

Matematik for biologer

Jesper M. Møller

MATEMATISK INSTITUT, UNIVERSITETSPARKEN 5, DK-2100 KØBENHAVN

E-mail address: `moller@math.ku.dk`

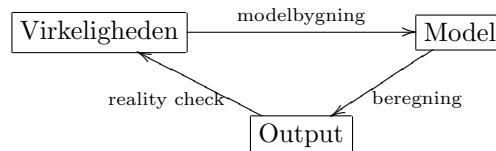
URL: <http://www.math.ku.dk/~moller>

Contents

Chapter 1. Modeller	5
1. Matematiske forudsætninger	5
2. Maple worksheets	6
3. Links	6
Chapter 2. Monopopulationsmodeller	7
1. Malthus modellen	7
2. Hvad er en diskret populationsmodel?	8
3. Diskret eksponentiel vækst	9
4. Diskret logistisk vækst	10
5. Diskret Ricker model	10
6. Beverton–Holt, Hassell, og Maynard Smith–Slatkin modeller	11
7. Ligevægte og linearisering	11
8. Differentiable modeller	16
9. Stokastiske modeller	17
Chapter 3. Multipopulationsmodeller	19
1. Vektorer og matricer	19
2. Hvad er en diskret multipopulationsmodel?	19
3. Lineære multipopulationsmodeller	19
4. Egenverdier og egenvektorer – hvad er det og hvad kan de bruges til?	21
5. Ikke-lineære multipopulationsmodeller	27
Chapter 4. Epidemi modeller	37
1. <i>SIR</i> modeller	37
2. <i>SIS</i> modeller	40
Bibliography	45

Modeller

En model er en simplificeret repræsentation af virkeligheden. Arkitekter arbejder med pap-modeller af bygninger, biologer arbejder med matematiske modeller af biologiske processer.



Formålet med modeller er at forudsige, checke vores forståelse af virkeligheden, at generere nye spørgsmål, og at skærpe vores tænkning.

1. Matematiske forudsætninger

I dette kursus vil jeg antage at du kender til disse redskaber fra den matematiske værktøjskasse.

En funktion er en opskrift som med et tal som input producerer et nyt tal. Her er nogle specielle funktioner.

1.1. Lineære funktioner. En *lineær funktion* er en funktion af formen

$$f(x) = ax$$

hvor a er et reelt tal. Eksempler:

$$f(x) = 2x, f(x) = x, f(x) = -2x$$

Lineære funktioner har egenskaben at $f(x + y) = f(x) + f(y)$.

1.2. Potensfunktioner. *Potensfunktionen* med eksponent r er funktionen

$$f(x) = x^r$$

hvor r er et naturligt tal, et helt tal, et rationalt tal, eller et reelt tal. Eksempler:

$$f(x) = x^2, f(x) = x^{-1} = \frac{1}{x}, f(x) = x^{1/2} = \sqrt{x}, f(x) = x^\pi$$

Regneregler

$$x^0 = 1, x^1 = x, (xy)^r = x^r y^r, (x^r)^s = x^{rs}$$

Potensfunktioner har egenskaben at $f(xy) = f(x)f(y)$.

1.3. Eksponentialfunktioner. *Eksponentialfunktionen* med grundtal a er funktionen

$$f(x) = a^x$$

hvor a er et positivt tal. Eksempler:

$$f(x) = 2^x, f(x) = \left(\frac{1}{2}\right)^x, f(x) = e^x = \exp(x)$$

Eksponentialfunktioner har egenskaben $f(x + y) = f(x)f(y)$.

1.4. Polynomier. Et *polynomium* af n te grad er en funktion af formen

$$f(x) = a_n x^n + a_{n-1} x^{n-1} + \dots + a_1 x + a_0$$

hvor n er et naturligt tal. Eksempler:

$$f(x) = 100x^5 - 2x^4 - 10x^3 - 120x^2 - 3x + 2, f(x) = x^2 - 5x + 2$$

En rod, eller et nulpunkt, i et polynomium $f(x)$ er et tal x_0 så $f(x_0) = 0$. Andengradspolynomiet $f(x) = Ax^2 + Bx + C$ har to rødder (der evt kan falde sammen), nemlig

$$\frac{-B - \sqrt{B^2 - 4AC}}{2A}, \quad \frac{-B + \sqrt{B^2 - 4AC}}{2A}$$

Generelt har et polynomium af n te grad n rødder (der evt kan falde sammen) blandt de komplekse tal. Der findes ingen (nemme) formler for rødderne når graden er større end 2, men det kan altid lade sig gøre at bestemme rødderne med så stor nøjagtighed man ønsker.

2. Maple worksheets

Du kan nedlaste Maple worksheets fra [Mathematical Biology with Maple](#) og selv udforske de matematiske biologiske modeller.

3. Links

- [Google search](#) på mathematical biology, [Google search](#) på mathematical biology maple, [Google search](#) på computational biology, [Google search](#) på theoretical biology.
- [Modelling Course in Population and Evolutionary Biology](#)

Monopopulationsmodeller

I 1798 skrev [Thomas Malthus](#) bogen [An Essay on the Principle of Population](#) som indeholder måske verdens første tanker om populationsmodeller.

1. Malthus modellen

En populations **per capita fødselsrate**, f , og **per capita dødsrate**, d , defineres som

$$f = \frac{\text{antal fødsler i populationen over et år}}{\text{antal individer i populationen}}$$

$$d = \frac{\text{antal dødsfald i populationen over et år}}{\text{antal individer i populationen}}$$

og en populations **per capita vækstrate**, $r = f - d$, er forskellen

$$r = f - d = \frac{(\text{antal fødsler i populationen over et år}) - (\text{antal dødsfald i populationen over et år})}{\text{antal individer i populationen}}$$

mellem per capita fødselsraten og per capita vækstraten.

Det betyder at i en population med P individer vil der over et år være fP fødsler og dP dødsfald. Populationens størrelse et år senere er derfor

$$P + fP - dP = (1 + f - d)P = (1 + r)P$$

Skriver vi P_t for populationens størrelse år t , så siger den eksponentielle vækstmodel, Malthus modellen, at

$$P_{t+1} = (1 + r)P_t$$

Populationens størrelsen til tiden t givet ved

$$P_t = (1 + r)^t P_0$$

hvor P_0 er populationens størrelse år 0.

1.1. EKSEMPEL ($f = 0,04$, $d = 0,014$, $r = 0,026$). I en lille landsby et sted i Danmark bor

$$(1.2) \quad P_0 = 800$$

mennesker. Vi antager at 100 danskere hvert år føder 4 børn og at en dansker lever 70 år.

Populationens per capita fødselsrate er så $f = 4/100 = 0,04$ (individer pr år) og populationens per capita dødsrate er $d = 1/70 = 0,014$ (individer pr år). Det betyder at der i en population på P danskere fødes fP og dør dP individer hvert år. Hvis der år t er P_t indbyggere, så vil der det næste år, år $t + 1$, være

$$P_{t+1} = P_t + fP_t - dP_t = P_t + (f - d)P_t$$

indbyggere. Skriver vi $r = f - d$ for populationens per capita vækstrate, forskellen mellem fødsels- og dødsraten, får vi

$$P_{t+1} = P_t + rP_t = (1 + r)P_t$$

I vores tilfælde er per capita vækstraten $r = f - d = 0,04 - 0,014 = 0,026$. Vi kan nu bestemme antallet af indbyggere de første år til

$$P_1 = (1 + 0,026)P_0, \quad P_2 = (1 + 0,026)P_1 = (1 + 0,026)^2 P_0, \quad P_3 = (1 + 0,026)P_2 = (1 + 0,026)^3 P_0$$

og generelt finder vi at antallet af indbyggere år t er

$$P_t = (1 + 0,026)^t P_0$$

Ifølge denne model vil der om 100 år være $P_{100} = (1 + 0,026)^{100} 800 = 10419$ indbyggere.

Dette var et eksempel på en eksponentiel vækstmodel. Generelt kan vi sige at en eksponentiel vækstmodel afhænger af to parametre:

begyndelsesbetingelsen: P_0 som er populationens størrelse til tiden $t = 0$

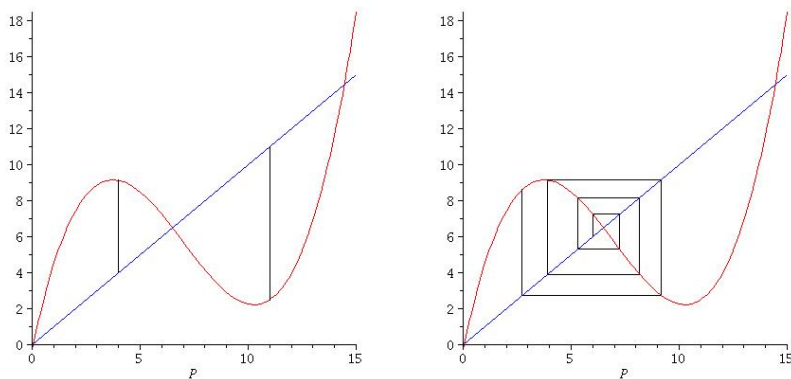


FIGURE 1. Fremskrivningsfunktionen, væksten, og banen

per capita vækstraten: r som er forskellen $r = f - d$ mellem *per capita fødselsraten* og *per capita dødsraten*

Per capita fødselsraten, f , er et positivt tal. Per capita dødsraten, d , er et tal som ligger mellem 0 (ingen dør) og 1 (alle dør). Da $f \geq 0$ og $d \leq 1$ er per capita vækstraten $r = f - d \geq -1$. Er per capita vækstraten r betyder det at en bestand på P ændres med rP , fra P til $P + rP = (1 + r)P$, i løbet af en tidsenhed. Hvis $r \geq 0$, vil populationen vokse, hvis $r = 0$ er populationen konstant, hvis $-1 < r < 0$ vil populationen aftage.

2. Hvad er en diskret populationsmodel?

En diskret (mono)-populationsmodel er en funktion F , **fremskrivningsfunktionen**, som afbilder 0 i 0, $F(0) = 0$, og afbilder ethvert (positivt) tal P (populationens størrelse nu) i et (positivt) tal $F(P)$ (populationens størrelse om en tidsenhed). (Mere præcist, kræver vi $F(0) = 0$ og $F([0, M]) \subset F([0, M])$ for et positivt M .) Vi kan illustrere modellen skematisk ved

$$\boxed{P} \xrightarrow{F}$$

Populationen størrelse P kaldes også for populationens *tæthed*.

I forbindelse med populationsmodeller taler man om modellens

$$\text{Vækst ved tæthed } P \quad \Delta F(P) = F(P) - P \quad F(P) = P + \Delta F(P)$$

$$\text{Vækstrate ved tæthed } P \quad R(P) = \frac{F(P)}{P} \quad F(P) = P \cdot R(P)$$

$$\text{Per capita vækstrate ved tæthed } P \quad r(P) = \frac{\Delta F(P)}{P} = \frac{F(P) - P}{P} \quad F(P) = P + P \cdot r(P)$$

Modellens **populationsbane** ud fra P_0 er følgen af tal

$$P_0 \xrightarrow{F} P_1 \xrightarrow{F} \dots \xrightarrow{F} P_t \xrightarrow{F} P_{t+1} \xrightarrow{F} \dots$$

givet ved $F(P_t) = P_{t+1}$ for $t = 0, 1, 2, \dots$

Modellens vækst, vækstrate og per capita vækstrate bestemmer hinanden fordi

$$(2.1) \quad \Delta F(P) = r(P)P, \quad r(P) = \frac{\Delta F(P)}{P}, \quad r(P) = R(P) - 1, \quad R(P) = r(P) + 1$$

Man kan derfor angive en model ved

- dens fremskrivningsfunktion $F(P)$, eller,
- dens vækst $\Delta F(P)$, eller,
- dens vækstrate $R(P)$.
- dens per capita vækstrate $r(P)$.

Da vi ikke ønsker negative bestande, forlanger vi (i de fleste tilfælde) at $F(P) \geq 0$ eller $\Delta F(P) \geq -P$ eller $R(P) \geq 0$ eller $r(P) \geq -1$ for alle $P \geq 0$.

Banen er bestemt ved

$$P_t = \overbrace{F \circ \dots \circ F}^t(P_0)$$

eller rekursivt

$$P_t = (P_t - P_{t-1}) + (P_{t-1} - P_{t-2}) + \dots + (P_1 - P_0) + P_0 = \Delta F(P_{t-1}) + \dots + \Delta F(P_1) + P_0$$

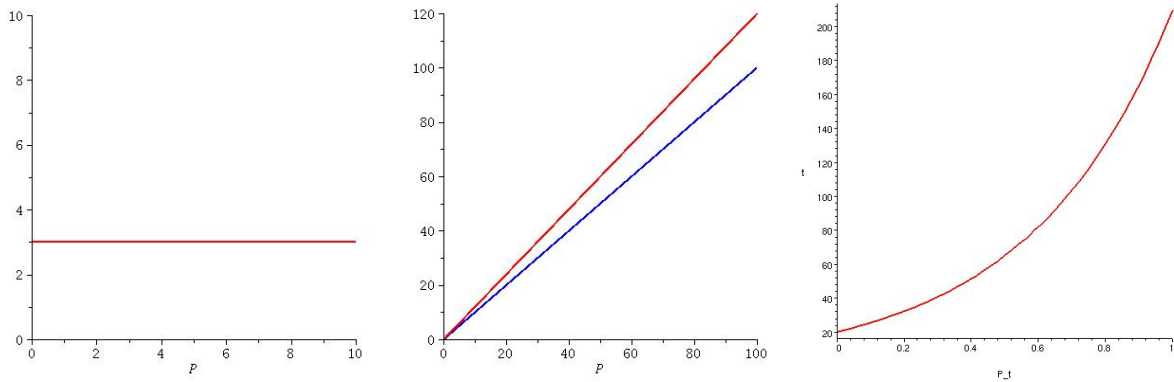


FIGURE 2. Per capita vækstrate $r(P)$, fremskrivningsfunktion $F(P)$ og en populationsbane P_t i eksponentiel vækst

eller

$$P_t = \frac{P_t}{P_{t-1}} \frac{P_{t-1}}{P_{t-2}} \cdots \frac{P_1}{P_0} P_0 = R(P_{t-1}) \cdots R(P_1) P_0 = (r(P_{t-1}) + 1) \cdots (r(P_1) + 1) P_0$$

3. Diskret eksponentiel vækst

I den eksponentielle vækstmodel [18, Chapter 10.1] antager man at *per capita vækstraten er konstant*, uafhængig af tætheden. Antagelsen er altså at der findes et *fast* tal $r \geq -1$ så per capita vækstraten er

$$r(P) = r$$

for alle P . Vækst- og fremskrivningsfunktionen er derfor

$$(3.1) \quad \Delta F(P) = r(P)P = rP \quad F(P) = P + r(P)P = P + rP = (1+r)P$$

Væksten er positiv for alle P og den er større jo større P er. Populationsbanen ud fra P_0 i den eksponentielle model består af tallene

$$P_t = (1+r)^t P_0, \quad t \geq 0.$$

Positive per capita vækstrater, $r > 0$, som i Eksempel 1.1 og Eksempel 3.2, giver eksponentielt voksende populationsbaner. Negative vækstrater, dvs $-1 < r < 0$, giver aftagende baner som i Eksempel 3.3.

