
- Bazykin, A. D. (1998): *Nonlinear dynamics of interacting species*. Singapore: World Scientific
- Bhatia, N. P. & Szegő, G. P. (1967): *Dynamical systems: stability theory and applications*. Springer
- Boccaro, N. (2010): *Modeling complex systems*. New York: Springer Science & Business Media
- Bower, J. M. & Bolouri, H. (2004): *Computational modeling of genetic and biochemical networks*. MIT Press
- Buchanan, M. Et.al (2010): *Network in cell biology*. Cambridge: Cambridge University Press
- Casey, R., Jong, H. D. & Gouzé, J.-L. (2006): Piecewise-linear models of genetic regulatory networks: equilibria and their stability. *Journal of mathematical biology*, vëll. 52(1), 27-56
- Dahleh, M., Dahleh, M. A. & Verghese, G. (2004): *Lectures on dynamic systems and control*. A+A, vëll. 4(100), 1-100
- Duarte, N. C. etj. (2007): Global reconstruction of the human metabolic network based on genomic and bibliomic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vëll. 104(6), 1777-1782
- Duty, T. L. (2000): *Broken symmetry and critical phenomena in population genetics: the stepping-stone model*. Doctoral dissertation, University of British Columbia
- Glass, L. (1975): Combinatorial and topological methods in nonlinear chemical kinetics. *The Journal of chemical physics*, vëll. 63(4), 1325 - 1335
- Goh, B.-S. (1980): *Management and analysis of biological populations*. New York: Elsevier Scientific Publishing

- Goh, B. S. & Jennings, L. S. (1977): Feasibility and stability in randomly assembled Lotka-Volterra models. *Ecological Modelling*, vëll. 3(1), 63 - 71
- Gouzé, J.-L. & Sari, T. (2002): A class of piecewise linear differential equations arising in biological models. *Dynamical systems*, vëll. 17(4), 299-316
- Grilli, J., Barabás, G., Michalska-Smith, M. J. & Allesina, S. (2017): Higher-order interactions stabilize dynamics. *Nature*, vëll. 548(7666), 210
- Grinstead, C. M. & Snell, J. L. (2012): *Introduction to probability*. American Mathematical Soc
- Grognard, F., Jong, H. D. & Gouzé, J.-L. (2007): Piecewise-linear models of genetic regulatory networks: theory and example. *Biology and Control Theory: Current Challenges*, 137 - 159
- Ifti, M. & Bergersen, B. (2014): Phase Transitions in Systems of Interacting Species. [Online] <https://arxiv.org/abs/1403.2488>
- Jacob, F. & Monod, J. (1961): Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *Selected Papers in Molecular Biology by Jacques Monod*, 433 - 471
- Jain, S. & Krishna, S. (2001): A model for the emergence of cooperation, interdependence, and structure in evolving networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vëll. 98(2), 543-547
- Jong, H. D. etj. (2004): Qualitative simulation of genetic regulatory networks using piecewise-linear models. *Bulletin of mathematical biology*, vëll. 66(2), 301 - 340
- Karlebach, G. & Shamir, R. (2008): Modelling and analysis of gene regulatory networks. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, vëll. 9(10), 770
- Kauffman, S. A. (1993): *The Origins of Order: self organization and selection in evolution*. New York, Oxford: Oxford University Press
- Kestler, H. A., Wawra, C., Kracher, B. & Köhl, M. (2008): Network modeling of signal transduction: establishing the global view. *Bioessays*, vëll. 30(11-12), 1110-1125
- Lotka, A. J. (1926): *Elements of physical biology*. *Science Progress in the Twentieth Century (1919-1933)*, vëll. 21(83), 341-343
- Lyapunov, A. M. (1992): The general problem of the stability of motion. *International journal of control*, vëll. 55(3), 531-534
- Marku, M., Koçiaj, I., Nikaj, K. & Ifti, M. (2017): Attractor Analysis of the Asynchronous Boolean Model of the Klotho Gene Regulatory Network. *Springer Series in Complex Networks*, 251- 259
- May, R. M. (1972): Will a large system be stable?. *Nature*, vëll. 238(5364), 413
- Novak, B., Pataki, Z., Ciliberto, A. & Tyson, J. J. (2001): Mathematical model of the cell division cycle of fission yeast. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, vëll. 11(1), 277-286
- Novak, B. & Tyson, J. J. (2004): A model for restriction point control of the mammalian cell cycle. *Journal of theoretical biology*, vëll. 230(4), 563-579

- Pellegrini, M., Haynor, D. & Johnson, J. M. (2004): Protein interaction networks. Expert review of proteomics, vëll. 1(2), 239-249
- Robeva, R. (2015): Algebraic and discrete mathematical methods for modern biology. Elsevier Inc
- Saadatpour, A. & Albert, R. (2016): A comparative study of qualitative and quantitative dynamic models of biological regulatory networks. EPJ Nonlinear Biomedical Physics, vëll. 4(1), 5
- Saez-Rodriguez, etj. (2011): Comparing signaling networks between normal and transformed hepatocytes using discrete logical models. Cancer research, canres - 4453
- Strogatz, S. H. (1994): Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry and engineering. Addison-Wesley Publishing Company
- Takeuchi, Y. (1996): Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems. World Scientific
- Thomas, R. (1979): Kinetic logic: a boolean analysis of the dynamic behaviour of control circuits. Nè: Kinetic Logic A Boolean Approach to the Analysis of Complex Regulatory Systems. Berlin: Springer, 107-126
- Togashi, Y. & Kaneko, K. (2001): Transitions induced by the discreteness of molecules in a small autocatalytic system. Physical review letters, vëll. 86(11), 2459
- Vallino, J. J. (2010): Ecosystem biogeochemistry considered as a distributed metabolic network ordered by maximum entropy production. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 365, vëll. 1545, 1417-1427
- Volterra, V. (1926): Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature, vëll. 118, 558