

УДК 519.62



ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ В ДИСКРЕТНОЙ МОДЕЛИ РИКЕРА

С.Н. Герасин¹, М.А. Козлов²^{1,2} ХНУРЭ, г. Харьков, Украина

В статье рассматриваются различные дискретные популяционные модели. Исследуется поведение модели Рикера в области изменения параметров. Получены оценки параметров модели Рикера по зашумленным наблюдениям для случая, когда ошибка внесена в модель мультипликативно.

ПОПУЛЯЦИЯ, МОДЕЛЬ РИКЕРА, ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ ФЕРХЮЛЬСТА, ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ МОДЕЛИ

Введение

Жизненные циклы многих биологических видов имеют четко выраженную временную периодичность, как правило, приуроченную к сезонной периодичности климата земли. Подавляющее большинство таких видов имеют точно очерченный (часто весьма небольшой) период размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных, не пересекающихся возрастных классов [1].

Для многих видов насекомых, некоторых видов членистоногих, моллюсков, рыб, земноводных и пресмыкающихся каждая отдельная популяция представляет собой один возрастной класс (или стадию развития) и смежные поколения не перекрываются. Это обуславливается тем, что за время развития очередного поколения (от яйца до имаго) все предыдущее поколение, представленное в период размножения взрослыми особями, успевает вымереть. Динамика численности популяций таких видов с неперекрывающимися поколениями описывается особенно просто. Если условия среды от поколения к поколению меняются не очень сильно и можно сделать предположение об их постоянстве, то численность некоторого поколения будет определяться только численностью предыдущего поколения. Выбрав определенные моменты времени для регистрации этих численностей (например, начало какой-либо стадии развития) и обозначив через N_n численность n -го поколения, можно записать следующее детерминистическое уравнение, описывающее динамику численности такой одно возрастной популяции с неперекрывающимися поколениями:

$$N_{n+1} = F(N_n). \quad (1)$$

По сравнению с дифференциальными уравнениями модели с дискретным временем («дискретные» модели) типа (1) должны давать более реальное описание динамики численности популяции по крайней мере, для тех биологических видов, поколения которых не перекрываются. В начале 70-х годов появились достаточно глубокие исследования дискретных моделей динамики численности,

которые сильно изменили наши представления о роли плотностно зависимых лимитируемых факторов в поддержании устойчивости одновидовых сообществ [2].

1. Дискретные популяционные модели Ферхюльста и Рикера

Среди различных дискретных моделей популяционной динамики одной из наиболее простых является модель Ферхюльста с дискретным временем

$$N_{n+1} = aN_n(1 - N_n) = aN_n(1 - N_n/M), \quad (2)$$

где $\beta = b/a$ или $M = a/b$. Эта модель в такой или какой-либо иной форме рассматривается многими авторами [3]. Существенный ее недостаток заключается в том, что она предсказывает отрицательное значение численности в некотором поколении, если численность в предыдущем поколении была слишком велика (больше некоторой фиксированной величины $M = 1/b$) или если репродуктивный потенциал слишком высок ($a > 4$), а начальное значение численности было около $M/2$. Однако при $a < 4$ и при $N_0 < M$ величина численности популяции N_n не может превзойти M (а соответственно и оказаться отрицательной) ни при каких n и модель (2) оказывается корректной. Эта модель относится к типу логистического уравнения [4].

Подобные некорректности исключены в другом дискретном варианте логистического уравнения, предложенном в 1954 г. известным ихтиологом У.Е. Рикером [5]. Он изучал связь между запасом (численностью родительского стада) и пополнением (численностью потомков, доживших до репродуктивного возраста) в рыбной популяции и пришел к следующей зависимости:

$$N_{n+1} = aN_n e^{-bN_n}, \quad (3)$$

где N_n – численность запаса, а N_{n+1} – численность пополнения. Для одновозрастной популяции (например, популяции горбуши) это соответствует численностям популяций в n -ом и $(n+1)$ -м поколении соответственно. Параметр a в модели (3) характеризует скорость роста популяции в отсутствие

лимитирования, а параметр b связан с емкостью экологической ниши данной популяции.

