



ΕΘΝΙΚΟ ΜΕΤΣΟΒΙΟ ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ
ΣΧΟΛΗ ΕΦΑΡΜΟΣΜΕΝΩΝ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΩΝ ΚΑΙ ΦΥΣΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ

Τομέας Μαθηματικών

Μαθηματικά Μοντέλα Πληθυσμιακής Δυναμικής

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Εγκλαντίνα Λένο

Επιβλέπων: Δημήτριος Τζανετής
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

Αθήνα, Οκτώβριος 2012



ΕΘΝΙΚΟ ΜΕΤΣΟΒΙΟ ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ
ΣΧΟΛΗ ΕΦΑΡΜΟΣΜΕΝΩΝ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΩΝ ΚΑΙ ΦΥΣΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ

Τομέας Μαθηματικών

Μαθηματικά Μοντέλα Πληθυσμιακής Δυναμικής

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Εγκλαντίνα Λένο

Επιβλέπων: Δημήτριος Τζανετής
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

Αθήνα, Οκτώβριος 2012

.....

Εγκλαντίνα Λένο

Διπλωματούχος Εφαρμοσμένων Μαθηματικών και Φυσικών Επιστημών Ε.Μ.Π.

Copyright © Εγκλαντίνα Λένο, 2012.

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved .

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς τον συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν τον συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευθεί ότι αντιπροσωπεύουν τις επίσημες θέσεις του Εθνικού Μετσόβιου Πολυτεχνείου.

Περίληψη

Η Μαθηματική Μοντελοποίηση αναφέρεται στον κλάδο των Μαθηματικών που ασχολείται με την δημιουργία μαθηματικών προτύπων που αναπαριστούν διαδικασίες από τον πραγματικό κόσμο. Είναι γνωστό ότι τα φαινόμενα με τα οποία ασχολείται η φυσική, η οικονομία, η βιολογία και άλλες επιστήμες εκφράζονται μέσω συναρτήσεων. Μελετώντας τις συναρτήσεις αυτές και τις γραφικές τους παραστάσεις συλλέγουμε χρήσιμες πληροφορίες για την εξέλιξη των φαινομένων μέσα σε κατάλληλα επιλεγμένα διαστήματα τιμών και μεταβλητών. Στο πλαίσιο αυτό, στόχος της παρούσας διπλωματικής εργασίας είναι η παρουσίαση, διατύπωση και ανάλυση μαθηματικών μοντέλων που μελετούν και περιγράφουν τη δυναμική βιολογικών πληθυσμών. Τα τρία βασικά βήματα που ακολουθούνται στη διαδικασία της μαθηματικής μοντελοποίησης περιλαμβάνουν (1) κατανόηση του φυσικού προβλήματος και κατασκευή του μαθηματικού μοντέλου που να αναπαριστά με ακρίβεια τις διαδικασίες του συστήματος που μελετάται, (2) χρήση μαθηματικών μεθόδων για την κατανόηση της συμπεριφοράς του μοντέλου, και (3) ερμηνεία των αποτελεσμάτων για να προσδιοριστεί αν προκύπτουν σημαντικά φυσικά αποτελέσματα. Στην εργασία αυτή γίνεται μια εισαγωγή στην μοντελοποίηση δυναμικής πληθυσμών και αναλύονται οι διάφοροι παράγοντες που επηρεάζουν τα μαθηματικά μοντέλα. Παρουσιάζονται μερικά πληθυσμιακά πρότυπα ενός είδους όπως το Μαλθουσιανό μοντέλο ανάπτυξης και η Λογιστική εξίσωση. Επίσης αναλύονται πληθυσμιακά πρότυπα δύο και τριών ειδών, μελετώνται αλληλεπιδράσεις πληθυσμών θηρευτή-θηράματος, ειδών που βρίσκονται σε ανταγωνισμό, ενώ γίνεται αναφορά και στην αποκοπή τμήματος πληθυσμού. Τέλος, εξετάζονται πληθυσμιακά μοντέλα ηλικιακής δομής διακριτού και συνεχούς χρόνου μέσω των πινάκων Leslie και των εξισώσεων McKendrick αντίστοιχα.

Abstract

The objective of this thesis is to introduce the formulation, analysis and application of mathematical models that describe the dynamics of biological populations. There are three basic steps in mathematical modeling of biological systems. These steps include (1) formulation of a mathematical model - problem to represent accurately the underlying biological process or systems being studied, (2) solving of the realistic problem with mathematical techniques, and (3) interpretation of the mathematical results in the context of the nonmathematical problem.

The first chapter contains basic theory of linear differential equations, stability and phase plane analysis. In the second chapter we present discrete one-species models and we continue in third chapter which deals with the interaction of two and three different species. In the fourth and last chapter we analyze the discrete and continuous age-structured models by presenting Leslie Matrix Model and McKendrick - Von Foester equation respectively.

Ευχαριστίες

Ιδιαίτερες ευχαριστίες θα ήθελα να απονέμω στον καθηγητή μου κ. Δημήτριο Τζανετή για την προθυμία του να δεχτεί να αναλάβει την επίβλεψη της διπλωματικής μου, καθώς και για την ιδιαίτερη υπομονή, κατανόηση και βοήθεια που μου προσέφερε καθ' όλη τη διάρκεια της συνεργασίας μας.

Επιπλέον, δεν θα μπορούσα να μην ευχαριστήσω θερμά τον Καθηγητή κ. Β. Παπανικολάου όπως επίσης και τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Δ. Γκιντίδη για το ενδιαφέρον που έδειξαν για την εργασία μου και για την αξιολόγησή τους. Τέλος θα ήθελα να ευχαριστήσω τον υποψήφιο διδάκτορα Μάνο Θάνο- Φίλη για τις συμβουλές του, την στήριξη και την πολύτιμη βοήθειά του καθώς και την οικογένεια μου που πάντα μου συμπαραστέκεται σε εύκολες και δύσκολες στιγμές της ζωής μου.

Τριμελής Επιτροπή:

1. Δ.Τζανετής, Καθηγητής (Επιβλέπων)
2. Β. Παπανικολάου, Καθηγητής
3. Δ. Γκιντίδης, Επίκουρος Καθηγητής

Περιεχόμενα

1	Βασική Θεωρία και Εισαγωγικές Έννοιες	1
1.1	Θεωρία Ευστάθειας	1
1.1.1	Αυτόνομα Συστήματα	1
1.1.2	Περιοδικές λύσεις και Οριακοί κύκλοι	3
1.2	Επίπεδο Φάσεων Γραμμικών Συστημάτων	4
2	Πληθυσμιακά Πρότυπα ενός είδους	10
2.1	Μοντελοποίηση Δυναμικής Πληθυσμών	10
2.1.1	Πληθυσμιακή κατάσταση (p-state)	10
2.1.2	Ατομική κατάσταση (i-state)	12
2.1.3	Περιβαλλοντική κατάσταση (E-state)	12
2.1.4	Εξίσωση πληθυσμιακής ισορροπίας	12
2.2	Μαλθουσιανό Μοντέλο αύξησης πληθυσμού (Malthus Model)	15
2.3	Λογιστικό Μοντέλο αύξησης	16
2.4	Στοχαστικά Μοντέλα	18
2.4.1	Στοχαστικό Μοντέλο Γεννήσεων	18
2.4.2	Στοχαστικό Μοντέλο Θανάτων	20
2.5	Μοντέλο ανάπτυξης με χρονική υστέρηση απόκρισης	21
3	Πληθυσμιακά Πρότυπα δυο ή τριών ειδών	24
3.1	Πληθυσμιακά Πρότυπα δυο ειδών	24
3.2	Μοντέλο θηρευτή-θηράματος Lotka-Volterra	25
3.3	Μοντέλο θηρευτή-θηράματος Rosenzweig-MacArthur	28
3.3.1	Το παράδοξο του εμπλουτισμού	29
3.4	Ανταγωνισμός για πόρους	29
3.4.1	Ανταγωνισμός μεταξύ μελών του ίδιου πληθυσμού	32
3.4.2	Ανταγωνισμός μεταξύ διαφορετικών ειδών	35
3.5	Αποκοπή Τμήματος Πληθυσμού (Harvesting)	39
3.6	Πληθυσμιακά Πρότυπα τριών ειδών	43

4	Πληθυσμιακά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής	47
4.1	Διακριτά Μαθηματικά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής	47
4.1.1	Ιστορική αναδρομή	47
4.1.2	Πίνακες Leslie (Leslie Matrix Model)	48
4.1.3	Ιδιότητες του πίνακα Leslie	49
4.2	Συνεχή Μαθηματικά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής	53
4.2.1	Εξισώσεις McKendrick-Von Foerster	53
4.2.2	Αναλυτική Λύση των Εξισώσεων McKendrick	54

Κεφάλαιο 1

Βασική Θεωρία και Εισαγωγικές Έννοιες

1.1 Θεωρία Ευστάθειας

Υπάρχουν διάφοροι μέθοδοι επίλυσης διαφορικών εξισώσεων χρησιμοποιώντας είτε αναλυτικές τεχνικές, όπως η ολοκλήρωση, τα αναπτύγματα σε σειρές είτε με τη χρήση μεθόδων διακριτών μεταβλητών ώστε να επιτύχουμε ακριβείς προσεγγίσεις της λύσης ενός προβλήματος αρχικών τιμών. Υπάρχουν ωστόσο πολλές διαφορικές εξισώσεις, ειδικότερα οι μη γραμμικές, οι οποίες δεν επιδέχονται αναλυτική επίλυση με οποιονδήποτε εύλογα βολικό τρόπο είτε η εύρεση της λύσης τους είναι αρκετά πολύπλοκη ή και αδύνατη. Ο τρόπος αντιμετώπισης τέτοιων εξισώσεων βασίζεται σε μια διαφορετική προσέγγιση γεωμετρικού χαρακτήρα, της θεωρία της ευστάθειας μιας λύσης όπως παρουσιάζεται στο [11][2] και η οποία οδηγεί σε μια ποιοτική κατανόηση της συμπεριφοράς των λύσεων και όχι σε λεπτομερείς ποσοτικές πληροφορίες.

Παρακάτω θα μελετήσουμε διαφορικά συστήματα με γενική μορφή:

$$x'(t) = f(t, x) \quad (1.1)$$

όπου η $f(t, x)$ είναι ορισμένη, συνεχής και με συνεχείς μερικές παραγώγους σ' ένα πεδίο $\Omega = (t, x) : t \in J, x \in D \subset \mathbb{R}^{n+1}$, όπου $J \subset \mathbb{R}$ και $D \subset \mathbb{R}^n$. Με αυτές τις προϋποθέσεις γνωρίζουμε ότι για κάθε σημείο $(t_0, x^0) \in \Omega$ υπάρχει ένα διάστημα $(t_0 - \varepsilon, t_0 + \varepsilon) \subset J$, στο οποίο το παραπάνω σύστημα δέχεται μοναδική λύση $x(t, t_0, x^0)$, η οποία εξαρτάται από το (t_0, x^0) και ισχύει $x(t_0, t_0, x^0) = x^0$.

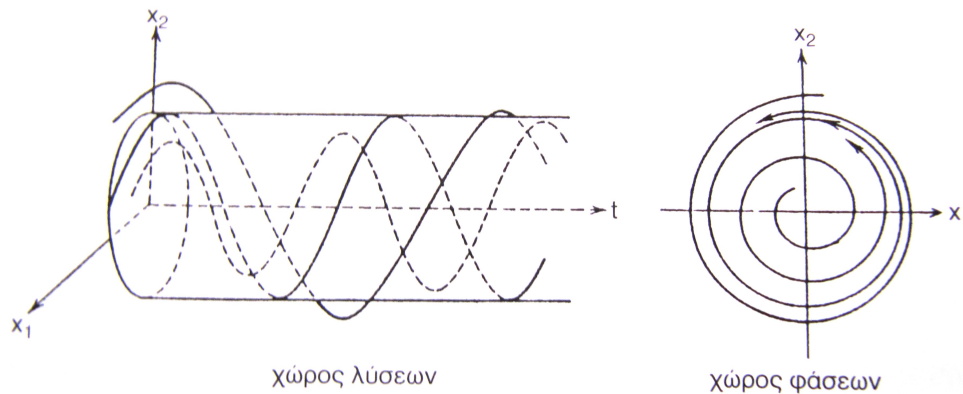
1.1.1 Αυτόνομα Συστήματα

Υπάρχει μια σημαντική κατηγορία εξισώσεων πρώτης τάξης και συστημάτων εξισώσεων στα οποία το διανυσματικό πεδίο δεν εξαρτάται άμεσα από τον χρόνο και κατά συνέπεια ο αρχικός χρόνος t_0 μπορεί να θεωρηθεί ως μηδέν δηλαδή $f(t, x) = f(x)$ σύμφωνα με το παρακάτω Θεώρημα.

Ορισμός 1.1. Ονομάζουμε αυτόνομο ένα σύστημα του οποίου το διανυσματικό πεδίο δεν εξαρτάται από τον χρόνο.

$$x'(t) = f(x) \quad (1.2)$$

όπου $t \in J \subset \mathbb{R}$, $x \in D$ όπου $D \subset \mathbb{R}^n, n = 1, 2, 3, \dots$ και $f \in C^1(D)$.



Σχήμα 1.1: Χώρος λύσεων και χώρος φάσεων μιας αυτόνομης διαφορικής εξίσωσης στο \mathbb{R}^2 . ([11])

Συστήματα που δεν είναι αυτόνομα ονομάζονται μη-αυτόνομα.

Ορισμός 1.2. Ένα αυτόνομο σύστημα διαφορικών εξισώσεων ορίζει ένα διανυσματικό πεδίο όταν κάθε σημείο (x, y) αντιστοιχίζεται σε ένα διάνυσμα με συντεταγμένες $(F(x, y), G(x, y))$. Δηλαδή κάθε λύση έχει την τροχιά της σε κάθε σημείο εφαπτόμενη σε αυτό το διανυσματικό πεδίο.

Θεώρημα 1.1. Για κάθε $t, t_0 \in \mathbb{R}$ και $x_0 \in D$ για τα οποία υπάρχει λύση $x(t, t_0, x^0)$ αυτόνομου συστήματος ισχύει:

$$x(t, t_0, x^0) = x(t - t_0, 0, x^0) \quad (1.3)$$

Η απόδειξη του παραπάνω θεωρήματος βρίσκεται στο [11] και παραλείπεται.

Η φυσική ερμηνεία του αυτόνομου συστήματος είναι το σύστημα του οποίου η διαμόρφωση, συμπεριλαμβανομένων και των φυσικών παραμέτρων και των εξωτερικών δυνάμεων ή επιδράσεων είναι ανεξάρτητη του χρόνου. Κατά συνέπεια, ο αυτόνομος αυτός χαρακτήρας ενός διανυσματικού πεδίου μας επιτρέπει να κάνουμε τη μελέτη μας στο πεδίο D των n διαστάσεων και όχι στο χώρο των λύσεων που είναι $(n + 1)$ διαστάσεων.

Η λύση της (1.2) είναι μια διανυσματική συνάρτηση $x = \Phi(t)$ που ικανοποιεί την διαφορική εξίσωση και μπορεί να θεωρηθεί ως μια παραμετρική αναπαράσταση για μια καμπύλη στο επίπεδο (x, y) . Μια τέτοια καμπύλη ονομάζεται **τροχιά** και θεωρείται ως η διαδρομή που ακολουθεί ένα κινούμενο σωματίδιο του οποίου η ταχύτητα καθορίζεται από τη διαφορική εξίσωση. Το επίπεδο (x, y) καλείται **επίπεδο φάσεων** και ένα αντιπροσωπευτικό σύνολο από τροχιές ως **εικόνα φάσεων**. Η τροχιά δεν παριστάνει την αντίστοιχη λύση $x(t, t_0, x^0)$ του συστήματος (2), αλλά την προβολή της διαδρομής αυτής από τον χώρο των λύσεων, που είναι όπως είπαμε $(n + 1)$ διαστάσεων στο χώρο των φάσεων n διαστάσεων.

Στο σχήμα (1.1) ([11]) φαίνονται ο χώρος λύσεων και ο αντίστοιχος χώρος φάσεων μιας διαφορικής εξίσωσης στον \mathbb{R}^2 .

Ορισμός 1.3. Ένα σημείο x_0 ενός αυτόνομου συστήματος διαφορικών εξισώσεων ονομάζεται **κρίσιμο σημείο** ή **σημείο ισορροπίας** ή **στάσιμο σημείο** αν ισχύει ότι $f(x_0) = 0$.

Πέρα από το γεγονός ότι τα κρίσιμα σημεία αποτελούν λύση του (1.2), αξίζει να τονίσουμε ότι η γεωμετρική συμπεριφορά όλων των άλλων τροχιών στο χώρο φάσεων καθορίζεται σε

μεγάλο βαθμό από τη φύση και τη θέση των κρίσιμων αυτών σημείων. Όπως αναφέρεται και στο [11], μπορούμε να παρατηρήσουμε τα εξής όσον αφορά την μεγάλη σημασία τους:

- (i) Από κάθε σημείο x_0 του χώρου φάσεων περνά μοναδική τροχιά.
- (ii) Αν μια τροχιά ξεκινά από μη κρίσιμο σημείο δεν μπορεί να φτάσει σε ένα κρίσιμο σημείο σε πεπερασμένο χρόνο.
- (iii) Τροχιά που περνά από ένα μη κρίσιμο σημείο, μία τουλάχιστον φορά, δεν μπορεί να ξαναπεράσει εκτός κι αν η τροχιά είναι κλειστή. Σε αυτήν την περίπτωση λέμε ότι έχουμε τροχιά που αντιστοιχεί σε περιοδική λύση.

Όσον αφορά λοιπόν τις τροχιές, για μια τροχιά ενός αυτόνομου συστήματος υπάρχουν οι παρακάτω δυνατότητες:

- (α'.) να είναι κρίσιμο σημείο.
- (β'.) να πλησιάζει ένα κρίσιμο σημείο καθώς $t \rightarrow \infty$.
- (γ'.) να κινείται σε κλειστή καμπύλη.
- (δ'.) να πλησιάζει μια κλειστή τροχιά.
- (ε'.) να τείνει στο άπειρο καθώς $t \rightarrow \infty$.

1.1.2 Περιοδικές λύσεις και Οριακοί κύκλοι

Πολλά μαθηματικά προβλήματα ενδιαφέρονται για τον προσδιορισμό των καταστάσεων ισορροπίας και των περιοδικών λύσεων, καθώς και για την ανάλυση της ευστάθειας των λύσεων αυτών. Οι περιοδικές λύσεις συχνά παίζουν σημαντικό ρόλο σε φυσικά προβλήματα λόγω του ότι αναπαριστούν καταστάσεις που επαναλαμβάνονται με την πάροδο του χρόνου. Τα σημεία ισορροπίας, έχουν βιολογικό ενδιαφέρον γιατί αναπαριστούν σταθερές καταστάσεις ενός συστήματος. Το μηδέν είναι συνήθως ένα σημείο ισορροπίας. Αν το μηδέν είναι ευσταθές σημείο ισορροπίας, τότε το σύστημα πλησιάζει το μηδέν. Αν μια θετική λύση είναι λύση ισορροπίας και είναι ευσταθής τότε για αρχικές τιμές κοντά σε αυτή την ισορροπία, οι λύσεις την προσεγγίζουν.

Ένα σημαντικό Θεώρημα από τις Συνήθειες Διαφορικές Εξισώσεις για αυτόνομα συστήματα δύο διαστάσεων είναι αυτό του Poincaré - Bendixson's [1] που μπορεί να προβλέψει την ασυμπτωτική συμπεριφορά των λύσεων του συστήματος. Επιπλέον αν ένα αυτόνομο σύστημα ικανοποιεί τα κριτήρια Bendixsons [1] και Dulac [1] τότε το σύστημα δεν έχει καμία περιοδική λύση.

Ένα αυτόνομο σύστημα δύο διαστάσεων έχει τη μορφή:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y) \quad (1.4)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(x, y) \quad (1.5)$$

Ορισμός 1.4. Ονομάζουμε περιοδική λύση του διαφορικού συστήματος (1.2) μια μη σταθερή λύση $x(t)$ η οποία ικανοποιεί τη συνθήκη: $x(t + T) = x(t) \forall t \in [t_0, \infty)$, για κάποιο $T > 0$ όπου T η περίοδος.

Ορισμός 1.5. Συμβολίζουμε με $\Gamma(X_0, t)$ την τροχιά μιας λύσης σε συνάρτηση με τον χρόνο t ξεκινώντας από το αρχικό σημείο $X_0 = x(t_0, y(t_0)) = (x_0, y_0)$. Με $\Gamma^+(X_0, t)$ θα υποδηλώνεται το κομμάτι της τροχιάς όπου $t \geq t_0$ και θα καλείται θετική τροχιά, ενώ με $\Gamma^-(X_0, t)$ το κομμάτι της τροχιάς όπου $t \leq t_0$ και θα καλείται αρνητική τροχιά. Αν οι τροχιές είναι φραγμένες (bounded), τότε το αρνητικό και θετικό κομμάτι της τροχιάς προσεγγίζει τα οριακά σύνολα καθώς $t \rightarrow -\infty$ ή $t \rightarrow +\infty$.

Ορισμός 1.6. Ονομάζουμε οριακό σύνολο $\alpha(X_0)$ (α -limitset) το σύνολο των σημείων που προσεγγίζονται από την αρνητική τροχιά $\Gamma^-(X_0, t)$, καθώς $t \rightarrow -\infty$. Ονομάζουμε οριακό σύνολο $\omega(X_0)$ (ω -limitset) το σύνολο των σημείων που προσεγγίζονται από την θετική τροχιά $\Gamma^+(X_0, t)$, καθώς $t \rightarrow +\infty$.

Θεώρημα 1.2. (Poincaré - Bendixson) Αν $\Gamma^+(X_0, t)$, είναι μια θετική τροχιά της σχέσης (1.2) κλειστή και φραγμένη και το οριακό σύνολο (ω -limitset) δεν περιέχει κανένα σημείο ισορροπίας τότε:

- (i) $\Gamma^+(X_0, t)$ είναι μια περιοδική τροχιά ($\Gamma^+(X_0, t) = \omega(X_0)$) ή
- (ii) το οριακό σύνολο $\omega(X_0)$ είναι περιοδική τροχιά και την ονομάζουμε οριακό κύκλο.

Το Θεώρημα Poincaré - Bendixson [1], μπορεί να εφαρμοστεί σε μη γραμμικά συστήματα αν οι λύσεις είναι φραγμένες. Αν δεν ισχύει αυτή η προϋπόθεση, δεν μπορεί να ελέγξει για περιοδικές τροχιές. Γι'αυτό το λόγο χρησιμοποιούνται τα κριτήρια Bendixson's [1] και Dulac [1].

Θεώρημα 1.3. (Κριτήριο Bendixson's) Έστω D μια απλά συνδεδεμένη περιοχή $\subset \mathbb{R}^2$. Αν το

$$\operatorname{div}(f, g) \equiv \partial f / \partial x + \partial g / \partial y$$

δεν είναι μηδέν και δεν αλλάζει πρόσημο στο D (αυστηρά θετικό ή αυστηρά αρνητικό), τότε δεν υπάρχουν περιοδικές τροχιές του αυτόνομου συστήματος δυο διαστάσεων (1.4) στο D .

Θεώρημα 1.4. (Κριτήριο Dulac) Έστω D μια απλά συνδεδεμένη περιοχή $\subset \mathbb{R}^2$. Αν $B(x, y)$ είναι μια διαφορίσιμη συνάρτηση στο D , τότε αν

$$\operatorname{div}(Bf, Bg) \equiv \partial(Bf) / \partial x + \partial(Bg) / \partial y$$

δεν είναι μηδέν και δεν αλλάζει πρόσημο στο D , τότε δεν υπάρχουν περιοδικές τροχιές του αυτόνομου συστήματος δυο διαστάσεων (1.4) στο D .

1.2 Επίπεδο Φάσεων Γραμμικών Συστημάτων

Η έννοια της ευστάθειας σχετίζεται με την πιθανότητα μικρά σφάλματα που εμφανίζονται στην πορεία της μαθηματικής διαδικασίας, να μπορούν να εξαφανίζονται καθώς η διαδικασία προχωρά. Αντιστρόφως, αστάθεια προκύπτει αν μικρά σφάλματα τείνουν να αυξηθούν μπορεί και απεριόριστα. Η λύση ενός προβλήματος αρχικών τιμών είναι ασυμπτωτικά ευσταθής αν αρχικά γειτονικές λύσεις τείνουν να πλησιάσουν τη δοθείσα λύση, και ασταθής αν τείνουν να απομακρυνθούν από αυτήν. Πιο απλά, σε ευσταθές ασυμπτωτικό πρόβλημα τα γραφήματα των λύσεων θα συγκλίνουν, ενώ σε ένα ασταθές πρόβλημα θα αποκλίνουν. Οι μαθηματικοί ορισμοί των εννοιών αυτών δίνονται παρακάτω και παρουσιάζονται αναλυτικά στο [11].

Ορισμός 1.7. (Ευστάθεια κατά Liapunov) Έστω x_0 , ένα κρίσιμο σημείο του αυτόνομου συστήματος $x' = f(x)$. Τότε, το x_0 ονομάζεται:

- (i) *ευσταθές*, αν $\forall \varepsilon > 0, \exists \delta = \delta(\varepsilon) > 0$, έτσι ώστε η σχέση $|x(0) - x_0| < \delta$, συνεπάγεται ότι $|x(t) - x_0| < \varepsilon, \forall t \geq 0$,
- (ii) *ασυμπτωτικά ευσταθές*, αν είναι ευσταθές και επιπλέον $\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - x_0| = 0$
- (iii) *ασταθές*, αν δεν είναι ευσταθές.

Έστω γραμμικό αυτόνομο σύστημα με σταθερούς συντελεστές της μορφής:

$$x'(t) = Ax(t), t \in \mathbb{R} \quad (1.6)$$

όπου, A πίνακας σταθερών ($n \times n$) με $|A| \neq 0$.