3.2. EKSEMPEL. [$f = 0,1$, $d = 0,03$, $r = 0,07$ pr dag] En population af bananfluer startes op med $P_0 = 500$ fluer. Vi antager at den daglige per capita fødselsrate er $f = 0,1$ og den daglige per capita dødsrate er $d = 0,03$. Altså at 100 fluer på en dag producerer 10 nye fluer og at 3 af dem dør. Per capita vækstraten er $r = f - d = 0,07$. Det betyder at 100 fluer på en dag ændres til 107 fluer. Modellens fremskrivningsfunktion, vækstfunktion, vækstrate, og per capita vækstrate er derfor

$$F(P) = 1,07P, \quad \Delta F(P) = 0,07P, \quad R(P) = 1,07, \quad r(P) = 0,07$$

og populationsbanen ud fra P_0 er

$$P_t = (1 + 0,07)^t P_0$$

Efter 1 år er der $P_{365} = 1,07^{365} 500 = 26549042298985$ fluer. Hvis 1 flue vejer 1/10 gram så er bestandens vægt vokset til over 2654900000 kg.

3.3. EKSEMPEL. [$f = 0$, $d = 1/2$, $r = -1/2$ pr 5730 år] Kulstof 14 har halveringstid på 5730 år. Det betyder at halvdelen af C^{14} -isotoperne henfalder i løbet af 5730 år. Per capita fødselsrate er $f = 0$, per capita dødsraten er $d = 0,5$, så per capita vækstraten er $r = -0,5$. Lader vi en tidsenhed være på 5730 år har den eksponentielle model for antallet af C^{14} -isotoper fremskrivningsfunktion, vækstfunktion, vækstrate og per capita vækstrate

$$F(C) = 0,5C, \quad \Delta F(C) = -0,5C, \quad R(C) = 0,5, \quad r(C) = -0,5$$

og banen ud fra C_0 er

$$C_t = (1 - 0,5)^t C_0$$

Det er denne formel der bruges ved kulstof 14 datering: Hvis organisk materiale fra et dødt dyr indeholder lad os sige 0,25 af atmosfærens indhold af kulstof C^{14} , så er antallet t af tidsenheder siden dyrets død løsningen til ligningen

$$0,5^t = 0,25$$

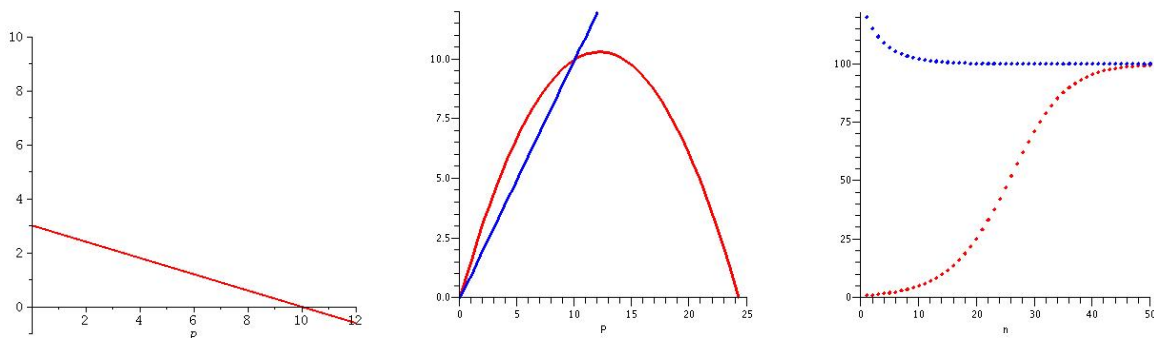


FIGURE 3. Per capita vækstraten $r(P)$, fremskrivningsfunktionen $F(P)$ og to populationsbaner P_t i logistisk vækst

Det vil sige $t = 2$ tidsenheder hvilket er $2 \cdot 5730 = 11460$ år. Leger vi at formelen for C_t gælder for alle tal t , ikke bare hele tal, så kan vi sige at C^{14} koncentrationen efter s år $0,5^{s/5730}C_0$ fordi s år $= \frac{s}{5730}5730$ år $= s/5730$ tidsenheder.

4. Diskret logistisk vækst

I den logistiske vækstmodel¹ (Verhulst 1848) [18, Chapter 11] antager man at *per capita vækstraten aftager lineært med tætheden*. Antagelsen er altså at der findes faste positive tal, $r > 0$ (skæringen med andenaksen) og $K > 0$ (skæringen med førsteaksen), så per capita vækstraten er

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

for alle tætheder P . Tallet r er modellens **maximale per capita vækstrate** og tallet K kaldes for modellens **bærekapacitet**. Væksten og fremskrivningsfunktionen er

$$(4.1) \quad \Delta F(P) = rP(1 - P/K) = -\frac{r}{K}P^2 + rP \quad F(P) = P + r(1 - P/K)P = -\frac{r}{K}P^2 + (1+r)P$$

Grafen² for væksten $\Delta F(P)$ er en sur parabel gennem $(0, 0)$ og $(K, 0)$ med toppunkt i $(\frac{1}{2}K, \frac{1}{4}Kr)$. Grafen for fremskrivningsfunktionen $F(P)$ er en sur parabel gennem $(0, 0)$ og $(K\frac{1+r}{r}, 0)$ med toppunkt i $(\frac{1}{2}K\frac{1+r}{r}, \frac{1}{4}K\frac{(1+r)^2}{r})$.

Væksten er positiv når $0 < P < K$ men negativ når $P > K$. På Figur 3 ses per capita vækstraten, fremskrivningsfunktionen og et par *typiske* populationsbaner. (Vi skal senere se at banerne også kan være cykliske eller kaotiske.)

Man kan sige at eksponentiel vækst er et grænsetilfælde af logistisk vækst med uendelig bærekapacitet. I den forstand er den logistisk vækstmodel en mere generel model end den eksponentielle vækstmodel.

Bemærk at fremskrivningsfunktionen i logistisk vækst kan blive negativ: $F(P) < 0$ når $P > K(1 + 1/r)$.

Maple worksheet [growthdata](#) viser hvordan man kobler mellem observerede populationsstørrelser og teoretiske vækstmodeller.

5. Diskret Ricker model

I Ricker modellen³ antager man at *per capita vækstraten aftager eksponentielt med tætheden*. Det betyder at per capita vækstraten er af formen

$$r(P) = \exp(r(1 - P/K)) - 1$$

hvor r og K er positive konstanter, se Figur 4. Læg mærke til at

- ved tæthed $0 < P < K$ er per capita vækstraten positiv, $r(P) > 0$ for $0 < P < K$,
- ved tæthed $P = K$ er per capita vækstraten 0, $r(K) = e^0 - 1 = 0$,
- ved tætheder $P > K$ er per capita vækstraten negativ, $r(P) < 0$ for $P > K$,
- per capita vækstraten er > -1 ved alle tætheder, $r(P) > -1$ for alle P .
- ved stor tæthed nærmer per capita vækstraten sig -1 , $r(P) \rightarrow -1$ for $P \rightarrow \infty$,

¹Maple worksheet [Exponential and logistic growth models](#)

²Den sure parabel $y = -ax^2 + bx$ er 0 når $x = 0$ og $x = b/a$ og har toppunkt i $(b/2a, b^2/4a)$

³Maple worksheet [The Ricker model](#)

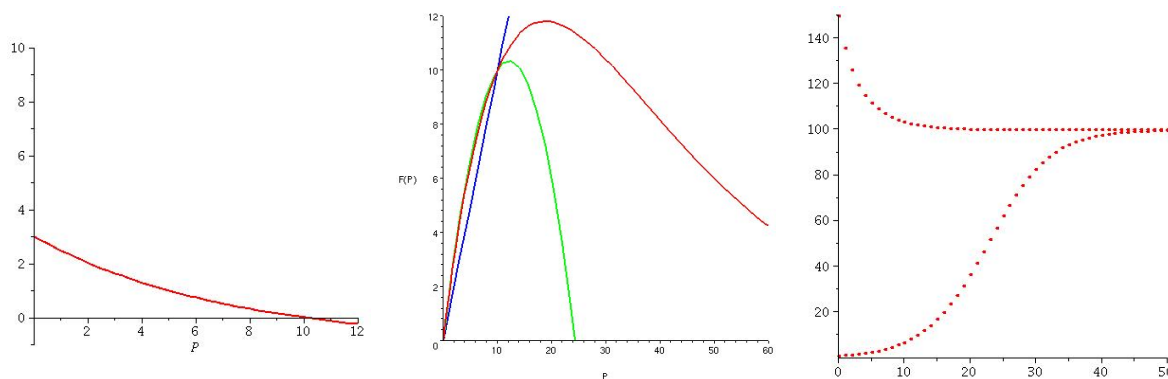


FIGURE 4. Per capita vækstraten $r(P)$, fremskrivningsfunktionen $F(P)$, og to populationsbaner P_t i Ricker modellen

Vækst- og fremskrivningsfunktionen i Ricker modellen [15] er

$$\Delta F(P) = Pr(P) = Pe^{r(1-P/K)} - P \quad F(P) = P + \Delta F(P) = Pe^{r(1-P/K)}$$

Da $F(P) > 0$ for alle $P > 0$ vil denne model, i modsætning til den logistiske, aldrig give en negativ bestandstørrelse. (Wikipedia [Bill Ricker](#))

6. Beverton–Holt, Hassell, og Maynard Smith–Slatkin modeller

Beverton–Holt [2], Hassell⁴ [8] og Maynard Smith–Slatkin [17] modellen har fremskrivningsfunktioner

$$F(P) = \frac{aP}{1 + bP}, \quad F(P) = \frac{aP}{(1 + bP)^c}, \quad F(P) = \frac{aP}{1 + bP^c}$$

hvor a , b og c er positive konstanter. Hassell modellen specialiserer med $c = 1$ til Beverton–Holt modellen.

Man skelner mellem to typer for intraspecifik konkurrence: scramble competition og contest competition. Scramble competition betyder at alle individer har lige adgang til resurserne; ved stor tæthed lider alle individer og reproduktionen og dermed populationsstørrelsen falder. Contest competition betyder at nogle individer får alt hvad de behøver, mens andre ikke får tilstrækkeligt til at overleve eller reproducere; selv ved stor tæthed lider de succesfulde individer ingen nød så de vil overleve og reproducere.

Vi kalder en populationsmodel $F(P)$ en

scramble model: hvis $F(P)$ er aftagende når P er tilstrækkelig stor,

contest model: hvis $F(P)$ er voksende (eller konstant) for alle P ; den er begrænset hvis $F(P)$ er begrænset og ubegrænset hvis $F(P)$ er ubegrænset.

Ekspontiel vækst er en, biologisk urealistisk, ubegrænset contest model uden ligevægt. Logistisk vækst, og Ricker modellen er scramble modeller. Beverton–Holt modellen er vores første eksempel på en begrænset contest model. Hassell og Maynard Smith–Slatkin modellerne kan være contest eller scramble type afhængigt af parameteren c : Med $c > 1$ får vi scramble modeller, med $c = 1$ får vi begrænsede contest modeller, og med $0 < c < 1$ får vi ubegrænsede contest modeller med ligevægte.

Dette er slet ikke et fuldstændigt katalog over populationsmodeller. Du kan finde flere eksempler på populationsmodeller i [3]. Meget lidt er kendt om hvordan man vælger den rette matematiske model når man står overfor en konkret populationsbane.

7. Ligevægte og linearisering

Vi går nu over til en kvalitativ analyse af logistisk vækst og andre ikke-lineære vækstmodeller. Vi vil

- finde modellens ligevægte
- bestemme ligevægtens stabilitet
- undersøge hvordan ligevægtene og deres stabilitet afhænger af modellens parametre

En **ligevægt** i en model med fremskrivningsfunktion F er et tal P^* så $F(P^*) = P^*$. Vores interesse i ligevægtene skyldes at hvis populationsbanen P_0, P_1, \dots ud fra P_0 har en grænseværdi,

$$P_t = F^t(P_0) \rightarrow P^* \text{ for } t \rightarrow \infty,$$

så er den grænseværdi P^* et ligevægtspunkt: $F(P^*) = P^*$. Det vil sige, at en vækstmodel der konvergerer, vil konvergere mod en ligevægt.

⁴Maple worksheet [The Hassell model](#)

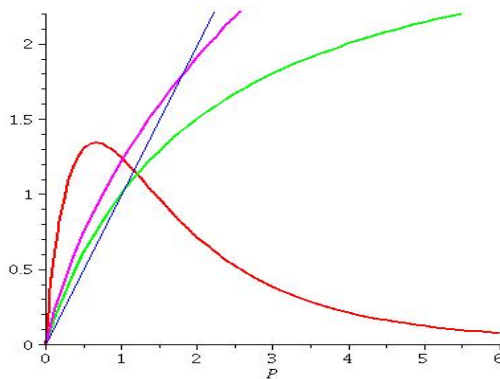


FIGURE 5. Hassell modeller: Scramble model (rød), begrænset contest model (grøn) og ubegrænset contest model (magenta)

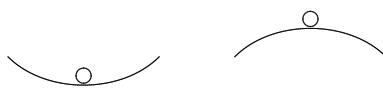


FIGURE 6. Stabil og ustabil ligevægt

7.1. DEFINITION. En ligevægt for en populationsmodel med fremskrivningsfunktion F er et tal P^* så

$$F(P^*) = P^* \text{ eller } \Delta F(P^*) = 0$$

Ligevægten P^* er stabil hvis

$$|F(P^* + p) - P^*| < |p|$$

og ustabil hvis

$$|F(P^* + p) - P^*| > |p|$$

når p er tæt på 0.

Man kan finde ligevægte ved at gøre en af disse tre ting:

- løse ligningen $F(P^*) = P^*$, finde skæringen mellem vinkelhalveringslinjen og grafen for $F(P)$,
- løse ligningen $\Delta F(P^*) = 0$, finde skæringen mellem P -aksen og grafen for $\Delta F(P)$,
- finde grænseværdien $\lim_{t \rightarrow \infty} F^t(P_0)$ i en bane.

De to første metoder finder alle ligevægte. Ved den sidste metode er det meget usandsynligt at finde en ustabil ligevægt (med mindre det valgte P_0 tilfældigvis selv er en ustabil ligevægt).

Her er en metode til at afgøre om en ligevægt er stabil eller ustabil.

7.2. SÆTNING (Kriterium for stabilitet af ligevægt. Version 1). Antag at P^* er et ligevægtspunkt for populationsmodellen med fremskrivningsfunktion $F(P)$. Så er

$$F(P^* + p) \approx P^* + F'(P^*)p$$

når p er tæt ved 0. Derfor gælder at hvis

- $|F'(P^*)| < 1$: så er P^* et stabilt ligevægtspunkt
- $|F'(P^*)| > 1$: så er P^* et ustabilt ligevægtspunkt
- $|F'(P^*)| = 1$: så kan P^* både være stabilt og ustabilt

BEVIS. I vores situation er⁵

$$F(P^* + p) \approx P^* + F'(P^*)p$$

idet $F(P^*) = P^*$. Så $|F(P^* + p) - P^*| \approx |F'(P^*)||p|$. Hvis nu $|F'(P^*)| < 1$ så har $F(P^* + p)$ nærmet sig til P^* og hvis $|F'(P^*)| > 1$ så har $F(P^* + p)$ fjernet sig fra P^* . \square

⁵Differentialkvotienten $f'(x_0)$ i x_0 af funktionen $f(x)$ er defineret som grænseværdien for $x \rightarrow 0$ af differenskvotienten $\frac{f(x_0+x)-f(x_0)}{x}$. Dvs at $f'(x_0) \approx \frac{f(x_0+x)-f(x_0)}{x}$ eller $f(x_0+x) \approx f(x_0) + f'(x_0)x$ når x er tæt ved 0. Det betyder at en differentiabel funktion kan approksimeres ved sin tangent.

