Vraag 1. Basisvaardigheden (30 punten)

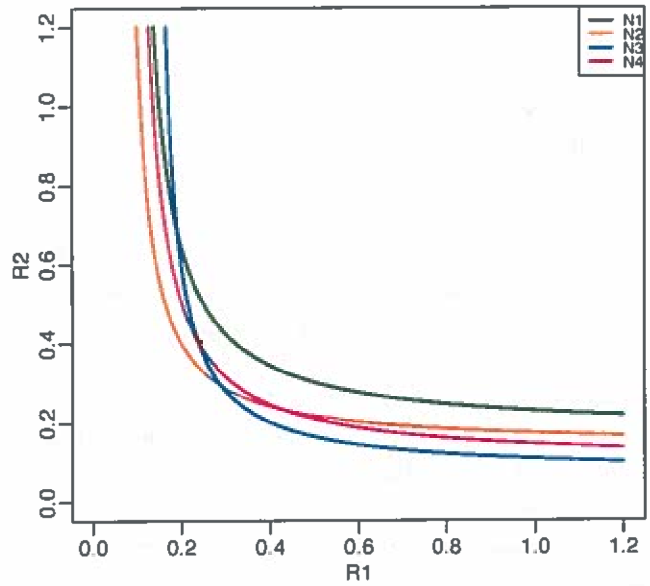
a. Bereken het niet-triviale evenwicht van het volgende resource-consumer model

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = s - dR - aRN \quad \text{en} \quad \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = caRN - \delta N \ .$$

b. Bereken de Jacobiaan van het hetzelfde resource-consumer model (eventueel zonder de evenwichtswaarde in te vullen).

c. Teken de nullclines van dit model voor een situatie waar ze elkaar snijden, geef snijpunten met de assen aan, teken het vectorveld, en bepaal de stabiliteit van de evenwichten.

d. Beschouw het volgende Tilman diagram van vier consumers, N_1 t/m N_4 die allemaal twee resources, R_1 en R_2, eten. Iedere gekleurde lijn in de figuur is een isocline van één van de vier consumers (als functie van de resource dichtheiden). De groene lijn is $\mathrm{d}N_1/\mathrm{d}t = 0$, de oranje lijn is $\mathrm{d}N_2/\mathrm{d}t = 0$, de blauwe lijn is $\mathrm{d}N_3/\mathrm{d}t = 0$, en de rode lijn is $\mathrm{d}N_4/\mathrm{d}t = 0$ (vraag om assistentie als je dit niet kunt zien).



Wie van deze vier consumers zouden samen voor kunnen komen als we met alle vier beginnen? Geef een korte argumentatie.

e. In het boek hebben we door middel van een grafische constructiemethode de resource isocline van het sigmoide en van het Beddingtion consumer-resource model getekend door de functies voor de consumptie en de populatiegroei te schetsen als functie van de dichtheid van de resource. Gebruik nu deze methode om de isocline van de volgende resource te schetsen:

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = s - dR - \frac{aRN}{h+R} \ ,$$

waar N de consumer is. Let op: de resource groeit niet logistisch maar wordt onderhouden door immigratie (influx).

f. Teken de output van het volgende R-script:

```
model <- function(t, state, parms) {
  with(as.list(c(state,parms)), {
    dx <- a*x + b*y
    dy <- c*x + d*y
    return(list(c(dx, dy)))
  })
}
p <- c(a=-2,b=1,c=1,d=-2)
s <- c(x=0,y=0)
plane(xmin=-1,xmax=1,ymin=-1,ymax=1)
```

Vraag 2: Competitieve exclusie (10 punten)
In het boek hebben we consumptie in een gesloten compartiment beschreven met een converserings-vergelijking, $K = F + \sum_i^n e_i N_i$, waar K de totale hoeveelheid van een nutrient is, en de e_i parameters bepalen hoeveel nutrient er in een individuele consumer zit. Voor het model schreven we dan

$$F = K - \sum_i^n e_i N_i \ , \qquad \frac{\mathrm{d}N_i}{\mathrm{d}t} = N_i(b_i F - d_i) \ , \quad \text{for } i = 1, 2, \ldots, n \ .$$

a. Toon aan dat er competitieve exclusie optreedt.
b. Laat zien wat bepaalt welke soort wint.