Θα μελετήσουμε την περίπτωση όπου ο A είναι ένας (2×2) σταθερός πίνακας και x ένα (2×1) διάνυσμα. Είναι γνωστό ότι όλοι οι πίνακες ($n \times n$) είναι ταξινομημένοι, με τη σχέση της ομοιότητας, σε κλάσεις ισοδυναμίας που αντιστοιχούν σε ($n \times n$) πίνακες τύπου *Jordan*.

Πρόταση 1.1. Έστω, ένας πραγματικός πίνακας A τύπου (2×2). Τότε υπάρχει ένας πίνακας M , με $|M| \neq 0$, έτσι ώστε ο πίνακας $J = M^{-1}AM$, να είναι ένας από τους παρακάτω

$$(i) \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$$

$$(ii) \begin{pmatrix} \lambda_0 & 0 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$$

$$(iii) \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$$

$$(iv) \begin{pmatrix} a & -\beta \\ \beta & a \end{pmatrix}$$

όπου, $\lambda_0, \lambda_1, \lambda_2, \alpha, \beta$ πραγματικοί αριθμοί, $\beta > 0$ και $\lambda_1 \neq \lambda_2$.

Η απόδειξη της παραπάνω πρότασης βρίσκεται στο [11] και παραλείπεται.

Επομένως, κάθε σύστημα (2×2) της μορφής $x'(t) = Ax(t)$ με τη βοήθεια της σχέσης $x(t) = My(t)$ μπορεί να μετασχηματιστεί σε ένα ισοδύναμο **κανονικό σύστημα**

$$y'(t) = Jy(t).$$

Ας δούμε τώρα τι συμβαίνει με την ασυμπτωτική συμπεριφορά των λύσεων του $x'(t) = Ax(t)$. Έστω το σύστημα εξισώσεων:

$$x'(t) = ax + by$$

$$y'(t) = cx + dy$$

με πίνακα σταθερών $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$.

$|A| = \det(A) = ad - bc$ με $|A| \neq 0$ και $\text{tr}A = a + d$. Οι ιδιοτιμές λ_1, λ_2 του A είναι ρίζες του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $P_A(\lambda) = \lambda^2 - (\text{tr}A)\lambda + |A| = 0$. Εδώ διακρίνουμε τις ακόλουθες περιπτώσεις όπως ορίζονται στο [11]:

(α') **Ιδιοτιμές πραγματικές και άνισες :** $\lambda_1 > \lambda_2$

Το σύστημα $y'(t) = Jy(t)$, έχει τη μορφή $y'_1 = \lambda_1 y_1$, $y'_2 = \lambda_2 y_2$ με λύσεις $y_1(t) = c_1 e^{\lambda_1 t}$ και $y_2(t) = c_2 e^{\lambda_2 t}$ όπου $c_1, c_2 \in \mathbb{R}$

- (i) Αν $\lambda_1 \lambda_2 > 0$, τότε η αρχή $(0, 0)$ στο επίπεδο φάσεων ονομάζεται **κόμβος** και είναι:
 - για $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$: *ασυμπτωτικά ευσταθής*, (Σχήμα 1)
 - για $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$: *ασταθής*, (Σχήμα 2)
- (ii) Αν $\lambda_1 \lambda_2 < 0$, τότε η αρχή $(0, 0)$ στο επίπεδο φάσεων ονομάζεται **σημείο σάγματος**, (Σχήμα 3)

(β') **Ίσες ιδιοτιμές :** $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0$

(i) **Ο J είναι διαγώνιος :**

Τότε έχουμε έναν ειδικό κόμβο, το **άστρο**, το οποίο είναι :

για $\lambda_0 < 0$: *ασυμπτωτικά ευσταθής*, (Σχήμα 4)

για $\lambda_0 > 0$: *ασταθής*, (Σχήμα 5)

(ii) **Ο J δεν είναι διαγώνιος :**

Τότε η αρχή ονομάζεται **νόθος κόμβος**, ο οποίος είναι :

για $\lambda_0 < 0$: *ασυμπτωτικά ευσταθής*, (Σχήμα 6)

για $\lambda_0 > 0$: *ασταθής*, (Σχήμα 7)

(γ') **Μιγαδικές ιδιοτιμές :** $\lambda_{1,2} = a \pm ib$, $b > 0$

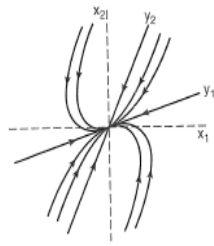
(i) για $a \neq 0$: **Εστία ή σπειροειδές σημείο** και είναι :

αν $a > 0$: *ασταθής*, (Σχήμα 8)

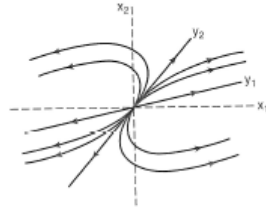
αν $a < 0$: *ασυμπτωτικά ευσταθής*, (Σχήμα 9)

(ii) για $a = 0$: Τότε η αρχή ονομάζεται **κέντρο** και αποτελεί τη μοναδική μη τετριμμένη περιοδική συμπεριφορά που συναντάται στα γραμμικά συστήματα. Κάθε σημείο εκτός της αρχής, συναντάται άπειρες φορές με περίοδο $T = (2\pi)/\beta$. (Σχήμα 10)

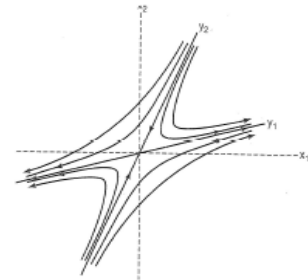
Παρατήρηση: Θεωρήσαμε ότι $|A| \neq 0$, γιατί σε αντίθετη περίπτωση θα προέκυπταν άπειρες σταθερές λύσεις, δηλαδή μεμονωμένα σημεία των οποίων οι τροχιές είναι ευθείες παράλληλες μεταξύ τους που όμως δεν παρουσιάζουν κάποιο ιδιαίτερο ενδιαφέρον.



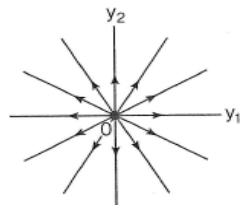
Σχήμα 1: $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$
ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος



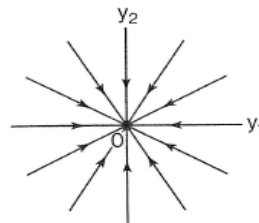
Σχήμα 2: $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$
ασταθής κόμβος



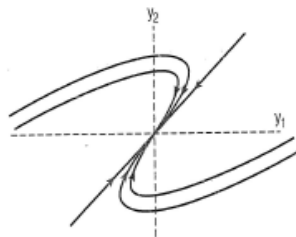
Σχήμα 3: $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$
σημείο σάγματος



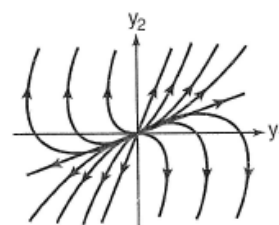
Σχήμα 4: $\lambda_0 < 0$
ασυμπτωτικά ευσταθές άστρο



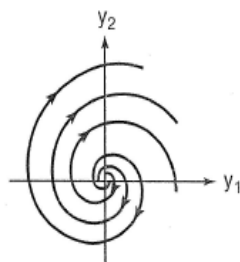
Σχήμα 5: $\lambda_0 > 0$
ασταθές άστρο



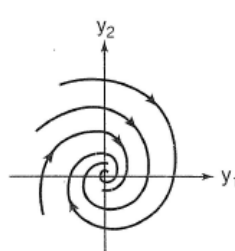
Σχήμα 6: $\lambda_0 < 0$
ασυμπτωτικά ευσταθής νόθος κόμβος



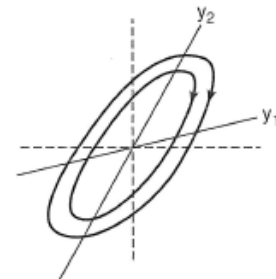
Σχήμα 7: $\lambda_0 > 0$
ασταθής νόθος κόμβος



Σχήμα 8: $\alpha > 0$
ασταθής εστία

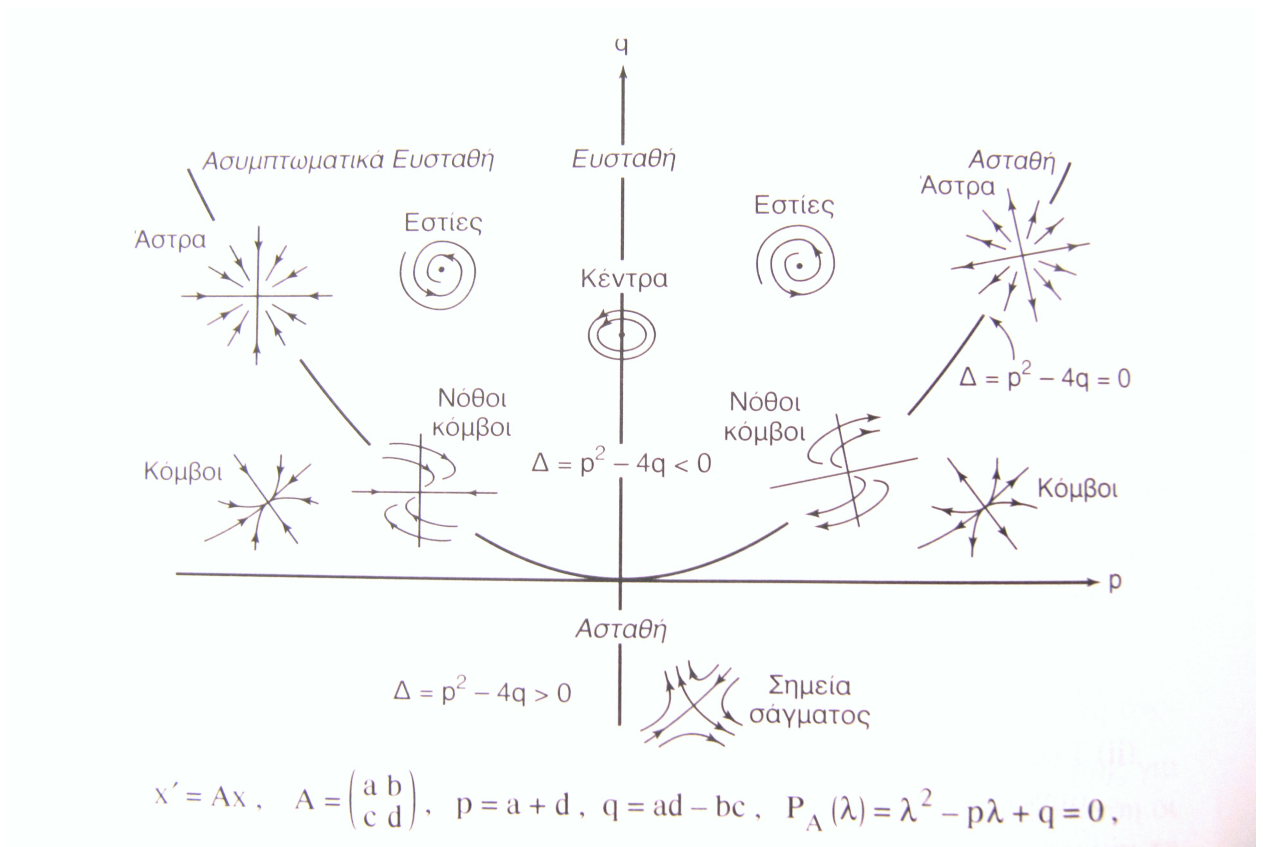


Σχήμα 9: $\alpha < 0$
ασυμπτωτικά ευσταθής εστία



Σχήμα 10: $\alpha = 0$
κέντρο

Σχήμα 1.2: Πεδίο φάσεων ([11])



Σχήμα 1.3: Γενική Ταξινόμηση Ευστάθειας Γραμμικών Συστημάτων ([11])

Στη συνέχεια της παρούσας διπλωματικής εργασίας, τα θέματα που θα παρουσιαστούν ανά κεφάλαιο είναι:

Στο δεύτερο κεφάλαιο, γίνεται μια εισαγωγή στην μοντελοποίηση δυναμικής πληθυσμών και αναλύονται οι διάφοροι παράγοντες που επηρεάζουν τα μαθηματικά μοντέλα. Παρουσιάζονται μερικά θεμελιώδη πληθυσμιακά πρότυπα ενός είδους όπως το Μαλθουσιανό μοντέλο ανάπτυξης και η Λογιστική εξίσωση.

Στο τρίτο κεφάλαιο, αναλύονται πληθυσμιακά πρότυπα δύο και τριών ειδών, μελετώνται αλληλεπιδράσεις πληθυσμών θηρευτή-θηράματος, ειδών που βρίσκονται σε ανταγωνισμό, ενώ γίνεται αναφορά και στην αποκοπή τμήματος πληθυσμού.

Τέλος, το τέταρτο και τελευταίο κεφάλαιο ασχολείται με πληθυσμιακά μοντέλα ηλικιακής δομής διακριτού και συνεχούς χρόνου, μέσω των πινάκων Leslie και των εξισώσεων McKendrick αντίστοιχα.

Κεφάλαιο 2

Πληθυσμιακά Πρότυπα ενός είδους

2.1 Μοντελοποίηση Δυναμικής Πληθυσμών

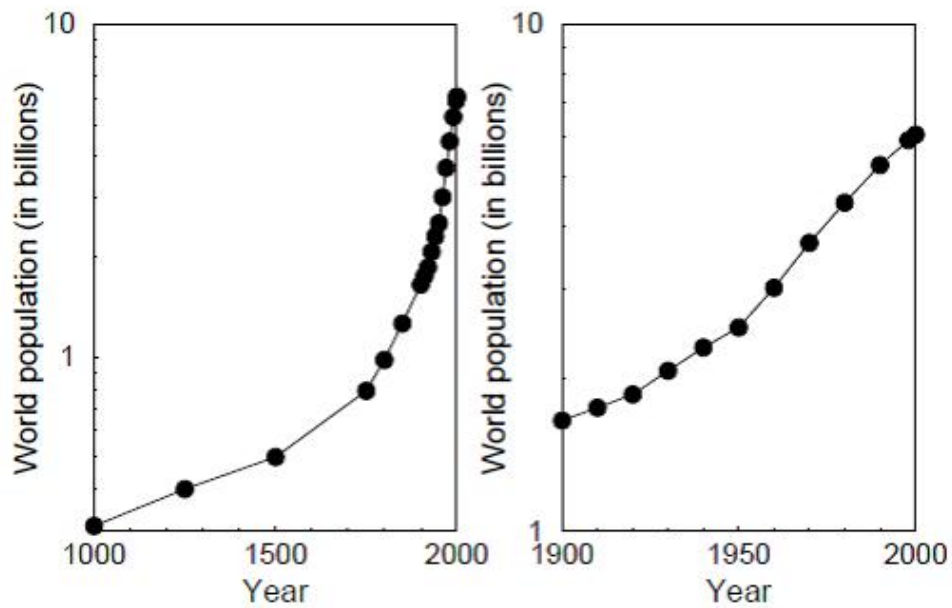
Η πληθυσμιακή οικολογία [3], ασχολείται με την ανάπτυξη θεωριών γύρω από τη δομή και τη δυναμική των βιολογικών κοινοτήτων. Συχνά οι κοινότητες αυτές, αποτελούνται από ένα μεγάλο αριθμό ειδών και αναγκαστικά, η πληθυσμιακή οικολογία θα δίνει ιδιαίτερη έμφαση στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών, όπως για παράδειγμα στον ανταγωνισμό και τη θήρευση. Οι μελέτες που επικεντρώνονται στην ανάπτυξη μαθηματικών μοντέλων που περιγράφουν τη δυναμική των πληθυσμών, θεωρούν συχνά αλληλεπιδράσεις μεταξύ δυο ή περισσότερων ειδών. Από αυτή την οπτική γωνία θα μπορούσε κανείς να θεωρήσει, ότι η μοντελοποίηση της δυναμικής ενός είδους δεν είναι σημαντική ή είναι πληκτική μιας και δεν υπάρχουν πολλά πράγματα να ανακαλύψουμε. Υπάρχουν, ωστόσο πολλές περιπτώσεις κατά τις οποίες σχετικά απλές διαδικασίες αύξησης πληθυσμού είναι θεμελιώδους σημασίας τόσο από επιστημονικής, όσο και πρακτικής άποψης. Η ανάπτυξη ενός μόνο είδους είναι μια πολύ σημαντική διεργασία για παράδειγμα σε περιπτώσεις :

- ◊ Ραγδαίας αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού.
- ◊ Εισβολής εξωτικών ή γενετικών τροποποιημένων οργανισμών σε φυσικά περιβάλλοντα.
- ◊ Επιδημιών λοιμωδών νοσημάτων και στρατηγικών για την πρόληψή τους.

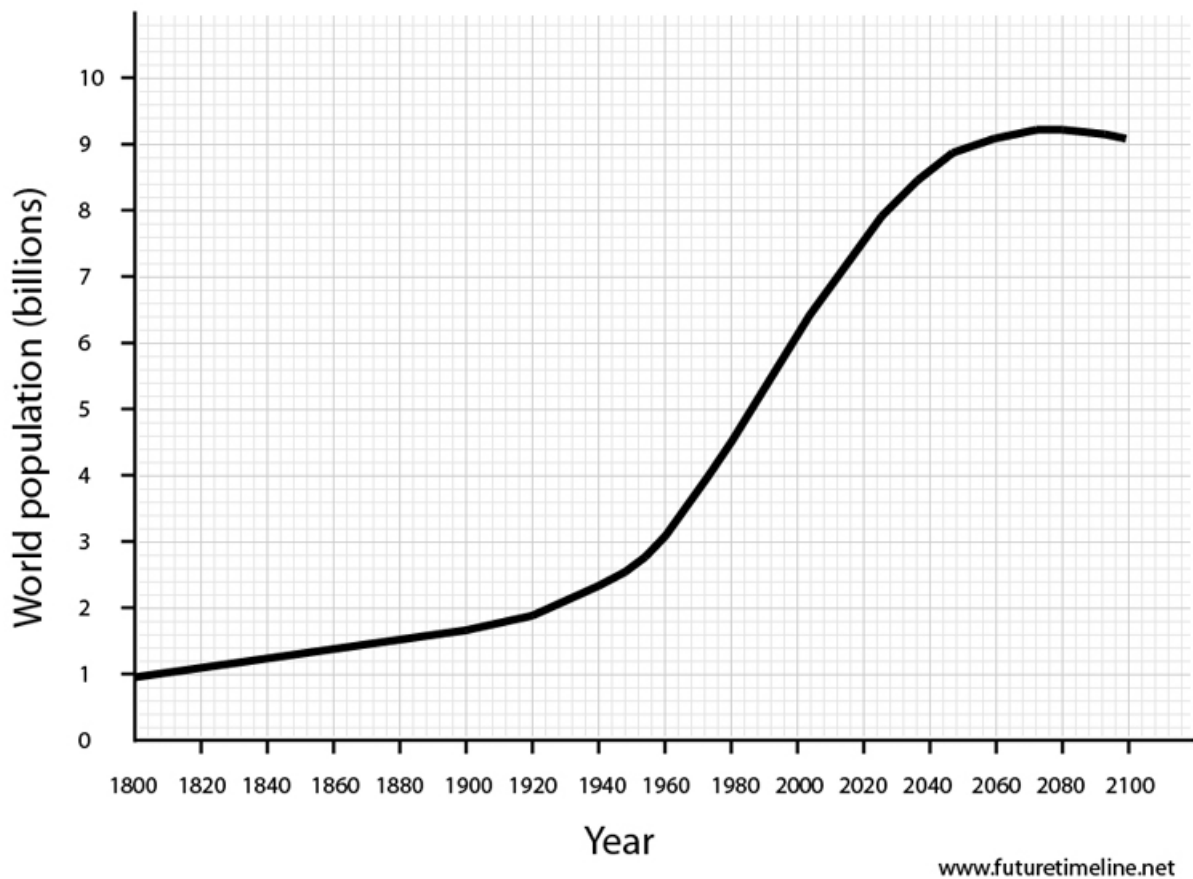
2.1.1 Πληθυσμιακή κατάσταση (p-state)

Η διαμόρφωση ενός μοντέλου για τη δυναμική οποιουδήποτε πληθυσμού είναι ουσιαστικά η εύρεση ενός κανόνα, που θα περιγράφει την αλλαγή του πληθυσμού [3]. Ένα τέτοιο μοντέλο, απαντάει στην ερώτηση για το πως ένας πληθυσμός θα αλλάξει στο (χοντινό) μέλλον, δεδομένου:

- (1) της υπάρχουσας κατάστασης και (2) των περιβαλλοντικών συνθηκών στις οποίες εκτίθεται ο πληθυσμός.



Σχήμα 2.1: Αύξηση Παγκόσμιου Πληθυσμού τον τελευταίο αιώνα. Πηγή: WHO ([3])



Σχήμα 2.2: Εκτίμηση Αύξηση Παγκόσμιου Πληθυσμού ([3])

Αυτές οι αλλαγές μπορεί να αναφέρονται στο σύνολο των μελών είτε στη σύνθεση των μελών του πληθυσμού. Για παράδειγμα, ας θεωρήσουμε ένα μοντέλο που περιγράφει πως θα αλλάξει ο αριθμός των ενήλικων και ανήλικων ατόμων. Ο πληθυσμός μπορεί να αλλάξει στο σύνολο ενώ η συχνότητα μεγάλων και νέων ατόμων να παραμείνει σταθερός. Ας σκεφτούμε τις αλλαγές στον ανθρώπινο πληθυσμό τα τελευταία 100 χρόνια (Σχήμα 2.1[3]). Όχι μόνο υπάρχει ενδιαφέρον για τις αλλαγές στο σύνολο των ανθρώπων παγκοσμίως, αλλά και στην ηλικιακή δομή του πληθυσμού. Η πληθώρα μαζί με τη δομή διαμορφώνουν την εκάστοτε πληθυσμιακή κατάσταση δηλαδή από πόσα άτομα και από τι είδους (ηλικία, φυσικά χαρακτηριστικά, φύλο κτλ) απαρτίζεται ο πληθυσμός.

2.1.2 Ατομική κατάσταση (i-state)

Ο κάθε οργανισμός ατομικά αποτελεί μια σημαντική οντότητα στη δυναμική των πληθυσμών, καθώς οι πληθυσμιακές αλλαγές σχετίζονται άμεσα με αλλαγές στην κατάσταση κάθε οργανισμού ξεχωριστά. Για παράδειγμα, οι αλλαγές στο πλήθος είναι αποτέλεσμα γεννήσεων, θανάτων, μετανάστευσης κτλ. ενώ αλλαγές στην πληθυσμιακή δομή σχετίζονται με την γήρανση ή την αλλαγή στη φυσική κατάσταση των οργανισμών. Από την άλλη, η πιθανότητα ένα μέλος του πληθυσμού να αναπαραχθεί σχετίζεται άμεσα με την ηλικία του και άλλα φυσικά χαρακτηριστικά. Η ατομική κατάσταση ή i-state [3], είναι η συλλογή πληροφοριών που σχετίζονται με την φυσιολογία μεμονωμένων οργανισμών ενός πληθυσμού και τον ρόλο του κύκλου ζωής τους στις διαδικασίες αναπαραγωγής, θανάτου, ανάπτυξης ή μετανάστευσης. Η μεμονωμένη κατάσταση μπορεί να σχετίζεται με οποιεσδήποτε μεταβλητές χαρακτηρίζουν τα άτομα, αλλά η επιλογή περιορίζεται συνήθως σε μια ή δύο (πχ. η ηλικία και / ή το μέγεθος) (Σχήμα 2.3).

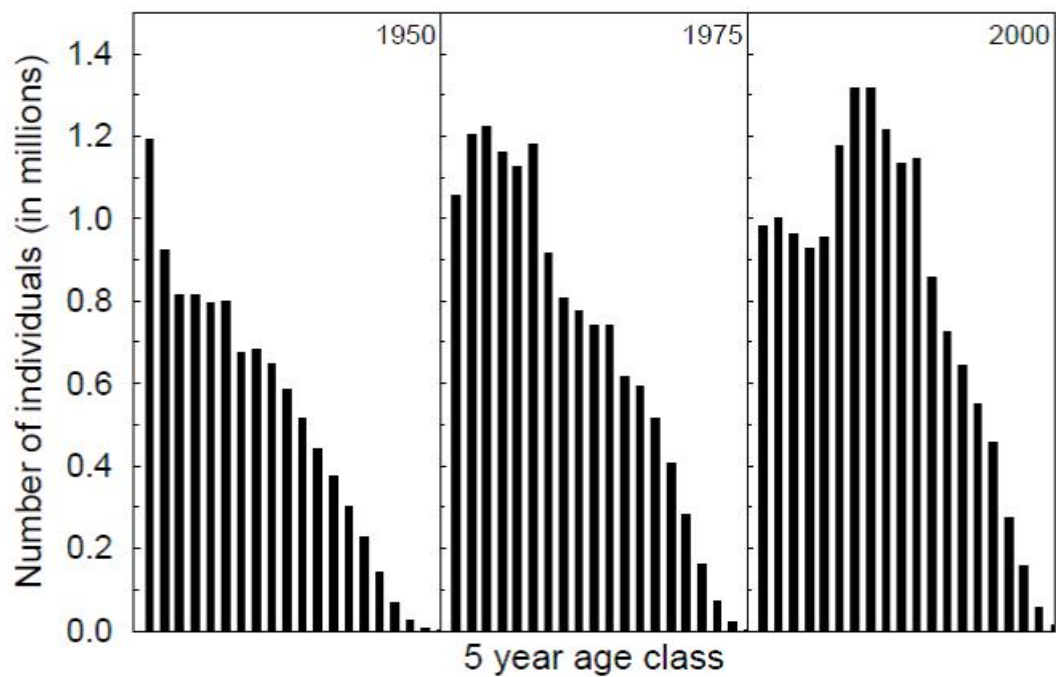
2.1.3 Περιβαλλοντική κατάσταση (E-state)

Οι περιβαλλοντικές συνθήκες στις οποίες εκτίθενται οι οργανισμοί είναι εξίσου σημαντικοί για την δυναμική τους, αφού συνήθως θέτουν τους περιορισμούς στην ανάπτυξή τους. Οι συνθήκες αυτές, εξαρτώνται από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες όπως την θερμοκρασία, την υγρασία, τους διαθέσιμους πόρους και το πλήθος θηρευτών και ανταγωνιστών. Επομένως, η περιβαλλοντική κατάσταση ή E-state [3], περιγράφει το σύνολο των μεταβλητών που καθορίζουν τον κύκλο ζωής των μελών ενός πληθυσμού. Αν για παράδειγμα θεωρήσουμε ως δεδομένη την δυνατότητα πιθανής αναπαραγωγής ενός οργανισμού, έτσι όπως ορίζεται από την ατομική κατάσταση, η περιβαλλοντική θα καθορίσει αν τελικά θα πραγματοποιηθεί η αναπαραγωγή.