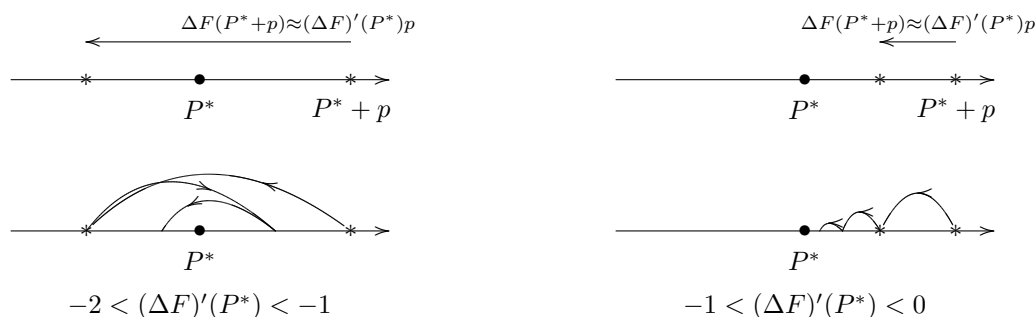


FIGURE 7. Stabil ligevægt

7.3. SÆTNING (Kriterium for stabilitet. Version 2). *Antag at P^* er et ligevægtspunkt for populationssmodellen med fremskrivningsfunktion $F(P)$. Så er*

$$\Delta F(P^* + p) \approx (\Delta F)'(P^*)p$$

når p er tæt ved 0. Derfor gælder at hvis

$-2 < (\Delta F)'(P^*) < 0$: så er P^* et stabilt ligevægtspunkt

$(\Delta F)'(P^*) < -2$ eller $(\Delta F)'(P^*) > 0$: så er P^* et ustabilt ligevægtspunkt

$(\Delta F)'(P^*) = -2$ eller $(\Delta F)'(P^*) = 0$: så kan P^* både være stabilt og ustabilt

BEVIS. Denne formulering med $\Delta F(P)$ skyldes at $F(P) = P + \Delta F(P)$ så $F'(P) = 1 + (\Delta F)'(P)$ og specielt er $F'(P^*) = 1 + (\Delta F)'(P^*)$. Linearisering siger at

$$\Delta F(P^* + p) \approx (\Delta F)(P^*) + (\Delta F)'(P^*)p = (\Delta F)'(P^*)p$$

idet $\Delta F(P^*) = 0$. □

Hvis P^* er en stabil ligevægt så vil banen for et punkt i nærheden af P^* nærme sig P^* enten ved at hoppe fra den ene til den anden side af P^* ($-1 < F'(P^*) < 0$, $-2 < (\Delta F)'(P^*) < -1$) eller ved at vokse mod eller aftage mod P^* ($0 < F'(P^*) < 1$, $-1 < (\Delta F)'(P^*) < 0$).

Hvis P^* er en ustabil ligevægt vil banen for et punkt i nærheden af P^* fjerne sig fra P^* . I det første tilfælde ($F'(P^*) < -1$, $(\Delta F)'(P^*) < -2$) vil det ske ved at banen hopper fra den ene til den anden side af P^* og i det andet ($F'(P^*) > 1$, $(\Delta F)'(P^*) > 0$) ved at banen bevæger sig længere og længere væk fra ligevægten.

7.4. EKSEMPEL (Logistisk vækst). Den logistiske vækstmodel med per capita vækstrate $r > 0$ og bærekapacitet $K > 0$ har fremskrivnings- og vækstfunktion

$$F(P) = P + rP(1 - P/K) = P + rP - \frac{r}{K}P^2, \quad \Delta F(P) = F(P) - P = rP - \frac{r}{K}P^2,$$

Ligevægte er løsninger til $\Delta F(P) = 0$. Grafen for $\Delta F(P)$, se Figur 9, er en sur parabel gennem $(0, 0)$ og $(K, 0)$ og med toppunkt i $(\frac{1}{2}K, \frac{1}{4}Kr)$. Vækstfunktionens maksimale værdi, $MSY = \frac{1}{4}Kr$, kaldes maximal sustainable yield. Da

$$\Delta F(P) = 0 \iff P = 0 \text{ eller } P = K$$

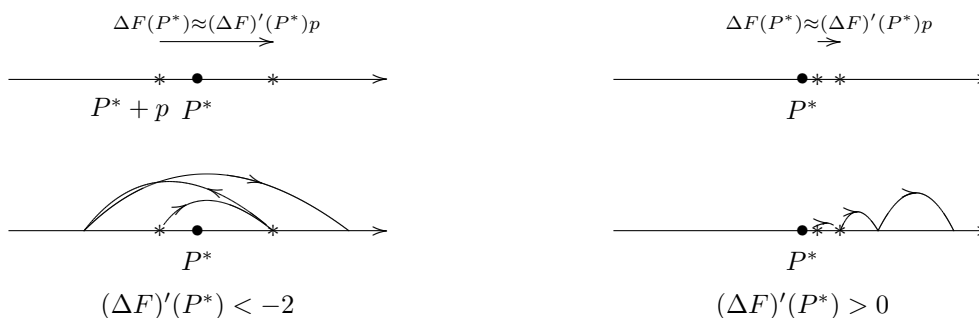


FIGURE 8. Ustabil ligevægt

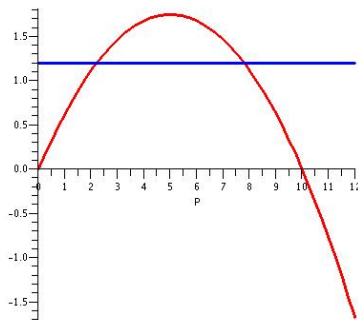


FIGURE 9. Vækstfunktionen $\Delta F(P)$ for logistisk vækst er en sur parabel med toppunkt $(\frac{1}{2}K, \text{MSY})$, $\text{MSY} = \frac{1}{4}Kr$

er der to ligevægte, nemlig $P^* = 0$ og $P^* = K$. Tilvækstfunktionen $\Delta F(P)$ har $(\Delta F)'(P) = r - 2\frac{r}{K}P = r(1 - \frac{2}{K}P)$ som afledt funktion. Da

$$(\Delta F)'(0) = r, \quad (\Delta F)'(K) = -r$$

er 0 en ustabil ligevægt mens ligevægten K er stabil når $r < 2$ men ustabil når $r > 2$. De to tangenthældninger er hinandens modsatte fordi parabelen er symmetrisk om den lodrette linje gennem $K/2$. (Se Opgave 1 fra [Januar 2005](#).) Vi skal senere undersøge hvad der sker når $r > 2$.

7.5. EKSEMPEL (Logistisk vækst med fast høst). Hvad er den maximale bæredygtige høst af en logistisk voksende bestand? Logistisk vækst med fast høst $H > 0$ har vækstfunktion

$$\Delta G(P) = \Delta F(P) - H$$

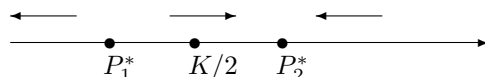
hvor $\Delta F(P) = Pr(1 - P/K)$ er den logistiske model. Vi så i Eksempel 7.4 at $\text{MSY} = \frac{1}{4}Kr$ er den maximale populationsvækst over en tidsperiode under den logistiske model. Hvis $H > \text{MSY}$ bliver der høstet mere end bestanden producerer i en generation, og bestanden vil uddø. Lad os derfor antage at $H < \text{MSY}$, og lad os skrive $H = \alpha \text{MSY}$ hvor $0 \leq \alpha < 1$. Ligevægtene er løsningerne til ligningen $\Delta G(P) = 0$. Da

$$\Delta G(P) = 0 \iff \Delta F(P) = H \iff -\frac{r}{K}P^2 + rP - H = 0$$

finder vi to ligevægte, nemlig

$$P_1^* = \frac{K}{2} (1 - \sqrt{1 - \alpha}) \quad P_2^* = \frac{K}{2} (1 + \sqrt{1 - \alpha})$$

hvor $0 \leq P_1^* \leq K/2 \leq P_2^* \leq K$ og de to ligevægte ligger symmetriske omkring $K/2$ med afstand $P_2^* - P_1^* = K\sqrt{1 - \alpha}$. Den afledte funktion af vækstfunktionen er $(\Delta G)'(P) = (\Delta F)'(P) = r(1 - \frac{2}{K}P)$. Da $(\Delta F)'(0) = r$, $(\Delta F)'(K/2) = 0$, $(\Delta F)'(K) = -r$, er $0 < (\Delta F)'(P_1^*) < r$ og $-r < (\Delta F)'(P_2^*) < 0$. Den mindste ligevægt er altså ustabil (frastødende), og den største ligevægt er stabil (tiltrækkende) når $r < 2$ og ustabil når $r > 2$ ifølge Sætning 7.3. Det betyder at hvis man fjerner (høster) H enheder per tidsenhed fra en logistisk voksende population (med per capita vækstrate r , hvor $0 < r < 2$, og bærekapacitet $K > 0$) og $H \leq \text{MSY}$, så vil populationen indstille sig på en stabil ligevægt på P_2^* enheder forudsat at der er mindst P_1^* enheder i populationen fra starten. (Se Opgave 1 fra [Januar 2008](#).)



7.6. EKSEMPEL (Logistisk vækst med fast høstrate). Logistisk vækst med fast høstrate er modellen

$$\Delta F(P) = -sP + rP(1 - P/K) = (r - s)P - \frac{r}{K}P^2$$

Lad os antage at $0 < s < r$, dvs at høstraten er mindre end vækstraten. Da er

$$\Delta F(P) = (r - s)P \left(1 - \frac{P}{K(1 - s/r)} \right)$$

så denne model er blot logistisk vækst med vækstrate $r - s$ og bærekapacitet $K(1 - s/r)$. Ligevægtene er derfor

$$P^* = 0, \quad P^* = K(1 - s/r)$$

Ligevægten $P^* = 0$ er ustabil og ligevægten $P^* = K(1 - s/r)$ er stabil når $r < 2 + s$. (Paradox of enrichment!)

Når bestanden er i positiv ligevægt ved $P^* = K(1 - s/r)$, så bliver høsten $sP^* = sK(1 - s/r)$. Høsten bliver maximal når høstraten $s = \frac{1}{2}r$ er halvdelen af per capita vækstraten hvor den bliver $\frac{1}{4}Kr = MSY$.

7.7. EKSEMPEL (Levins' metapopulationsmodel). En metapopulation er en population af populationer som uddør lokalt og re-koloniserer. Spredt i landskabet ligger K (metapopulationens størrelse) vandhuller. Lad P være antallet af vandhuller der er beboet af salamandre. [Levins' metapopulation model](#) siger at ændringen over et år i antallet P af beboede metapopulationer [[11](#), [12](#)]

$$\Delta F(P) = -eP + cP(K - P)$$

bestemmes af en extinktions parameter e og en kolonisations parameter c . Da $\Delta F(P) = (cK - e)P - cP^2$ er dette en logistisk model. Vi ved derfor allerede at hvis $e < Kc$, så er der en positiv ligevægt. Ligevægten P^* er bestemt ved $\Delta F(P^*) = 0$ som giver at antallet af ubeboede vandhuller er $K - P^* = \frac{e}{c}$. (Denne model kan selvkært benyttes på mange andre metapopulationer med fragmenterede habitater.)

7.8. EKSEMPEL (Eksponentiel vækst og eksponentiel vækst med fast høst). Den eksponentielle vækstmodel med vækstrate r og absolut vækstrate $\lambda = 1 + r$ er har fremskrivningsfunktion og tilvækstfunktion

$$F(P) = (1 + r)P = \lambda P, \quad \Delta F(P) = F(P) - P = rP = (\lambda - 1)P$$

Hvis $\lambda \neq 1$ er der ingen ligevægte, og hvis $\lambda = 1$ er alle punkter ligevægte (som hverken er stabile eller ustabile).

Den eksponentielle vækstmodel med fast høst $H > 0$ er modellen med fremskrivnings- og tilvækstfunktion

$$F(P) - H = (1 + r)P - H = \lambda P - H, \quad \Delta F(P) - H = (\lambda - 1)P - H = rP - H$$

Hvis $\lambda = 1$ er der ingen ligevægte. Hvis $\lambda \neq 1$ er der én ligevægt, nemlig $P^* = H/(\lambda - 1) = H/r$. Ligevægten er (extremt) ustabil når $\lambda > 1$ og $H > 0$ (voksende population med høst) og stabil når $\lambda < 1$ og $H < 0$ (aftagende population med indvandring). (Se Opgave 1 fra [Januar 2006](#).)

7.9. Stabile cykler og kaos. Et ligevægtspunkt for vækstmodellen F er et tal P^* så $F(P^*) = P^*$. (Det kunne man også kalde en 1-cykel.) En m -cykel er en populationsbane af længde m . En m -cykel består altså af m forskellige tal P_1, P_2, \dots, P_m sådan at $F(P_1) = P_2, \dots, F(P_{m-1}) = P_m, F(P_m) = F(P_1)$. Et tal P ligger i en m -cykel hvis og kun hvis P er en ligevægt for F^m men ikke en ligevægt for F^j når $1 \leq j < m$. En m -cykel er stabil eller tiltrækkende hvis det er sådan at bestande tæt ved et af punkterne i cyklen vil nærme sig til punkterne i cyklen. Det sker hvis $|(F^m)'(P)| < 1$ for punkterne P i m -cyklen.

Man kan finde m -cykler ved at

- løse ligningen $F^m(P) = P$ eller,
- finde skæringen mellem vinkelhalveringslinjen og grafen for F^m , eller,
- finde grænseværdierne $\lim_{t \rightarrow \infty} F^{tm}(P_0)$ for baner for F^m

og sortere alle løsninger fra som er k -cykler for alle tal k som går op i m .

Hvis en vækstmodel har en (stabil) 2-cykel så betyder det bestanden efter lang tid vil veksle mellem P_1 og P_2 .

7.10. OPGAVE. *Kan der virkelig være stabile 2-cykler i en vækstmodel? Undersøg (med en computer) en logistisk vækstmodel med parametre $r = 2,1$ og $K = 100$. Start feks ud fra $P_0 = 5$ og undersøg om banen ender i en 2-cykel. Kan der være en stabil 3-cykel?*

Hvis r bliver større end ca 2,57 så er den logistiske vækstmodel kaotisk. Det lader dog til at der "vinduer" hvor modellen igen vender tilbage til en cyklisk tilstand. Det har matematikere fået meget morskab ud af. Fra et biologisk synspunkt er det åbent spørgsmål om man kan iagttage cykliske eller ligefrem kaotiske bestande i naturen.

Se mere på [cobweb](#) fra [Mathematical Biology with Maple](#).

7.11. EKSEMPEL (Logistisk vækst med tæthedafhængig prædation). Modellen med fremskrivningsfunktion

$$F(P) = P + rP(1 - P/K) - s \frac{P^2}{(0.7K)^2 + P^2}$$

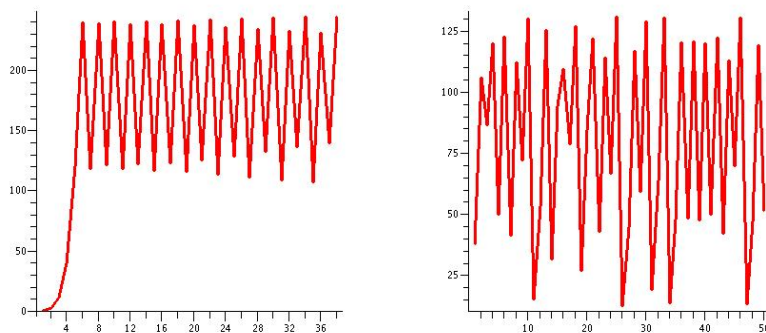


FIGURE 10. Stabil 4-cykel og kaos i logistisk model

beskriver en population der vokser logistisk men også udsættes for prædation når den når en tilstrækkelig tæthed. (Se Ludwig, Jones, Holling 1978.) Antagelsen er at prædatorerne, hvis antal er konstant fordi de også har andet bytte de kan udnytte, har lille interesse for populationen når bestandstætheden er lille, men på den anden side, så er der en øvre grænse, s , for hvor mange individer de kan æde. Funktionen $h(P) = s \frac{P^2}{(0.7K)^2 + P^2}$ har de ønskede egenskaber: $h(P)/P \rightarrow 0$ for $P \rightarrow 0$ og $h(P) \rightarrow s$ for $P \rightarrow \infty$. Når bestanden er på 70% af bærekapaciteten æder prædatoren halvdelen af det maximale. Modellen forklarer angreb fra spruce budworm *Choristoneura fumiferana*, der har en stor per capita vækstrate, på fyrretræer i Canada der netop optræder særligt voldsomt med års mellemrum. (Se Opgave 2 fra April 2005.) Det er muligvis en stabil cykel vi ser her.