Зависимость (3) можно обосновать, например, из следующих соображений. Рассмотрим популяцию со строго периодическим характером процесса размножения, предполагая при этом, что периоды размножения сравнительно кратковременны и строго регулярны (дискретны) во времени, гибель особей происходит непрерывно во времени между периодами размножения, а после размножения все родительское стадо погибает, как это наблюдается у лососей. Будем считать, что коэффициент рождаемости p (среднее число рожденных потомков, приходящихся на одну особь родительского стада) постоянен, то есть не меняется от поколения к поколению, а коэффициент мгновенной смертности β линейно зависит от числа рожденных особей R_0 : $\beta = \beta_0 + kR_0$. В этой формуле первое слагаемое отражает постоянную естественную смертность молодежи, а второе – смертность, обусловленную ограниченностью жизненных ресурсов, требуемых на начальных этапах развития молодежи. Возможна и другая интерпретация линейной связи между коэффициентом смертности и числом рожденных особей. Рикер, например, объяснял ее давлением хищников.

Пусть N_n – численность репродуктивной части популяции в n -ом поколении, тогда, согласно нашему предположению, численность родившихся потомков R_0 равна pN_n . Обозначим через $R(\tau)$ – численность потомков, доживших до возраста τ . Ясно, что $R(0) = R_0$. Поскольку за время τ , прошедшее после размножения, численность популяции непрерывно уменьшалась за счет смертности, то для $R(\tau)$ справедливо уравнение Мальтуса (без рождаемости) $R'(\tau) = -\beta R(\tau)$ с начальным условием $R(0) = R_0$ [4]. Известно, что решение этого уравнения имеет вид $R(\tau) = R_0 e^{-\beta\tau}$. Обозначим через T шаг дискретной модели – время между двумя периодами размножения. За это время все оставшиеся потомки достигают репродуктивного возраста и сами приступают к размножению, следовательно $R(T) = N_{n+1}$ или

$$N_{n+1} = R_0 e^{-\beta T}.$$

Подставляя сюда $\beta = \beta_0 + kR_0$ и $R_0 = pN_n$, получаем:

$$N_{n+1} = pN_n e^{-(\beta_0 + kpN_n)T} = pN_n e^{-\beta_0 T} e^{kpN_n T}.$$

Вводя обозначения $a = pe^{-\beta_0 T}$ и $b = kpT$, приходим к формуле (3):

$$N_{n+1} = aN_n e^{-bN_n}.$$

Проведем исследование модели Рикера. Легко видеть, что параметр b в уравнении (3) не влияет на характер динамического поведения. Действительно, если ввести преобразование переменной $x = bN$, то вместо (3) получаем

$$x_{n+1} = ax_n e^{-x_n}. \quad (4)$$

Таким образом, можно без ограничения общности заменить b на 1 и предполагать, что численность измеряется не в абсолютных, а в относительных единицах, которые меньше реальной численности в $1/b$ раз (c как правило весьма мало, существенно меньше 1). Рассмотрим характер поведения x_n при разных значениях a .

2. Стационарные точки модели Рикера

Хорошо известно, что достаточно долгий экспоненциальный рост численности в природе никогда не наблюдается. Рано или поздно сказывается действие лимитирующих факторов. В случае, когда подобное лимитирование целиком определяется действием плотно зависящих факторов, имеет место следующая общая модель:

$$N_{n+1} = aN_n f(N_n), \quad (5)$$

где $f(N)$ – некоторая, как правило, убывающая функция численности, такая, что $f(0) = 1$, и a – репродуктивный потенциал популяции – максимальная скорость роста популяции (максимальное число выживших потомков, приходящееся на одну особь родительского поколения) или скорость роста популяции в пустоту, так как $q(0) = a$.

Начнем с нахождения равновесных (стационарных) значений численности (неподвижных точек), то есть таких значений N , при которых $N_{n+1} = N_n = N$. Эти значения численности удовлетворяют следующему алгебраическому уравнению: $\bar{N} = F(\bar{N})$, то есть соответствуют точкам пересечения графика функции $F(N)$ и биссектрисы первого координатного угла (рис. 1). Для (5) имеем:

$$\bar{N} = a\bar{N}f(\bar{N}). \quad (6)$$

У этого уравнения есть одно очевидное «тривиальное» решение $\bar{N} = 0$. Для оставшихся решений ($\bar{N} \neq 0$) имеем $1 = af(\bar{N})$ или

$$f(\bar{N}) = 1/a.$$

Если функция $f(N)$ убывающая и $f(0) = 1$, то график функции $f(N)$ целиком лежит под прямой $f \equiv 1/a$ при $a < 1$ и пересекает эту прямую в единственной точке $N = \bar{N}$ при $a > 1$ (рис. 1).