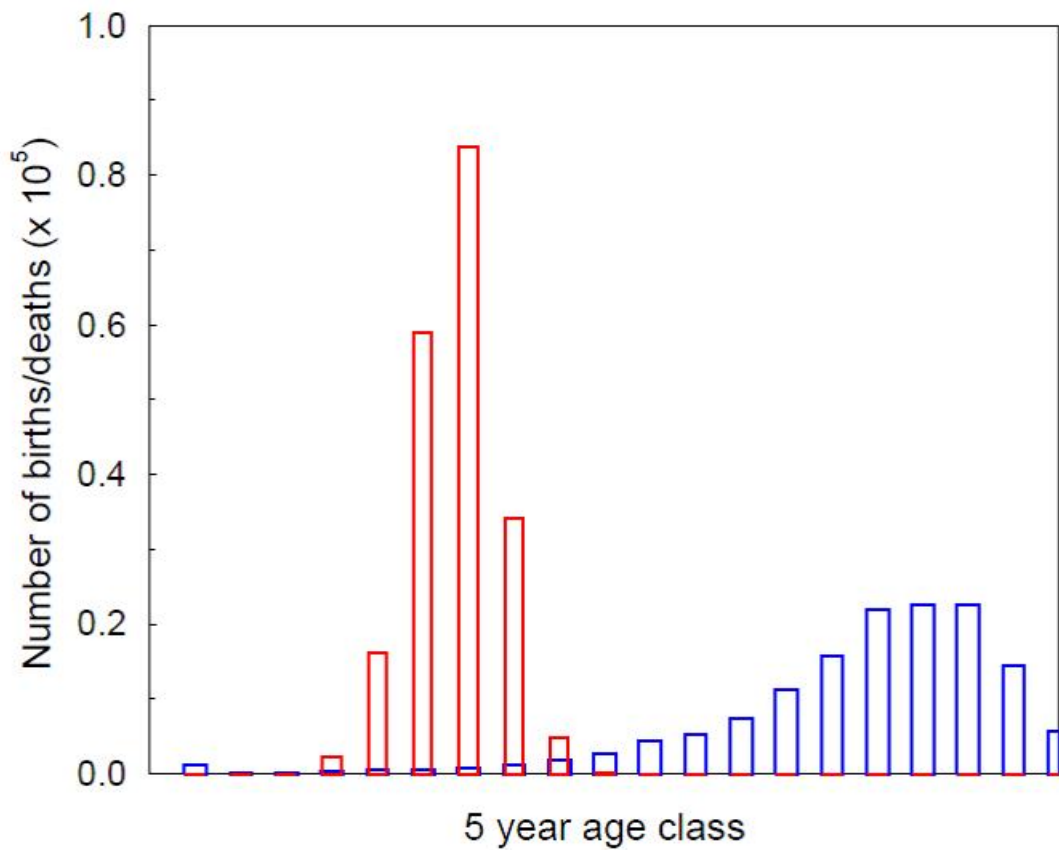
2.1.4 Εξίσωση πληθυσμιακής ισορροπίας

Αν θεωρήσουμε τον πληθυσμό, να αποτελείται από ένα σύνολο συγκεκριμένων ειδών που επιβιώνουν σε δεδομένη περιοχή, τότε οι όποιες αλλαγές στον πληθυσμό σχετίζονται με την αναπαραγωγή, τον θάνατο και την μετανάστευση των οργανισμών. Επομένως, μπορούμε να εκφράσουμε ένα μοντέλο πληθυσμιακής δυναμικής με την ακόλουθη εξίσωση [3]:

$$\text{Πληθυσμιακή αλλαγή} = \text{Γεννήσεις} - \text{Θάνατοι} + \text{Εξωτερική μετανάστευση} - \text{Εσωτερική μετανάστευση}.$$



Σχήμα 2.3: Ηλικιακή κατανομή πληθυσμού στην Ολλανδία τα έτη 1950, 1975 και 2000. Κάθε μπάρα αναπαριστά τον αριθμό των μελών σε ηλικιακές κλάσεις των πέντε ετών ξεκινώντας από 0-4 ετών, 5-9 ετών και φτάνοντας τα 90-94 έτη καθώς και ηλικίες από 95 ετών και πάνω. Πηγή: CBS, The Netherlands. ([3])



Σχήμα 2.4: Ο συνολικός αριθμός γεννήσεων και θανάτων σε κλάσεις των 5 ετών στην Ολλανδία το 1999. Κάθε μπάρα αναπαριστά τον αριθμό των ατόμων που γεννήθηκαν (κόκκινο) ή απεβίωσαν (μπλε) στην Ολλανδία σε ηλικιακές κλάσεις των πέντε ετών, ξεκινώντας από 0-4 ετών, 5-9 ετών και φτάνοντας τα 90-94 έτη καθώς και ηλικίες από 95 ετών και πάνω. Πηγή CBS, The Netherlands. ([3])

Σε κλειστούς πληθυσμούς ή κλειστά συστήματα, η εσωτερική καθώς και η εξωτερική μετανάστευση μπορούν να θεωρηθούν αμελητέες. Αυτό μπορεί να συμβεί αν το μέγεθος της περιοχής θεωρηθεί πολύ μεγάλο ή η περιοχή θεωρείται κλειστή για οποιαδήποτε μετακίνηση. Χαρακτηριστικό παράδειγμα κλειστού συστήματος αποτελεί μια λίμνη ενώ ανοιχτού ένα ποτάμι.

2.2 Μαλθουσιανό Μοντέλο αύξησης πληθυσμού (Malthus Model)

Το ενδιαφέρον για το πως οι πληθυσμοί αυξάνονται και η επείγουσα αναζήτηση λύσεων για την αύξηση αυτή, ενισχύθηκε στα τέλη του 18ου αιώνα όταν ο Thomas Malthus (1766-1834) [4] δημοσίευσε το περίφημο «Δοκίμιο περί της Αρχής του Πληθυσμού», δηλώνοντας ότι η δυναμική του πληθυσμού είναι μακράν μεγαλύτερη από τη δυναμική της γης να παράγει τα έξοδα διαμονής των ανθρώπων. Αν και το Μαλθουσιανό μοντέλο έχει αποδειχθεί ανακριβές για τεχνολογικά ανεπτυγμένες χώρες, δεδομένου ότι δεν λαμβάνονται υπ'όψιν σημαντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την πληθυσμιακή ανάπτυξη, αποτέλεσε ωστόσο βάση για την ανάπτυξη της θεωρίας περί δυναμικής του πληθυσμού.

Προσδιορισμός του προβλήματος: Ας υποθέσουμε ότι γνωρίζουμε τον πληθυσμό σε δεδομένη χρονική στιγμή, για παράδειγμα P_0 για χρόνο $t = t_0$ και θέλουμε να υπολογίσουμε τον πληθυσμό P σε χρόνο $t = t_1$. Ενδιαφερόμαστε δηλαδή να βρούμε μια συνάρτηση πληθυσμού $P(t)$ για $t_0 \leq t \leq t_1$ δεδομένου ότι $P(t_0) = P_0$.

Οι συντελεστές που επηρεάζουν την πληθυσμιακή αύξηση είναι σαφώς ο ρυθμός γεννήσεων και ο ρυθμός θανάτων οι οποίοι προσδιορίζονται από διαφορετικούς παράγοντες. Ο ρυθμός γεννήσεων επηρεάζεται για παράδειγμα από τη βρεφική θνησιμότητα, την ιατροφαρμακευτική περίθαλψη ενώ ο ρυθμός θανάτων από τη δημόσια υγεία, τους πολέμους, τη μόλυνση, το ψυχολογικό στρες και άλλα. Άλλοι σημαντικοί παράγοντες οι οποίοι επηρεάζουν το μοντέλο αλλά δεν θα λάβουμε υπ'όψιν είναι η μετανάστευση καθώς και η διαθεσιμότητα πόρων και χώρου.

Ας υποθέσουμε ότι σε δεδομένη χρονική στιγμή έχουμε ένα ποσοστό γεννήσεων b και ένα ποσοστό θανάτων c . Ο νέος πληθυσμός $P(t + \Delta t)$ θα ισούται με τον προηγούμενο $P(t)$ συν τη διαφορά γεννήσεων και θανάτων κατά τη χρονική στιγμή Δt . Δηλαδή

$$P(t + \Delta t) = P(t) + bP(t)\Delta t - cP(t)\Delta t \quad (2.1)$$

ή

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = bP - cP = kP, \text{ για } t_0 \leq t \leq t_1, P(t_0) = P_0 \text{ με } k > 0. \quad (2.2)$$

Η λύση της διαφορικής αυτής εξίσωσης είναι:

$$P(t) = P_0 e^{k(t-t_0)} \quad (2.3)$$

γνωστή και ως Μαλθουσιανό Μοντέλο πληθυσμιακής αύξησης [4], το οποίο προβλέπει ότι ο πληθυσμός υπό ιδανικές συνθήκες θα αυξάνεται εκθετικά με το χρόνο.

Έλεγχος μοντέλου Αν κάνουμε τη γραφική παράσταση του πληθυσμού των ΗΠΑ μερικών ετών [4] βλέπουμε ότι το μοντέλο αποκλίνει ιδιαίτερα για τα τελευταία χρόνια. Για παράδειγμα, το 1990 ο πληθυσμός στην Αμερική ήταν 248.710.000 και το 1970 ήταν 203.211.926. Αντικαθιστώντας στη εξίσωση (2.3) έχουμε:

$$\frac{248.710.000}{203.211.926} = e^{k(1990-1970)}$$

άρα

$$k = \left(\frac{1}{20}\right) \ln \frac{248.710.000}{203.211.926} \approx 0.01$$

Παρατηρούμε δηλαδή ότι στο διάστημα μιας 20ετίας, από το 1970 έως το 1990, ο πληθυσμός αυξανόταν περίπου 1% κάθε χρόνο. Χρησιμοποιώντας την πληροφορία αυτή, ως επιχειρήσουμε να υπολογίσουμε ποιος ήταν ο πληθυσμός το 2000. Έχουμε ότι $t_0 = 1990$, $P_0 = 248.710.000$ και $k = 0.01$ από το οποίο προκύπτει ότι:

$$P(2000) = 248.710.000e^{0.01(2000-1990)} = 303.775.080.$$

Το 2000 όμως ο πληθυσμός των ΗΠΑ ήταν 281.400.000. Αυτό σημαίνει ότι το μοντέλο αποκλίνει κατά 8%. Αν και θα μπορούσαμε να παραβλέψουμε το λάθος αυτό, ας δούμε τι θα γίνει στο μέλλον. Αν εφαρμόσουμε και πάλι την εξίσωση για το έτος 2300 υπολογίζουμε ότι ο πληθυσμός των ΗΠΑ θα είναι περίπου 55.209 δις, ένας αριθμός ο οποίος υπερβαίνει κατά πολύ τις τρέχουσες εκτιμήσεις του μέγιστου βιώσιμου πληθυσμού σε ολόκληρο τον πλανήτη! Καταλήγουμε λοιπόν στο συμπέρασμα ότι το Μαλθουσιανό μοντέλο είναι παράλογο για μακροπρόθεσμες προβλέψεις [4].

2.3 Λογιστικό Μοντέλο αύξησης

Αναφερθήκαμε στο μοντέλο που περιγράφει την εκθετική αύξηση ενός πληθυσμού

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = kP,$$

όταν $k > 0$. Αν και το συγκεκριμένο μοντέλο αντικατοπτρίζει αποτελέσματα πειραμάτων στο αρχικό τους στάδιο, κατανοούμε ότι κανένας πληθυσμός δεν μπορεί να αυξάνεται επ'απειρον. Όταν ένας πληθυσμός αυξηθεί κατά πολύ αρχίζει να αλληλεπιδρά διαφορετικά με το περιβάλλον και με άλλα είδη όπως αναφέρεται στο [4]. Η έλλειψη πόρων μπορεί να μειώσει σημαντικά την αύξηση ενός μεγάλου πληθυσμού. Ακόμα όμως κι αν αυξήσουμε τα αποθέματα τροφής έρευνες έχουν δείξει ότι και πάλι ο ρυθμός αύξησης ελαττώνεται όσο η πληθυσμιακή πυκνότητα αυξάνεται. Στους περισσότερους πληθυσμούς τα μέλη ανταγωνίζονται μεταξύ τους για την τροφή, το χώρο διαβίωσης και άλλους φυσικούς πόρους. Ας θεωρήσουμε ότι η μεταβλητή k της εξίσωσης

$$P(t) = P_0 e^{k(t-t_0)}$$

δεν είναι πλέον σταθερή αλλά εξαρτάται από τον πληθυσμό. Όσο ο πληθυσμός αυξάνεται και προσεγγίζει το μέγιστο πληθυσμό M η τιμή k μειώνεται. Ένα απλό υπομοντέλο [4] για το k είναι:

$$k = r(M - P), \quad r > 0, \quad r = \text{σταθ.}$$

Αντικαθιστώντας στην εξίσωση (2.3), προκύπτει η εξίσωση

$$\frac{dP}{dt} = r(M - P)P \quad (2.4)$$

ή

$$\frac{dP}{P(M-P)} = rdt, \text{ με } P(t_0) = P_0. \quad (2.5)$$

η οποία πρωτοπαρουσιάστηκε από τον Ολλανδό Μαθηματικό και Βιολόγο Pierre-Francois Verhulst (1804-1849), και είναι περισσότερη γνωστή ως Λογιστικό Μοντέλο αύξησης [4].

Από την άλγεβρα γνωρίζουμε ότι ισχύει

$$\frac{1}{P(M-P)} = \frac{1}{M} \left(\frac{1}{P} + \frac{1}{M-P} \right)$$

και η εξίσωση (2.4) γράφεται ως

$$\frac{dP}{P} + \frac{dP}{M-P} = rMdt$$

. Ολοκληρώνοντας έχουμε

$$\ln P - \ln |M-P| = rMt + C, \text{ με } C = \text{σταθ}. \quad (2.6)$$

Χρησιμοποιώντας τις αρχικές συνθήκες για $P < M$ έχουμε

$$C = \ln \frac{P_0}{M-P_0} - rMt_0$$

Η λύση μας δίνει

$$P(t) = \frac{P_0 M e^{rM(t-t_0)}}{M - P_0 + P_0 e^{rM(t-t_0)}} \quad (2.7)$$

Για να εκτιμήσουμε το P καθώς $t \rightarrow \infty$ έχουμε ότι:

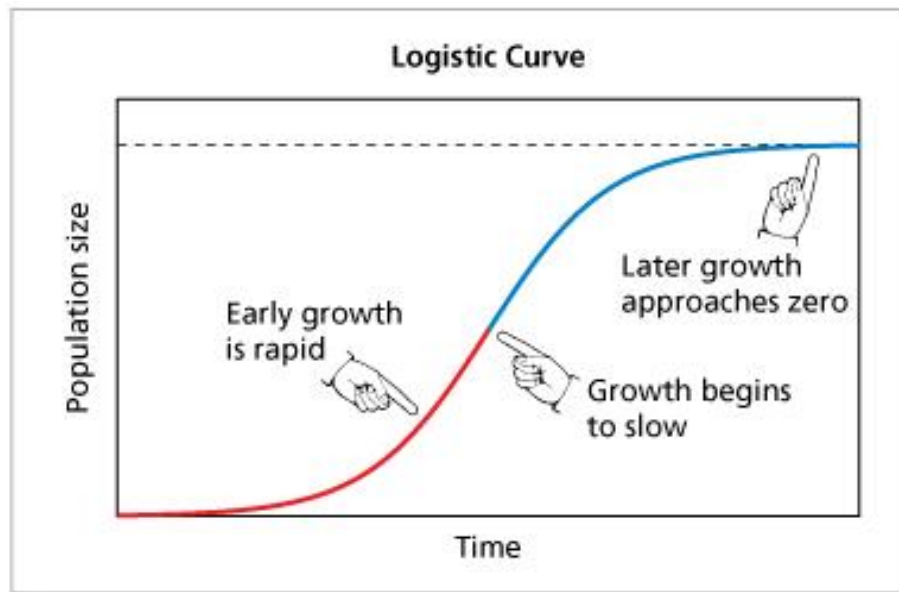
$$P(t) = \frac{P_0 M}{P_0 + (M - P_0) e^{-rM(t-t_0)}}. \quad (2.8)$$

Από την εξίσωση (2.8), παρατηρούμε ότι όσο ο χρόνος τείνει στο άπειρο, το $P(t)$ πλησιάζει τον μέγιστο πληθυσμό M . Επιπλέον, αν υπολογίσουμε την δεύτερη παράγωγο της εξίσωσης (2.4)

$$P'' = rMP' - 2rPP' = rP'(M - 2P)$$

έχουμε ότι $P'' = 0$ όταν $P = \frac{M}{2}$. Αυτό σημαίνει ότι όταν ο πληθυσμός P φτάσει στο μισό του μέγιστου πληθυσμού M , τότε ο όρος $\frac{dP}{dt}$ αρχίζει να μειώνεται γρήγορα προς το μηδέν. Έτσι, αν γνωρίζουμε ότι έχουμε μέγιστη αύξηση πληθυσμού για $P = \frac{M}{2}$, μπορούμε σε δεύτερη φάση να υπολογίσουμε το M . Η γραφική παράσταση ονομάζεται λογιστική καμπύλη [4] και φαίνεται στο (Σχήμα 1.1) για $P < M$.

Το λογιστικό μοντέλο δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα για πληθυσμούς απλών οργανισμών σε περιορισμένο χώρο, όπως για παράδειγμα με την καλλιέργεια ζυμομύκητα που θα δούμε στο επόμενο κεφάλαιο. Ωστόσο, όταν αναφερόμαστε σε ανώτερους πληθυσμούς ανθρώπων φυτών και ζώων, με πιο πολύπλοκο κύκλο ζωής, είναι πολύ πιθανό να πρέπει να ληφθούν υπ'όψιν πολλοί παράμετροι που αλλάζουν σημαντικά την πληθυσμιακή αύξηση.



Σχήμα 2.5: Γραφική παράσταση λογιστικής αύξησης. Πηγή: <http://www.math.andyou.com>

2.4 Στοχαστικά Μοντέλα

Στην έως τώρα μελέτη έχουμε θεωρήσει τις διαδικασίες γεννήσεων και θανάτου ως ντετερμινιστικές. Τα ντετερμινιστικά μοντέλα υποθέτουν ότι οι γεννήσεις και οι θάνατοι, γίνονται με καθορισμένο και προβλέψιμο τρόπο που όμως τις περισσότερες φορές δεν ανταποκρίνονται στην πραγματικότητα. Για τον λόγο αυτό, θα ήταν χρήσιμο να κατασκευάσουμε ένα στοχαστικό μοντέλο, δηλαδή να κατευθύνουμε τις προβλέψεις μας βασιζόμενοι σε πιθανοτικές επιλογές σύμφωνα με τα [5], [12]. Τα ντετερμινιστικά μοντέλα αποδίδουν σε κάθε αρχική κατάσταση ενός πληθυσμού μια ενιαία και μοναδική τροχιά, δηλαδή ένα συγκεκριμένο αποτέλεσμα. Σε αντίθεση, τα στοχαστικά μοντέλα βασίζονται στην πιθανότητα να συμβεί κάτι, στηριζόμενα σε ιστορικά δεδομένα του συστήματος. Η αρχική κατάσταση του πληθυσμού καθορίζει μια ολόκληρη οικογένεια τροχιών και καθεμιά από αυτές μπορεί να προκύψει με δεδομένη πιθανότητα.

2.4.1 Στοχαστικό Μοντέλο Γεννήσεων

Για να διευκολύνουμε την ανάλυσή μας θα υποθέσουμε ότι δεν υπάρχουν θάνατοι ή ότι έχουν αμελητέα δράση σε σύγκριση με γεννήσεις [5], [12]. Αυτό είναι μια λογική προσέγγιση όσον αφορά την ανάπτυξη των βακτηρίων και άλλων ειδών που αναπαράγονται με κυτταρική διαίρεση. Υποθέτουμε ότι η πιθανότητα αναπαραγωγής είναι τυχαία και μια γέννηση μπορεί να λάβει χώρα ή όχι με ίση πιθανότητα. Επομένως, ας θεωρήσουμε ότι η πιθανότητα ένα μέλος του πληθυσμού να αναπαράγει ένα νέο μέλος σε χρόνο Δt είναι $\lambda \Delta t$, όπου η μεταβλητή λ είναι σταθερή και ανεξάρτητη του μεγέθους του πληθυσμού P . Κατέπεκταση, η πιθανότητα να μην έχουμε καμία γέννηση είναι $1 - \lambda \Delta t$, αφού από την Θεωρία Πιθανοτήτων είναι γνωστό ότι το άθροισμα όλων των πιθανοτήτων από όλα τα ενδεχόμενα πρέπει να είναι ίσο με τη μονάδα. Επειδή δεν μπορούμε να υπολογίσουμε τον ακριβή πληθυσμό σε δεδομένο χρόνο, ας δούμε

ποια η πιθανότητα σε χρόνο $(t + \Delta t)$ ο πληθυσμός να είναι P . Υπάρχουν δυο περιπτώσεις:

- (i) Ο πληθυσμός ήταν $P(t)$ σε χρόνο t και δεν είχαμε καμία γέννηση το χρονικό διάστημα Δt .
- (ii) Ο πληθυσμός ήταν $P(t) - 1$ σε χρόνο t και είχαμε μια ακριβώς γέννηση το χρονικό διάστημα Δt .

Η πιθανότητα να έχουμε δύο ή περισσότερες γεννήσεις από διαφορετικά μέλη ταυτόχρονα είναι αμελητέα αν θεωρήσουμε ότι το διάστημα Δt είναι αρκετά μικρό.

Ας ονομάσουμε

- ◊ $N_P(t)$ την πιθανότητα να έχουμε πληθυσμό P σε χρόνο t .
- ◊ σ_{P-1} την πιθανότητα να έχουμε μια ακριβώς γέννηση στον πληθυσμό $P - 1$.
- ◊ ν_P την πιθανότητα να μην έχουμε καμία γέννηση στον πληθυσμό P .

Τότε

$$N_P(t + \Delta t) = \sigma_{P-1}N_{P-1}(t) + \nu_P N_P(t) \quad (2.9)$$

Αν η πιθανότητα ένα μέλος να μην δώσει απόγονο είναι $1 - \lambda\Delta t$, τότε η πιθανότητα να μην έχουμε γεννήσεις μεταξύ P διαφορετικών μελών θα είναι $(1 - \lambda\Delta t)^P$. Άρα

$$\nu_P = (1 - \lambda\Delta t)^P.$$

Η πιθανότητα να έχουμε μια τουλάχιστον γέννηση στον πληθυσμό P είναι τότε:

$$1 - \nu_P = 1 - (1 - \lambda\Delta t)^P.$$

Αφού θεωρήσαμε το Δt αρκετά μικρό και την πιθανότητα δύο ή περισσότερων γεννήσεων αμελητέα, η πιθανότητα μιας ακριβώς γέννησης είναι ίση με την πιθανότητα μιας τουλάχιστον γέννησης. Άρα

$$\sigma_{P-1} \approx 1 - (1 - \lambda\Delta t)^{P-1}.$$

Από το διώνυμο του Νεύτωνα έχουμε τελικά ότι:

$$\begin{aligned} \nu_P &\approx 1 - \lambda P \Delta t. \\ \sigma_{P-1} &\approx \lambda(P - 1)\Delta t. \end{aligned}$$

Αντικαθιστώντας στην εξίσωση (2.9) έχουμε ότι:

$$N_P(t + \Delta t) \approx \lambda(P - 1)\Delta t N_{P-1}(t) + (1 - \lambda P \Delta t)N_P(t).$$

Τελικά το σύστημα συνήθων διαφορικών εξισώσεων που προκύπτει είναι το:

$$\frac{dN_P}{dt} = \lambda(P - 1)N_{P-1} - \lambda P N_P$$

Η λύση της εξίσωσης αυτής είναι

$$N_P(t) = \binom{P-1}{P_0-1} e^{-\lambda P_0 t} (1 - e^{-\lambda t})^{P-P_0}. \quad (2.10)$$

όπου $P = P_0, P_0 + 1, P_0 + 2, \dots$ και $P(0) = P_0$.

Παράδειγμα 2.1. Αν η πιθανότητα γέννησης είναι 2% το χρόνο, τότε για αρχικό πληθυσμό $P = 10$ ποια η πιθανότητα ο πληθυσμός να παραμείνει ίδιος ένα χρόνο μετά και ποια η πιθανότητα ο πληθυσμός να είναι $P = 12$ ένα και δυο χρόνια μετά;

Λύση. Αφού η πιθανότητα γέννησης είναι 2% ανά έτος, δηλαδή $\lambda = 0.02$ και $P_0 = 10$, η πιθανότητα ο πληθυσμός να παραμείνει ίδιος ένα χρόνο μετά σύμφωνα με την εξίσωση (2.10) είναι $P_{10}(1) = e^{0.02} \approx 82\%$.