Jeg nævner lige en matematisk sætning der siger noget om cykliske baner.

7.12. SÆTNING (Sarkowskii 1964). [4] Lad $F: \mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}$ være en kontinuert funktion. Hvis F har en m cykel så har F også en n -cykel for ethvert n som kommer efter m i denne følge

$$3, 5, 7, \dots, 2 \cdot 3, 2 \cdot 5, 2 \cdot 7, \dots, 2^2 \cdot 3, 2^2 \cdot 5, 2^2 \cdot 7, \dots, 2^3 \cdot 3, 2^3 \cdot 5, 2^3 \cdot 7, \dots, 2^2, 2^1, 2^0 = 1$$

8. Differentiable modeller

Vi bruger udelukkende *diskrete* modeller [5] i dette kursus; men i litteraturen møder man ofte *differentiable* modeller.

I en differentiable model antager man at populationens størrelse er en differentiable funktion $P(t)$ af tiden t for *alle* tidspunkter t . Under den synsvinkel er

- differenskvotienten $\frac{P(t+h)-P(t)}{h}$ populationens **vækstrate** over tiden mellem t og $t+h$, og
- differentialkvotienten $P'(t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(t+h)-P(t)}{h}$ populationens **øjeblikkelige vækstrate** til tiden t , og
- $\frac{P'(t)}{P(t)}$ populationens **øjeblikkelige per capita vækstrate** til tiden t

Lad os skrive $r(t) = \frac{P'(t)}{P(t)}$ for populationens øjeblikkelige per capita vækstrate til tiden t . Populationens størrelse $P(t)$ til tiden t er bestemt ud fra populationens øjeblikkelige per capita vækstrate $r(t)$ og populationens størrelse P_0 til tiden 0, fordi de er forbundet ved differentialligningen

$$P'(t) = r(t)P(t), \quad P(0) = P_0$$

I differentiable eksponentiel vækst antager man at den øjeblikkelige per capita vækstrate $r(t)$ er konstant; lad os sige at $r(t) = r$ for et fast $r > 0$ for alle t . Det giver differentialligningen

$$P'(t) = rP(t), \quad P(0) = P_0 \quad \text{med løsning} \quad P(t) = P_0 \exp(rt) = P_0 \exp(r)t$$

I differentiable logistisk vækst antager man at $r(t)$ aftager lineært med tætheden $P(t)$ fra en maksimale øjeblikkelige per capita vækstrate $r_m > 0$ ved tæthed $P(t) = 0$ til 0 ved tæthed $P(t) = K$ på *bærekapaciteten* $K > 0$. Det giver differentialligningen

$$P'(t) = r_m(1 - P(t)/K)P(t), \quad P(0) = P_0 \quad \text{med løsning} \quad P(t) = P_0 \frac{K}{P_0 + e^{-r_m t}(K - P_0)}$$

Den differentiable og den diskrete logistiske model kan give helt forskellige populationsbaner.

	Diskret model	Differentiabel model
Malthus	$\frac{P_{t+1}-P_t}{P_t} = r$ $P_t = F^t(P_0)$ $F(P) = (1+r)P$	$\frac{P'(t)}{P(t)} = r$ $P(t) = \exp(r)^t P_0$
Logistisk	$\frac{P_{t+1}-P_t}{P_t} = r(1 - P_t/K)$ $P_t = F^t(P_0)$ $F(P) = P + rP(1 - P/K)$	$\frac{P'(t)}{P(t)} = r(1 - P(t)/K)$ $P(t) = \frac{P_0 K}{P_0 + \exp(-rt)(K - P_0)}$
Ricker	$\frac{P_{t+1}-P_t}{P_t} = \exp(r(1 - P_t/K)) - 1$ $P_t = F^t(P_0)$ $F(P) = P \exp(r(1 - P/K))$	$\frac{P'(t)}{P(t)} = \exp(r(1 - P(t)/K)) - 1$ $P(t) = ?$

TABLE 1. Sammenligning af diskrete og differentiable modeller

I differentiable Ricker vækst antager man at $r(t)$ aftager eksponentielt mod -1 med tætheden; lad os sige $r(t) = e^{r(1-P(t)/K)} - 1$ for et fast $r > 0$ og et fast $K > 0$ for alle t . Det giver differentilligningen

$$P'(t) = (e^{r(1-P(t)/K)} - 1)P(t), \quad P(0) = P_0$$

hvis løsning jeg ikke kender.

Differentiable modeller indeholder en hel del matematisk abstraktion som differentialkvotienter, feks i begrebet om en *øjeblikkelig* per capita vækstrate, og differentilligninger.

Diskrete modeller kan formuleres med meget enkel matematik, de kan meget nemt bearbejdes med en computer, og de ligger tæt på de observerede data som altid er diskrete af natur.

I praksis konstrueres de differentiable modeller ud fra de diskrete modeller. I vil se eksempler på de to typer af modeller i populationsbiologiøvelserne C (om bananfuer) og D (livstabeller). Biologer skelner måske ikke altid klart mellem de to typer modeller. Der er ellers forskel; feks kan der være kaos i den diskrete logistiske model men ikke i den kontinuerte.

8.1. EKSEMPEL. Den diskrete model med fast per capita vækstrate r_d og den kontinuerte model med fast øjeblikkelig per capita vækstrate r_c ,

$$\frac{1}{P}(F(P) - P) = r_d, \quad \frac{1}{P(t)}P'(t) = r_c$$

giver populationsstørrelser $P_t = P_0(1 + r_d)^t$, $t = 0, 1, 2, \dots$ og $P_t = P_0 \exp(r_c)^t$, $t \in \mathbf{R}$. Den diskrete model går gennem de samme punkter som den kontinuerte model når $1 + r_d = \exp(r_c) = 1 + r_c + \frac{1}{2}r_c^2 + \dots$

9. Stokastiske modeller

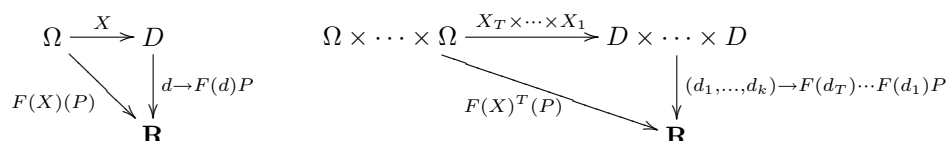
Jeg vil her diskutere stokastiske populationsmodeller [10]. Disse modeller benyttes ofte i biologi. Det er vigtigt at vide hvad vi taler om.

9.1. DEFINITION. En *stokastisk populationsmodel* $F(X)$ består af et parameterområde D , en *populationsmodel* $F(d)$ for ethvert $d \in D$, og en *stokastisk variabel* X med værdier i D . *Værdien* af den *stokastisk populationsmodel* $F(X)$ i et tal P er den reelle *stokastiske variabel* $F(X)(P)$.

Hvis $F(X)$ er en stokastisk populationsmodel,

- så modeller værdierne $F(X)(P)$ skæbner om en tidsenhed for en population med P individer.
- og X_1, X_2 er uafhængige stokastiske variable med samme distribution på D som X , så modellerer den stokastiske model $F(X)^2 = F(X_2) \circ F(X_1)$ populationsskæbnerne om to tidsenheder,
- og X_1, \dots, X_T er uafhængige stokastiske variable med samme distribution på D som X , så modellerer den stokastiske model $F(X)^T = F(X_T) \circ \dots \circ F(X_1)$ populationsskæbnerne om T tidsenheder

Vi kan illustrere stolastiske modeller symbolsk ved diagrammerne



hvor X er baggrundseksperimentet som bestemmer modellens parametre.

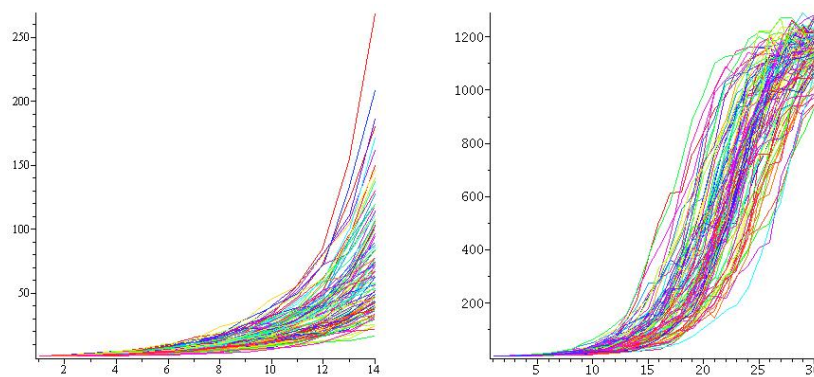


FIGURE 11. 100 gennemløb af stokastisk exponentiel vækst med $r = N(0.4, 0.2)$, $P = 1$, og logistisk vækst med $r = N(0.4, 0.2)$, $K = N(1200, 100)$, $P = 1$.

9.2. EKSEMPEL (Bananflue og Moskusokse øvelserne fra Populationsbiologi).⁶ For ethvert tal d , lad $\text{expo}(d)$ være den eksponentielle populationsmodel $\text{expo}(d)P = (1+d)P$ med per capita vækstrate d . Lad r være en reel stokastisk variabel med værdier i parameterområdet $D = \mathbf{R}$. Værdierne af den stokastiske model $\text{expo}(r)$ er de reelle stokastiske variable $\text{expo}(r)(P) = (1+r)P$. Lad r_1, \dots, r_T være T uafhængige stokastiske variable med samme fordeling som r . Værdierne af den stokastiske model $\text{expo}(r)^T$ er de reelle stokastiske variable

$$\text{expo}(r)^T P = (1+r_T) \cdots (1+r_1)P = P \prod_{i=1}^T (1+r_i)$$

som modeller eksponentielt voksende populationers skæbne over T tidsperioder. Vi skal se at $\text{expo}(r)^T P$ er approksimativt lognormalt fordelt. Vi har at

$$\frac{1}{T} \log(\text{expo}(r)^T P) = \frac{1}{T} \log P + \frac{1}{T} \sum_{i=1}^T \log(1+r_i)$$

Gennemsnittet af T prøver fra den stokastiske variabel $1+r$ er ifølge den Centrale Grænseværdisætning approksimativt normalfordelt. Derfor er også den stokastiske variabel $\log(\text{expo}(r)^T P)$ approksimativt normalfordelt.

- [Stochastic population modelling](#)
- Google søgning på [exponential growth](#).
- Google søgning på [logistic growth](#).
- Google søgning på [Ricker model](#).
- Google søgning på [population growth model](#).
- Google søgning på [stochastic population model](#).

⁶Maple worksheet [Randomized discrete exponential and logistic growth models](#).

Multipopulationsmodeller

Vi skal her betagte lineære og ikke-lineære vækstmodeller for multipopulationer, dvs populationer af populationer. Det kan være populationer bestående af individer af samme køn, alder eller livsstadium.

1. Vektorer og matricer

Læg mærke til at hvis P er en $m \times n$ matrix så er

$$P(\mathbf{u} + \mathbf{v}) = P\mathbf{u} + P\mathbf{v}, \quad P(c\mathbf{u}) = cP\mathbf{u}$$

for alle vektorer $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_n)$, $\mathbf{v} = (v_1, \dots, v_n)$ og alle tal c . Derfor er $P(c\mathbf{u} + d\mathbf{v}) = cP(\mathbf{u}) + dP(\mathbf{v})$.

2. Hvad er en diskret multipopulationsmodel?

En diskret multipopulationsmodel med n populationer er en vektorfunktion F , **fremskrivningsfunktionen**, som afbilder (positive) n -vektorer i (positive) n -vektorer.

Modellens **populationsbane** ud fra den initiale populationsvektor \mathbf{x}_0 er følgen af n -vektorer

$$(2.1) \quad \mathbf{x}_0 \xrightarrow{F} \mathbf{x}_1 \xrightarrow{F} \dots \xrightarrow{F} \mathbf{x}_t \xrightarrow{F} \mathbf{x}_{t+1} \xrightarrow{F} \dots$$

givet ved $\mathbf{x}_{t+1} = F(\mathbf{x}_t)$ for $t = 0, 1, 2, \dots$ (Det betyder at $\mathbf{x}_1 = F(\mathbf{x}_0)$, $\mathbf{x}_2 = F(\mathbf{x}_1) = FF(\mathbf{x}_0)$, $\mathbf{x}_3 = F(\mathbf{x}_2) = FFF(\mathbf{x}_0)$ osv.) Tallene i banen beskriver fremtiden for en population der starter med populationsvektor \mathbf{x}_0 til tiden $t = 0$.

Modellens **vækstfunktion** er vektorfunktionen

$$(2.2) \quad \Delta F(\mathbf{x}) = F(\mathbf{x}) - \mathbf{x}$$

Man kan nemt finde modellens fremskrivningsfunktion hvis man kender dens vækstfunktion fordi

$$(2.3) \quad F(\mathbf{x}) = \mathbf{x} + \Delta F(\mathbf{x})$$

Man kan derfor angive en model enten ved at definere dens fremskrivningsfunktion eller dens vækstfunktion.

Da vi ikke ønsker negative multipopulationer, forlanger vi (i de fleste tilfælde) at

- $F(\mathbf{x}) \geq 0$ eller
- $\Delta F(\mathbf{x}) \geq -\mathbf{x}$ eller

for alle n -vektorer $\mathbf{x} \geq 0$.

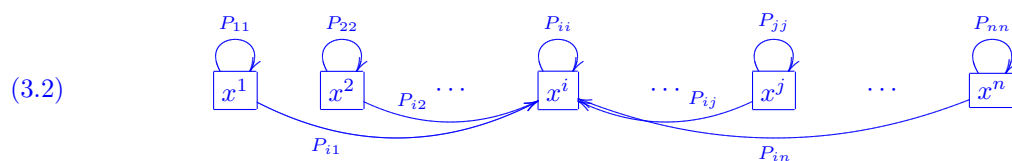
3. Lineære multipopulationsmodeller

Lineære multipopulationsmodeller [18, Chapter 10.2-7] eller **matrix-modeller**¹ har formen

$$(3.1) \quad \mathbf{x}_{t+1} = P^t \mathbf{x}_t$$

hvor P er **populationsmatricen** og \mathbf{x}_t er **populationsvektoren** til tiden t .

Dynamikken i en lineær multipopulationsmodel kan illustreres skematisk ved **populationsgraf**



som skal betyde at

$$(3.3) \quad x_{t+1}^i = P_{i1}x_t^1 + \dots + P_{ij}x_t^j + \dots + P_{in}x_t^n$$

¹Maple worksheet [Matrix models](#)

eller

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ \vdots \\ x_{t+1}^n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} x_t^1 \\ \vdots \\ x_t^n \end{pmatrix}$$

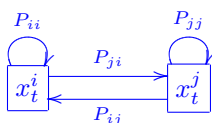
med populationsmatrix $P = (P_{ij})$. Populationsvektoren til tiden t er derfor

$$\mathbf{x}_t = P^t \mathbf{x}_0$$

Hvordan kan vi beregne P^t når t er meget stor? Hvordan kan vi forudsige multipopulationens sammensætning i det lange tidsperspektiv? Hvordan kan vi bestemme populationens vækstrate?