Таким образом, при $a < 1$ уравнение (5) имеет единственное (нулевое) положение равновесия, а при $a > 1$ существуют два положения равновесия: 1) $\bar{N} = 0$ и 2) \bar{N} удовлетворяет уравнению (6).

Теперь перейдем к нахождению равновесных значений численности и анализа их устойчивости. Воспользуемся результатами, полученными при исследовании общего случая, учитывая что

$$F(x) = axe^{-x}, \quad f(x) = e^{-x} \quad \text{и} \quad F'(x) = ae^{-x}(1-x).$$

При $a < 1$ уравнение (4) имеет одно глобально устойчивое положение равновесия $\bar{x} = 0$, то есть для всех x_0 ($0 < x_0 < 8$) $x_n \rightarrow \infty$, причем $x_{n+1} < x_n$.

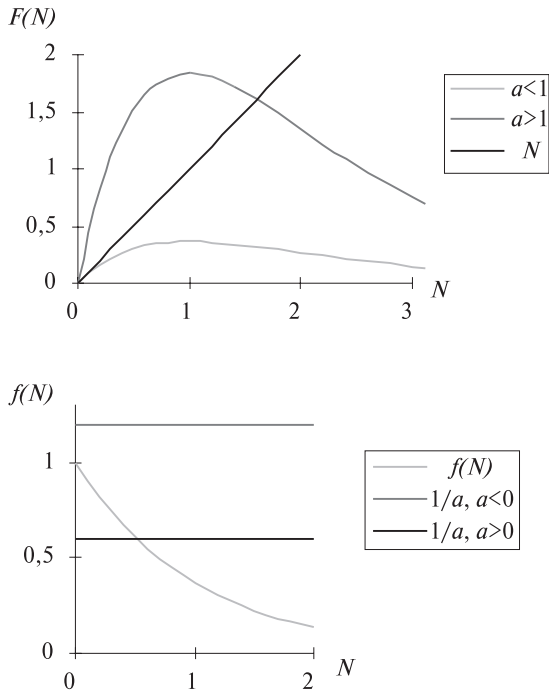


Рис. 1. Графики функций $F(N)$, $f(N)$ и прямых $1/a$ при $a < 1$ и $a > 1$

При $a > 1$ уравнение (4) имеет два равновесных решения. Тривиальное $\bar{x}_1 = 0$, неустойчивое при всех значениях $a > 1$, и нетривиальное, определяемое из уравнения $e^{-\bar{x}_2} = 1/a$, которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. Исследуем это решение.

Имеем: $\bar{x}_2 = \ln a$, $F'(\bar{x}_2) = 1 - \ln a$. Возможны следующие три ситуации:

1) $1 < a < e$. В этом случае $0 < F'(\bar{x}_2) < 1$, следовательно, неподвижная точка \bar{x}_2 устойчива и переход к равновесию вблизи \bar{x}_2 осуществляется монотонно.

2) $e < a < e^2$. В этом случае $-1 < F'(\bar{x}_2) < 0$. Неподвижная точка \bar{x}_2 устойчива и переход к равновесию осуществляется путем затухающих колебаний около \bar{x}_2 .

3) $a > e^2$. В этом случае $F'(\bar{x}_2) < -1$. Неподвижная точка \bar{x}_2 неустойчива и вблизи этой точки поведение численности имеет вид расходящихся колебаний.

Для случаев 1 и 2 нетрудно показать, что точка \bar{x}_2 является устойчивой в целом для луча $(0, \infty)$, то есть, если $1 < a < e^2$, то $x_n \rightarrow \bar{x}_2$, при $0 < x_0 < \infty$ [6].