Η πιθανότητα ο πληθυσμός να αυξηθεί σε $P = 12$ ένα χρόνο μετά είναι 1,7% ενώ σε δυο χρόνια είναι 5%. Από την άλλη αν ο αρχικός πληθυσμός ήταν 1000 τότε η πιθανότητα να παραμείνει ίδιος ο αριθμός αυτός τον επόμενο χρόνο είναι υπερβολικά μικρή, $P_{1000}(1) = e^{-20} \approx 2 \times 10^{-7}\%$ \square

Αξιολογώντας το παραπάνω μοντέλο, έχουμε να παρατηρήσουμε ότι η υπόθεση ύπαρξης μόνο γεννήσεων δεν είναι καθόλου ρεαλιστική όσον αφορά την εφαρμογή της στην οικολογία. Παρόλα αυτά, έχει το πλεονέκτημα να είναι το πιο απλό στοχαστικό μοντέλο που περιγράφει την αύξηση του πληθυσμού ειδών που αναπαράγονται με κυτταρική διαίρεση.

2.4.2 Στοχαστικό Μοντέλο Θανάτων

Σε αυτή την ενότητα, θα δούμε την αντίθετη διαδικασία του στοχαστικού μοντέλου γεννήσεων και θα μελετήσουμε το πως η πιθανότητα θανάτου σχετίζεται με τον χρόνο ζωής ενός οργανισμού [12]. Τέτοια μοντέλα βρίσκουν μεγάλη εφαρμογή στην οικολογία, όπως για παράδειγμα στην περίπτωση που το περιβάλλον ενός απομονωμένου πληθυσμού μολυνθεί ή καταστραφεί σε τέτοιο βαθμό όπου δεν υπάρχει δυνατότητα αναπαραγωγής και ο ρυθμός θανάτων των μελών είναι ανεξάρτητος της ηλικίας τους.

Ας κάνουμε κάποιες βασικές υποθέσεις πριν προχωρήσουμε στην κατασκευή του μοντέλου.

- (i) Οι οργανισμοί δεν αναπαράγονται.
- (ii) Οι οργανισμοί αναπτύσσονται ανεξάρτητα.
- (iii) ο ρυθμός θανάτων μ είναι σταθερός στο χρόνο και παραμένει ίδιος για όλα τα μέλη του είδους.

Η τελευταία μας υπόθεση, είναι ισοδύναμη με το να πούμε ότι τα μέλη ενός είδους δεν γερνάνε το οποίο όμως δεν είναι και πολύ ρεαλιστικό. Θα δούμε παρακάτω ωστόσο τα μοντέλα ηλικιακής δομής.

Ας υποθέσουμε ότι η πιθανότητα θανάτου ενός μέλους του πληθυσμού σε χρόνο Δt είναι $\mu \Delta t$, όπου $\mu =$ σταθερό και ανεξάρτητο του μεγέθους του πληθυσμού P . Η μεθοδολογία είναι όμοια με αυτή που ακολουθήσαμε για τις γεννήσεις. Ας δούμε ποια η πιθανότητα σε χρόνο $(t + \Delta t)$ ο πληθυσμός να είναι P . Υπάρχουν πάλι δυο περιπτώσεις:

- (i) Ο πληθυσμός ήταν $P(t)$ σε χρόνο t και δεν είχαμε κανένα θάνατο το χρονικό διάστημα Δt .
- (ii) Ο πληθυσμός ήταν $P(t) + 1$ σε χρόνο t και είχαμε έναν ακριβώς θάνατο το χρονικό διάστημα Δt .

Η πιθανότητα να έχουμε δύο ή περισσότερους θανάτους ταυτόχρονα είναι αμελητέα αν θεωρήσουμε ξανά ότι το διάστημα Δt είναι αρκετά μικρό. Ακολουθώντας παρόμοια βήματα, καταλήγουμε στην παρακάτω διαφορική εξίσωση:

$$\frac{dN_P}{dt} = \mu(P + 1)N_{P+1} - \mu P N_P$$

Η λύση της εξίσωσης αυτής είναι:

$$N_P(t) = \binom{P_0}{P} e^{-\mu P t} (1 - e^{-\mu t})^{P_0 - P}. \quad (2.11)$$

όπου $P = P_0, P_0 - 1, P_0 - 2, \dots$ και $P(0) = P_0$.

2.5 Μοντέλο ανάπτυξης με χρονική υστέρηση απόκρισης

Αν και πολλά πειράματα σε περιβαλλοντικά απομονωμένους πληθυσμούς έχουν δείξει ικανοποιητική ποιοτική και ποσοτική συμφωνία με το Λογιστικό μοντέλο ανάπτυξης, άλλα πειράματα έχουν δείξει ότι η φέρουσα ικανότητα του συστήματος δεν επιτυγχάνεται μονότονα. Η φέρουσα ικανότητα ενός συστήματος είναι μια πολύ σημαντική παράμετρος και σχετίζεται με τη δυνατότητα του εκάστοτε συστήματος να υποστηρίξει την ύπαρξη ζωής [6]. Σε περιπτώσεις χρονοϋστέρησης (Time-Delay), ο πληθυσμός ταλαντώνεται γύρω από τη φέρουσα ικανότητα ανάλογα με την χρονική υστέρηση του συστήματος. Μια τέτοια περίπτωση θα μπορούσε να αποτελεί για παράδειγμα ένα δάσος, το οποίο αποτελείται από διάφορα είδη δέντρων [5]. Έστω ότι σε δεδομένο χρόνο, ο αριθμός των δέντρων είναι λίγο παρακάτω από την φέρουσα ικανότητα του δάσους. Έχοντας επαρκή θρεπτικά συστατικά τα δέντρα θα παράγουν καρπούς οι οποίοι μερικά χρόνια αργότερα θα δώσουν ένα μεγάλο αριθμό νέων δέντρων. Για μερικά χρόνια ακόμα θα αναπτύσσονται συνεχώς νέα δέντρα, παρ' όλο που ο πληθυσμός τους μπορεί να έχει ξεπεράσει τον αριθμό που το περιβάλλον μπορεί να συντηρήσει. Σταδιακά ο ρυθμός θανάτων θα αρχίσει να αυξάνεται και ίσως ξεπεράσει τον αριθμό γεννήσεων, ακόμα και όταν ο πληθυσμός πέσει κάτω από τη φέρουσα ικανότητα του συστήματος και αν η υστέρηση απόκρισης είναι πολύ μεγάλη μπορεί να οδηγήσει και στην εξαφάνιση του είδους.

Αν υπάρχει καθορισμένος χρόνος αντίδρασης μετά από ένα ερέθισμα τότε μιλάμε για *διακριτή υστέρηση* [1]. Αν η αντίδραση δεν γίνεται μετά από ένα συγκεκριμένο χρόνο αλλά σε συνεχές εύρος χρόνου μιλάμε για *συνεχή υστέρηση*.

Μια πρωτοβάθμια γραμμική διαφορική εξίσωση με διακριτό χρόνο υστέρηση $\tau > 0$ έχει την ακόλουθη μορφή:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t) + bN(t - \tau) + f(t). \quad (2.12)$$

Μια πρωτοβάθμια γραμμική διαφορική εξίσωση με συνεχή χρόνο υστέρηση στο χρονικό διάστημα $[0, \tau]$ έχει την ακόλουθη μορφή:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t) + b \int_0^\tau N(t-s)ds + f(t). \quad (2.13)$$

Κάνοντας αλλαγή μεταβλητών $u = t - s$ στο ολοκλήρωμα παίρνουμε την παρακάτω εξίσωση:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t) + b \int_{t-\tau}^t N(u)du + f(t). \quad (2.14)$$

Θα ασχοληθούμε με την επίλυση γραμμικών διακριτών διαφορικών εξισώσεων με μορφή όπως της σχέσης (2.12). Για να είναι η εξίσωση καλά ορισμένη θέτουμε μια αρχική συνάρτηση ϕ_0 ορισμένη σε διάστημα μήκους ίσο με τον χρόνο υστέρησης.

Στο διάστημα $[-\tau, 0]$, υπάρχει συνάρτηση $\phi_0 \in C([-\tau, 0], \mathbb{R}_+)$ τέτοια ώστε $N(t) = \phi_0(t)$ για κάθε $t \in [-\tau, 0]$.

Η λύση θα βρεθεί μεταξύ των διαδοχικών διαστημάτων $[0, \tau]$ μετά $[\tau, 2\tau]$ και ούτω καθεξής. Στο διάστημα $[0, \tau]$ η διαφορική εξίσωση είναι μια μη ομογενής γραμμική διαφορική εξίσωση χωρίς χρονική υστέρηση γιατί η $\phi_0(t - \tau)$ στο $[0, \tau]$ είναι γνωστή συνάρτηση:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t) + b\phi_0(t - \tau) + f(t). \quad (2.15)$$

με αρχικές συνθήκες $N(0) = \phi_0$. Η λύση αυτής της διαφορικής εξίσωσης θα μας δώσει το $N(t) = \phi_1(t)$ στο $[0, \tau]$. Μετά για το χρονικό διάστημα $[\tau, 2\tau]$, η διαφορική εξίσωση ικανοποιεί την

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t) + b\phi_1(t - \tau) + f(t) \quad (2.16)$$

με αρχικές συνθήκες $N(\tau) = \phi_1(\tau)$. Επαναλαμβάνοντας την ίδια διαδικασία βρίσκουμε τις λύσεις $\phi_n(t)$, $n = 0, 1, 2, 3, \dots$ στο χρονικό διάστημα $[(n-1)\tau, n\tau]$.

Παράδειγμα 2.1. Θέλουμε να λύσουμε την παρακάτω διαφορική εξίσωση με διακριτή χρονική υστέρηση.

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t-1) + 1$$

με αρχικές συνθήκες $N(t) = 0 = \phi_0(t)$ για $t \in [-1, 0]$.

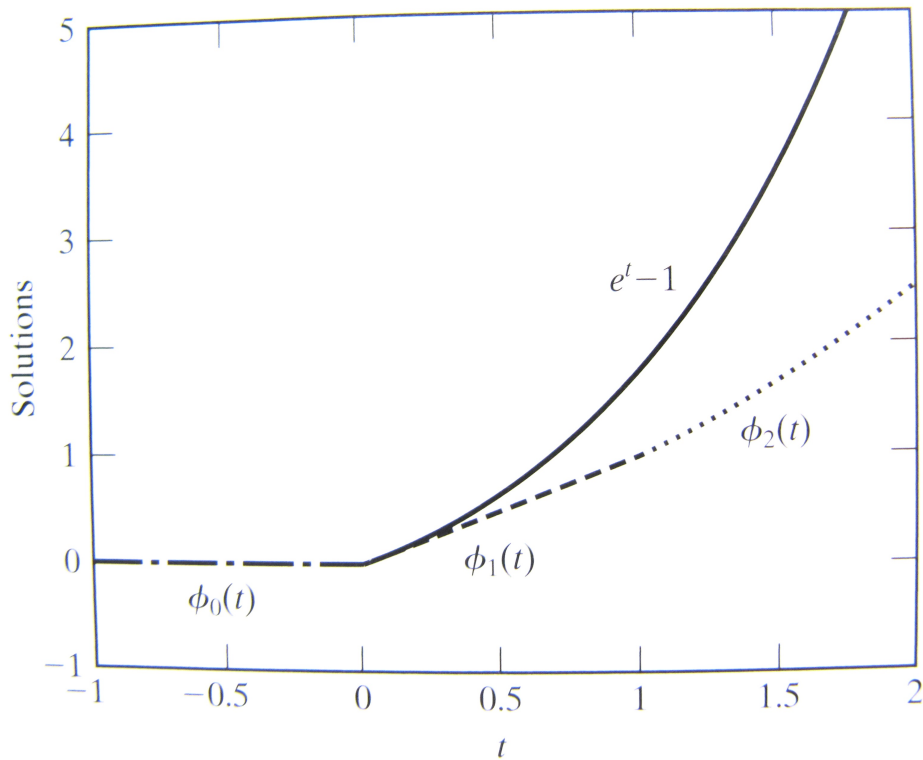
Πρώτα λύνουμε το παρακάτω πρόβλημα αρχικών τιμών στο $[0, 1]$:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \phi_0(t-1) + 1 = 1$$

με $N(0) = \phi_0(0) = 0$. Η λύση του προβλήματος αρχικών τιμών στο $[0, 1]$ είναι $N(t) = t = \phi_1(t)$. Άρα στο χρονικό διάστημα $[1, 2]$, θα έχουμε:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \phi_1(t-1) + 1 = t$$

με $N(1) = \phi_1(1) = 1$.



Σχήμα 2.6: Λύση της εξίσωσης με και χωρίς χρονική υστέρηση.([1])

Η λύση του αρχικού προβλήματος τιμών είναι:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \phi_2(t) = \frac{t^2}{2} + \frac{1}{2}$$

Η λύση της διαφορικής εξίσωσης με υστέρηση στο διάστημα $[-1, 2]$ είναι:

$$N(t) = \begin{cases} 0, & t \in [-1, 0] \\ t, & t \in [-1, 0] \\ \frac{t^2}{2} + \frac{1}{2}, & t \in [1, 2] \end{cases} \quad (2.17)$$

Αν δεν είχαμε χρονική υστέρηση, τότε:

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t) + 1$$

με $N(0) = 0$ είναι $N(t) = e^t - 1$. Στο Σχήμα (2.6) μπορούμε να παρατηρήσουμε πως η χρονοϋστέρηση επηρεάζει την συμπεριφορά της λύσης σε σύγκριση με την εξίσωση χωρίς χρονική υστέρηση.

Κεφάλαιο 3

Πληθυσμιακά Πρότυπα δυο ή τριών ειδών

3.1 Πληθυσμιακά Πρότυπα δυο ειδών

Για να έχουμε μια καλύτερη κατανόηση των μεγάλων οικοσυστημάτων πρέπει να μελετήσουμε περιπτώσεις αλληλεπίδρασης περισσοτέρων ειδών. Στο λογιστικό μοντέλο ανάπτυξης, η ανάπτυξη των ειδών είναι περιορισμένη, ίσως λόγω του παράγοντα που ονομάζεται τροφή που σε πολλές περιπτώσεις μπορεί να είναι κάποιο άλλο είδος όπως για παράδειγμα ένα μικρό οικοσύστημα ελαφιών και της διαθέσιμης χλωρίδας για κατανάλωση. Πριν ξεκινήσουμε τη μελέτη των τα μαθηματικών μοντέλων θα αναφέρουμε κάποιες παρατηρήσεις όπως αναφέρονται χαρακτηριστικά στο [5] που ώθησαν τους οικολόγους να αναζητήσουν τρόπους υπολογισμού της πληθυσμιακής αύξησης.

Ο πληθυσμός των ψαριών βόρεια της Αδριατικής θάλασσας αποτελεί ένα ενδιαφέρον οικολογικό σύστημα. Υποθέτουμε πως ο πληθυσμός των ψαριών αποτελείται από καρχαρίες και άλλα μικρότερα ψάρια που αποτελούν τροφή για τους καρχαρίες, και μεγάλη διαθεσιμότητα πλαγκτόν που τρέφει τα μικρότερα ψάρια. Πριν τον Α΄ Παγκόσμιο Πόλεμο η μαζική αλιεία βοήθησε στο να επιτευχθεί μια ισορροπία. Αν και οι πληθυσμιακές αλλαγές ήταν ελάχιστες κατά τη διάρκεια του πολέμου η αλιεία ανεστάλη έχοντας ως αποτέλεσμα την αύξηση του αριθμού των μικρών ψαριών. Αν και λόγω πολέμου δεν είχαν γίνει μετρήσεις, άρχισε ωστόσο να γίνεται αντιληπτό ότι ο πληθυσμός των καρχαριών είχε αυξηθεί αισθητά δεδομένου ότι υπήρχε περισσότερη τροφή στο περιβάλλον. Όταν η αλιεία επανήλθε στο προσκήνιο μετά τον πόλεμο, οι ψαράδες παρατήρησαν ότι ο πληθυσμός των ψαριών ήταν υπερβολικά μικρός σε σχέση με αυτό που περίμεναν. Παρατηρήθηκε όμως και κάτι άλλο μετά από λίγο χρονικό διάστημα. Ο πληθυσμός των καρχαριών άρχισε να μειώνεται αισθητά οδηγώντας το σύστημα σε μια νέα ισορροπία.

Αν υποθέσουμε ότι έχουμε ένα μικρό οικοσύστημα και ονομάσουμε N_1 και N_2 τους πληθυσμούς ας δούμε ποια μπορεί να είναι η αλληλεπίδραση μεταξύ των N_1 και N_2 . Το αποτέλεσμα της ύπαρξης του είδους N_1 έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση ή μείωση του πληθυσμού N_2 . Όμοια το N_2 μπορεί να επηρεάσει το N_1 με δυο τρόπους. Επομένως έχουμε τρεις διαφορετικές αλληλεπιδράσεις, συμβίωση, ανταγωνισμό και σχέση θηρευτή-θηράματος.

3.2 Μοντέλο θηρευτή-θηράματος Lotka-Volterra

Ένα από τα πρώτα οικοσυστήματα δυο ειδών που έχει μοντελοποιηθεί είναι αυτό του θηρευτή-θηράματος [5]. Θα μελετήσουμε την αλληλεπίδραση σε υδάτινο περιβάλλον μεταξύ καρχαριών και μικρών ψαριών που αποτελούν τροφή για τους καρχαρίες. Ας υποθέσουμε ότι:

F = {ο αριθμός ενός συγκεκριμένου είδους ψαριών που καταναλώνονται από τους καρχαρίες σε μια συγκεκριμένη περιοχή της θάλασσας σε δεδομένη χρονική στιγμή t }.

S = ο αριθμός των καρχαριών στην ίδια περιοχή.

Υποθέτουμε ότι η περιοχή είναι φραγμένη έτσι ώστε να η μετανάστευση να είναι αδύνατη ή να μην αποτελεί σημαντικό παράγοντα. Έτσι έχουμε:

$$\frac{dF}{dt} = g(F, S)$$

$$\frac{dS}{dt} = h(F, S)$$

Πριν προχωρήσουμε στην κατασκευή του μοντέλου ας κάνουμε μερικές παρατηρήσεις [5]. Αν αποφευχθεί για μερικά χρόνια η αλιεία μικρών ψαριών που τρέφονται με πλαγκτόν, τότε το συγκεκριμένο είδος θα αυξηθεί σε αριθμό. Η αύξηση αυτή θα έχει ως συνέπεια και την αύξηση του αριθμού των καρχαριών που θα έχουν πλέον αρκετή τροφή. Εφ'όσον ο αριθμός των καρχαριών αυξηθεί, τότε σε σύντομο χρονικό διάστημα ο αριθμός των μικρών ψαριών θα τεθεί σε κίνδυνο και τα μικρά αυτά ψάρια θα απειλούνται με εξαφάνιση. Κατά συνέπεια, ο πληθυσμός των καρχαριών θα μειωθεί εφ'όσον δεν θα υπάρχει πλέον αρκετή τροφή. Αυτή η έκβαση θα βοηθήσει τον πληθυσμό των μικρών ψαριών να επανέλθει σε φυσιολογικά επίπεδα και να αποκατασταθεί εκ νέου η ισορροπία. Είναι πιθανόν αυτή η διαδικασία να συνεχιστεί επάφοριστον και το οικοσύστημα θα χαρακτηρίζεται από περιοδικές μεταβολές πληθυσμών.

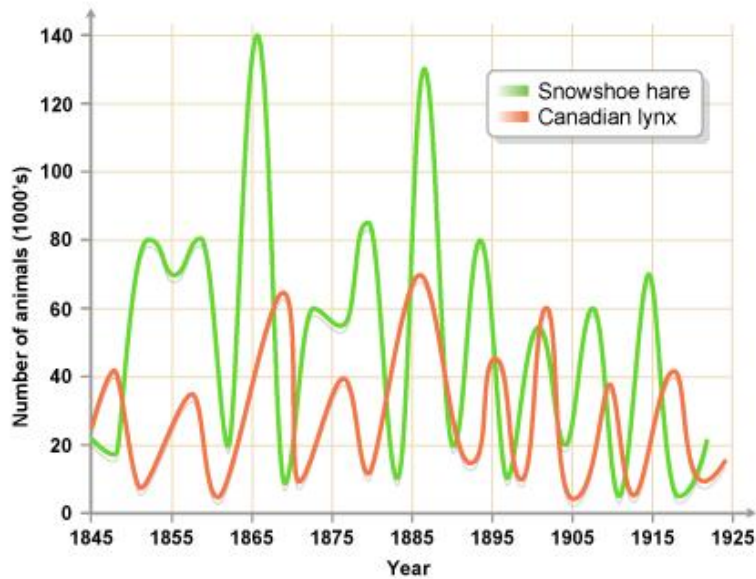
Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η αλληλεπίδραση λαγών και ενός είδους αγριόγατας στον Καναδά. Για πολλά χρόνια οι επιστήμονες παρατηρούσαν τις διακυμάνσεις των δύο αυτών πληθυσμών και τα αποτελέσματα έδειξαν αξιοσημείωτες περιοδικές διακυμάνσεις όπως αυτές φαίνονται στο Σχήμα (3.1)

Αν δεν υπήρχαν καρχαρίες και το πλαγκτόν ως βασική τροφή των ψαριών ήταν απεριορίστο ο ρυθμός ανάπτυξης των ψαριών περιγράφεται από το Μαλθουσιανό μοντέλο ανάπτυξης

$$\frac{dF}{dt} = \alpha F \quad (3.1)$$

όπου α είναι ο σταθερός ρυθμός αύξησης του πληθυσμού. Εύκολα βλέπουμε ότι το μοντέλο αυτό [5] προβλέπει ότι ο πληθυσμός θα αυξάνεται εκθετικά με τον χρόνο. Αυτό όμως σημαίνει ότι ο ανταγωνισμός για τροφή, ζωτικό χώρο και φυσικούς πόρους θα περιορίσει την αύξησή του. Τότε η εξίσωση που περιγράφει το φαινόμενο ονομάζεται λογιστική μιας και καθώς ο πληθυσμός θα αυξάνεται ο αρνητικός όρος F^2 θα γίνει σημαντικός και θα περιορίσει την αύξηση του πληθυσμού.

$$\frac{dF}{dt} = \alpha F \left(1 - \frac{F}{B}\right), \text{ και } F(0) = F_0. \quad (3.2)$$



Σχήμα 3.1: Διακυμάνσεις που παρατηρήθηκαν στον πληθυσμό Καναδέζικης αγριόγατας τύπου Lynx και λαγού. Πηγή: <http://www.bbc.co.uk>

Εδώ το B είναι η *φέρουσα ικανότητα* του συστήματος [6], μια σταθερά που μπορεί να ερμηνευθεί ως το μέγιστο πλήθος ατόμων που μπορεί να συντηρήσει το οικοσύστημα. Μετά από πολύ χρόνο ο πληθυσμός θα προσεγγίσει τη φέρουσα ικανότητα B . Θέτουμε

$$b = \frac{a}{B}$$

και τελικά έχουμε:

$$\frac{dF}{dt} = \alpha F - bF^2. \quad (3.3)$$

Οι καρχαρίες από την άλλη έχουν μια τελείως διαφορετική συμπεριφορά. Αν δεν υπάρχουν ψάρια, τότε δεν υπάρχει και απόθεμα τροφής για τους καρχαρίες και κατά συνέπεια ο ρυθμός θανάτων θα πρέπει να ξεπερνά τον αριθμό γεννήσεων. Άρα:

$$\frac{dS}{dt} = -kS \quad (3.4)$$

Ας υποθέσουμε ότι η παρουσία ψαριών αυξάνει τον αναλογικά τον πληθυσμό των καρχαριών. Ο ρυθμός ανάπτυξης των καρχαριών, ο οποίος ήταν $-k$ χωρίς ψάρια, γίνεται $-k + \lambda F$ υπό την παρουσία ψαριών όπου $\lambda > 0$. Άρα

$$\frac{dS}{dt} = S(-k + \lambda F). \quad (3.5)$$

Από την άλλη, υποθέτουμε ότι η παρουσία καρχαριών μειώνει εξίσου αναλογικά τον ρυθμό αύξησης των ψαριών. Σε αυτήν την περίπτωση ο ρυθμός αύξησης των ψαριών γίνεται: $(\alpha - bF - cS)$.