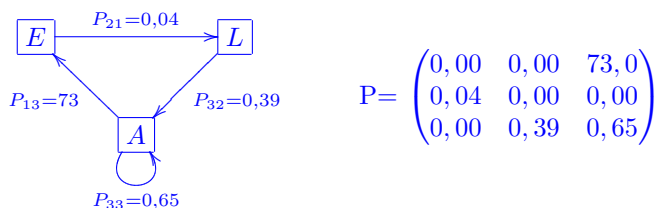
3.4. OBSERVATION. Man skriver P_{ij} for tallet i den i te række og j te søjle i matrix P . I en populationsmatrix fortæller

- element P_{ij} hvad den i te population modtager fra den j te population
- den i te række, P_{ij} , $1 \leq j \leq n$, hvad den i te population modtager
- den j te søjle, P_{ij} , $1 \leq i \leq n$, hvad den j te population afgiver



Population i modtager $P_{ij}x_t^j$ fra population j når den har størrelse x_t^j .

3.5. EKSEMPEL. [1, p 43] Et insekt med tre aldersklasser, E , L og A , har populationsgraf og -matrix



Populationsbanen gennem $(E_0, L_0, A_0) = (0, 0, 5)$ beskriver fremtiden for en insektpopulation der til tiden $t = 0$ består af 5 voksne insekter. Modellen siger at efter t år er antallet af æg, larver, og adulte insekter

$$\begin{pmatrix} E_t \\ L_t \\ A_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0,00 & 0,00 & 73,0 \\ 0,04 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,39 & 0,65 \end{pmatrix}^t \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 5 \end{pmatrix}$$

Prøv at beregne det for $t = 10$! Fortæl mig hvordan fordeling mellem de tre forskellige stadier, æg, larve og voksent insekt, vil være i det lange tidsperspektiv! Ikke så nemt, vel?

Man kan fodre modellen til et computerprogram som beregner

- **populationsvektorerne** $\mathbf{x}_t = P^t \mathbf{x}_0$
- den **totale populationsstørrelse** $X_t = \mathbf{x}_t^1 + \dots + \mathbf{x}_t^n$
- **populationsfordelingsvektorerne** $\mathbf{y}_t = \frac{1000}{X_t} \mathbf{x}_t$ med koordinatsum lig med 1000.

Kører man programmet på eksempler vil man bemærke at det ser ud som om

- $X_t \approx k\lambda^t$ vokser eksponentielt
- \mathbf{y}_t konvergerer mod en stabil populationsfordelingsvektor **SPD**

og hvis det er rigtigt så er

$$P\mathbf{y}_t = P \left(\frac{1000}{X_t} \mathbf{x}_t \right) = \frac{1000}{X_t} P\mathbf{x}_t = \frac{1000}{X_t} P\mathbf{x}_{t+1} = \frac{X_{t+1}}{X_t} \frac{1000}{X_{t+1}} P\mathbf{x}_{t+1} \approx \lambda \mathbf{y}_{t+1}$$

og så er

$$P(\mathbf{SPD}) = P(\lim \mathbf{y}_t) = \lim P\mathbf{y}_t \approx \lambda \lim \mathbf{y}_{t+1} = \lambda \mathbf{SPD}$$

så den stabile fordeling **SPD** en *egenvektor* for P med *egenværdi* den stabile vækstrate λ_∞ . (For plante eksemplet [1, p 57] bliver den stabile vækstrate $\lambda_\infty = 1.16$ og den stabile fordeling **SPD** = (585, 335, 57, 23). Du kan se flere eksempler på matrixmodels.html.)

Kører man programmet med feks 20 iterationer på modellen fra Eksempel 3.5 med $\mathbf{x}_0 = (0, 0, 5)$ får man output som vist i Figur 1. Læg mærke til at den totale population ser ud til at vokse eksponentielt

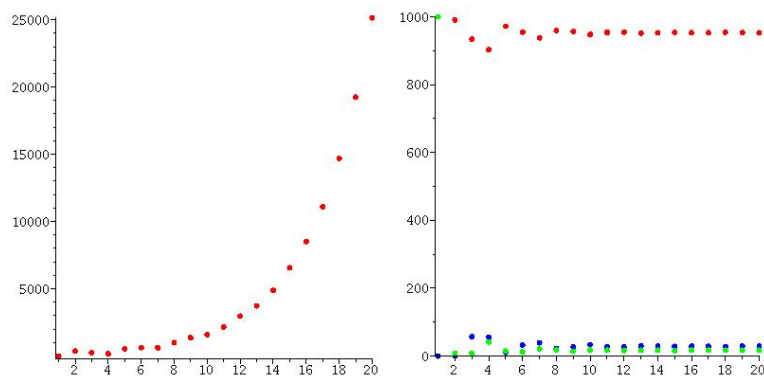


FIGURE 1. Den totale population og populationsfordelingen fra Eksempel 3.5

med **stabil vækstrate** $\lambda_\infty = 1,3$ (altså at $X(t) = 1,3^t X(0)$) og at populationsfordelingen ser ud til at stabilisere sig på **den stabile populationsfordeling** $\mathbf{SPD} = (953, 29, 17)$.

Er der altid en stabil populationsfordeling og en stabil vækstrate? Hvorfor det?

4. Egenverdier og egenvektorer – hvad er det og hvad kan de bruges til?

Lad A være en $n \times n$ -matrix.

4.1. DEFINITION. A er invertibel hvis der findes en $n \times n$ -matrix A^{-1} så $AA^{-1} = I = A^{-1}A$.

4.2. SÆTNING. A er invertibel $\iff \det(A) \neq 0$

4.3. DEFINITION. En vektor $\mathbf{v} \neq \mathbf{0}$ er en **egenvektor** for matricen A med egenværdi **egenværdi** λ hvis $A\mathbf{v}$ er proportional med \mathbf{v} med proportionalitetsfaktor λ , dvs hvis

$$A\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}$$

Egenværdierne er rødderne (nulpunkterne) i det **karakteristiske polynomium**

$$\chi(\lambda) = \det(A - \lambda I)$$

og egenvektorerne \mathbf{v} med λ som egenværdi er løsningerne ($\neq \mathbf{0}$) til ligningen

$$(A - \lambda I)\mathbf{v} = \mathbf{0}$$

hvor I er enhedsmatricen og $\mathbf{0}$ er 0-vektoren.

4.4. LEMMA. Egenværdierne for matricen A er rødderne i det karakteristiske polynomium $\det(A - \lambda I)$. Hvis λ er en egenværdi for A så er egenvektorerne de vektorer $\mathbf{v} \neq \mathbf{0}$ som opfylder ligningen $(A - \lambda I)\mathbf{v} = \mathbf{0}$.

4.5. LEMMA. Antag at A har n egenvektorer S_1, \dots, S_n med egenverdier $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ og at $n \times n$ -matricen $S = (S_1 \cdots S_n)$ med egenvektorerne som søjler er invertibel. Så er

$$S^{-1}AS = (\lambda_1 I_1 \cdots \lambda_n I_n)$$

BEVIS.

$$AS = A(S_1 \cdots S_n) = (AS_1 \cdots AS_n) = (\lambda_1 S_1 \cdots \lambda_n S_n) = (S_1 \cdots S_n)(\lambda_1 I_1 \cdots \lambda_n I_n) = S(\lambda_1 I_1 \cdots \lambda_n I_n)$$

□

4.6. EKSEMPEL. Det karakteristiske polynomium for matricen

$$A = \begin{pmatrix} -7 & 3 \\ -18 & 8 \end{pmatrix}$$

er $\det(A - \lambda I) = \lambda^2 - \lambda - 2$. Egenværdierne er derfor $\lambda = -1$ og $\lambda = 2$. Da

$$\begin{pmatrix} -6 & 3 \\ -18 & 9 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} -9 & 3 \\ -18 & 6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

er $(1, 2)$ egenvektor for -1 og $(1, 3)$ egenvektor for 2 . Matricen S er invertibel og

$$S^{-1}AS = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}, \quad S = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 3 \end{pmatrix}, \quad S^{-1} = \begin{pmatrix} 3 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix}$$

4.7. OBSERVATION. En lineær model $\mathbf{x}_t = A^t \mathbf{x}_0$ er fuldstændigt bestemt af sine egenvektorer S_1, \dots, S_n og egenverdier $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ hvis vi antager at der er n egenvektorer og at matricen $S = (S_1, \dots, S_n)$ med egenvektorerne som søjler er invertibel. Vi har nemlig

$$\mathbf{x}_0 = SS^{-1}\mathbf{x}_0 = (S_1, \dots, S_n) \begin{pmatrix} a^1 \\ \vdots \\ a^n \end{pmatrix} = a_1 S_1 + \dots + a_n S_n$$

hvor a_1, \dots, a_n er koordinater for $A^{-1}\mathbf{x}_0$. Altså er

$$\mathbf{x}_t = A^t \mathbf{x}_0 = A^t(a_1 S_1 + \dots + a_n S_n) = \lambda_1^t a_1 S_1 + \dots + \lambda_n^t a_n S_n$$

fordi $A^t S_i = \lambda_i^t S_i$.

4.1. Regning med (2×2) -matricer. Jeg forklarer her hvordan man finder egenvektorer og egenverdier for (2×2) -matricer. I princippet gør man det samme for større matricer.

Determinanten af en (2×2) -matrix er tallet

$$\det \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

Du kan selv checke at determinanten af et produkt er

$$\det(AB) = \det(A) \det(B)$$

produktet af determinanterne.

4.8. LEMMA. En (2×2) -matrix S er invertibel hvis og kun hvis $\det S \neq 0$. Hvis determinanten er $\neq 0$ og

$$S = \begin{pmatrix} s_{11} & s_{12} \\ s_{21} & s_{22} \end{pmatrix} \text{ så er den inverse } S^{-1} = \frac{1}{\det S} \begin{pmatrix} s_{22} & -s_{12} \\ -s_{21} & s_{11} \end{pmatrix}$$

4.2. Egenvektorer og lineære multipopulationsmodeller. Hvis man er meget heldig, så er startpopulation \mathbf{x}_0 en egenvektor, $P\mathbf{x}_0 = \lambda\mathbf{x}_0$. Så er det let at udregne populationsvektoren til alle tider for $\mathbf{x}_t = P^t \mathbf{x}_0 = \lambda^t \mathbf{x}_0$. Men i almindelighed er \mathbf{x}_0 ikke en egenvektor. Det næstbedste man kan håbe på er at \mathbf{x}_0 er en kombination af flere egenvektorer.

Lad os skrive $\mathbf{v} \geq 0$ hvis alle koordinater i vektoren \mathbf{v} er ≥ 0 , og $P \geq 0$ hvis alle indgange i matricen P er ≥ 0 . Vi snyder lidt og benytter [Perron-Frobenius Sætning](#) som du kan læse mere om [her](#).

4.9. SÆTNING. Lad $P \geq 0$ være en ikke-negativ matrix. Der findes en egenvektor $\mathbf{v}_\infty \geq 0$ for P med egenverdi $\lambda_\infty \geq 0$ sådan at $\lambda_\infty \geq |\lambda|$ for alle andre egenverdier λ for P .

for at nå frem til

4.10. SÆTNING (Demografiens Hovedsætning). Lad $P \geq 0$ være en ikke-negativ $(n \times n)$ -matrix, $\mathbf{x}_0 \geq 0$ en ikke-negativ n -vektor. Sæt $\mathbf{x}_t = P^t \mathbf{x}_0$. Antag at

- (1) P har en positiv Perron-Frobenius egenvektor $\mathbf{v}_\infty > 0$ med positiv egenverdi $\lambda_\infty > 0$ sådan at $\lambda_\infty > |\lambda|$ for alle andre egenverdier λ for P .
- (2) P har i alt n egenvektorer, $\mathbf{v}_\infty, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n$, med egenverdier $\lambda_\infty, \lambda_2, \dots, \lambda_n$,
- (3) \mathbf{x}_0 er ikke en linearkombination af $\mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n$,
- (4) matricen $S = (\mathbf{v}_\infty | \mathbf{v}_2 | \dots | \mathbf{v}_n)$, der har de n egenvektorer som søjler, er en invertibel $(n \times n)$ -matrix,

Da findes et tal $c_\infty > 0$ (afhængigt af \mathbf{x}_0) så

$$\frac{\mathbf{x}_t}{\lambda_\infty^t} \longrightarrow c_\infty \mathbf{v}_\infty \text{ for } t \longrightarrow \infty$$

BEVIS. Lad \mathbf{v}_∞ og λ_∞ være som i Perron-Frobenius sætning. Lad os bruge betegnelsen S_j for den j te søjle i S og λ_j for den j te egenverdi. Så er $S_1 = \mathbf{v}_\infty$ og $\lambda_1 = \lambda_\infty$. Som i Observation 4.7 har vi

$$\mathbf{x}_t = P^t \mathbf{x}_0 = \lambda_1^t a_1 S_1 + \dots + \lambda_n^t a_n S_n$$

hvor $(a_1, \dots, a_n) = S^{-1}\mathbf{x}_0$. Antagelse (3) giver at $a_1 \neq 0$. Da $|\lambda_1^{-1}\lambda_2|, \dots, |\lambda_1^{-1}\lambda_n| < 1$ ifølge antagelse (1) vil

$$\lambda_1^{-t} \mathbf{x}_t \longrightarrow a_1 S_1 = a_1 \mathbf{v}_\infty \text{ for } t \longrightarrow \infty$$

Da venstresiden er ≥ 0 og $a_1 \neq 0$ er faktisk $a_1 > 0$. Sæt $c_\infty = a_1$. Vi har nu bevist den første påstand. Fordelingen \mathbf{y}_t af \mathbf{x}_t er den samme som fordelingen af $\lambda_1^{-t} \mathbf{x}_t$ som konvergerer mod fordelingen, **SPD**, af $a_1 S_1$ eller S_1 . Det viser den anden påstand. \square

Forudsætningerne er opfyldt for næsten alle matricer. Selv om $P = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$ ikke opfylder betingelserne i sætningen så vil $P = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1,01 \end{pmatrix}$ gøre det.

4.11. OBSERVATION. Demografiens Hovedsætning siger at (under visse forudsætninger som i praksis næsten altid er opfyldt) vil

- $X_t \approx k\lambda_\infty^t$ når t er stor (i den forstand at $\frac{X_t}{k\lambda_\infty^t} \rightarrow 1$ for $t \rightarrow \infty$).
- $\mathbf{y}_t \rightarrow \mathbf{SPD}$ for $t \rightarrow \infty$

hvor λ_∞ er den dominerende egenværdi og $\mathbf{SPD} = \frac{1000}{\sum \mathbf{v}_\infty^i} \mathbf{v}_\infty$ er den dominerende egenvektor for populationsmatricen der har koordinatsum 1000. Det betyder at for (næsten) en hvilken som helst initial populationsvektor \mathbf{x}_0 så vil

- den totale bestand vokse (approksimativt) exponentielt
- populationsfordelingen konvergere mod en stabil populationsfordeling

sagt med ord i stedet for matematiske symboler.

Hvordan finder man \mathbf{SPD} , λ_∞ , c_∞ ?

SPD: Den stabile populationsfordelingsvektor kan findes som den dominerende egenvektor for P eller som som grænseværdien

$$\mathbf{y}_t \rightarrow \mathbf{SPD} \text{ for } t \rightarrow \infty$$

for fordelingsvektorerne.