3. Циклы и хаотический режим

При $a > e^2$ нет устойчивых равновесных точек. При переходе параметра a через точку бифуркации $a = a_1 = e^2 \approx 7,39$ точка \bar{x}_2 из устойчивой превращается в неустойчивую и из нее рождается устойчивый 2-цикл. Аналитическое исследование границ устойчивости этого и последующих циклов оказывается достаточно сложно. Точки бифуркаций циклов можно найти только с помощью компьютера. При $a = a_2 \approx 12,49$ 2-цикл из устойчивого превращается

в неустойчивый и от него рождается устойчивый 4-цикл. При $a = a_3 \approx 14,24$ 4-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый 8-цикл, при $a = a_4 \approx 14,68$ 8-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый 16-цикл, при $a = a_5 \approx 14,75$ 16-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый 32-цикл и так далее.

Первая серия бифуркаций заканчивается в модели Рикера в точке накопления $a^* \approx 14,77$, а последовательность значений $\{a_k\}$, при которых происходит удвоение периода, удовлетворяет закону Фейгенбаума [3]. Так же, как и в предыдущей модели, когда параметр a превосходит точку накопления a^* , появляются области его значений, в которых поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим. Однако при возрастании a за точкой накопления зоны хаотического поведения численности перемежаются с «окнами» периодического, то есть регулярного поведения.

Так при $\sim 22,25 < a < \sim 23,49$ существует устойчивый цикл длины 3, который переходит в устойчивый 6-цикл. При $a \approx 24,26$ 6-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый 12-цикл, при $a \approx 24,40$ 12-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый 24-цикл так далее [7].

4. Оценка параметров модели Рикера по неточным наблюдениям. Постановка задачи

Среди рекуррентных моделей вида (1) для математической экологии большой интерес представляет модель численности популяций — модель Рикера:

$$x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}, n = 0, 1, \dots, \quad (7)$$

где $x_0 > 0$, а параметры a, b удовлетворяют условиям:

$$a > 1, b > 0. \quad (8)$$

Эта модель подробно рассмотрена в [3], [4].

В этих работах указаны области значений параметра (a, b) , при которых последовательность $x_n, n = 0, 1, \dots$ имеет либо притягивающий цикл, либо предельное распределение. Особое внимание здесь уделяется зависимости длины притягивающего цикла от параметра (a, b) .

Для модели (7)–(8) и практически, и теоретически важно оценивать параметры a и b по неточным наблюдениям, $y_n, n = 0, 1, \dots$ за состоянием последовательности $x_n, n = 0, 1, \dots$. Эта задача является непростой статистической задачей. В силу нелинейности соотношения (5) применение к оценке параметра (a, b) метода наименьших квадратов (широко используемого для оценки параметров случайных процессов в линейных системах) не вполне удачно. Это объясняется тем, что (как обнаружили экологи, обчислывая модель Рикера на машине) при некоторых значениях параметров a и b последовательность $x_n, n = 0, 1, \dots$ обнаруживает псевдослучайный характер.

То есть сама детерминированная траектория обладает свойством псевдослучайности и неустойчивости. И эта неустойчивость привела к тому, что при включении еще и ошибок в наблюдения, качество оценок параметров модели Рикера, полученных по методу наименьших квадратов, стало невысоким. Обращение же к эргодическим свойствам модели Рикера дало существенно более точные оценки параметров a и b .

В настоящей работе строится статистическая оценка параметра (a, b) рекуррентной модели Рикера (7) (8) по наблюдениям $y_n, n = 0, 1, \dots$ за значениями $x_n, n = 0, 1, \dots$. При этом выбираем мультипликативную модель внесения ошибок $\varepsilon_n, n = 0, 1, \dots$ в наблюдения y_n :

$$y_n = x_n e^{\varepsilon_n}, n = 0, 1, \dots, \quad (9)$$

более свойственную задачам оценки численности популяций.

Здесь $\varepsilon_n, n = 0, 1, \dots$ – последовательность независимых, нормально распределенных случайных величин со средним 0 и известной дисперсией σ^2 .

При этом используются такие качественные свойства последовательности (9), как существование у нее предельного цикла длинны $q \geq 1$ или предельного распределения [4]. Использование этих свойств последовательности x_n для оценки параметра (a, b) по неточным наблюдениям $y_n, n = 0, 1, \dots$ является целью настоящей статьи.