Επομένως το ζεύγος διαφορικών εξισώσεων που αναπτύχθηκαν ξεχωριστά από τους Lotka και Volterra [5] το 1920 είναι:

$$\frac{dF}{dt} = F(\alpha - bF - cS). \quad (3.6)$$

$$\frac{dS}{dt} = S(-k + \lambda F). \quad (3.7)$$

Απόδειξη. Επειδή ο αριθμός των καρχαριών εξαρτάται άμεσα από τον αριθμό των διαθέσιμων ψαριών υποθέτουμε ότι το S είναι συνάρτηση του F . Επομένως

$$\frac{dS}{dF} = \frac{\frac{dS}{dt}}{\frac{dF}{dt}}$$

$$\frac{dS}{dF} = \frac{S(-k + \lambda F)}{F(\alpha - cS)}$$

$$\left(\frac{\alpha}{S} - c\right)dS = \left(\lambda - \frac{k}{F}\right)dF$$

ολοκληρώνοντας έχουμε,

$$a \ln S - cS = \lambda F - k \ln F + m_1$$

όπου $m_1 = \text{σταθ.}$

άρα

$$\frac{S^a F^k}{e^{cS + \lambda F}} = M$$

$M = \text{σταθ.}$

$$\left(\frac{S^a}{e^{cS}}\right) = K \left(\frac{e^{\lambda F}}{F^k}\right)$$

Η συνάρτηση

$$h(S) = \frac{S^a}{e^{cS}}$$

έχει μέγιστο M_y στο

$$S = \frac{\alpha}{c}$$

και κανένα άλλο κρίσιμο σημείο. Όμοια, η

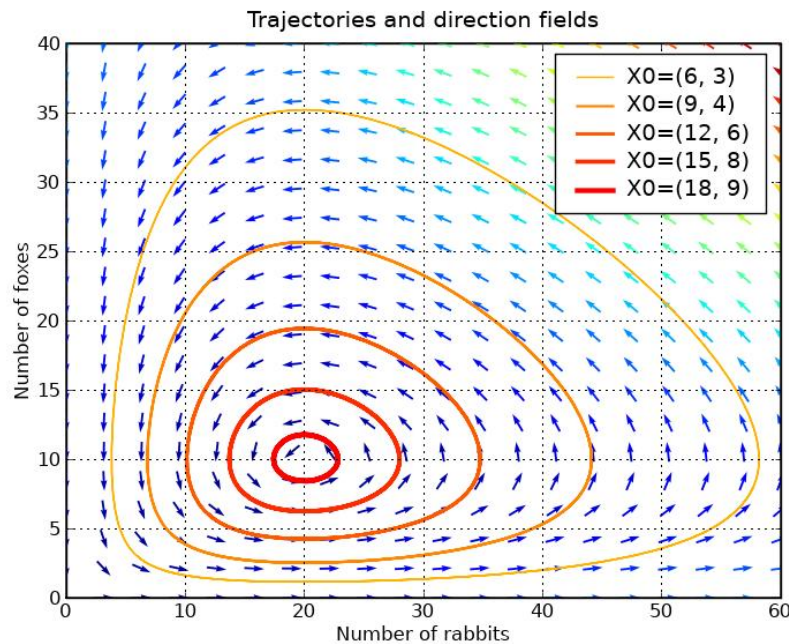
$$g(F) = \frac{F^k}{e^{\lambda F}}$$

έχει μέγιστο M_x στο

$$F = \frac{k}{\lambda}$$

Παρατηρούμε ότι οι τροχιές είναι περιοδικές δηλαδή κλειστές καμπύλες γύρω από το σημείο ισορροπίας όπως φαίνεται στο Σχήμα (3.2).

□



Σχήμα 3.2: Πεδίο φάσεων εξισώσεων θηρευτή - θηράματος. Πηγή: <http://www.scipy.org>

Ερμηνεία μοντέλου Lotka-Volterra

Λόγω ότι οι τροχιές είναι κλειστές καμπύλες, αυτό σημαίνει ότι υπό φυσιολογικές συνθήκες κανένα από τα δυο είδη δεν θα εξαφανιστεί.

Αν και το μοντέλο Lotka-Volterra, περιγράφει σε μεγάλο βαθμό ποιοτικά αποτελέσματα τα οποία έχουν παρατηρηθεί στη φύση, υπάρχουν ωστόσο κάποιες ενστάσεις στα αποτελέσματα που μπορεί να μας δώσει όσον αφορά τις περιοδικές τροχιές οι οποίες εξαρτώνται σημαντικά από τις αρχικές συνθήκες του προβλήματος.

3.3 Μοντέλο θηρευτή-θηράματος Rosenzweig-MacArthur

Μετά το μοντέλο Lotka-Volterra η μελέτη μας θα επικεντρωθεί σε αυτό των Rosenzweig-MacArthur [10] που θεωρείται ότι ανταποκρίνεται περισσότερο στην πραγματικότητα μιας και μπορεί να εξηγήσει καλύτερα τις περιοδικές συμπεριφορές.

Έστω x η πληθυσμιακή πυκνότητα του θηράματος, y η πληθυσμιακή πυκνότητα του θηρευτή. Ένα τυπικό μοντέλο θηρευτή-θηράματος έχει τη μορφή :

X' = ρυθμός γεννήσεων- θάνατοι λόγω άλλων παραγόντων- θάνατοι λόγω ύπαρξης θηρευτών

Y' = ρυθμός αναπαραγωγής - ρυθμός θανάτων

Τότε οι ρυθμοί ανάπτυξης έχουν ως εξής:

$$\frac{dX}{dt} = rX\left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{\alpha X}{(1 + ahX)}Y \quad (3.8)$$

$$\frac{dY}{dt} = \epsilon \frac{\alpha X}{(1 + \alpha h X)Y} - \mu Y \quad (3.9)$$

όπου h είναι ο μέσος χρόνος που χρειάζεται ο θηρευτής για να καταναλώσει το θήραμα που έπιασε, αX η ποσότητα των θηραμάτων που καταναλώνεται ανά θηρευτή στη μονάδα του χρόνου, ϵ η ικανότητα μετατροπής των θηραμάτων σε θηρευτές (εδώ θεωρούμε δεδομένο ότι ο ρυθμός αναπαραγωγής των θηρευτών είναι ανάλογος του αριθμού θηραμάτων που καταναλώνονται) και μ το ποσοστό θνησιμότητας των θηρευτών.

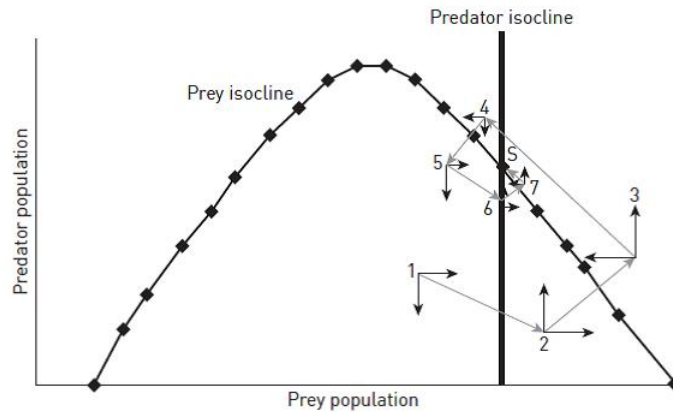
3.3.1 Το παράδοξο του εμπλουτισμού

Το 1963 οι Rosenzweig - MacArthur [10] παρουσίασαν μια γενική προσέγγιση για τη μελέτη των αλληλεπιδράσεων θηρευτή-θηράματος γνωστή ως γραφική ανάλυση. Στη γραφική αυτή αναπαράσταση ο άξονας x αναπαριστά τον πληθυσμό του θηράματος ενώ ο άξονας y τον πληθυσμό του θηρευτή. Η κάθετη γραμμή, αναπαριστά την πληθυσμιακή πυκνότητα του θηρευτή. Οι περιοχές δεξιά της γραμμής επιτρέπουν στον θηρευτή να αυξηθεί σε πληθυσμό ενώ αριστερά ο πληθυσμός μειώνεται. Η καμπύλη, αναπαριστά τον πληθυσμό του θηράματος. Δεξιά επίσης βλέπουμε και το σημείο $(K,0)$ - τη φέρουσα ικανότητα του συστήματος. Ο ρυθμός ανάπτυξης έχει θετική κλίση σε όταν η πληθυσμιακή πυκνότητα του θηράματος είναι χαμηλή και αγγίζει τη μέγιστη τιμή για $K/2$. Οι ενδιάμεσες καταστάσεις είναι συνδυασμοί καταστάσεων θηρευτή - θηράματος. Ανάλογα με τη θέση στην οποία βρίσκεται το σημείο τομής των δυο καμπυλών, έχουμε αστάθεια ή ευστάθεια του σημείου ισορροπίας. Στο Σχήμα (3.3), η καμπύλη-γραμμή του θηρευτή είναι αρκετά δεξιά σε περιοχή όπου η καμπύλη του θηράματος έχει αρνητική κλίση. Αυτό δείχνει έναν "μη αποδοτικό" θηρευτή ο οποίος χρειάζεται μεγαλύτερο αριθμό θηραμάτων. Ως αποτέλεσμα, έχουμε μια σειρά από φθίνουσες ταλαντώσεις που οδηγούν σε ένα κρίσιμο σημείο στην τομή των δυο τροχιών. Αν ο θηρευτής κινηθεί προς τα αριστερά η τομή μετατοπίζεται στο σημείο $K/2$, όπου έχουμε οριακό κύκλο όπως φαίνεται στο Σχήμα (3.4) γύρω από το σημείο S . Τέλος, αν ο θηρευτής κινηθεί ακόμα πιο αριστερά (αποδοτικός θηρευτής), παρατηρούμε ότι αν και το θήραμα έχει θετική κλίση, τελικά και οι δυο πληθυσμοί θα οδηγηθούν σε εξαφάνιση σύμφωνα με το Σχήμα (3.5). Αν ο πληθυσμός του θηρευτή μειωθεί λόγω ενός παράγοντα διαφορετικού του θηράματος έχουμε κρίσιμο σημείο όπως φαίνεται στο Σχήμα (3.6).

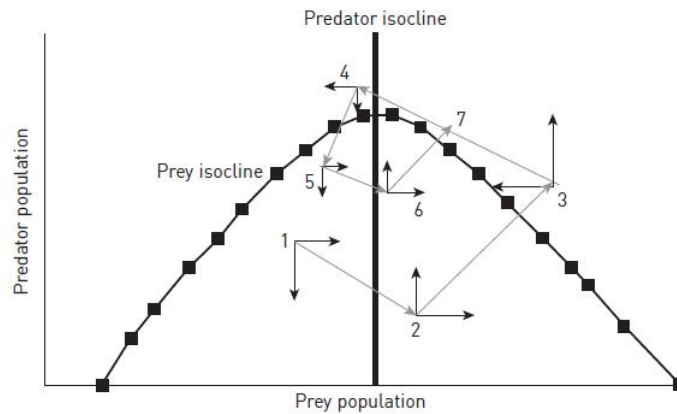
Το αποτέλεσμα που προκύπτει από την μελέτη Rosenzweig - MacArthur είναι πως ο εμπλουτισμός πόρων σε ένα μοντέλο θηρευτή-θηράματος οδηγεί στην αποσταθεροποίηση του συστήματος και την κατάρρευση της τροφικής αλυσίδας γνωστό και ως "παράδοξο του εμπλουτισμού" (the paradox of enrichment) [10]. Εργαστηριακά πειράματα έχουν δείξει πως ένα σύστημα αλληλεπίδρασης θηρευτή - θηράματος συχνά σταθεροποιείται σε χαμηλότερα ποσοστά θηράματος.

3.4 Ανταγωνισμός για πόρους

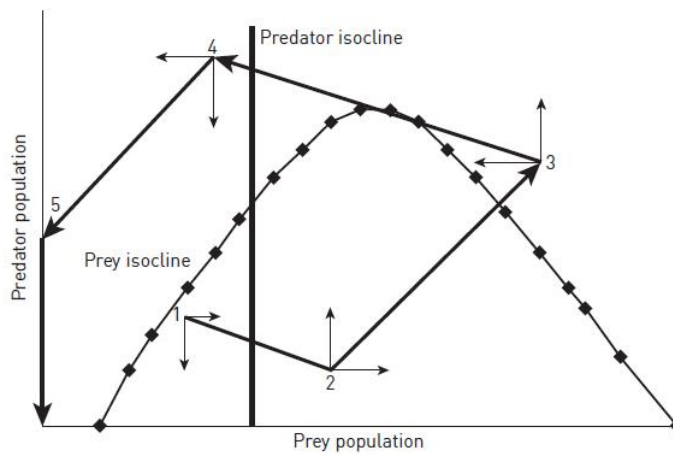
Σε ένα γενικό βιβλίο για την οικολογία (Begon et al. 1996) ο ανταγωνισμός ορίζεται ως *μια αλληλεπίδραση κατά την οποία ένας οργανισμός καταναλώνει πόρους που θα μπορούσαν να καταναλωθούν από κάποιον άλλον* [3]. Κατά συνέπεια μια αύξηση ή μείωση στον πληθυσμό ενός είδους οδηγεί στην μείωση ή αύξηση αντίστοιχα ενός άλλου είδους ή ακόμα μπορεί η αύξηση ενός πληθυσμού ενός είδους να τείνει να μειώσει τον ρυθμό αύξησης του ίδιου πληθυσμού. Η έννοια του ανταγωνισμού ωστόσο δεν έχει να κάνει μόνο με αποθέματα τροφής αλλά και με άλλους λόγους όπως τον διαθέσιμο χώρο, το καταφύγιο, την αναπαραγωγή και άλλους.



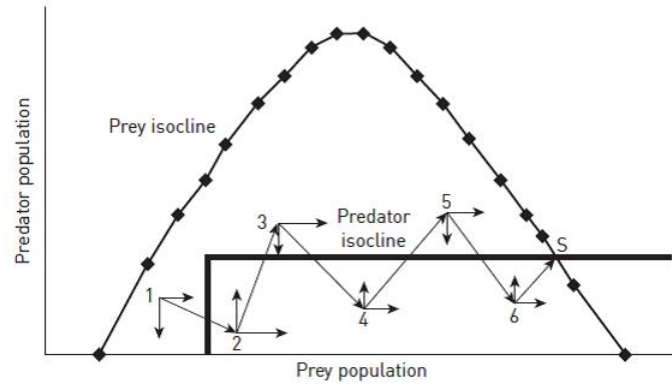
Σχήμα 3.3: Γραφική Ανάλυση του μοντέλου Rosenzweig-MacArthur. Παρατηρούμε φθίνουσες διακυμάνσεις στο σημείο τομής των δύο καμπυλών. ([10])



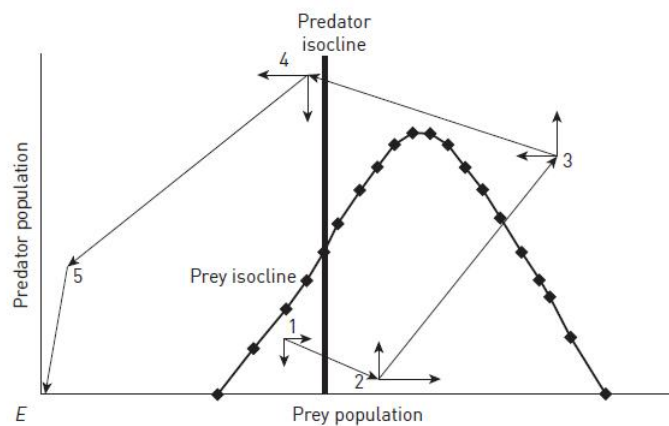
Σχήμα 3.4: Μοντέλο θηρευτή-θηράματος για αποδοτικό θηρευτή. Στο σημείο τομής έχουμε ευσταθή ισορροπία. ([10])



Σχήμα 3.5: Ένας αποδοτικός θηρευτής, πράγμα το οποίο οδηγεί στην εξαφάνιση και των δύο πληθυσμών. ([10])



Σχήμα 3.6: Αλληλεπίδραση θηρευτή-θηράματος όταν η ανάπτυξη του θηρευτή περιορίζεται από άλλους παράγοντες και όχι εξ' αιτίας του πληθυσμού των θηραμάτων. Το αποτέλεσμα είναι ένα σταθερό σημείο στο S . ([10])



Σχήμα 3.7: Το παράδοξο του εμπλουτισμού σε σχέση θηρευτή-θηράματος. Ο πληθυσμός του θηράματος έχει μετακινηθεί πιο δεξιά υποδηλώνοντας αύξηση διαθέσιμων πόρων. ([10])

Χρόνος (Ωρες)	Παρατηρηθείσα Βιομάζα Ζυμομήκτα	Υπολογισθείσα Βιομάζα Ζυμομήκτα απο την λογιστική εξίσωση	Ποσοστό λάθους
0	9.6	8.9	-7.3
1	18.3	15.3	-16.4
2	29.0	26.0	-10.3
3	47.2	43.8	-7.2
4	71.1	72.5	2.0
5	119.1	116.3	-2.4
6	174.6	178.7	2.3
7	257.3	258.7	0.5
8	350.7	348.9	-0.5
9	441.0	436.7	-1.0
10	513.3	510.9	-4.7
11	559.7	566.4	1.2
12	594.8	604.3	1.6
13	629.4	628.6	-0.1
14	640.8	643.5	0.4
15	651.1	652.4	0.2
16	655.9	657.7	0.3
17	659.6	660.8	0.2
18	661.8	662.5	0.1

Σχήμα 3.8: Ανάπτυξη ζυμομήκτα σε μία καλλιέργεια. Δεδομένα από R.Pearl, "The Growth of Population," Quart.Rev.Biol.2(1927):532-548

3.4.1 Ανταγωνισμός μεταξύ μελών του ίδιου πληθυσμού

Ανάπτυξη Ζυμομήκτα σε κλειστό δοχείο

Ένα κλασικό παράδειγμα [3] που συνδέει την αύξηση ενός πληθυσμού και τον ενδο-ανταγωνισμό, είναι το πείραμα που διεξήχθη από τον Gause (1934) και αφορά την ανάπτυξη της ζύμης *Schizosaccharomyces kephir* σε κλειστό δοχείο καλλιέργειας.

Από το σχήμα (3.9), παρατηρούμε ότι ενώ αρχικά ο πληθυσμός αυξάνεται εκθετικά, η ανάπτυξη αρχίζει να επιβραδύνεται όταν ο πληθυσμός προσεγγίσει ένα συγκεκριμένο αριθμό. Συμπεραίνουμε, ότι η μείωση πόρων και διαθέσιμου χώρου ανάπτυξης επηρεάζει σημαντικά την αύξηση του πληθυσμού. Ας δούμε τη συμπεριφορά του λογιστικού μοντέλου για τα δεδομένα του πίνακα (3.8). Από τον πίνακα παρατηρούμε ότι ο πληθυσμός δεν ξεπερνά ποτέ τον αριθμό 661.8. Θέτουμε t^* χρόνο τέτοιο ώστε:

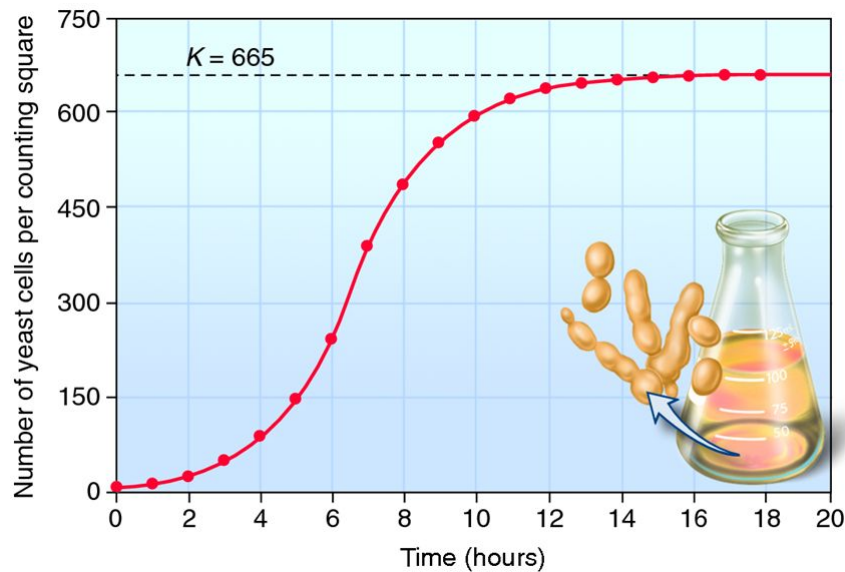
$$P(t^*) = \frac{M}{2} \quad (3.10)$$

Τότε

$$t^* = t_0 - \frac{1}{rM} \ln \frac{P_0}{M - P_0} \quad (3.11)$$

Λύνοντας ως προς t_0 και αντικαθιστώντας στην

$$P(t) = \frac{P_0 M}{P_0 + (M - P_0)e^{-rM(t-t_0)}}$$



Σχήμα 3.9: Λογιστική καμπύλη ανάπτυξης ζυμομύκητα σε μία καλλιέργεια. Πηγή: <http://www.doctortee.com>

έχουμε ότι

$$P(t) = \frac{M}{1 + e^{-rM(t-t^*)}} \quad (3.12)$$

Το t^* μπορούμε να το υπολογίσουμε από την εξίσωση (3.10),

$$t^* = -\frac{C}{rM} \approx \frac{4.3}{0.55} \approx 7.82$$

όπου αντικαθιστώντας $M = 665$, $r = 0.0008271$, και $t^* = 7.82$ στην σχέση (3.11) καταλήγουμε στην λογιστική εξίσωση

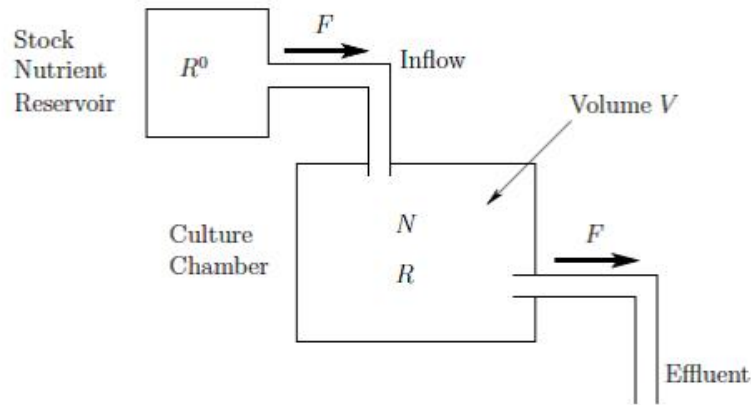
$$P(t) = \frac{665}{1 + 73.8e^{-0.55t}}$$

Ανάπτυξη βακτηρίων σε χημοστάτη

Ο *χημοστάτης* (chemostat) είναι ένα ανοικτό σύστημα καλλιέργειας βακτηρίων με συνεχή τροφοδοσία θρεπτικών υλικών. Στο σχήμα (3.10) φαίνεται η λειτουργία ενός χημοστάτη [3].

Αποτελείται από μια συσκευή εισόδου όπου έχουμε συνεχή ροή αποθέματος θρεπτικού διαλύματος, την δεξαμενή καλλιέργειας και μια συσκευή εξόδου όπου εξέρχεται σταθερή ποσότητα βακτηρίων και τροφής, με ρυθμό ίδιο της εισροής τροφής έτσι ώστε ο συνολικός όγκος μέσα στη δεξαμενή να παραμένει σταθερός. Για να κατασκευάσουμε ένα μοντέλο [3] το οποίο θα περιγράφει τη συνεχή καλλιέργεια, κάνουμε τις ακόλουθες υποθέσεις:

- Υποθέτουμε ότι μέσα στη δεξαμενή καλλιέργειας, υπάρχει αναδευτήρας έτσι ώστε να μην υπάρχει χωρική ανομοιογένεια στη συγκέντρωση θρεπτικών ουσιών ή βακτηρίων.



Σχήμα 3.10: Απεικόνιση ενός χημοστάτη για συνεχή καλλιέργεια μικροοργανισμών. Ένα απόθεμα θρεπτικού υγρού εισάγεται στο δοχείο καλλιέργειας σε ρυθμό F . Αναλογικά έχουμε εκροή υγρού και βακτηρίων από δεύτερο σωλήνα έτσι ώστε ο συνολικός όγκος V μέσα στο δοχείο καλλιέργειας να παραμένει σταθερός με την πάροδο του χρόνου. ([3])

Η παραδοχή αυτή μας βοηθάει να περιγράψουμε τη διαδικασία χρησιμοποιώντας εξ' ολοκλήρου συνήθεις διαφορικές εξισώσεις και όχι μερικές.

- Αν και το θρεπτικό διάλυμα μπορεί να περιέχει συγκεντρώσεις και άλλων συστατικών, θα εστιάσουμε την προσοχή μας σε ένα μόνο συστατικό που επηρεάζει την ανάπτυξη των βακτηρίων. Ονομάζουμε τη συγκέντρωση αυτή $R(t)$ και $R_0(t)$ την σταθερή συγκέντρωση τροφής στο δοχείο.
- Τα βακτήρια καταναλώνουν το θρεπτικό υγρό με ρυθμό $\kappa R(t)$ ανάλογο του $R(t)$.
- Κάθε βακτηριακό κύτταρο περιέχει α μονάδες θρεπτικού υγρού. Ένα βακτήριο διχοτομείται σε δυο ίδια θυγατρικά κύτταρα αφού έχει καταναλώσει α μονάδες θρεπτικού υγρού.

Η βασική διαφορά μεταξύ του μοντέλου του χημοστάτη και του μοντέλου καλλιέργειας βακτηρίων, είναι πως εισάγεται φρέσκια τροφή στη δεξαμενή καλλιέργειας με ρυθμό F ενώ την ίδια στιγμή θρεπτικά συστατικά και βακτήρια εγκαταλείπουν το δοχείο σε ίδιο ρυθμό F . Ο πίνακας δείχνει τις βασικές μεταβλητές και τις παραμέτρους καθώς και την μονάδα μέτρησης τους. Επομένως σε πρώτη φάση έχουμε τις παρακάτω δυο εξισώσεις

$$\frac{dR}{dt} = FR_0 - FR - \kappa RN$$

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\kappa R}{\alpha} N - FN$$

Η πρώτη εξίσωση του συστήματος περιέχει τους όρους FR_0 και FR που περιγράφουν την εισροή και εκροή θρεπτικών συστατικών αντίστοιχα. Όμοια η δεύτερη διαφορική εξίσωση περιέχει τον όρο FN που περιγράφει την εκροή βακτηρίων από τη δεξαμενή. Διορθώνοντας τις διαστάσεις έτσι ώστε να συμφωνούν, έχουμε τελικά ότι

Σύμβολο	Περιγραφή	Διαστάσεις
$R(t)$	Συγκέντρωση θρεπτικών ουσιών στη δεξαμενή καλλιέργειας	μάζα/όγκο
$N(t)$	Πληθυσμός Βακτηρίων	αριθμός/όγκο
R_0	Σταθερή συγκέντρωση θρεπτικών ουσιών	μάζα/όγκο
F	Ρυθμός εισροής και εκροής	όγκος/χρόνο
V	Όγκος δεξαμενής	όγκος
κ	Ρυθμός κατανάλωσης τροφής από τα βακτήρια	όγκος/χρόνο
α	Ποσότητα τροφής που εμπεριέχεται σε κάθε βακτήριο	μάζα

Σχήμα 3.11: Μεταβλητές που περιγράφουν το μοντέλο καλλιέργειας βακτηρίων σε χημοστάτη.

$$\frac{dR}{dt} = \frac{FR_0}{V} - \frac{FR}{V} - \kappa RN \quad (3.13)$$

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\kappa R}{\alpha} N - \frac{FN}{V} \quad (3.14)$$

Τέτοια ζεύγη εξισώσεων συναντώνται σε όλα τα μοντέλα που μελετούν τη δυναμική περισσότερων από μια συνιστωσών είτε αυτές οι συνιστώσες είναι πολλαπλά είδη ή θρεπτικές ουσίες και πληθυσμοί. Η λύση του συστήματος βασίζεται σε ποιοτικές μεθόδους που αναλύουν τη συμπεριφορά τέτοιων μοντέλων.