λ_∞ : Den stabile vækstrate λ_∞ kan findes som den dominerende egenværdi for P , dvs som en rod i det karakteristiske polynomium, eller man kan bruge

$$P(\mathbf{SPD}) = \lambda_\infty \mathbf{SPD} \text{ eller } \lambda_\infty = \frac{(P\mathbf{SPD})^1 + \dots + (P\mathbf{SPD})^n}{1000}$$

hvis \mathbf{SPD} er kendt.

c_∞ : Tager man koordinatsummen på begge sider af den approximative ligning $\lambda_\infty^{-t} \mathbf{x}_t \approx c_\infty \mathbf{v}_\infty$ får man at

$$\lambda_\infty^{-t} X_t \rightarrow c_\infty (v_\infty^1 + \dots + v_\infty^n) \text{ for } t \rightarrow \infty$$

så c_∞ kan bestemmes som en grænseværdi.

Maple worksheet [Matrix models](#) beregner λ_∞ og \mathbf{SPD} ud fra populationsmatricen P . Programmet

- checker at det karakteristiske polynomium for P har n forskellige rødder og én dominerende rod (det er λ_∞)
- finder \mathbf{SPD} som grænseværdien for vektorerne \mathbf{y}_t (alle valgt sådan at summen af koordinaterne er 1000), $\mathbf{y}_0 = (1000, 0, \dots, 0)$ og $\mathbf{y}_{t+1} = \frac{1000}{(P\mathbf{y}_t)^1 + \dots + (P\mathbf{y}_t)^n} P\mathbf{y}_t$.

4.12. EKSEMPEL. I skov-eksemplet [1, p 43] er modellen

$$\begin{pmatrix} A_t \\ B_t \end{pmatrix} = P^t \begin{pmatrix} 10 \\ 990 \end{pmatrix} \text{ hvor } P = \begin{pmatrix} 0,9925 & 0,0125 \\ 0,0075 & 0,9875 \end{pmatrix} \text{ er populationsmatricen.}$$

Da

$$P \begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix} = 1 \begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix}, \quad P \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix} = 0,98 \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

er den dominerende egenværdi 1 og dens egenvektor er $\begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix}$. Matricen med egenvektorerne som søjler

$$S = \begin{pmatrix} 5 & 1 \\ 3 & -1 \end{pmatrix} \text{ er invertibel og den inverse matrix er } S^{-1} = \frac{1}{8} \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 3 & -5 \end{pmatrix}$$

Fordi

$$\begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} = S^{-1} \begin{pmatrix} 10 \\ 990 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 125 \\ -615 \end{pmatrix}$$

så kan modellen skrives

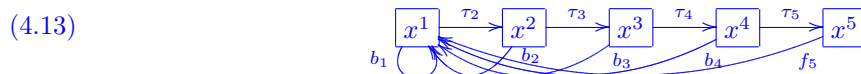
$$\begin{pmatrix} A_t \\ B_t \end{pmatrix} = 125 \cdot 1^t \begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix} - 615 \cdot 0,98^t \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

hvor $1^t = 1$ for alle t og $0,98^t \rightarrow 0$ for $t \rightarrow \infty$. Vi kan derfor tilnærme populationsvektoren

$$\begin{pmatrix} A_t \\ B_t \end{pmatrix} \approx 125 \begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 625 \\ 375 \end{pmatrix}$$

når t er stor. (Jeg vil gerne se [udregningerne](#) og en lille [film](#) der viser udviklingen i antal A - og B -træer.)

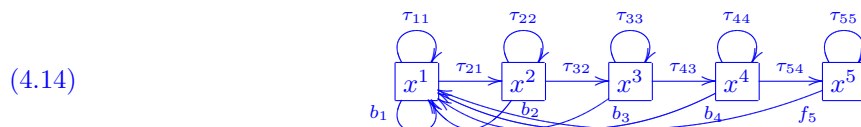
4.3. To specielle lineære multipopulationsmodeller. ² *Leslie modellen* med overlevelsesserater τ_2, \dots, τ_5 og fekunditetsrater (birth rates) b_1, \dots, b_5 har populationsgraf



og populationsmatrix

$$P = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & b_4 & b_5 \\ \tau_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tau_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tau_5 & 0 \end{pmatrix}$$

Usher modellen har populationsgraf



og populationsmatrix

$$P = \begin{pmatrix} b_1 + \tau_{11} & b_2 & b_3 & b_4 & b_5 \\ \tau_{21} & \tau_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tau_{32} & \tau_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_{43} & \tau_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tau_{54} & \tau_{55} \end{pmatrix}$$

4.15. Livstabel = Leslie matrix. Jeg vil her forklare hvad der sker i Livstabel øvelsen fra Populationsbiologi.

Leslie modeller er de simpleste multipopulationsmodeller. For at finde Leslie modellen observerer man populationen gennem et stykke tid og bestemmer dens *livstabel*.

Ved at følge livsudviklingen af 100 æg fra en spindemide kan vi bestemme midens *livstabel* (her et konstrueret eksempel). Livstabellen kan have to former.

- Den *absolutte livstabel*

uge nr i	antal levende n_i	antal æg e_i
1	100	2
2	80	10
3	50	120
4	30	5
5	10	2

viser antallet, n_i , af spindemider i live og hvor mange æg, e_i , $1 \leq i \leq 5$, de producerede i tidsenhed i , $1 \leq i \leq 5$. Dette er mest realistisk for en population under observation i et laboratorium.

- Den *relative livstabel*

uge nr i	overlevelsesserate τ_i	fekunditetsrate b_i
1		0,020
2	0,800	0,125
3	0,625	2,400
4	0,600	0,167
5	0,333	0,4000

viser de aldersafhængige overlevelsesserater $\tau_i = \frac{n_i}{n_{i-1}}$, $2 \leq i \leq 5$ og de aldersafhængige fekunditetsrater $b_i = \frac{e_i}{n_i}$, $1 \leq i \leq 5$. Det er som regel den eneste mulighed for en population i naturen. Der er ikke noget τ_1 i tabellen, men vi vedtager at $\tau_1 = 1$ (det gør formlerne nemmere at skrive op). Overlevelsesseraten

$$\ell_i = \tau_1 \cdots \tau_i = \frac{n_i}{n_1}, \quad 1 \leq i \leq n,$$

er den del af den oprindelige population stadig i live til tiden i , eller, med andre ord, sandsynligheden for at en mide bliver i uger gammel.

²Maple worksheet [Leslie models](#)

Sammenhængen mellem tallene, n_i og e_i , i den absolutte tabel og tallene, τ_i og b_i , i den relative tabel er

$$\begin{array}{ccccc} \tau_1 = 1 & \tau_2 = \frac{n_2}{n_1} & \tau_3 = \frac{n_3}{n_2} & \tau_4 = \frac{n_4}{n_3} & \tau_5 = \frac{n_5}{n_4} \\ b_1 = \frac{e_1}{n_1} & b_2 = \frac{e_2}{n_2} & b_3 = \frac{e_3}{n_3} & b_4 = \frac{e_4}{n_4} & b_5 = \frac{e_5}{n_5} \\ \frac{n_1}{n_1} = \ell_1 & \frac{n_2}{n_1} = \ell_2 & \frac{n_3}{n_1} = \ell_3 & \frac{n_4}{n_1} = \ell_4 & \frac{n_5}{n_1} = \ell_5 \\ \frac{e_1}{n_1} = b_1 \ell_1 & \frac{e_2}{n_1} = b_2 \ell_2 & \frac{e_3}{n_1} = b_3 \ell_3 & \frac{e_4}{n_1} = b_4 \ell_4 & \frac{e_5}{n_1} = b_5 \ell_5 \end{array}$$

Tallene i den absolutte livstabel bestemmer altså tallene i den relative livstabel, og tallene i den relative livstabel sammen med n_1 , populationens størrelse ved observationsperiodens start, bestemmer tallene i den absolutte livstabel.

Da vi nu kender overlevelsesserater og fekunditetsrater kan vi opskrive populationens Leslie matrix (4.3)

$$(4.16) \quad P = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & b_4 & b_5 \\ \tau_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tau_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tau_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tau_5 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{e_1}{n_1} & \frac{e_2}{n_2} & \frac{e_3}{n_3} & \frac{e_4}{n_4} & \frac{e_5}{n_5} \\ \frac{n_2}{n_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{n_3}{n_2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{n_4}{n_3} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{n_5}{n_4} & 0 \end{pmatrix}$$

Indgangene i Leslie matrixen er bare indgangene i den relative livstabel med overlevelsesseraterne skrevet lige under matrixens diagonal og fekunditetsraterne skrevet i den første række. I det konkrete (tænkte) eksempel bliver Leslie matrixen

$$P = \begin{pmatrix} \frac{2}{100} & \frac{10}{80} & \frac{120}{50} & \frac{5}{30} & \frac{2}{10} \\ \frac{80}{100} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{50}{80} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{30}{50} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{10}{30} & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0,020 & 0,125 & 2,400 & 0,167 & 0,400 \\ 0,800 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,625 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,600 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,333 & 0 \end{pmatrix}$$

Vi kan nu beregne den stabile vækstrate og den stabile aldersfordeling ved at finde den dominerende egen værdi og egenvektor i Leslie matrixen og derfor har vi brug for at kende det karakteristiske polynomium.

4.16. LEMMA (Karakteristisk polynomium for en Leslie matrix). *Det karakteristiske polynomium for Leslie matrixen P (4.16) i en model med N aldersklasser er $(-1)^N \chi(\lambda)$ hvor*

$$\chi(\lambda) = \lambda^N - \frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^N e_i \lambda^{N-i} \quad (\text{absolutte tal})$$

$$\chi(\lambda) = \lambda^N - \sum_{i=1}^N b_i \ell_i \lambda^{N-i} \quad (\text{relative tal})$$

Antag at $\chi(\lambda)$ har N rødder og at der er to positive fekunditetsrater lige efter hinanden. Da har $\chi(\lambda)$ netop én positiv rod, λ_∞ .

Den stabile vækstrate, λ_∞ , er den positive rod i polynomiet χ og

$$(n_1 \lambda_\infty^{N-1}, n_2 \lambda_\infty^{N-2}, \dots, n_{N-1} \lambda_\infty, n_N) \quad (\text{absolutte tal})$$

$$(\ell_1 \lambda_\infty^{N-1}, \ell_2 \lambda_\infty^{N-2}, \dots, \ell_{N-1} \lambda_\infty, \ell_N) \quad (\text{relative tal})$$

er den stabile populationsfordeling.

BEVIS. Matematikerne beviser de to formler for det karakteristiske polynomium ved induktion over matrixens størrelse og udvikling efter den sidste søjle. For positive λ er

$$\chi(\lambda) = 0 \iff \lambda^N = \frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^N e_i \lambda^{N-i} \iff n_1 \lambda^N = \sum_{i=1}^N e_i \lambda^{N-i} \iff n_1 = \sum_{i=1}^N e_i \lambda^{-i}$$

og da højresiden er en aftagende funktion af λ er der højst en løsning. På den anden side, så har ligningen $\chi(\lambda) = 0$ mindst en positiv løsning fordi $\chi(0) < 0$ (hvis mindst et af tallene e_1, \dots, e_N er positivt) og $\chi(\lambda) \rightarrow \infty$ for $\lambda \rightarrow \infty$. Ligningen $\chi(\lambda) = 0$ har altså præcis én positiv løsning, λ_∞ .

Vi viser nu at P opfylder betingelserne i Demografiens Hovedsætning hvis $\chi(\lambda)$ har N rødder og der er to positive fekunditetsrater lige efter hinanden.

Lad nu λ være en vilkårlig egenværdi forskellig fra λ_∞ . Så er $\lambda^N = \frac{1}{n_1} \sum e_i \lambda^{N-i}$ og

$$|\lambda^N| = \left| \frac{1}{n_1} \sum e_i \lambda^{N-i} \right| \leq \frac{1}{n_1} \sum e_i |\lambda^{N-i}|$$

og derfor er $\chi(|\lambda|) \leq 0$ så $\lambda_\infty \geq |\lambda|$. Hvis ulighedstegnet er skarpt, så er $\lambda_\infty > |\lambda|$. Ulighedstegnet er skarpt medmindre alle komplekse tal i $\{\lambda^{N-i} \mid e_i > 0\}$ er parallelle, endda positive multipla af hinanden. Hvis der er mindst to positive nabo-fekunditetsrater (eller nabo- e_i), er det kun muligt hvis λ er reel og positiv, hvilket strider mod $\lambda \neq \lambda_\infty$. Vi konkluderer, at hvis der er mindst to positive nabo-fekunditetsrater, så er $\lambda_\infty > |\lambda|$. Dvs at λ_∞ er den dominerende egenværdi. Leslie himself påstår uden begrundelse i sin [afhandling](#) fra 1945 at hvis der er mindst to positive nabo-fekunditetsrater (eller nabo- e_i), så har P en dominerende egenværdi.

En inspektion viser at de angivne vektorer er egenvektorer. □

Den generelle teori siger at bestanden vokser når $\chi(1) < 0$. Da

$$\chi(1) < 0 \iff 1 - \frac{1}{n_1} \sum e_i < 0 \iff \sum e_i > n_1$$

betyder det (surprise!) at bestanden vokser når den ægproduktionen per individ er større end 1.

I vores konkrete eksempel finder vi:

Den stabile vækstrate: den positive rod i det karakteristiske polynomium

$$100\chi(\lambda) = 100\lambda^5 - 2\lambda^4 - 10\lambda^3 - 120\lambda^2 - 5\lambda - 2$$

kan bestemmes (feks ved at få en computer til at tegne grafen) til $\lambda_1 = 1,12$

Den stabile aldersfordeling: enhver vektor parallel med egenvektoren

$$(100\lambda_1^4, 80\lambda_1^3, 50\lambda_1^2, 30\lambda_1, 10)$$

som feks $\mathbf{v}_1 = (42, 30, 17, 9, 3)$

Det kan også være interessant at beregne

Nettoreproduktionsraten: gennemsnitligt antal afkom produceret af et individ i hele levetiden

$$R_0 = \frac{2 + 10 + 120 + 5 + 2}{100} = \frac{139}{100} = 1,39$$

Generationstiden: gennemsnitlig alder af et individ når det får sit første afkom

$$T_c = \frac{1 \cdot 2 + 2 \cdot 10 + 3 \cdot 120 + 4 \cdot 5 + 5 \cdot 2}{2 + 10 + 120 + 5 + 2} = \frac{412}{139} = 2,96$$

Generelle formler for nettoreproduktionsraten og generationstiden for absolutte eller relative tal er

$$R_0 = \frac{\sum e_i}{n_1} = \frac{n_1 \chi(1) - n_1}{n_1} = \chi(1) - 1 \qquad R_0 = \sum \frac{e_i}{n_1} = \sum \frac{e_i}{n_i} \frac{n_i}{n_1} = \sum b_i \ell_i$$

$$T_c = \frac{\sum i e_i}{\sum e_i} \qquad T_c = \frac{\sum i e_i / n_1}{\sum e_i / n_1} = \frac{\sum i b_i \ell_i}{\sum b_i \ell_i} = \frac{\sum i b_i \ell_i}{R_0}$$

4.17. EKSEMPEL. Maple worksheet [Leslie models](#) beregner de karakteristiske tal for en Leslie modellen. Kører man programmet på den absolutte livstabel for spindemiderne får man output:

```

Leslie model with
5
age groups
Fecundity vector
[1  1 12  1  1]
[--, -, --, -, -]
[50 8 5  6  5]
Survival vector
[4  5  3  1]
[-, -, -, -]
[5  8  5  3]
Stable growth rate
1.118029163
Doubling time
6.212807788
Stable distribution
[417, 298, 167, 89, 26]

```

Reproduction rate
1.390000000
Generation time
2.964028777

Kører man programmet på den relative livstabel [Table 5](#) for den brune rotte *Rattus norvegicus* fås:

Leslie model with
21
age groups
Fecundity vector
[0, 0, 0.3964, 1.4939, 2.1777, 2.5250, 2.6282, 2.6749, 2.6018, 2.4419, 2.1865,
1.9044, 1.7259, 1.4918, 1.2415, 0.9522, 0.7141, 0.4618, 0.2518, 0.0901,
0.0035]
Survival vector
[0.94697, 0.99665, 0.99926, 0.99899, 0.99863, 0.99817, 0.99753, 0.99667,
0.99553, 0.99399, 0.99196, 0.98926, 0.98572, 0.98107, 0.97511, 0.96748,
0.95797, 0.94631, 0.93247, 0.91649]
Stable growth rate
1.562482863
Doubling time
1.553180030
Stable distribution
[373, 226, 144, 92, 59, 37, 24, 15, 9, 6, 3, 2, 1, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0]
Reproduction rate
25.66055342
Generation time
9.594817897

[Google search](#) på matrix population model. [Google search](#) på Leslie model.