Vraag 3: Evolutie van virulentie (20 punten)
Tijdens het college over epidemiologische modellen is het SI model aan de orde gekomen, voor gezonde ("susceptible", S) en geïnfecteerde ("infected", I) individuen. Het SI model kan geschreven worden als twee differentiaalvergelijkingen:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = s - dS - \beta SI \quad \text{en} \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = \beta SI - (d + v)I \ ,$$

waar v de virulentie van de infectie weergeeft (de extra sterfte van geïnfecteerde individuen). De s parameter is de productie van gezonde individuen, d is hun sterfte, en β is een "mass-action" infectieparameter. Omdat virulente pathogenen zich vaak beter verspreiden per ontmoeting tussen twee gastheren, wordt vaak aangenomen dat de infectieparameter β toeneemt met de virulentieparameter v. De eenvoudigste aanname zou zijn dat $\beta = cv$, waar c een constante is.

a. Wat is de R_0 van deze infectie als we β als onafhankelijke parameter zien?
b. Wat is de R_0 van deze infectie als we aannemen dat $\beta = cv$?
c. Wat verwacht je voor de evolutie van de virulentie als er genetische varianten ("strains") $i = 1, 2, \ldots, n$, die verschillen in hun virulentie, v_i, circuleren in de populatie? Voor alle varianten geldt dat $\beta_i = cv_i$. Welke variant zal uiteindelijk domineren en waarom? Worden pathogenen na verloop van tijd dus milder of gevaarlijker?
d. Stel dat de infectiekans een verzadigingsfunctie van de virulentie is, m.a.w., neem aan dat $\beta = \frac{cv}{h+v}$. Wat is nu de R_0 van de infectie?
e. Wat verwacht je nu voor de evolutie van de virulentie: worden pathogenen milder of gevaarlijker als $\beta_i = \frac{cv_i}{h+v_i}$? Hint: schets R_0 als functie van v.

Oktober 2018

Antwoordvel
Vraag: **Naam:** **Student nummer:** Antwoorden

1a. $\dot{N} = 0 \to N = 0$ of $R = \frac{\delta}{ca}$ $\qquad R_0 = \frac{ca}{\delta}\,\frac{s}{d}$

$\left.\begin{array}{l}\dot{R} = 0 \\ N = 0\end{array}\right\} \to s - dR = 0 \to R = \frac{s}{d}$

$\left.\begin{array}{l}R \neq 0 \\ N \neq 0\end{array}\right\} \to$ ~~snurd~~ $N = \frac{s}{aR} - \frac{d}{a} = \frac{s}{\cancel{a}}\cdot\frac{c\cancel{a}}{\delta} - \frac{d}{a}$

$= \frac{sc}{\delta} - \frac{d}{a}$

1.b
$$\begin{array}{c|cc} & R & N \\ \hline \dot{R} & -d - aN & -aR \\ \dot{N} & caN & caR - \delta \end{array} = \begin{pmatrix} -\frac{asc}{\delta} & -\frac{\delta}{c} \\ \frac{asc^2}{\delta} - cd & 0 \end{pmatrix}$$