3.4.2 Ανταγωνισμός μεταξύ διαφορετικών ειδών

Σε αυτό το κομμάτι θα μελετήσουμε συμπεριφορές μεταξύ ειδών που ανταγωνίζονται. Το πιο γνωστό μοντέλο ανταγωνισμού μεταξύ διαφορετικών ειδών είναι αυτό των Lotka-Volterra. Ωστόσο, το μοντέλο αυτό δεν κάνει καμία αναφορά σε διαθέσιμους πόρους. Για ένα συγκεκριμένο είδος, η παρουσία ανταγωνιστή θα μειώσει την αύξησή του. Θα ορίσουμε τις διαδικασίες γέννησης και θανάτου χωρίς να λάβουμε υπ'όψιν την παρουσία του άλλου είδους στο περιβάλλον. Ονομάζουμε N_1 τον πληθυσμό του ενός είδους και N_2 του άλλου. Επομένως αν το κάθε είδος ακολουθεί το λογιστικό μοντέλο ανάπτυξης τότε οι πληθυσμοί και των δυο ειδών ταυτόχρονα θα περιγράφονται από το παρακάτω σύστημα Συνήθων Διαφορικών Εξισώσεων:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \beta_{12} N_2}{K_1}\right) \quad (3.15)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta_{21} N_1}{K_2}\right) \quad (3.16)$$

όπου:

- r_1, r_2 είναι η λογιστική πληθυσμιακή αύξηση των ειδών 1 και 2 αντίστοιχα.

- K_1, K_2 είναι η φέρουσα ικανότητα κάθε είδους.
- β_{12} συμβολίζει την κατά κεφαλήν μείωση του είδους 1 για κάθε είδος του 2.
- β_{21} συμβολίζει την κατά κεφαλήν μείωση του είδους 2 για κάθε είδος του 1.
- $\beta_{12}N_2$ είναι η μείωση πληθυσμού του είδους 1 λόγω ύπαρξης του είδους 2 (3.15).
- $\beta_{21}N_1$ είναι η μείωση πληθυσμού του είδους 2 λόγω ύπαρξης του είδους 1 (3.16).

Από την εξίσωση (3.15) παρατηρούμε ότι αν

$$\frac{dN_1}{dt} = 0$$

τότε για τις τροχιές N_1 έχουμε

$$N_1 = 0 \quad \text{και} \quad K_1 + N_1 - \beta_{12}N_2 = 0. \quad (3.17)$$

Όμοια, αν

$$\frac{dN_2}{dt} = 0$$

τότε για τις τροχιές N_2 έχουμε

$$N_2 = 0 \quad \text{και} \quad K_2 + N_2 - \beta_{21}N_1 = 0. \quad (3.18)$$

Έτσι έχουμε τέσσερις διαφορετικούς δυνατούς σχηματισμούς ανάλογα με τις αρχικές συνθήκες.

Περίπτωση I

$$\frac{K_2}{\beta_{21}} > K_1 \quad \text{και} \quad K_2 > \frac{K_1}{\beta_{12}}$$

Περίπτωση II

$$K_1 > \frac{K_2}{\beta_{21}} \quad \text{και} \quad \frac{K_1}{\beta_{12}} > K_2$$

Περίπτωση III

$$K_1 > \frac{K_2}{\beta_{21}} \quad \text{και} \quad K_2 > \frac{K_1}{\beta_{12}}$$

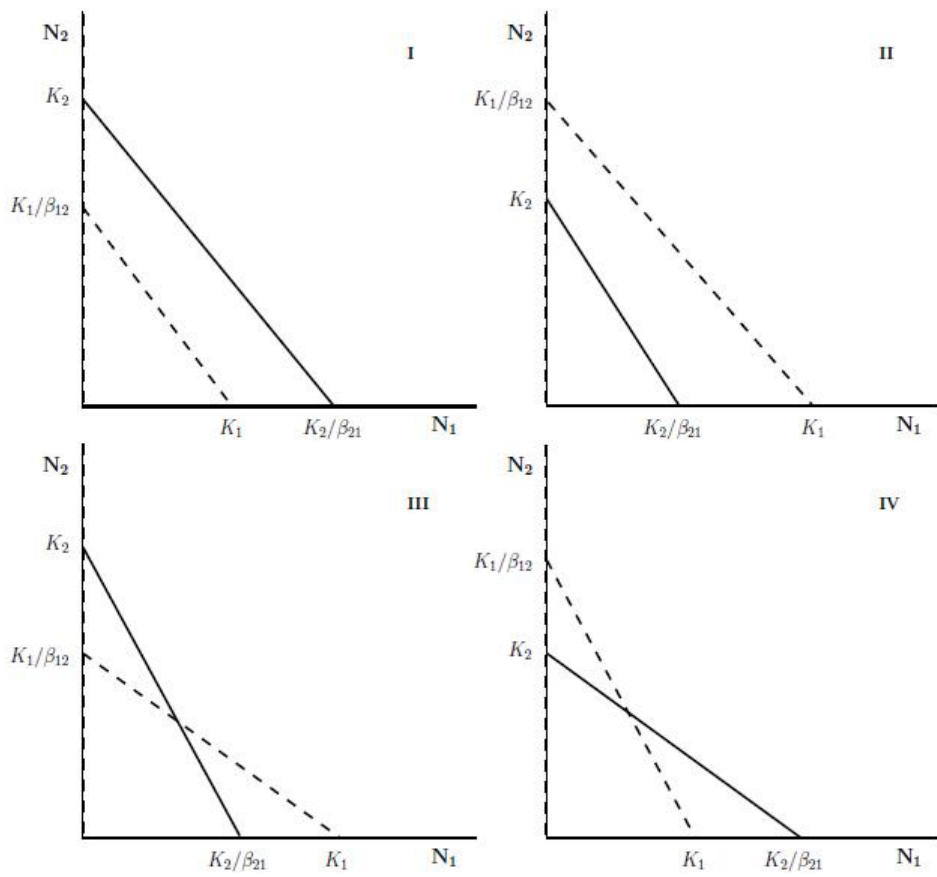
Περίπτωση IV

$$\frac{K_2}{\beta_{21}} > K_1 \quad \text{και} \quad \frac{K_1}{\beta_{12}} > K_2$$

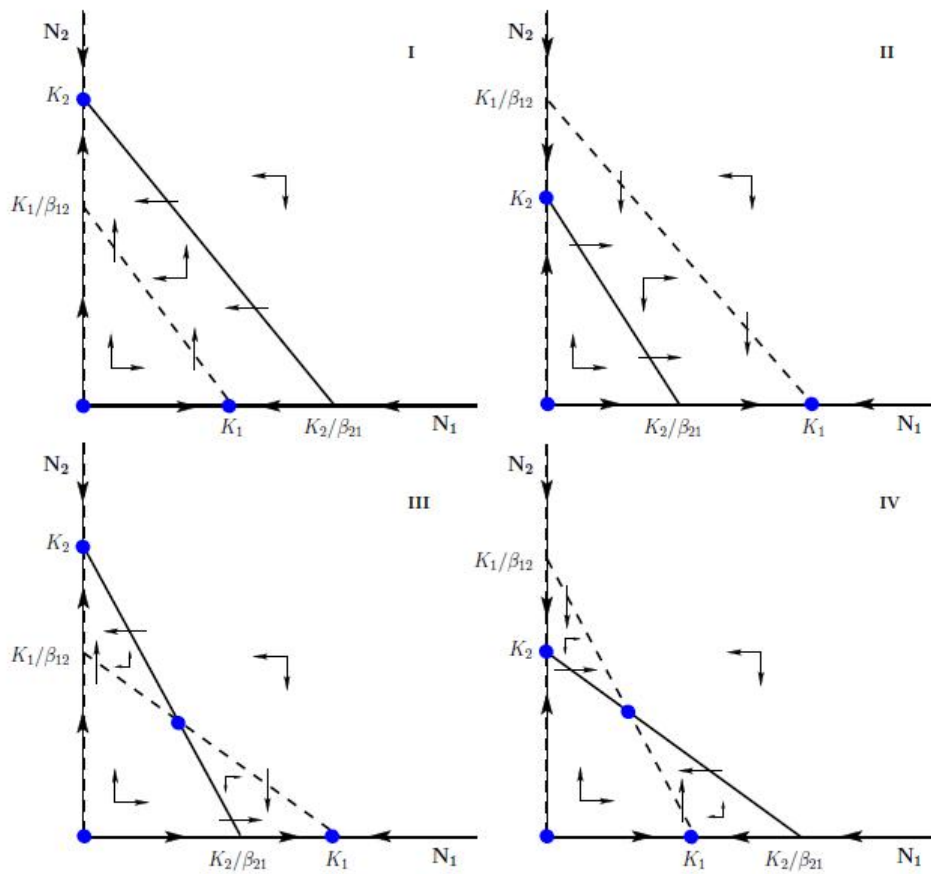
Από το Σχήμα (3.12) μπορούμε να προσδιορίσουμε τις σταθερές καταστάσεις του μοντέλου οι οποίες περιγράφονται από το σημείο τομής των τροχιών N_1 και N_2 . Και οι τέσσερις περιπτώσεις περιγράφουν τις ακόλουθες καταστάσεις, Σχήμα (3.13):

Να μην επιβιώνει κανένα είδος

$$(N_1, N_2) = (0, 0). \quad (3.19)$$



Σχήμα 3.12: Τέσσερα πεδία φάσεων για ανταγωνιστικά είδη ([3])



Σχήμα 3.13: Τέσσερα πεδία φάσεων για ανταγωνιστικά είδη. Οι κουκκίδες αναπαριστούν τα σταθερά σημεία ενώ φαίνεται και το διανυσματικό πεδίο. Οι διακεκομμένες γραμμές αναπαριστούν την τροχιά του πρώτου πληθυσμού ενώ οι γραμμές του δεύτερου. ([3])

Να επιβιώνει μόνο το δεύτερο είδος N_2

$$(N_1, N_2) = (0, K_2) , (\text{Σχήμα I}) \quad (3.20)$$

Σε αυτήν την περίπτωση δεν υπάρχει σημείο ισοροπίας. Όλες οι καμπύλες λύσεων θα καταλήξουν στην περιοχή ανάμεσα στις δυο γραμμές που περιγράφουν τα είδη 1 και 2. Σε αυτό το κομμάτι, υπάρχει ροή προς την άνω αριστερή γωνία πράγμα που σημαίνει ότι όλες οι λύσεις καθώς $t \rightarrow \infty$ τείνουν στην κατάσταση $(N_1, N_2) = (0, K_2)$ που σημαίνει εξάλειψη του είδους N_1 και πλήρη επικράτηση του είδους N_2 , για όλες τις αρχικές τιμές των πληθυσμών.

Να επιβιώνει μόνο το πρώτο είδος N_1

$$(N_1, N_2) = (K_1, 0) , (\text{Σχήμα II}) \quad (3.21)$$

Σε αυτή την περίπτωση (αντίθετη της προηγούμενης) υπάρχει ροή προς την κάτω δεξιά γωνία πράγμα που σημαίνει ότι όλες οι λύσεις καθώς $t \rightarrow \infty$ τείνουν στην κατάσταση $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$ που σημαίνει εξάλειψη του είδους N_2 και πλήρη επικράτηση του είδους N_1 , για όλες τις αρχικές τιμές των πληθυσμών.

Συνύπαρξη και των δυο ειδών

$$(N_1, N_2) = \left(\frac{K_1 - \beta_{12}K_2}{1 - \beta_{12}\beta_{21}}, \frac{K_2 - \beta_{21}K_1}{1 - \beta_{12}\beta_{21}} \right) , (\text{Σχήμα III και IV}) \quad (3.22)$$

Στην περίπτωση (III) τόσο το είδος 1 όσο και το είδος 2 επιβιώνουν εξίσου. Το σημείο τομής είναι σημείο σάγματος. Παρατηρούμε ότι το πεδίο διευθύνσεων, απομακρύνεται από το σημείο τομής προς τις δυο τριγωνικές περιοχές που οριοθετούνται από τις δυο γραμμές και οι οποίες τείνουν στα σημεία K_1 και K_2 . Μια μικρή διαταραχή θα εκτοπίσει την κατάσταση του συστήματος σε μια από τις δυο αυτές τριγωνικές περιοχές. Μια διαταραχή στην κατώτατη τριγωνική περιοχή (προς το είδος 1) θα προκαλέσει την εξάλειψη του είδους 2, ενώ αντίθετα μια διαταραχή στην άνω τριγωνική περιοχή θα προκαλέσει την εξάλειψη του είδους 1. Επίσης, η κατάσταση του συστήματος θα προσεγγίσει εκ νέου τη σταθερή κατάσταση αν μια διαταραχή μετατοπίσει το σύστημα μακριά από το σημείο τομής αλλά εκτός των δυο τριγωνικών περιοχών. Σε αυτήν την περίπτωση το είδος 1 και 2 συναγωνίζονται και το ποιο είδος θα επιβιώσει εξαρτάται από τις αρχικές τιμές των πληθυσμών.

Στην περίπτωση (IV) το πεδίο διευθύνσεων κατευθύνεται προς το σημείο τομής. Επομένως έχουμε ασυμπτωτικά ευσταθή κόμβο. Μια μικρή μετατόπιση μακριά από το K_1 ή το K_2 , αυξάνεται με την πάροδο του χρόνου μιας και το διανυσματικό πεδίο απομακρύνεται από τα σημεία αυτά. Άρα τα K_1 ή το K_2 είναι σαγματικά σημεία. Σε αυτή την περίπτωση τα είδη συνυπάρχουν ανεξάρτητα από τις αρχικές συνθήκες.

3.5 Αποκοπή Τμήματος Πληθυσμού (Harvesting)

Σε αυτήν την παράγραφο θα μελετήσουμε την έννοια της αποκοπής τμήματος πληθυσμού (harvesting) [1]. Κάνοντας χρήση της λογιστικής εξίσωσης, αυτό το μοντέλο έχει πολλές εφαρμογές σε πληθυσμούς φυτικών ή ζωικών οργανισμών που αποκόπτονται ή θανατώνονται έτσι ώστε να ελεγχθεί ο πληθυσμός τους.

Αποκοπή συναρτήσεως του πληθυσμού (constant effort harvesting)

Στην αποκοπή συναρτήσεως του πληθυσμού, ο ρυθμός αποκοπής εξαρτάται από τον εκάστοτε πληθυσμό κάθε φορά. Ας δούμε τι μορφή έχει το μοντέλο:

Θεωρούμε $N \equiv N(t)$ τον πληθυσμό σε χρόνο t και

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN = rN\left(1 - \frac{E}{r} - \frac{N}{K}\right) \quad (3.23)$$

όπου r είναι ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού, ο όρος EN αναπαριστά την αφαίρεση τμήματος πληθυσμού από τον συνολικό πληθυσμό N στη μονάδα του χρόνου και E είναι μια θετική παράμετρος που μετρά την προσπάθεια που καταβλήθηκε (effort). Η κατάσταση ισορροπίας K αλλάζει όταν έχουμε αποκοπή,

$$\bar{N} = N_h(E) = K\left(1 - \frac{E}{r}\right), \text{ αν } E < r \quad (3.24)$$

και σε αυτήν την περίπτωση η απόδοση στην κατάσταση ισορροπίας είναι:

$$Y(E) = E\bar{N} = EK\left(1 - \frac{E}{r}\right) \quad (3.25)$$

Αν $E \geq r$ τότε το $\bar{N} = 0$ είναι η μόνη δυνατή κατάσταση ισορροπίας. Ο πληθυσμός αποκόπτεται έως ότου οδηγηθεί στην εξαφάνιση. Η μέγιστη απόδοση συναρτήσεως της προσπάθειας ($Y'(E) = 0$) παρατηρείται όταν $E = r/2$. Έτσι, η μέγιστη απόδοση και το ισοζύγιο αποκοπής δίνονται από τις παρακάτω σχέσεις [1]:

$$Y_M = Y(E)|_{E=r/2} = \frac{rK}{4} \quad (3.26)$$

$$\bar{N}|_{E=r/2} = N_h(r/2) = \frac{K}{2} \quad (3.27)$$

Ας μελετήσουμε τώρα τον χρόνο αποκατάστασης μετά την αποκοπή. Ορίζουμε ως χρόνο αποκατάστασης (recovery time) T_R τον χρόνο που απαιτείται έτσι ώστε $\tilde{N}(T_R)/\tilde{N}(0) \approx e^{-1}$, όπου \tilde{N} είναι η γραμμική προσέγγιση του \tilde{N} και ισούται με $\tilde{N} = N - \bar{N}$. Γενικά έχουμε ότι

$$\frac{\tilde{N}(t)}{\tilde{N}(0)} \approx e^{-\alpha t} \quad (3.28)$$

όπου α ο ρυθμός μείωσης του πληθυσμού στην κατάσταση \tilde{N} . Επομένως, η ποσότητα $1/\alpha$ ορίζεται ως ο χρόνος αποκατάστασης και συμβολίζεται με

$$T_R \approx \frac{1}{\alpha} \quad (3.29)$$

Διακρίνουμε τις εξής περιπτώσεις [1]:

- (i) Αν $E = 0$, δηλαδή δεν καταβληθεί καμία προσπάθεια, θα έχουμε μηδενική αποκοπή. Μια μικρή διαταραχή μακριά από το K θα μας δώσει

$$\frac{d\tilde{N}}{dt} \approx -r\tilde{N} \quad (3.30)$$

$$\tilde{N}(t) \approx \tilde{N}(0)e^{-rt} \quad (3.31)$$

Άρα ο χρόνος αποκατάστασης όταν δεν υπάρχει προσπάθεια είναι

$$T_R(0) \approx \frac{1}{r}$$

(ii) Αν $0 < E < r$ τότε ο χρόνος αποκατάστασης γίνεται:

$$T_R(E) \approx \frac{1}{r - E}$$

Το ποσοστό του χρόνου αποκατάστασης με και χωρίς αποκοπή δίνεται από την παρακάτω σχέση:

$$\frac{T_R(E)}{T_R(0)} = \frac{1}{1 - \frac{E}{r}} \quad (3.32)$$

Για δεδομένη τιμή του r όσο μεγαλύτερη είναι η τιμή του E , με $E < r$, τόσο μεγαλύτερος ο χρόνος αποκατάστασης.

(iii) Αν $E = \frac{r}{2}$ τότε έχουμε τη μέγιστη ανεκτή αποκοπή Y_M και χρόνο αποκατάστασης, $T_R(E) \approx 2T_R(0)$. Όπως παρατηρούμε χρόνος αποκατάστασης μέγιστης ανεκτής αποκοπής είναι διπλάσιος από τον χρόνο αποκατάστασης χωρίς αποκοπή.

Αποκοπή πληθυσμού σταθερού ρυθμού (constant yield harvesting)

Στην αποκοπή σταθερού ρυθμού, ο ρυθμός αποκοπής είναι γνωστός εκ των προτέρων και το μοντέλο έχει τη μορφή:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - Y_0 \quad (3.33)$$

όπου ο όρος $Y_0 > 0$ αναπαριστά την σταθερή αυτή αποκοπή στη μονάδα του χρόνου. Υπάρχουν δυο, ένα ή κανένα σημείο ισορροπίας για αυτό το μοντέλο. Η μέγιστη τιμή της συνάρτησης

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (3.34)$$

είναι $rK/4$. Στο διάστημα $0 < Y_0 < \frac{rK}{4}$ έχουμε δυο σημεία ισορροπίας N_1 και N_2 , με $N_1 < N_2$. Διαχρίνουμε τις περιπτώσεις [1]:

(i) Αν $Y_0 = \frac{rK}{4}$, έχουμε μόνο ένα σημείο ισορροπίας N_1

(ii) Αν $Y_0 > \frac{rK}{4}$, δεν έχουμε κανένα σημείο ισορροπίας στο πρώτο τεταρτημόριο. Σε αυτήν την περίπτωση ο πληθυσμός αποκόπτεται έως ότου εξαλειφθεί. Επίσης παρατηρούμε αρνητικές λύσεις και όχι μηδενικές. Για παράδειγμα,

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rK}{4} - Y_0 = -c$$

μιας και

$$Y_0 > \frac{rK}{4}$$

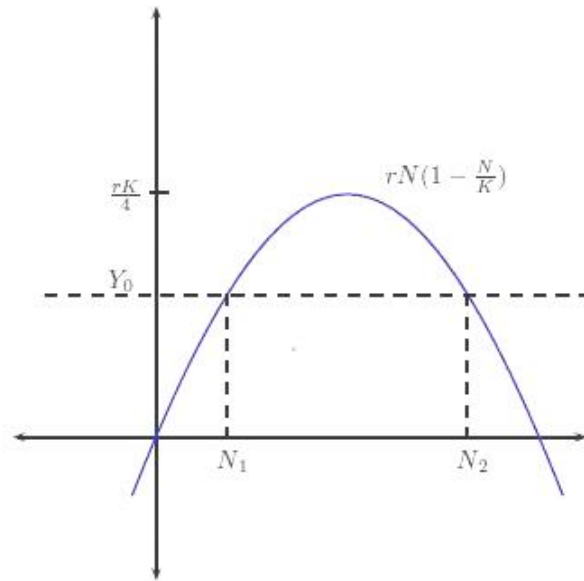
. Έτσι,

$$N(t) \leq N(0) - ct$$

και

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = -\infty$$

Αλλά οι αρνητικές λύσεις δεν έχουν βιολογική σημασία και αυτός είναι ένας λόγος που το προηγούμενο μοντέλο είναι καλύτερο από αυτό.



Σχήμα 3.14: Δυο καταστάσεις ισορροπίας N_1 και N_2 για το μοντέλο αποκοπής σταθερής απόδοσης όταν $0 < Y_0 < \frac{rK}{4}$ ([1])

(iii) Αν $0 < Y_0 < \frac{rK}{4}$ το σημείο ισορροπίας N_2 είναι ασυμπτωτικά ευσταθές και είναι

$$N_2(Y_0) = \frac{K}{2} \left(1 + \left[1 - \frac{4Y_0}{rK} \right]^{1/2} \right)$$

Όσον αφορά τον χρόνο αποκατάστασης για την σταθερή απόδοση Y_0 όταν $N = N_2$, θα ορίσουμε $\tilde{N} = N - N_2(Y_0)$. Τότε έχουμε

$$\frac{d\tilde{N}}{dt} \approx \tilde{N} \frac{\partial f}{\partial N} \Big|_{N=N_2(Y_0)} = -\tilde{N} r \left[1 - \frac{4Y_0}{rK} \right]^{1/2}, \quad (3.35)$$

$$T_R(Y_0) \approx \frac{1}{r \sqrt{1 - \frac{Y_0}{Y_{Max}}}} \quad (3.36)$$

όπου

$$Y_{Max} = \frac{rK}{4}$$

και

$$\frac{T_R(Y_0)}{T_R(0)} \approx \frac{1}{\sqrt{1 - \frac{Y_0}{Y_{Max}}}}. \quad (3.37)$$

Παρατηρούμε ότι ο χρόνος αποκατάστασης τείνει στο άπειρο καθώς το Y_0 τείνει στο Y_{Max}^- . Αυτός είναι ακόμα ένας λόγος γιατί το μοντέλο αποκοπής σταθερής απόδοσης δεν είναι βιολογικά λογικό όπως η αποκοπή συναρτήσει του πληθυσμού.

3.6 Πληθυσμιακά Πρότυπα τριών ειδών

Στις προηγούμενες παραγράφους μελετήσαμε το μοντέλο Lotka-Volterra σε πληθυσμούς δυο ειδών που βρίσκονται σε ανταγωνισμό. Σε αυτό το κεφάλαιο θα μελετήσουμε ένα πιο ενδιαφέρον κομμάτι, την συμπεριφορά τριών ειδών που βρίσκονται σε ανταγωνισμό [7],[1]. Το γενικό μοντέλο Lotka-Volterra τριών ειδών έχει ως εξής:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i(t) \left[1 - \sum_{j=1}^3 \alpha_{ij} N_j(t) \right] \quad (3.38)$$

όπου $N_i(t)$ είναι ο πληθυσμός του i είδους σε χρόνο t , r_i είναι ο ρυθμός ανάπτυξης του i είδους και $\alpha_{ij} > 0$ με $i, j = 1, 2, 3$ είναι οι συντελεστές ανταγωνισμού που μετράνε τον βαθμό τον οποίο το j είδος επηρεάζει την ανάπτυξη του i είδους. Στα συστήματα τριών ειδών υπάρχει η πιθανότητα συνύπαρξης και των τριών ή εξαφάνισης ενός ή δυο εκ των τριών ειδών.