[Google search](#) på Leslie matrix. [Google search](#) på life table.

4.16. Lineær multipopulationsmodel med immigration. Multipopulationsmodellen

$$\mathbf{x}_{t+1} = P\mathbf{x}_t + \mathbf{b}$$

hvor \mathbf{b} er en fast vektor kan beskrive en lineær multipopulation hvor der i hver tidsenhed tilføres eller fjernes individer. Hvis matricen $I - P$ er invertibel, så er der præcis en ligevægt, nemlig

$$\mathbf{x}^* = (I - P)^{-1}\mathbf{b}$$

Ligevægten er stabil hvis $|\lambda| < 1$ alle egenverdier λ for P og den er ustabil hvis en af egenverdierne $|\lambda| > 1$. Det betyder at en lineært *aftagende* population $\mathbf{x}_{t+1} = P\mathbf{x}_t$ kan bringes i stabil ligevægt ved at tilføre bestanden nye individer, hvis der findes en vektor $\mathbf{b} \geq 0$ så $(I - P)^{-1}\mathbf{b} \geq 0$. En lineært *voksende* population $\mathbf{x}_{t+1} = P\mathbf{x}_t$ kan bringes i en ustabil ligevægt ved at fjerne nogle individer hvis der findes en vektor $\mathbf{b} \leq 0$ sådan at $(I - P)^{-1}\mathbf{b} \geq 0$.

5. Ikke-lineære multipopulationsmodeller

Ikke-lineære multipopulationsmodeller er multipopulationsmodeller hvor *fremskrivningsfunktionen* F ikke længere er en matrix men en mere kompliceret funktion. Vi vil analysere nogle eksempler på ikke-lineære 2-populationsmodeller ved at

- finde modellens ligevægte
- bestemme ligevægtens stabilitet
- undersøge hvordan ligevægtene og deres stabilitet afhænger af modellens parametre

Vi vil specielt se på modeller for interaktion mellem bytte- og rovdyr og for konkurrence mellem to arter.

5.1. Ligevægte og linearisering. En generel 2-populationsmodel har formen

$$\begin{pmatrix} P_{t+1} \\ Q_{t+1} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} P_t \\ Q_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(P_t, Q_t) \\ F_2(P_t, Q_t) \end{pmatrix}$$

hvor $F = \begin{pmatrix} F_1 \\ F_2 \end{pmatrix}$ er en funktion som afhænger af to koordinater, P og Q , og hvis output også har to koordinater, $F_1(P, Q)$ og $F_2(P, Q)$. Væksten af F i punktet (P, Q) er vektoren

$$\Delta F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1(P, Q) - P \\ F_2(P, Q) - Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Delta F_1(P, Q) \\ \Delta F_2(P, Q) \end{pmatrix}$$

fra (P, Q) til $F(P, Q)$. Funktionalmatricen for F i punktet (P, Q) er

$$DF \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial P}(P^*, Q^*) & \frac{\partial F_1}{\partial Q}(P^*, Q^*) \\ \frac{\partial F_2}{\partial P}(P^*, Q^*) & \frac{\partial F_2}{\partial Q}(P^*, Q^*) \end{pmatrix} = I + D(\Delta F) \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix}$$

5.1. DEFINITION. Hvis

$$F \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} \text{ eller } \Delta F \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

så siger vi at (P^*, Q^*) er en **ligevægt** for modellen. Ligevægten (P^*, Q^*) er **stabil** hvis

$$\left| F \left(\begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right) - \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} \right| < \left| \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right|$$

og **ustabil** hvis

$$\left| F \left(\begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right) - \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} \right| > \left| \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right|$$

når p og q er tæt ved 0. Ligevægten (P^*, Q^*) er et **saddelpunkt** hvis der gælder $<$ for nogle (p, q) og $>$ for andre.

En ligevægt er

stabil: hvis F -baner i nærheden af ligevægten nærmer sig til ligevægten,

ustabil: hvis F -baner i nærheden af ligevægten fjerner sig fra ligevægten,

saddelpunkt: hvis nogle F -baner i nærheden af ligevægten nærmer sig og andre fjerner sig

Hvordan kan man afgøre om en ligevægt er stabil, ustabil eller et saddelpunkt?

5.2. SÆTNING (Linearisering). Antag at (P^*, Q^*) er et ligevægtpunkt for modellen $F(P, Q)$. Så er

$$F \left(\begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right) \approx \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + DF \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix}$$

når (p, q) er tæt ved $(0, 0)$. Derfor gælder

$|\lambda_1| < 1, |\lambda_2| < 1$: så er (P^*, Q^*) et stabilt ligevægtpunkt

$|\lambda_1| < 1, |\lambda_2| > 1$: så er (P^*, Q^*) et saddelpunkt

$|\lambda_1| > 1, |\lambda_2| > 1$: så er (P^*, Q^*) et ustabilt ligevægtpunkt

hvor λ_1 og λ_2 er egenverdierne for matricen af partielle afledede.

BEVIS. Den approximative formel er blot den 2-dimensionale udgave af den formel som i det 1-dimensionale tilfælde siger at en funktion lokalt kan approximeres med sin tangent. Vi har nu fået erstattet den (muligvis) ikke-lineære model med en approximativ lineær model. Approximationen giver at banen nær ligevægten er bestemt ved

$$F^t \left(\begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} \right) \approx \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + DF \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix}^t \begin{pmatrix} p \\ q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P^* \\ Q^* \end{pmatrix} + \lambda_1^t \mathbf{v}_1 + \lambda_2^t \mathbf{v}_2$$

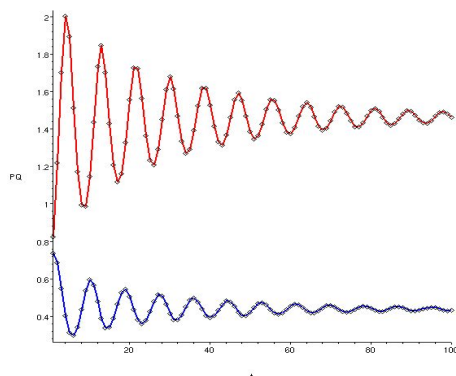
hvor \mathbf{v}_1 og \mathbf{v}_2 er egenvektorer som i Observation 4.7. Dette beviser påstanden i sætningen. \square

5.2. Interaktion mellem bytte- og rovdyr. Vi betragter en population af byttedyr, P , der lever i samme miljø som en population af rovdyr, Q . Ligningerne i Lotka–Volterra³ modellen⁴ er

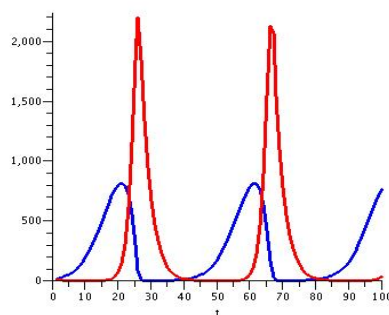
$$F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1+r(1-P/K))P - sPQ \\ (1-u)Q + vPQ \end{pmatrix} \quad \text{eller} \quad \Delta F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r(1-P/K)P - sPQ \\ -uQ + vPQ \end{pmatrix}$$

Vi antager at hvis de to arter var isolerede fra hinanden så ville bestanden af byttedyr vokse logistisk mod sin bærekapacitet, mens rovdyrene ville uddø exponentielt. Men hvis de to arter kommer i kontakt, så vil det have en negativ indflydelse på væksten af byttedyrene og en positiv indvirkning på væksten af rovdyrene. De fem parametre i modellen kan fortolkes som

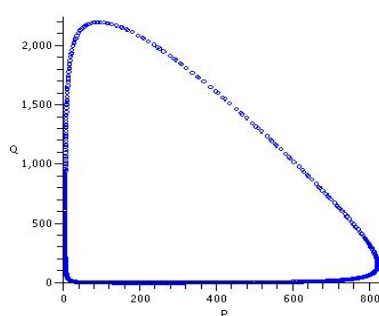
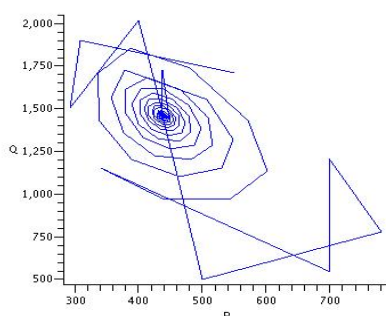
- K er byttedyrenes bærekapacitet
- r er byttedyrenes vækstrate
- s er byttedyrenes sårbarhed overfor angreb fra rovdyrene
- u er rovdyrenes dødsrate
- v er rovdyrenes effektivitet



Konvergerende bane



Cirkulær bane



På figuren ses graferne for P og Q i nogle konkrete taleksempler; øverst et *tidsplot* og nederst et *faseplot*. Det er karakteristisk at populationerne tilsyneladende svinger, lidt forskudt, dæmpet ind mod eller udæmpet omkring en ligevægt. Konkrete eksempler kan være den klassiske hare/los dynamik fra Hudson Bay eller måske plante/lemming dynamik. Der kan sandsynligvis også være kaotiske baner. Så vidt jeg ved, findes der ingen systematisk definitiv undersøgelse af dynamikken i Lotka–Volterra modellerne. Jeg kan ikke forklare de cykliske baner. (Men de kunne tænkes at være stabile cykler påvist af May 1972 [13] som reaktion på 'paradox of enrichment' fra Rosenzweig 1971. Se også [6] Gilpin 1972 med bidrag til en systematisk undersøgelse af bytte-rovdyr modeller.) Her er en film der viser dynamikken i en konvergerende Lotka–Volterra model.

Vi vil nu bestemme modellens ligevægte.

Modellens *vækstfelt* fås ved at tegne en pil fra ethvert punkt (P, Q) i PQ -planen (faseplanen) til $F(P, Q)$. (Pilen repræsenterer vektoren $\Delta F(P, Q) = (\Delta P, \Delta Q)$.) Man finder populationsbanerne ved at hoppe fra pilespids til pilespids.

Modellens *retningsfelt* fås ved at tegne en pil, retningsvektoren, af længde 1 fra ethvert punkt (P, Q) i PQ -planen (faseplanen) i retning mod $F(P, Q)$. Retningsfeltet fås ud af vækstfeltet ved at normere alle pile så de får en fast længde.

³ Alfred J. Lotka 1880–1949, Vito Volterra 1860–1940

⁴Maple worksheet [Lotka–Volterra models](#)

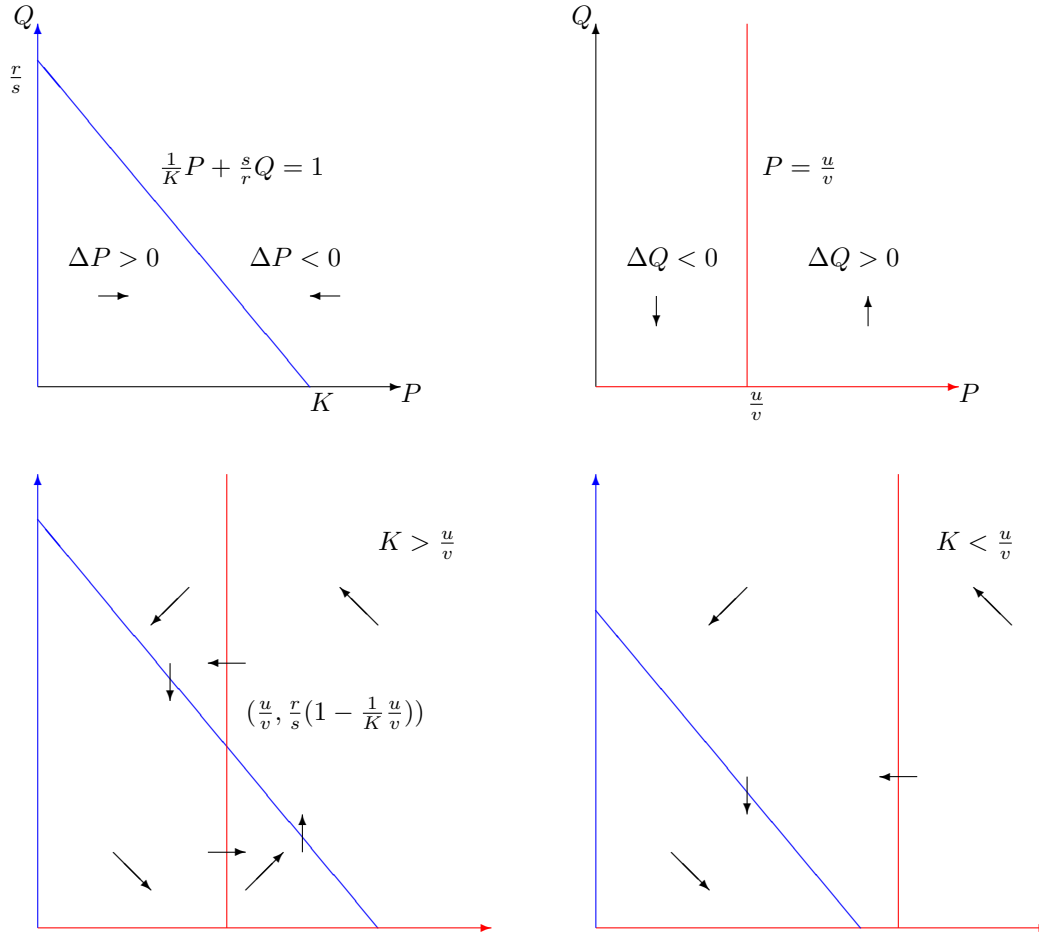


TABLE 1. Retningsfelt i Lotka-Volterra modellen

Hvis (P, Q) ligger på nulvækstkurven $\Delta P = 0$ for P , så er retningsvektoren lodret, og hvis (P, Q) ligger på nulvækstkurven $\Delta Q = 0$ for Q , så er retningsvektoren vandret. Ligevægtpunkterne (P^*, Q^*) er skæringspunkterne mellem en nulvækstkurve for P og en nulvækstkurve for Q . For Lotka-Volterra modellen er nulvækstkurverne for P de rette linjer $P = 0$, som er Q -aksen, og den skrå linje $\frac{1}{K}P + \frac{s}{r}Q = 1$, og nulvækstkurverne for Q er de rette linjer $Q = 0$, som er P -aksen, og den lodrette linje $P = \frac{u}{v}$. Ligevægtpunkterne er derfor (se Tabel 1)

$$K > \frac{u}{v}: (0, 0), (K, 0), \text{ og } \left(\frac{u}{v}, \frac{r}{s}\left(1 - \frac{1}{K}\frac{u}{v}\right)\right)$$

$$K < \frac{u}{v}: (0, 0) \text{ og } (K, 0),$$

Disse beregninger fører til den, måske overraskende, indsigt at byttedyrenes ligevægt $P^* = \frac{u}{v}$ er uafhængig af byttedyrenes egen vækstrate, sårbarhed eller bærekapacitet, men alene afhænger af rovdirenes dødsrate og effektivitet.