5. Построение уравнений для вычисления параметров a и b через $\overline{f(x)}$ при разных $f(x)$

Получим уравнения для вычисления параметров модели Рикера для детерминированного (без случайных возмущений) случая методом средних по траектории.

Утверждение 1. Если последовательность (7) имеет предельные циклы, то справедливы соотношения:

$$\ln a = b\bar{x}, \quad (10)$$

$$b = 2 \frac{\overline{x \ln x - \bar{x} \cdot \overline{\ln x}}}{\overline{x^2 - \bar{x}^2}}. \quad (11)$$

Доказательство. Логарифмируем соотношение (7).

$$\ln x_{n+1} = \ln a + \ln x_n - b x_n.$$

Тогда

$$\ln^2 x_{n+1} = \ln^2 a + \ln^2 x_n + b^2 x_n^2 + 2 \ln a \ln x_n - 2 \ln a \cdot b x_n - 2 b x_n \ln x_n.$$

Суммируем два последних равенства по n .

$$\frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} \ln x_{n+1} = \ln a + \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} \ln x_n - b \cdot \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} x_n,$$

$$\frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} \ln^2 x_{n+1} = \ln^2 a + \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} \ln^2 x_n +$$

$$+ b^2 \cdot \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} x_n^2 + 2 \ln a \cdot \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} \ln x_n -$$

$$- 2 \ln a \cdot b \cdot \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} x_n - 2 b \cdot \frac{1}{N} \sum_{n=0}^{N-1} x_n \cdot \ln x_n.$$

Переходя к пределу при $N \rightarrow \infty$ и используя обозначения в виде верхних черточек для средних значений, получаем следующие два уравнения:

$$\overline{\ln x} = \ln a + \overline{\ln x} - b \cdot \bar{x},$$

$$\overline{\ln^2 x} = \ln^2 a + \overline{\ln^2 x} + b^2 \overline{x^2} + 2 \ln a \overline{\ln x} - 2 \ln a \cdot b \cdot \bar{x} - 2 b \cdot \bar{x} \overline{\ln x}.$$

Из первого уравнения сразу получаем уравнение (7):

$$\ln a = b\bar{x}.$$

После упрощения второе уравнение принимает вид:

$$0 = \ln^2 a + b^2 \overline{x^2} + 2 \ln a \cdot \overline{\ln x} - 2 \ln a \cdot b \cdot \bar{x} - 2 b \cdot \bar{x} \overline{\ln x}.$$

Если подставить в последнее равенство выражение для $\ln a$ из (7), после преобразований получаем:

$$0 = b^2 (\overline{x^2} - \bar{x}^2) + 2b(\bar{x} \cdot \overline{\ln x} - \bar{x} \cdot \overline{\ln x}).$$

Из данного равенства получаем уравнение (8) для вычисления параметра b :

$$b = 2 \frac{\overline{x \ln x} - \bar{x} \cdot \overline{\ln x}}{\overline{x^2} - \bar{x}^2}.$$

Утверждение доказано.

Замечание. Соотношения (7), (8) являются основой для оценки параметров a, b по наблюдениям $y_n, n \leq 0$ за последовательностью $x_n, n \leq 0$.

6. Оценка параметров a и b по наблюдениям y_n .

Включение в задачу случайных ошибок

Рассмотрим мультипликативную модель внесения ошибок в наблюдения $y_n, n = 0, 1, \dots$

$$y_n = x_n e^{\varepsilon_n}. \quad (12)$$

В рамках условий утверждения 1 и равенств (9) справедливы следующие оценки в пределе при $n \rightarrow \infty$:

$$M Y_n = M \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} y_i \rightarrow \bar{x} \cdot e^{\sigma^2/2}, \quad (13)$$

$$M(\ln Y)_n = M \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} \ln y_i \rightarrow \overline{\ln x}, \quad (14)$$

$$M(Y \ln Y)_n = M \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} y_i \ln y_i \rightarrow$$

$$\rightarrow (x \cdot \ln x + \sigma^2 \cdot \bar{x}) \cdot e^{\sigma^2/2},$$

$$\bar{x} = \lim_{n \rightarrow \infty} M Y_n \cdot e^{-\sigma^2/2},$$

$$\overline{x^2} = \lim_{n \rightarrow \infty} M(Y^2)_n \cdot e^{-2\sigma^2},$$

$$\overline{\ln x} = \lim_{n \rightarrow \infty} M(\ln Y)_n,$$

$$\overline{x \ln x} = \lim_{n \rightarrow \infty} M((Y \cdot \ln Y)_n - \sigma^2 \cdot Y_n) \cdot e^{-\sigma^2/2}.$$