1c $\dot{N} = 0 \to N = 0$ of $R = \frac{\delta}{ca}$

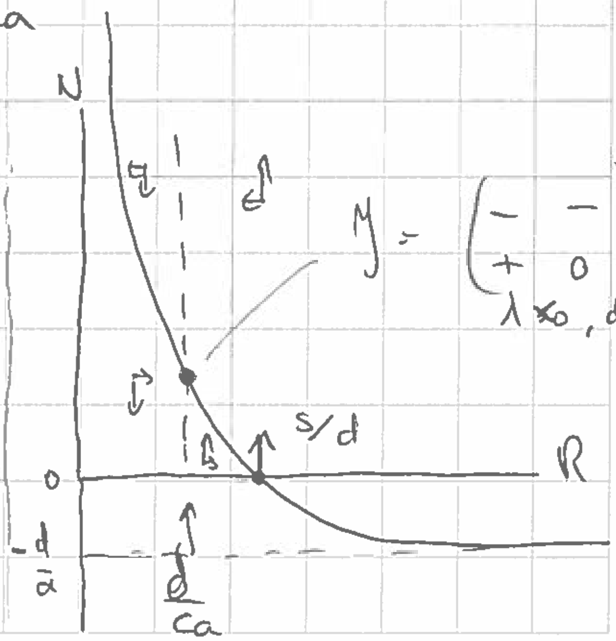
$\dot{R} = 0 \to N = \frac{s}{aR} - \frac{d}{a}$

$N = 0$ als $R = s/d$

$R \to 0 \to N \to \infty$

$R \to \infty \to N \to -\frac{d}{a}$

$R = s/d$ is zadelpunt



$J = \begin{pmatrix} - & - \\ + & 0 \end{pmatrix}$

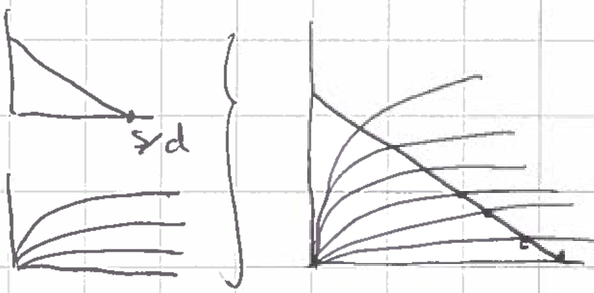
$\lambda \neq 0$, det > 0

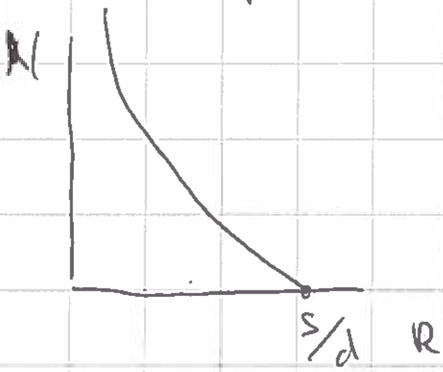
Antwoordvel
Vraag: **Naam:** **Student nummer:** Antwoorden

1d Het kruispunt N_2/N_3 (oranje/blauw) kan het enige stabiele punt zijn omdat het het laagste ligt. Bij alle andere snijpunten neem minstens één van de consumers toe