Για τα τρία ανταγωνιστικά είδη, $n = 3$, υπάρχουν 12 παράμετροι (9 στοιχεία του πίνακα α και 3 του διανύσματος r). Για να κάνουμε πιο απλή την ανάλυσή μας, θα μειώσουμε τον αριθμό των παραμέτρων του συστήματος θεωρώντας τα παρακάτω [7]:

- (i) $r_1 = r_2 = r_3 = r$
- (ii) όσον αφορά τον ανταγωνισμό, το είδος 2 επηρεάζει το είδος 1 όπως το είδος 3 επηρεάζει το είδος 2 όπως το είδος 1 επηρεάζει το είδος 3. Δηλαδή $\alpha_{12} = \alpha_{23} = \alpha_{31} = \alpha$
- (iii) ομοίως $\alpha_{21} = \alpha_{32} = \alpha_{13} = \beta$

Επιπλέον, μπορούμε να προσαρμόσουμε τους πληθυσμούς N_i έτσι ώστε $\alpha_{ii} = 1$ και τον χρόνο t έτσι ώστε για $r = 1$ να έχουμε τελικώς τις παρακάτω εξισώσεις:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1[1 - N_1 - \beta N_2 - \alpha N_3] \quad (3.39)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2[1 - \alpha N_1 - N_2 - \beta N_3] \quad (3.40)$$

$$\frac{dN_3}{dt} = N_3[1 - \beta N_1 - \alpha N_2 - N_3] \quad (3.41)$$

όπου $0 < \alpha < 1$, $1 < \beta$, και $N_i(0) > 0$, $i = 1, 2, 3$. Το μοντέλο αυτό αναφέρεται συχνά και ως το May-Leonard competition model. Το σύστημα έχει πέντε σημεία ισορροπίας: $(0,0,0)$, $(1,0,0)$, $(0,1,0)$, $(0,0,1)$ και $(1,1,1)/(1+\alpha+\beta)$. Ο Ιακωβιανός πίνακας για το τρισδιάστατο σύστημα είναι:

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2N_1 - \beta N_2 - \alpha N_3 & -\beta N_1 & -\alpha N_1 \\ -\alpha N_1 & 1 - \alpha N_1 - 2N_2 - \beta N_3 & -\beta N_2 \\ -\beta N_3 & -\alpha N_3 & 1 - \beta N_1 - \alpha N_2 - 2N_3 \end{pmatrix}$$

Ο Ιακωβιανός πίνακας στο θετικό σημείο ισορροπίας $(1,1,1)/(1+\alpha+\beta)$ είναι

$$J_5 = -(1 + \alpha + \beta)^{-1} \begin{pmatrix} 1 & \beta & \alpha \\ \alpha & 1 & \beta \\ \beta & \alpha & 1 \end{pmatrix} = -\gamma A$$

όπου $\gamma = (1 + \alpha + \beta)^{-1}$. Οι ιδιοτιμές του J_5 προκύπτουν από τις ιδιοτιμές του A πολλαπλασιαζόμενων με $-\gamma$ και είναι:

$$\lambda_1 = -1 \text{ και } \lambda_{2,3} = \frac{\gamma}{2}[\alpha + \beta - 2 \pm (\alpha - \beta)\sqrt{3}i]$$

Άρα, για το σύστημα τριών ειδών που μελετάμε έχουμε τοπικά ασυμπτωτική ευστάθεια αν $\alpha + \beta < 2$.

Για την περίπτωση όπου $\alpha + \beta = 2$

Θέτουμε $N(t) = N_1 + N_2 + N_3$ και $P(t) = N_1 N_2 N_3$ το γινόμενο των τριών πληθυσμών σε χρόνο t . Αθροίζοντας τις τρεις διαφορικές εξισώσεις του συστήματος των τριών διαφορικών εξισώσεων έχουμε

$$\frac{dN}{dt} = N(1 - N)$$

όπου $N(t)$ είναι ο συνολικός πληθυσμός των ειδών N_1, N_2, N_3 . Το $N(t)$ ικανοποιεί τη λογιστική εξίσωση και γνωρίζουμε ότι $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 1$. Άρα, η ασυμπτωτική λύση του τρισδιάστατου συστήματος βρίσκεται πάνω στην $N_1 + N_2 + N_3 = 1$. Επιπλέον

$$\frac{d[\ln P(t)]}{dt} = 3 - 3N(t) = 3 \frac{d[\ln N(t)]}{dt}$$

για την περίπτωση όπου $\alpha + \beta = 2$. Ολοκληρώνοντας έχουμε ότι,

$$\frac{P(t)}{P(0)} = \left(\frac{N(t)}{N(0)}\right)^3$$

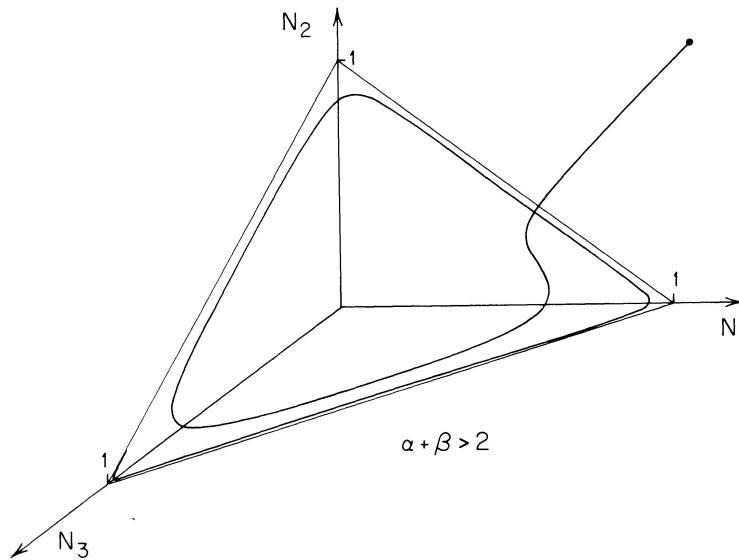
Το όριο

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = \frac{P(0)}{[N(0)]^3} = C = \text{σταθ.}$$

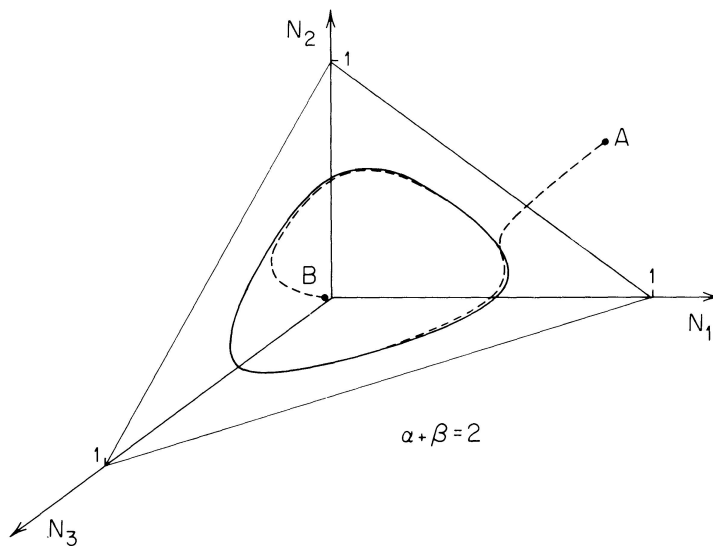
. Η ασυμπτωτική λύση του συστήματος τριών ειδών βρίσκεται πάνω στο υπερβολοειδές $N_1 N_2 N_3 = C$ όπου η σταθερά C εξαρτάται από τις αρχικές συνθήκες.

Από τα δυο αυτά αποτελέσματα καταλήγουμε στο συμπέρασμα [7] ότι η ασυμπτωτική λύση βρίσκεται στην τομή των $N_1 N_2 N_3 = C$ και $N_1 + N_2 + N_3 = 1$. 3.16

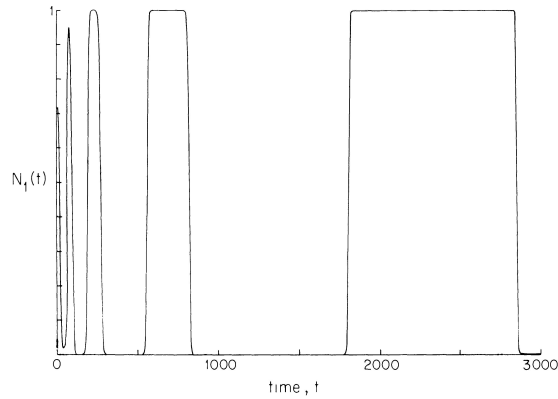
Παρακάτω βλέπουμε κάποια γραφικά παραδείγματα του μοντέλου May-Leonard για τις περιπτώσεις [7] όπου $\alpha + \beta = 2$, $\alpha + \beta > 2$, και $\alpha + \beta < 2$



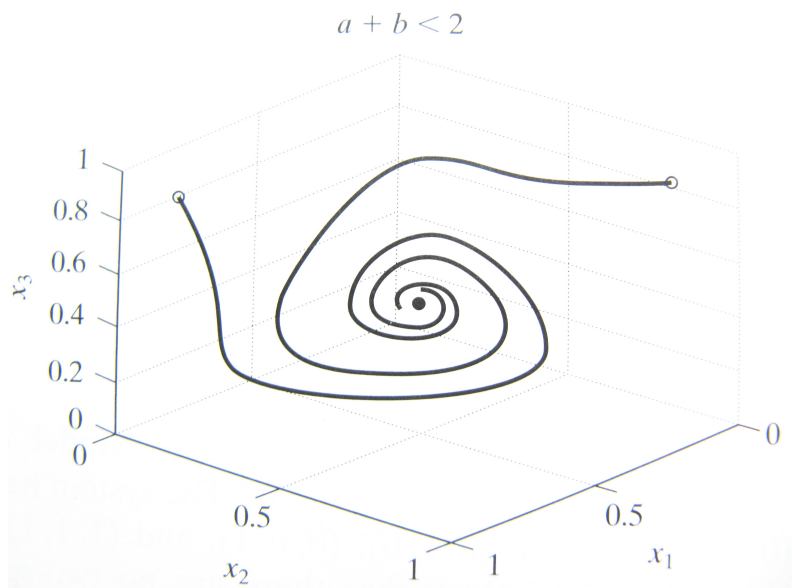
Σχήμα 3.15: Απεικόνιση του 3-διάστατου συστήματος των πληθυσμών N_1, N_2, N_3 για τιμές $\alpha = 0.8$ και $\beta = 1.3$ έτσι ώστε $\alpha + \beta > 2$. Παρατηρούμε ότι η λύση βρίσκεται αρχικά κοντά στο σημείο $(1,0,0)$ μετά συνεχίζει στο $(0,1,0)$ κατόπιν στο $(0,0,1)$ και τελικά ξαναγυρνάει στο αρχικό σημείο $(1,0,0)$ όπου και συνεχίζει την κυκλική πορεία. Οι κύκλοι αυξάνονται σε μέγεθος κάθε φορά και άρα δεν έχουμε περιοδικές λύσεις. Το σημείο ισορροπίας είναι ασταθές. ([7])



Σχήμα 3.16: Το σχήμα αυτό απεικονίζει το 3-διάστατο σύστημα των N_1, N_2, N_3 για τιμές $\alpha = 0.8$ και $\beta = 1.2$ έτσι ώστε $\alpha + \beta = 2$. Η ασυμπτωτική λύση του συστήματος (οριακός κύκλος) βρίσκεται στην τομή των επιφανειών $N_1 + N_2 + N_3 = 1$ και του συγκεκριμένου υπερβολοειδούς $N_1 N_2 N_3 = 0.02$. Κάθε αρχικό σημείο $(N_1(0), N_2(0), N_3(0))$ θα πλησιάζει τον οριακό κύκλο όπως φαίνεται και από τις διακεκομμένες γραμμές. Φαίνεται ο τρόπος με τον οποίο το σύστημα τείνει ασυμπτωτικά στον οριακό κύκλο από το αρχικό σημείο $A=(1.0, 0.8, 0.2)$, και από το σημείο $B=(0.01, 0.04, 0.05)$. Η σταθερά C στο συγκεκριμένο παράδειγμα είναι 0.02. ([7])



Σχήμα 3.17: Η συμπεριφορά ενός εκ των τριών πληθυσμών, N_1 , σε συνάρτηση με τον χρόνο για $\alpha = 0.8$ και $\beta = 1.3$ για $\alpha + \beta > 2$. Το γράφημα δείχνει κυκλική μη περιοδική συμπεριφορά. ([7])



Σχήμα 3.18: Απεικόνιση του 3-διάστατου συστήματος των πληθυσμών N_1, N_2, N_3 για τιμές $\alpha = 0.5$ και $\beta = 1.25$ έτσι ώστε $\alpha + \beta < 2$. Έχουμε τοπικά ασυμπτωτική ευστάθεια. ([1])

Κεφάλαιο 4

Πληθυσμιακά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής

Σε αυτό το κεφάλαιο θα μελετήσουμε τα πληθυσμιακά πρότυπα ηλικιακής δομής σε Διακριτό και Συνεχή χρόνο για πληθυσμούς ενός είδους όπως μελετώνται στο [1]. Υπάρχει άμεση συσχέτιση ανάμεσα στο διακριτό μοντέλο που περιγράφει την εξέλιξη του πληθυσμού και στο συνεχές ανάλογό του. Θα ξεκινήσουμε με την μελέτη των πινάκων Leslie (Leslie Matrix Models) που συνιστούν την βασική κατηγορία πληθυσμιακών μοντέλων ηλικιακά δομημένων για διακριτό χρόνο και θα συνεχίσουμε με το συνεχές ανάλογό του, τις εξισώσεις McKendrick-Von Foerster.

4.1 Διακριτά Μαθηματικά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής

4.1.1 Ιστορική αναδρομή

Τα πληθυσμιακά μοντέλα που κάνουν χρήση πινάκων έχουν γίνει όλο και πιο σημαντικά και χρήσιμα στην πρόβλεψη της πληθυσμιακής ανάπτυξης. Οι προβλέψεις της πληθυσμιακής αύξησης με χρήση υποθέσεων επιβίωσης και γονιμότητας χρονολογούνται από το 1895 από τον Edwin Cannan. Στις αρχές της δεκαετίας του '40, ο Bernardelli (1941), ο Lewis (1942), και ο Leslie (1945) επιστημοποίησαν με επιτυχία τις μεθόδους μητρών για την μελέτη πληθυσμών που είχαν εισαχθεί από τον Whelpton το 1936. Το μοντέλο του Leslie είναι μια αρκετά πρόσφατη καινοτομία στα μαθηματικά, και έχει αποδειχθεί πολύ χρήσιμο στον προσδιορισμό της αύξησης του πληθυσμού. Χρησιμοποιώντας ποσοστά γονιμότητας, ποσοστά επιβίωσης, και αρχικές συνθήκες πληθυσμού για ένα δεδομένο είδος, το μοντέλο μπορεί να υπολογίσει την αύξηση του πληθυσμού. Οι Οικολόγοι το θεωρούν χρήσιμο στον προσδιορισμό επιβίωσης ενός είδους όταν αυτό εισάγεται σε ένα νέο περιβάλλον. Επιπλέον, το μοντέλο μπορεί επίσης να χρησιμοποιηθεί για να καθοριστεί εάν ο πληθυσμός ενός δεδομένου είδους θα αυξηθεί ή θα μειωθεί σε ορισμένο χρονικό διάστημα.

Ο Rattrick Holt Leslie γεννήθηκε το 1900 και πέθανε το 1974. Σε ηλικία 21 ετών, ενώ σπούδαζε Φυσιολογία στο Πανεπιστήμιο της Οξφόρδης, λόγω ενός προβλήματος υγείας δεν συνέχισε την καριέρα του στην ιατρική και έγινε οικολόγος. Μέχρι το 1935 εργαζόταν στο

Bureau of Animal Population (BAP) στην Οξφόρδη, όπου και συνέχισε μέχρι τη συνταξιοδότησή του το 1968. Το 1945 έγραψε ένα άρθρο όπου χρησιμοποιούσε βασικές ηλικιακές εξισώσεις προβολής σε μορφή πίνακα ενώ αργότερα προσθέτοντας παράγοντες γονιμότητας και θνησιμότητας τα συνδύασε σε μια ενιαία έκφραση. Το εργαλείο αυτό ονομάστηκε πληθυσμιακό μοντέλο τύπου Leslie (“The Leslie Matrix Population Model”) [8]. Το 1959 ο Leslie πρότεινε μια τροποποιημένη μορφή του πίνακα ώστε να λαμβάνεται υπ’ όψιν και η επίδραση της παρουσίας των άλλων πληθυσμών στην αύξηση του πληθυσμού. Λόγω της σημασίας αυτού του νετετερμινιστικού μοντέλου, η J.H Pollard ανέπτυξε μια στοχαστική εκδοχή του βασικού μοντέλου το 1966 δίνοντας σε κάθε σημείο του χρόνου την μέση τιμή και τη διασπορά του πληθυσμού κάθε ηλικιακής ομάδας.

4.1.2 Πίνακες Leslie (Leslie Matrix Model)

Το μοντέλο του Leslie είναι ένα σύστημα πρωτοβάθμιων διαφορικών εξισώσεων που μοντελοποιεί τη δυναμική πληθυσμών ηλικιακής δομής. Ο όρος “δομή” αναφέρεται στη διαίρεση ενός πληθυσμού σε διάφορες κατηγορίες όπως ηλικία, μέγεθος, φάσεις, φύλο ή χώρο [1].

Θα υποθέσουμε ότι ο πληθυσμός είναι κλειστός ως προς τη μετανάστευση και ότι μοντελοποιείται μόνο ο θηλυκός πληθυσμός. Ο αρσενικός πληθυσμός είναι επίσης παρών αλλά δεν λαμβάνεται υπ’ όψιν και συχνά ο αριθμός του υπολογίζεται από το μέγεθος του πληθυσμού των θηλυκών. Όταν η αναλογία αρσενικών - θηλυκών είναι $\alpha : \beta$ και το ποσοστό επιβίωσης ανά ηλικιακή ομάδα είναι ίδιο για αρσενικά και θηλυκά τότε ο αριθμός των αρσενικών ισούται με τον αριθμό των θηλυκών επί την ποσότητα α/β .

Θέτουμε ως m τον συνολικό αριθμό των ηλικιακών ομάδων και m ισούται με την τελευταία ηλικία ικανή για αναπαραγωγή. Υποθέτουμε ότι για το χρονικό διάστημα t σε $t + 1$ το κάθε άτομο “γεννάει” από i σε $i + 1$. Υποθέτουμε δηλαδή ότι η διαφορά χρόνου συμπίπτει με τη διαφορά ηλικίας. Έτσι έχουμε:

$x_i(t)$: τον αριθμό των θηλυκών της i ηλικιακής ομάδας σε χρόνο t .

b_i : τη μέση τιμή επιζώντων θηλυκών απογόνων ανά θηλυκό άτομο της i ηλικιακής ομάδας $b_i \geq 0$.

s_i : το ποσοστό της i ηλικιακής ομάδας που ζουν μέχρι την ηλικιακή κλάση $(i + 1)$, $0 < s_i \leq 1$.

Η πρώτη ηλικιακή ομάδα x_1 αποτελείται από τους απογόνους άλλων ηλικιακών ομάδων

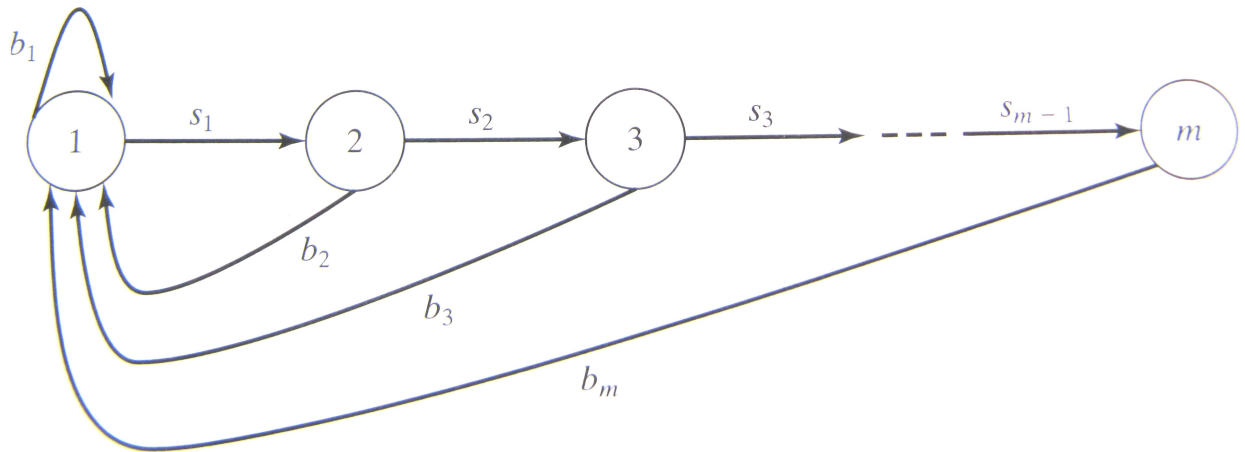
$$x_1(t+1) = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_mx_m = \sum_{i=1}^m b_ix_i(t). \quad (4.1)$$

Ο αριθμός των ατόμων της i ηλικιακής ομάδας που επιζούν μέχρι την ηλικιακή ομάδα $(i + 1)$ είναι

$$x_i(t+1) = s_ix_i(t).$$

Κάνοντας χρήση πινάκων το μοντέλο μπορεί να εκφραστεί ως εξής:

$$X(t+1) = \begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ \vdots \\ x_m(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ \vdots \\ x_m(t) \end{pmatrix} = LX(t). \quad (4.2)$$



Σχήμα 4.1: Γράφημα του κύκλου ζωής (ή διγράφημα) του πίνακα Leslie. Κάθε αριθμός αναπαριστά τις m ηλικιακές κλάσεις. ([1])

όπου L είναι ο πίνακας Leslie. Σε γενικές γραμμές ο πίνακας Leslie έχει τις μεταβλητές που εκφράζουν τη γονιμότητα στην πρώτη γραμμή και τις πιθανότητες επιβίωσης στην υποδιαγώνιο ενώ όλα τα υπόλοιπα είναι μηδέν. Μπορούμε να υπολογίσουμε μελλοντικά αποτελέσματα πολλαπλασιάζοντας με τον πίνακα Leslie ως εξής $X(1) = LX(0)$, $X(2) = LX(1) = L^2X(0)$ και ούτω καθεξής. Γενικά [1] ισχύει ότι:

$$X(t) = L^t X(0). \quad (4.3)$$

Οι σχέσεις μεταξύ των ηλικιακών ομάδων στον πίνακα Leslie μπορούν να αναπαρασταθούν από το γράφημα του κύκλου ζωής 2.3 ή διατεταγμένο γράφημα ή διγράφημα 2.3, του οποίου οι κόμβοι αντιπροσωπεύουν κάθε ηλικιακή ομάδα και οι ακμές τη σχέση μεταξύ των δυο ομάδων. Κάθε κόμβος είναι μια από τις μεταβλητές x_i . Ο κόμβος i ενώνεται με κόμβο τον j αν το στοιχείο ij στον πίνακα L είναι μη μηδενικό.

4.1.3 Ιδιότητες του πίνακα Leslie

Έστω $A = [a_{ij}] \in \mathbb{R}^{n \times n}$. Αν $(A \geq 0)$, τότε λέμε ότι ο A είναι μη αρνητικός πίνακας [13], και αν $A > 0$, τότε λέμε ότι ο A είναι θετικός πίνακας [13]. Ο πίνακας Leslie είναι ένας μη αρνητικός πίνακας και μέσω του Θεωρήματος Frobenius [1] θα δούμε τι ιδιότητες αποκτάει.

Ορισμός 4.1. Ένας πίνακας $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ ($n \geq 2$) καλείται υποβιβάζσιμος (*reducible*) [13] αν υπάρχει πίνακας μετάθεσης P και φυσικός αριθμός $r \leq n$ τέτοιοι ώστε: $P^T A P = \begin{pmatrix} B & C \\ 0 & D \end{pmatrix}$ όπου $B \in \mathbb{R}^{r \times r}$, $C \in \mathbb{R}^{r \times (n-r)}$, $D \in \mathbb{R}^{(n-r) \times (n-r)}$ και $0 \in \mathbb{R}^{(n-r) \times r}$. Ένας πίνακας $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ καλείται μη υποβιβάζσιμος (*irreducible*) αν δεν είναι υποβιβάζσιμος.

Ορισμός 4.2. Ένα διγράφημα ονομάζεται ισχυρά συνεκτικό [9] αν για κάθε ζεύγος κορυφών i και j ($i \neq j$) υπάρχει διατεταγμένο μονοπάτι από το i στο j .

Θεώρημα 4.1. Το διγράφημα ενός πίνακα A είναι ισχυρά συνεκτικό αν και μόνο αν ο πίνακας A είναι μη υποβιβάζσιμος.

Το γράφημα του κύκλου ζωής του πίνακα Leslie στην εικόνα (4.1) (όταν $b_m > 0$) δείχνει ότι το διγράφημα του L είναι ισχυρά συνεκτικό έτσι ώστε ο L να είναι μη υποβιβάσιμος. Παρ' όλα αυτά όμως αν το μονοπάτι από το m στο 1 αφαιρεθεί, τότε $a_{1m} = b_m = 0$ και ο πίνακας Leslie μετατρέπεται σε υποβιβάσιμο. Συμπεραίνουμε λοιπόν ότι ικανή και αναγκαία συνθήκη για να είναι ένας πίνακας Leslie μη υποβιβάσιμος είναι το $b_m \neq 0$ και συγκεκριμένα $b_m > 0$.

Θεώρημα 4.2. (Frobenius) Ένας μη υποβιβάσιμος, μη αρνητικός πίνακας A έχει πάντα μια θετική ιδιοτιμή λ αλγεβρικής πολλαπλότητας 1, δηλαδή είναι απλή ρίζα της χαρακτηριστικής εξίσωσης του A . Επίσης για κάθε ιδιοτιμή $\lambda_i \neq \lambda$ του A , ισχύει ότι $|\lambda| < \lambda_i$, δηλαδή η λ είναι η μοναδική ιδιοτιμή μεγίστου μέτρου.