Последние четыре оценки есть прямые следствия оценок (13)-(15).

Из приведенных равенств очевидно: выполняются следующие соотношения в пределе при $n \rightarrow \infty$:

$$\begin{aligned} MY_n \cdot e^{-\sigma^2/2} &\rightarrow \bar{x}, \\ M(Y^2)_n \cdot e^{-2\sigma^2} &\rightarrow \overline{x^2}, \\ M(\ln Y)_n &\rightarrow \overline{\ln x}, \\ Me^{-\sigma^2/2} ((Y \cdot \ln Y)_n - \sigma^2 \cdot Y_n) &\rightarrow \overline{x \ln x}. \end{aligned}$$

Учитывая данные соотношения в уравнениях (10) и (11), получаем в качестве оценки параметров a и b по наблюдениям y_n , $n = 0, 1, \dots$ величины \tilde{a}_n и \tilde{b}_n соответственно, которые определяются следующими двумя равенствами:

$$\tilde{a}_n = \exp\left(\tilde{b}_n \cdot Y_n \cdot e^{-\sigma^2/2}\right), \quad (9.7)$$

$$\tilde{b}_n = 2e^{\sigma^2/2} \cdot \frac{(Y \ln Y)_n - Y_n \cdot \sigma^2 - Y_n \cdot (\ln Y)_n}{(Y^2)_n \cdot e^{-\sigma^2} - (Y_n)^2}. \quad (9.8)$$

Выводы

Из результатов данной работы видно, что даже в самых простых дискретных моделях динамики численности (точнее, моделях с дискретным временем) появляются нерегулярные, хаотические режимы динамического поведения популяции. Подобные динамические режимы ранее были обнаружены только в стохастических моделях, описывающих изменения численности популяции под действием случайных факторов. То есть, периодическое или хаотическое изменение численности может быть получено в детерминистических моделях и определяется чисто детерминистическими факторами, если среди этих факторов присутствует сезонность процессов размножения и плотностно зависимое экологическое лимитирование.

Для модели Рикера в случае, когда наблюдаемые величины зашумлены, получены статистические оценки параметров.

Список литературы: 1. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. — М.: МГУ, 1993. — 302 с. 2. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели численности популяций и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979. — 166 с. 3. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. — 134 с. 4. Ляшенко И. М., Мукоед А. П. Моделі біологічних та екологічних процесів. — К.: Вид-во КНУ, 2002. — 450 с. 5. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 408 с. 6. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с. 7. Пых Ю.А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. — М.: Наука, 1983. — 184 с.

Поступила в редколлегию 23.10.2008

УДК 512.643.8

Оцінка параметрів чисельності популяції в дискретній моделі Рікера // С.М. Герасін, М.О. Козлов / Біоніка інтелекту: наук.-техн. журнал — 2008. — № 2 (69). — С. 159-163.

У статті розглядаються різні дискретні моделі популяцій. Досліджується поведінка моделі Рікера в області зміни параметрів. Отримано оцінки параметрів моделі Рікера за збуреними спостереженнями для випадку, коли помилка внесена до моделі мультиплікативно.

Л.1. Бібліогр.: 7 найм.

UDK 512.643.8

Estimation of quantity parameters of population is in discrete Riker model / S.N. Gerasin, M.A. Koslov // Bionics of Intelligence: Sci. Mag. — 2008. — № 2 (69). — P. 159-163.

Different discrete population models are examined in the article. The conduct of model of Rikera is probed in area of change of parameters. The estimations of parameters of model of Rikera are got on supervisions for a case, when an error is borne in a model multiplicative.

Fig.1. Ref.: 7 items.