1e groeifuntie: $s - dR$ →

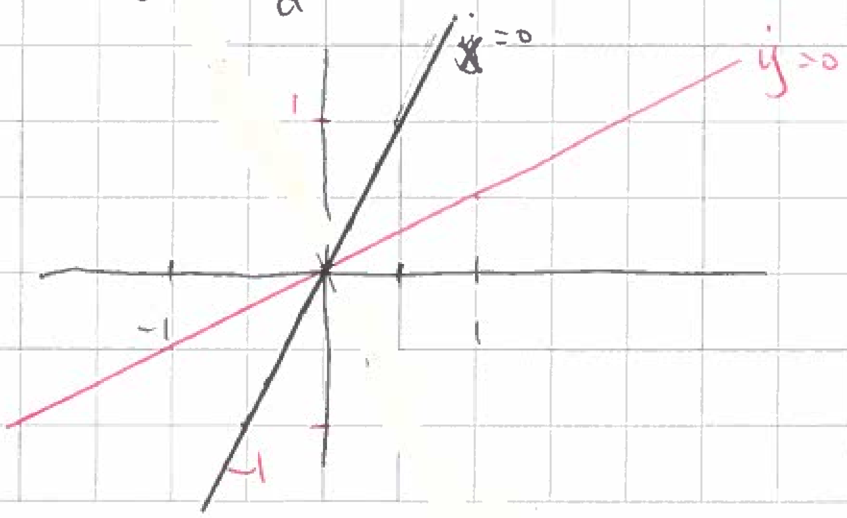
consumptie: $\frac{aRN}{h+R}$ →





1f $\dot{x} = 0 \rightarrow y = -\frac{a}{b}x = +2x$

$\dot{y} = 0 \rightarrow y = -\frac{c}{d}x = \frac{1}{2}x$



Antwoordvel
Vraag: **Naam:** **Student nummer:**

2a Voor elke consumer geldt $F = d_i / b_i$ als $\dot{N}_i = 0$
Dat kan maar voor één consumer tegelijk waar zijn.

b. Orden de soorten bij de $F_i^* = d_i / b_i$ die ze nodig hebben om te kunnen groeien.
~~De soort~~
Als de soort met de laagste F_i^* in evenwicht is nemen alle andere af omdat bij $\frac{d_i}{b_i} < d_j$

Eventueel. 2D

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left(b_1 (k - e_1 N_1 - e_2 N_2) - d_1 \right) = 0$$

$$N_1 = 0 \quad \text{of} \quad \cancel{b_1} k - \cancel{b_1} e_1 N_1 - \cancel{b_1} e_2 N_2 - \frac{d_1}{b_1} = 0$$

$$N_2 = \frac{1}{e_2} \left(k - e_1 N_1 - \frac{d_1}{b_1} \right)$$

$$= \frac{k}{e_2} - \frac{d_1}{e_2 b_1} - \frac{e_1}{e_2} N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 : \quad \cancel{b_2} k - \cancel{b_2} e_1 N_1 - \cancel{b_2} e_2 N_2 - \frac{d_2}{b_2} = 0$$

$$N_2 = \frac{1}{e_2} \left(k - \frac{d_2}{b_2} - e_1 N_1 \right)$$

$$= \frac{k}{e_2} - \frac{d_2}{e_2 b_2} - \frac{e_1}{e_2} N_1$$

parallel!

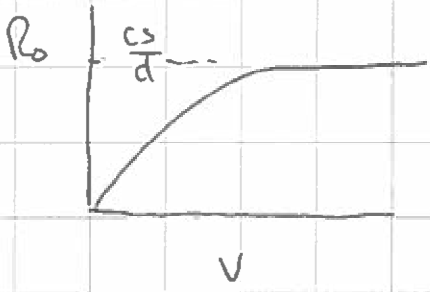
Antwoordvel

Vraag: **Naam:** **Student nummer:**

3 a $R_0 = \frac{\beta \bar{S}}{d+v} = \frac{\beta}{d+v} \cdot \frac{s}{d}$

b $R_0 = \frac{cv}{d+v} \cdot \frac{s}{d}$

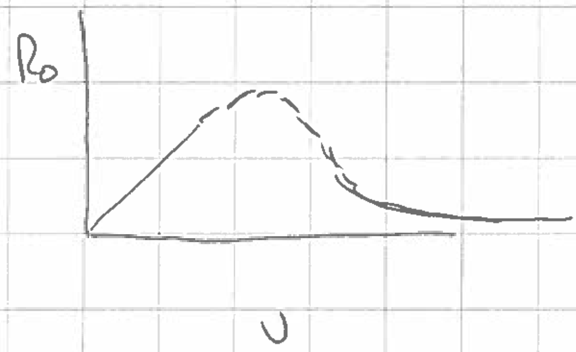
c.



soort met hoogste v heeft hoogste R_0 en zal winnen

d $R_0 = \frac{cv}{h+v} \cdot \frac{1}{d+v} \cdot \frac{s}{d}$

e



$v \to 0$ $R_0 \to \frac{cv}{h} \cdot \frac{s}{d^2}$

$v \to \infty$ $R_0 \to c \cdot 0 \cdot \frac{s}{d}$

Er is een optimale v waar R_0 maximaal is. Evolutie zou voor die virulentie moeten selecteren.