Θεώρημα 4.3. (Perron) Ένας θετικός πίνακας A έχει πάντα μια πραγματική θετική και απλή ιδιοτιμή λ μεγίστου μέτρου. τότε στη ιδιοτιμή αυτή λ αντιστοιχεί ένα μη αρνητικό ιδιοδιάνυσμα.

Ο πίνακας Leslie δεν είναι θετικός πίνακας, έτσι το Θεώρημα Perron [1] δεν ισχύει. Για μη αρνητικούς, μη υποβιβάσιμους πίνακες υπάρχει περίπτωση να υπάρχουν ιδιοτιμές ίδιου μεγέθους. Για να δείξουμε ότι η ιδιοτιμή λ του Θεωρήματος Frobenius [1] είναι κυρίαρχη (μεγίστου μέτρου) θα χρησιμοποιήσουμε το παρακάτω πόρισμα.

Πόρισμα 4.1. Έστω $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ ένας μη αρνητικός, μη υποβιβάσιμος πίνακας. Για κάθε $k = 1, 2, \dots$, συμβολίζουμε $A^k = \left(\alpha_{ij}^{(k)} \right)$. Αν υπάρχουν ακριβώς $h > 1$ ιδιοτιμές του A μεγίστου μέτρου, τότε $\alpha_{ii}^k = 0$ για κάθε $i = 1, 2, \dots, n$ όταν το k δεν είναι ακέραιο πολλαπλάσιο του s . Ειδικότερα, για $k = 1$, όλα τα διαγώνια στοιχεία του A είναι μηδενικά.

Άμεση σχέση με το κυρίαρχη ιδιοτιμή λ_1 ενός μη μηδενικού πίνακα A έχει το αντίστοιχο θετικό ιδιοδιάνυσμα V_1 το οποίο ονομάζεται σταθερή ηλικιακή κατανομή και δίνεται ως εξής (Pielou, 1977):

$$V_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{s_1}{\lambda_1} \\ \vdots \\ \frac{s_1 s_2 \dots s_{m-2}}{\lambda_1^{m-2}} \\ \frac{s_1 s_2 \dots s_{m-1}}{\lambda_1^{m-1}} \end{pmatrix} \quad (4.4)$$

Η χαρακτηριστική εξίσωση για τον πίνακα Leslie ικανοποιεί τη συνθήκη $\det(L - \lambda I) = 0$ ή

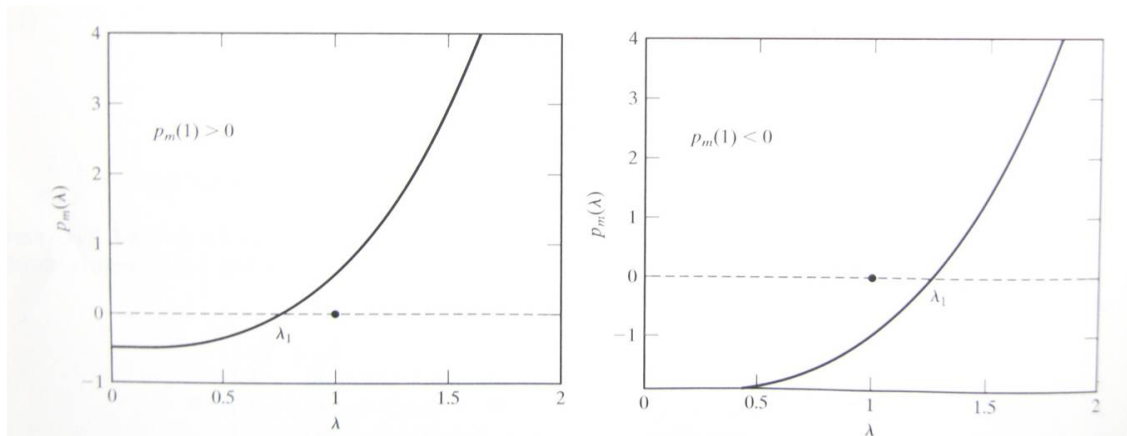
$$\det \begin{pmatrix} b_1 - \lambda & b_2 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ s_1 & -\lambda & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{m-1} & s_{m-2} \end{pmatrix} = 0 \quad (4.5)$$

Μετά από πράξεις η χαρακτηριστική εξίσωση που προκύπτει είναι

$$p_m(\lambda) = \lambda^m - b_1 \lambda^{m-1} - b_2 s_1 \lambda^{m-2} - \dots - b_m s_1 \dots s_{m-1} = 0. \quad (4.6)$$

αν εξετάσουμε για $\lambda = 1$ έχουμε

$$p_m(1) = 1 - b_1 - b_2 s_1 - \dots - b_m s_1 \dots s_{m-1}$$



Σχήμα 4.2: Το χαρακτηριστικό πολυώνυμο $p_m(\lambda)$ όταν $p_m(1) > 0$ και $\lambda_1 < 1$ και όταν $p_m(1) < 0$ και $\lambda_1 > 1$. ([1])

και ότι $\lambda_1 > 1$ αν και μόνο αν $p_m(1) < 0$ και $\lambda_1 < 1$ αν και μόνο αν $p_m(1) > 0$ Έστω ότι:

$$R_0 = b_1 + b_2 s_1 + b_3 s_1 s_2 + \dots + b_m s_1 \dots s_{m-1} = 0. \quad (4.7)$$

έτσι ώστε $p_m(1) = 1 - R_0$ όπου R_0 είναι ο ρυθμός αναπαραγωγής, και αντιπροσωπεύει τον αναμενόμενο αριθμό των απογόνων ανά άτομο ανά διάρκεια ζωής. Τότε

$p_m(1) > 0$ αν και μόνο αν $R_0 < 1$ και $p_m(1) < 0$ αν και μόνο αν $R_0 > 1$.

Στο επόμενο Θεώρημα συνοψίζονται τα αποτελέσματα που αφορούν τον πίνακα Leslie.

Θεώρημα 4.4. Ένας μη υποβιβάσιμος πίνακας Leslie με μορφή που δίνεται από τη σχέση (4.2) και χαρακτηριστικό πολυώνυμο που δίνεται από τη σχέση (4.6) έχει κυρίαρχη ιδιοτιμή $\lambda_1 > 0$ που ικανοποιεί τις παρακάτω σχέσεις:

$\lambda_1 = 1$ αν και μόνο αν $R_0 = 1$.

$\lambda_1 < 1$ αν και μόνο αν $R_0 < 1$.

$\lambda_1 > 1$ αν και μόνο αν $R_0 > 1$.

όπου R_0 είναι ο ρυθμός αναπαραγωγής που δίνεται από τη σχέση (4.7) και η σταθερή ηλικιακή κατανομή V_1 ικανοποιεί τη σχέση (4.4).

Παράδειγμα 4.1. Έστω $L = \begin{pmatrix} 0 & b_2 \\ s_1 & 0 \end{pmatrix}$ και $X_0 = (10, 10)^T$. Ο πίνακας L ικανοποιεί το

Θεώρημα Frobenius και $R_0 = b_2 s_1$. Για την περίπτωση $R_0 = 1$ όπου $L = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix}$, οι ιδιοτιμές είναι $\lambda_{1,2} = \pm 1$. Το ιδιοδιάνυσμα που αντιστοιχεί στην ιδιοτιμή λ_1 μπορεί να βρεθεί λύνοντας τη σχέση $(L - I)V_1 = 0$ ή $\begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ όπου $V_1 = (x_1, x_2)^T$ όπου τελικά βρίσκουμε $V_1 = (2, 1)^T$ ή οποιοδήποτε πολλαπλάσιο του V_1 . Επίσης $X(1) = (20, 5)^T$, $X(2) = (10, 10)^T$. Ο πληθυσμός ταλαντώνεται μεταξύ δυο καταστάσεων. Εφ'όσον τα ιδιοδιανύσματα είναι γραμμικά ανεξάρτητα η λύση $X(t)$ θα δίνεται από τον τύπο:

$$X(t) = c_1(1)^t \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix} + c_2(-1)^t \begin{pmatrix} -2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2c_1 - 2c_2(-1)^t \\ c_1 + c_2(-1)^t \end{pmatrix}$$

. Αφού $X_0 = (10, 10)^T$, οι σταθερές $c_1 = 15/2$ και $c_2 = 5/2$. Επομένως η γενική λύση είναι:

$$X_t = \begin{pmatrix} 15 + 5(-1)^{t+1} \\ 15/2 + 5/2(-1)^t \end{pmatrix}$$

Σημείωση:

Η γενική λύση του συστήματος $X(t+1) = AX(t)$ όπου A ένας $k \times k$ πίνακας με k ιδιοτιμές $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$ προκύπτει ως γραμμικός συνδυασμός των k γραμμικών ανεξάρτητων διανυσμάτων $\{X_i(t)\}_{i=1}^k$: $X(t) = \sum_{i=1}^k c_i X_i(t)$ όπου $X_i(t) = \lambda_i^t V_i$ με V_i το ιδιοδιάνυσμα που αντιστοιχεί στην ιδιοτιμή λ_i . Αναλυτική παρουσίαση υπάρχει στο [1].

Παράδειγμα 4.2. Θα μελετήσουμε ένα ηλικιακά δομημένο μοντέλο που παρουσιάστηκε από τον Crouse et al. (1987) για την χελώνα *Caretta Caretta* [1]. Η χελώνα *Caretta Caretta* αποτελεί είδος προς εξαφάνιση και σύμφωνα με πληροφορίες του *Caribbean Conservation Corporation and Sea Turtle Survival League*, 2003, υπάρχουν επτά είδη θαλάσσιας χελώνας παγκοσμίως εκ των οποίων έξι απειλούνται με εξαφάνιση. Προστατεύεται από τη Σύμβαση της Βέρνης, καθώς και από τη συνθήκη CITES για τον έλεγχο του εμπορίου ειδών απειλούμενων με εξαφάνιση. Το 1978 για πρώτη φορά οι οικολόγοι διαπίστωσαν ότι η θαλάσσια αυτή χελώνα διατρέχει κίνδυνο να εξαφανιστεί, επειδή έχει διαταραχτεί η ισορροπία του κύκλου αναπαραγωγής της. Οι κυριότεροι λόγοι που προκάλεσαν τη διατάραξη αυτή είναι η τουριστική αξιοποίηση των παραλιών ωτοκίας και διάφορες ανθρώπινες δραστηριότητες. Επίσης, η χελώνα *Caretta Caretta* χρειάζεται 25-30 χρόνια για να φθάσει σε ηλικία αναπαραγωγής, ενώ ακόμη και με τις ιδανικότερες συνθήκες στις παραλίες ωτοκίας μόνο ένα στα χίλια χελωνάκια θα επιζήσει και θα φθάσει σ' αυτήν την ηλικία.

Το μοντέλο διαιρεί τον πληθυσμό σε επτά στάδια:

Στάδιο 1 : [<1] έτους : αυγά ή νεοσσοί.

Στάδιο 2 : [1-7] ετών : μικρά χελωνάκια.

Στάδιο 3 : [8-15] ετών : μεγάλα χελωνάκια.

Στάδιο 4 : [16-21] ετών : ανήλικες χελώνες.

Στάδιο 5 : [22] ετών : νέες χελώνες.

Στάδιο 6 : [23] ετών : θηλυκές χελώνες που επιστρέφουν στη φωλιά τον δεύτερο χρόνο.

Στάδιο 7 : [24-54] ετών : ώριμες χελώνες.

Ο πίνακας L έχει την ακόλουθη μορφή:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 0.6747 & 0.7370 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0486 & 0.6610 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0147 & 0.6907 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0518 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0.8089 \end{pmatrix} \quad (4.8)$$

Κάνοντας χρήση ενός υπολογιστικού προγράμματος βρίσκουμε τις ιδιοτιμές και τα ιδιοδιανύσματα του L . Η κυρίαρχη ιδιοτιμή έχει τιμή $\lambda_1 \approx 0.94503$ και το κανονικοποιημένο ιδιοδιάνυσμα είναι :

$$\frac{V_1}{v_1} = \begin{pmatrix} 0.20651 \\ 0.66975 \\ 0.11460 \\ 0.00662 \\ 0.00036 \\ 0.00031 \\ 0.00185 \end{pmatrix} \quad (4.9)$$

Αν η αρχική πληθυσμιακή κατανομή είναι κοντά στην κατανομή V_1 , ο πληθυσμός θα μειώνεται σε ποσοστό λ_1 κάθε χρόνο. Μετά από 25 χρόνια, ο αρχικός πληθυσμός θα έχει μειωθεί κατά 25% σε σύγκριση με τον αρχικό ($\lambda_1^{25} \approx 0.243$).

4.2 Συνεχή Μαθηματικά Μοντέλα Ηλικιακής Δομής

Το 1911 οι Sharpe και Lotka μελέτησαν και εξέφρασαν ένα από τα πρώτα μαθηματικά μοντέλα ηλικιακά δομημένου πληθυσμού σε συνεχή χρόνο βασιζόμενοι σε σύστημα Μερικών Διαφορικών Εξισώσεων. Το μοντέλο αυτό μελετήθηκε πληρέστερα από τους McKendrick και Von Foerster το 1926 και το 1959 αντίστοιχα και γι' αυτό το λόγο αναφέρονται και ως εξισώσεις McKendrick-Von Foerster. Το μοντέλο αυτό, όπως είπαμε και στην αρχή του κεφαλαίου αποτελεί το συνεχές ανάλογο των πινάκων Leslie.

4.2.1 Εξισώσεις McKendrick-Von Foerster

Ας υποθέσουμε ότι $N(t, \alpha)$ είναι η πυκνότητα του πληθυσμού σε χρόνο t και ηλικία α . Επίσης, $b(\alpha)$ είναι η ειδική για την ηλικία α γονιμότητα και $\mu(\alpha)$ είναι ο ειδικός για την ηλικία α ρυθμός θνησιμότητας. Τότε έχουμε την ακόλουθη γραμμική, πρωτοβάθμια μερική διαφορική εξίσωση:

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial \alpha} + \mu(\alpha)N(t, \alpha) = 0 \quad (4.10)$$

Η εξίσωση McKendrick-Von Foerster υπόκειται στις δυο ακόλουθες συνοριακές συνθήκες:

$$N(t, 0) = \int_0^{\infty} b(\alpha)N(t, \alpha)d\alpha \quad (4.11)$$

όπου $N(t, 0)$ είναι ο ρυθμός αναπαραγωγής ή αλλιώς εξίσωση γεννήσεων. Μας δίνει τον αριθμό των νεογέννητων ατόμων, δηλαδή ηλικίας $\alpha = 0$ σε χρονική στιγμή t .

$$N(0, \alpha) = f(\alpha) \quad (4.12)$$

όπου $f(\alpha)$ είναι η αρχική πυκνότητα του πληθυσμού για τα άτομα που ανήκουν στην ηλικιακή κλάση α .

4.2.2 Αναλυτική Λύση των Εξισώσεων McKendrick

Η εξίσωση McKendrick-Von Foerster είναι μια υπερβολική Μερική Διαφορική Εξίσωση η οποία επιλύεται ολοκληρώνοντας την κατά μήκος των χαρακτηριστικών της. Το αποτέλεσμα που προκύπτει είναι μια σχέση για την πυκνότητα πληθυσμού ως συνάρτηση της αρχικής πυκνότητας και του ρυθμού γεννήσεων. Συνοψίζοντας το μοντέλο έχουμε:

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial \alpha} = -\mu(\alpha)N(t, \alpha)$$

$$N(t, 0) = \int_0^{\infty} b(\alpha)N(t, \alpha)d\alpha$$

$$N(0, \alpha) = f(\alpha)$$

με $0 < \alpha < \infty$ και $0 < t < \infty$.

Η μέθοδος των χαρακτηριστικών χρησιμοποιείται για να ανάγει την Μερική Διαφορική Εξίσωση σε μια Συνήθη Διαφορική Εξίσωση. Οι χαρακτηριστικές καμπύλες μπορούν να βρεθούν ενσωματώνοντας τις συνθήκες:

$$\frac{dt}{ds} = 1 \quad (4.13)$$

$$\frac{d\alpha}{ds} = 1 \quad (4.14)$$

στις αρχικές συνθήκες

$$\alpha > t : t(0, \tau) = 0 \text{ και } \alpha(0, \tau) = \tau$$

και

$$\alpha < t : t(0, \tau) = \tau \text{ και } \alpha(0, \tau) = 0.$$

Οι λύσεις που προκύπτουν είναι

$$\alpha > t : t = s \text{ και } \alpha = s + \tau, \text{ έτσι ώστε } \tau = \alpha - t.$$

$$\alpha < t : t(0, \tau) = \tau \text{ και } \alpha(0, \tau) = 0.$$

Η Μερική Διαφορική Εξίσωση απλοποιείται στην ακόλουθη Συνήθη Διαφορική:

$$\frac{dN}{ds} = -\mu(\alpha)N \quad (4.15)$$

με αρχικές συνθήκες

$$\alpha > t : N(0, \tau) = f(\tau) \text{ και } \alpha < t : N(\tau, 0) = \int_0^{\infty} b(\alpha)N(\tau, \alpha)d\alpha.$$

Θα λύσουμε την διαφορική εξίσωση για τις δυο περιπτώσεις $\alpha > t$ και $\alpha < t$.

Περίπτωση 1 : $\alpha > t$

$$N(s, \tau) = N(0, \tau) \exp\left[-\int_0^s \mu(s' + \tau) ds'\right].$$

Η λύση σε αυτήν την περίπτωση είναι:

$$N(s, \tau) = f(\tau) \exp\left[-\int_0^s \mu(s' + \tau) ds'\right]$$

$$N(t, \alpha) = f(\alpha - t) \exp\left[-\int_0^t \mu(s' + \alpha - \tau) ds'\right]$$

$$s'' = s' + \alpha - t, \text{ άρα}$$

$$N(t, \alpha) = f(\alpha - t) \exp\left[-\int_{\alpha-t}^{\alpha} \mu(s'') ds''\right].$$

και

Περίπτωση 2 : $\alpha < t$

$$N(s, \tau) = N(0, \tau) \exp\left[-\int_0^s \mu(s') ds'\right].$$

$$\tau = t - \alpha$$

$$N(t, \alpha) = N(t - \alpha, 0) \exp\left[-\int_0^{\alpha} \mu(s') ds'\right].$$

Παρά όλα αυτά, η τελευταία εξίσωση δεν μας δίνει ακριβή λύση για το $N(t, \alpha)$ μιας και το δεξί μέλος της εξίσωσης περιλαμβάνει τον όρο $N(t - \alpha, 0)$ (γεννήσεις), ο οποίος όμως είναι άγνωστος μιας και το $N(t, \alpha)$ είναι άγνωστος. Γνωρίζοντας όμως τη σχέση που δίνει το $N(t, 0)$, $N(t, 0) = \int_0^{\infty} b(\alpha) N(t, \alpha) d\alpha$ μπορούμε να υπολογίσουμε τη συνάρτηση $N(t - \alpha, 0)$ για τη χρονική στιγμή $(t - \alpha)$. Χρησιμοποιώντας λοιπόν τη συνθήκη αυτή και τις λύσεις που προέκυψαν από τις περιπτώσεις έχουμε ότι:

$$N(t, 0) = \int_t^0 b(\alpha) N(t - \alpha, 0) \exp\left[-\int_0^{\alpha} \mu(s) ds\right] d\alpha + \int_t^{\infty} b(\alpha) f(\alpha - t) \exp\left[-\int_{\alpha-t}^{\alpha} \mu(s) ds\right] d\alpha. \quad (4.16)$$

Η λύση της $N(t, 0)$ μπορεί να βρεθεί κάνοντας χρήση μιας επαναληπτικής μεθόδου.

Ασυμπτωτική συμπεριφορά

Θα μελετήσουμε την ασυμπτωτική συμπεριφορά του N καθώς $t \rightarrow \infty$. Αν δεν υπήρχε ηλικιακή εξάρτηση, τότε το μοντέλο θα ακολουθούσε εκθετική αύξηση. Επομένως αναζητάμε λύσεις της μορφής $\exp(\lambda t)r(\alpha)$ όπου $0 \leq r(\alpha) < \infty$.

Αν $\lambda < 0$, τότε $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t, \alpha) = 0$.

Αν $\lambda > 0$, τότε $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t, \alpha) = \infty$, εφ' όσον $r(\alpha) > 0$.

Αν $\lambda = 0$, τότε το $N(t, \alpha) = r(\alpha)$ είναι λύση ισοροπίας.

Ένας απλός τρόπος για να βρούμε αν το λ είναι θετικό ή αρνητικό είναι μέσω της χαρακτηριστικής εξίσωσης. Αρχικά λύνουμε ως προς $r(\alpha)$ και αντικαθιστούμε στην εξίσωση μερικών διαφορικών, με αποτέλεσμα να προκύπτει το εξής:

$$\lambda \exp(\lambda t)r(\alpha) + \exp(\lambda t)r'(\alpha) = -\mu(\alpha)\exp(\lambda t)r(\alpha) \quad (4.17)$$

ή αλλιώς

$$r'(\alpha) = -[\mu(\alpha) + \lambda]r(\alpha) \quad (4.18)$$

όπου ολοκληρώνοντας προκύπτει ότι:

$$r(\alpha) = r(0) \exp[-\lambda\alpha - \int_0^\alpha \mu(s)ds] > 0 \quad (4.19)$$

για $r(0) > 0$. Αντικαθιστώντας $N(t, \alpha) = \exp(\lambda t)r(\alpha)$ στην εξίσωση γεννήσεων έχουμε ότι:

$$N(t, 0) = \exp(\lambda t)r(0) = \int_0^\infty b(\alpha)N(t, \alpha)d\alpha = \int_0^\infty b(\alpha) \exp(\lambda t)r(0) \exp[-\lambda\alpha - \int_0^\alpha \mu(s)d(s)]d\alpha. \quad (4.20)$$

όπου τελικά απαλείφοντας τον όρο $\exp(\lambda t)r(0)$ έχουμε την χαρακτηριστική εξίσωση:

$$\int_0^\infty b(\alpha) \exp[-\lambda\alpha - \int_0^\alpha \mu(s)d(s)]d\alpha = 1 \quad (4.21)$$

Θέτουμε $\varphi(\lambda) = \int_0^\infty b(\alpha) \exp[-\lambda\alpha - \int_0^\alpha \mu(s)d(s)]d\alpha$. Τότε $R_0 = \varphi(0)$ είναι ο ρυθμός αναπαραγωγής, και αντιπροσωπεύει τον αναμενόμενο αριθμό των απογόνων ανά άτομο ανά διάρκεια ζωής.

$$R_0 = \int_0^\infty b(\alpha) \exp[-\int_0^\alpha \mu(s)d(s)]d\alpha. \quad (4.22)$$

Θεώρημα 4.5. Αν οι λύσεις για το συνεχές ηλικιακό δομημένο μοντέλο είναι της μορφής $N(t, \alpha) = \exp(\lambda t)r(\alpha)$, τότε αν $R_0 < 1$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t, \alpha) = 0$ ενώ αν $R_0 > 1$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t, \alpha) = \infty$.

Παράδειγμα 4.3. Για ένα συνεχές ηλικιακό δομημένο μοντέλο υποθέτουμε ότι

$$b(\alpha) = 10 \text{ για } 1 < \alpha < 10$$

$$b(\alpha) = 0 \text{ αλλιώς}$$

Επίσης $\mu(\alpha) = \sqrt{\alpha}$ για $\alpha > 0$. Υπολογίζοντας τον ρυθμό αναπαραγωγής έχουμε:

$$R_0 = \int_1^{10} 10 \exp[-\int_0^\alpha \sqrt{s}d(s)]d\alpha$$

$$R_0 = \int_1^{10} 10 \exp\left(\frac{-2\sqrt[3]{\alpha}}{3}\right)d\alpha$$

$$R_0 \approx 4.02$$

Αφού $R_0 > 1$, οι λύσεις τείνουν στο άπειρο καθώς $t \rightarrow \infty$. Για $b(\alpha) = 2$, $R_0 = 0.804$ και οι λύσεις τείνουν στο άπειρο.

Βιβλιογραφία

- [1] Allen J.S. Linda. *An Introduction to Mathematical Biology*. Pearson/Prentice Hall , 2007 .
- [2] Boyce E. William , Diprima C. Richard . *Στοιχειώδεις Διαφορικές Εξισώσεις και Προβλήματα Συνοριακών Τιμών*. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Ε.Μ.Π., 1999.
- [3] De Roos M. Andre . *Modeling Population Dynamics*. 2011.
- [4] Giordano R. Frank , Weir D. Maurice, Fox P. William . *A First Course in Mathematical Modeling, 3rd Edition*. Brooks/Cole-Thomson, 2003.
- [5] Haberman Richard . *Mathematical Models*. Prentice-Hall, 1977.
- [6] Logan David. J. *Εφαρμοσμένα Μαθηματικά*. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, 2005.
- [7] May M. Robert, Leonard J. Warren. Nonlinear Aspects of Competition Between Three Species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 29(2), 1975.
- [8] Mosimanegape Irvin Montshiwa. Leslie Matrix Model in Population Dynamics. 2007.
- [9] Αλέξανδρος Παπαιωάννου. *Θεωρία Γραφημάτων*. Εθνικό Μετσόβιο Πολυτεχνείο, 2006.
- [10] Smith L. Hal. *The Rosenzweig-MacArthur Predator-Prey Model*.
- [11] Νίκος Σταυρακάκης. *Συνήθειες Διαφορικές Εξισώσεις*. Παπασωτηρίου, 1997.
- [12] Vakalis Ignatios. *Models for Birth and Death Processes of Organisms*. 2009.
- [13] Παναγιώτης Ι. Ψαρράκος. *Θέματα Ανάλυσης Πινάκων*. Εθνικό Μετσόβιο Πολυτεχνείο, 2012.