Funktionalmatricerne i det tre ligevægte $(0, 0)$, $(K, 0)$ og $(\frac{u}{v}, \frac{r}{s}(1 - \frac{1}{K}\frac{u}{v}))$ er

$$\begin{pmatrix} 1+r & 0 \\ 0 & 1-u \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} -r+1 & sK \\ 0 & 1+vK-u \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} 1 - \frac{r}{K}\frac{u}{v} & -s\frac{u}{v} \\ \frac{r}{s}(v - \frac{u}{K}) & 1 \end{pmatrix}$$

Lad os antage at $0 < r < 2$, $0 < u < 2$ og $Kv > u$. Egenverdierne i $(0, 0)$ er $1+r$ og $1-u$, så da $1+r > 1$ og $-1 < 1-u < 1$, er $(0, 0)$ et saddepunkt. Egenverdierne i $(K, 0)$ er $-r+1$ og $1+vK-u$, så da $-1 < -r+1 < 1$ og $1+vK-u > 1$ er også $(K, 0)$ et saddepunkt. Den tredje ligevægt er mere tricky. Determinanten af funktionalmatricen er $1+ru - \frac{r}{K}\frac{u}{v}(1+u)$. En lille overvejelse giver at det karakteristiske polynomium har to komplekse egenverdier der er hinandens konjugerede, λ og $\bar{\lambda}$. Derfor er $\lambda\bar{\lambda} = |\lambda|^2$ lig med determinanten og egenverdiernes absolutte værdi er

$$|\lambda| = \sqrt{1+ru - \frac{r}{K}\frac{u}{v}(1+u)}$$

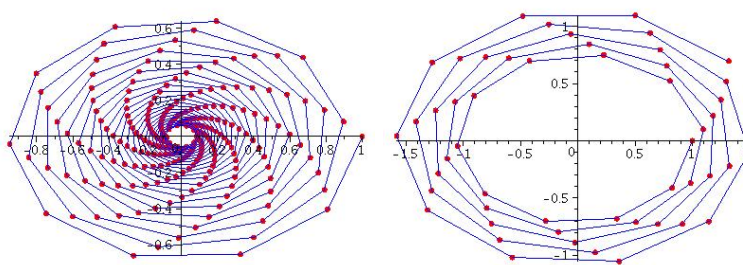


FIGURE 2. Stabil og ustabil ligevægt med komplekse egenverdier

Ligevægten er stabil når dette positive tal er < 1 og derfor gælder

$$\text{Ligevægten er stabil} \iff ru - \frac{r}{K} \frac{u}{v} (1+u) < 0 \iff 1 - \frac{1}{Kv} (1+u) < 0 \iff Kv < 1+u$$

Når ligevægten er stabil bliver banerne i nærheden af ligevægtpunktet indgående spiraler som forklaret i Observation 5.3. Hvis K bliver stor, bliver ligevægten ustabil fordi $|\lambda| \rightarrow \sqrt{1+ru}$ for $K \rightarrow \infty$. Banerne i nærheden af ligevægtpunktet bliver udgående spiraler. Dette er kendt som 'paradox of enrichment' [16] (Rosenzweig 1971).

5.3. OBSERVATION. ⁵ Antag at matricen

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

har en egen værdi λ som ikke er et reelt tal, men er et komplekst tal. Så er også $\bar{\lambda}$ en egen værdi. Da er $\det(A) = \lambda \bar{\lambda} = |\lambda|^2$ positiv. Antag at $\det(A) = 1$. Så er $\lambda = \cos \theta + i \sin \theta$ for en vinkel $\theta \in [0, 2\pi[$. Lad $(x_1 + iy_1, x_2 + iy_2)$ være en egenvektor for λ . Så er $(x_1 - iy_1, x_2 - iy_2)$ en egenvektor for $\bar{\lambda}$. Ved at sammenligne første søjle på begge sider af ligningen

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 + iy_1 & x_1 - iy_1 \\ x_2 + iy_2 & x_2 - iy_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1 + iy_1 & x_1 - iy_1 \\ x_2 + iy_2 & x_2 - iy_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \theta + i \sin \theta & 0 \\ 0 & \cos \theta - i \sin \theta \end{pmatrix}$$

får vi

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} T = T R_\theta, \quad R_\theta = \begin{pmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix}, \quad T = \begin{pmatrix} x_1 & y_1 \\ x_2 & y_2 \end{pmatrix}$$

Vi vil gerne bestemme A -banen $\mathbf{x}_t = A^t \mathbf{x}_0$ gennem en vektor \mathbf{x}_0 . Sæt $\mathbf{y}_t = T^{-1} \mathbf{x}_t$. Da

$$\mathbf{y}_t = T^{-1} \mathbf{x}_t = T^{-1} A^t \mathbf{x}_0 = T^{-1} A^t T \mathbf{y}_0 = R_\theta^t \mathbf{y}_0 = R_{t\theta} \mathbf{y}_0$$

løber banen \mathbf{y}_t på en cirkel. A -banen \mathbf{x}_t køber derfor på en ellipse. Hvis A har determinant > 1 bliver banen en udgående spiral og hvis A har determinant < 1 bliver banen en indgående spiral.

5.3. Variationer af Lotka–Volterra modellen. Funktionen $P \rightarrow \frac{LP}{L+P}$ er $\leq P$ og vokser fra værdien 0 ved $P = 0$ mod værdien L når P er meget stor. Denne variant af Lotka–Volterra modellen

$$\Delta F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rP(1 - P/K) - sQ \frac{LP}{L+P} \\ -uQ + vQ \frac{LP}{L+P} \end{pmatrix}$$

bygger på den ekstra antagelse at der er en maksimal grænse, L , for hvor mange byttedyr rovdyrene kan drage nytte af.

En anden variant

$$\Delta F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rP(1 - P/K) - sP\sqrt{Q} \\ -uQ + vP\sqrt{Q} \end{pmatrix}$$

udtrykker en anden form for interaktionen mellem bytte- og rovdyr.

[Google search](#) på Lotka Volterra model. [Google search](#) på Predator-Prey Models.

⁵Maple worksheet [2-dimensional equilibria](#)

5.4. Interspecifik konkurrence. Vi betagter to populationer der konkurrerer om de samme resurser sådan at tilstedeværelse af den ene art har en negativ indflydelse på den anden art [18, Chapter 13]. En model⁶ er

$$\Delta F \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rP(1 - \frac{P+sQ}{K_P}) \\ uQ(1 - \frac{vP+Q}{K_Q}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rP(1 - \frac{1}{K_P}P - \frac{s}{K_P}Q) \\ sQ(1 - \frac{v}{K_Q}P - \frac{1}{K_Q}Q) \end{pmatrix}$$

hvor parametrene kan fortolkes som

- r og u er per capita vækstraterne for art P og Q
- s og v er konkurrenceparametre

Konkurrenceparameteren s er effekten på art P fra art Q og v er effekten på art Q fra art P . Det kan f.eks. være en stor plante som konkurrerer med en lille plante om adgang til lys. Da relationen ikke er symmetrisk, er s og v ikke nødvendigvis ens.

En omhyggelig analyse som i Figur 3 af vækstfeltet $\Delta F(P, Q)$ og nulvækstkurverne for de to arter

$$\Delta F_1(P, Q) = 0 \iff P = 0 \text{ eller } P + sQ = K_P$$

$$\Delta F_2(P, Q) = 0 \iff Q = 0 \text{ eller } vP + Q = K_Q$$

viser at der er fire ligevægte

$$(0, 0), \quad (K_P, 0), \quad (0, K_Q), \quad \left(\frac{K_P - sK_Q}{1 - sv}, \frac{K_Q - vK_P}{1 - sv} \right)$$

hvor den sidste kun er relevant når koordinaterne er ≥ 0 .

Funktionalmatricen

$$D(\Delta F) \begin{pmatrix} P \\ Q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r(1 - \frac{2P+sQ}{K_P}) & -rs\frac{P}{K_P} \\ -uv\frac{Q}{K_Q} & u(1 - \frac{vP+2Q}{K_Q}) \end{pmatrix}$$

har følgende værdier i de tre ligevægte $(0, 0)$, $(K_P, 0)$ og $(0, K_Q)$

$$\begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & u \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} -r & -rs \\ 0 & \frac{u}{K_Q}(K_Q - vK_P) \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \frac{r}{K_P}(K_P - sK_Q) & 0 \\ -uv & -u \end{pmatrix}$$

Lad os antage at $K_P > 0$, $K_Q > 0$, $0 < r < 2$ og $0 < u < 2$. Vi ser at $(0, 0)$ er ustabil, at

$$\begin{aligned} (K_P, 0) \text{ er stabil} &\iff -2 < \frac{u}{K_Q}(K_Q - vK_P) < 0 \iff 0 < u(vK_P - K_Q) < 2K_Q \\ &\iff K_Q < vK_P < (1 + \frac{2}{u})K_Q \end{aligned}$$

og, tilsvarende, at $(0, K_Q)$ er stabil præcis når $K_P < sK_Q < (1 + \frac{2}{r})K_P$. Funktionalmatricen i det fjerde ligevægtspunkt er

$$\frac{1}{1 - sv} \begin{pmatrix} \frac{r}{K_P}(sK_Q - K_P) & s\frac{r}{K_P}(sK_Q - K_P) \\ u\frac{u}{K_Q}(vK_P - K_Q) & \frac{u}{K_Q}(vK_P - K_Q) \end{pmatrix} = \frac{1}{1 - sv} \begin{pmatrix} \frac{sK_Q}{K_P} - 1 & 0 \\ 0 & \frac{vK_P}{K_Q} - 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} r & rs \\ uv & u \end{pmatrix}$$

så egenvektorerne er løsninger til

$$\begin{pmatrix} r & rs \\ uv & u \end{pmatrix} \mathbf{v} = \lambda \begin{pmatrix} \frac{K_P}{sK_Q - K_P} & 0 \\ 0 & \frac{K_Q}{vK_P - K_Q} \end{pmatrix} \mathbf{v}$$

men det fører for vidt at undersøge stabilitet her.

Det giver fire kvalitativt forskellige former

$K_P < sK_Q$, $K_Q > vK_P$: Q -arten vinder, $(0, K_Q)$ er en stabil ligevægt når $sK_Q < (1 + \frac{2}{r})K_P$

$K_P > sK_Q$, $K_Q < vK_P$: P -arten vinder, $(K_P, 0)$ er en stabil ligevægt når $vK_P < (1 + \frac{2}{u})K_Q$

$K_P < sK_Q$, $K_Q < vK_P$: Den ene art vil udkonkurrere den anden, afhængigt af udgangsposition

$K_P > sK_Q$, $K_Q > vK_P$: Begge arter overlever, $(\frac{K_P - sK_Q}{1 - sv}, \frac{K_Q - vK_P}{1 - sv})$ er en ligevægt

for interspecifik konkurrence.

Hvordan kan man fortolke modellens konklusioner? Lad os sige at en art er en stærk (svag) interspecifik konkurrent hvis dens vækst begrænser den anden art mere (mindre) end den begrænser sin egen art. Det betyder at P er en stærk (svag) interspecifik konkurrent hvis $1/K_P < v/K_Q$ ($1/K_P > v/K_Q$). I det første tilfælde, $1/K_Q > s/K_P$ og $v/K_Q < 1/K_P$, er Q en stærk og P en svag interspecifik konkurrent. I dette tilfælde vil Q dominere. I det tredje tilfælde, er begge arter stærke interspecifikke konkurrenter og de to arter kan ikke sameksistere. Sameksistens er kun mulig når $1/K_P > v/K_Q$ og $1/K_Q > s/K_P$,

⁶Maple worksheet [Interspecific competition models](#)

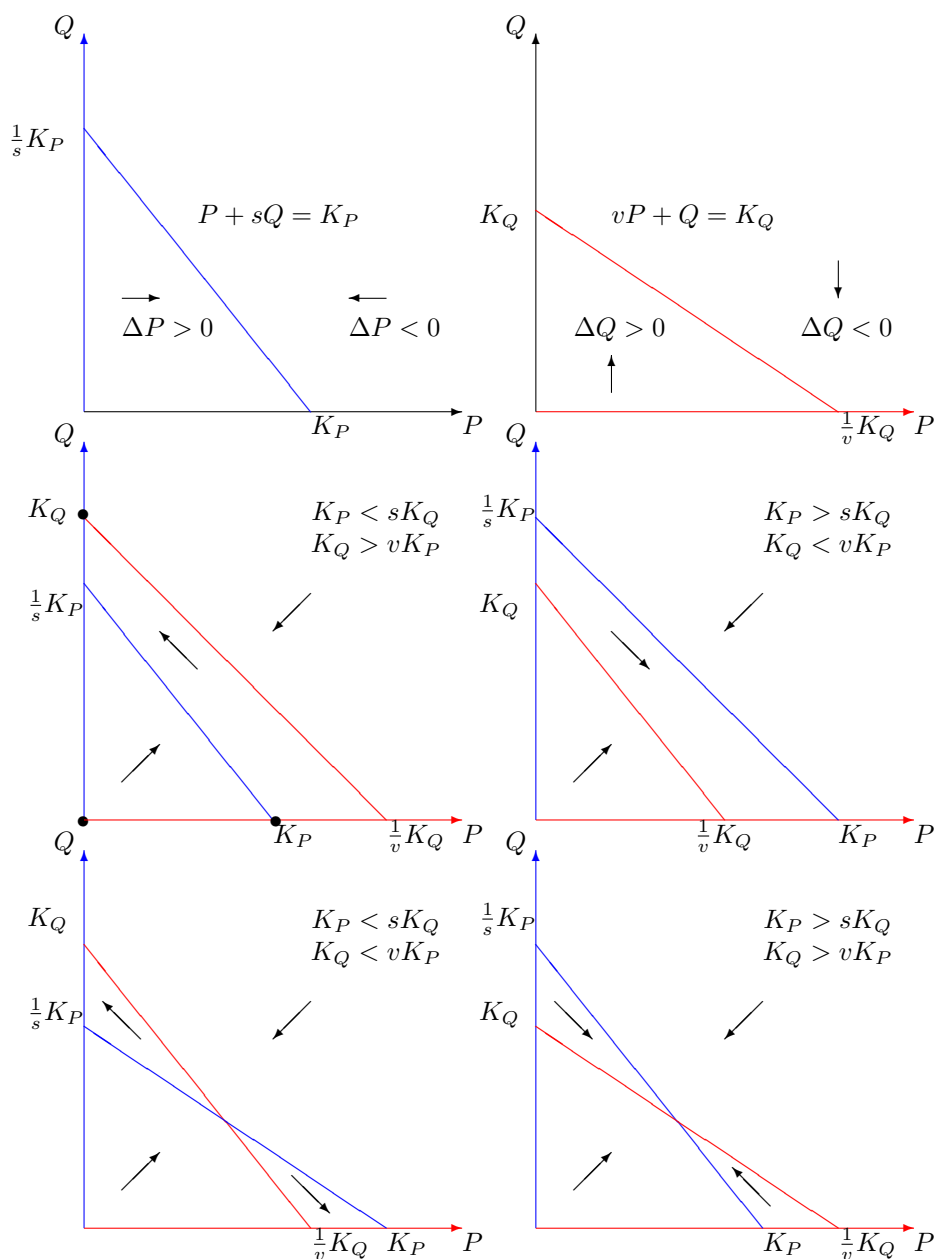


TABLE 2. Retningsfelt for interspecifik konkurrence

dvs begge arter er svage interspecifikke konkurrenter, den interspecifikke konkurrence er svagere end den intraspecifikke konkurrence.

Efter en smule omredigering er

$$\Delta P_1 = \frac{r_1}{K_1} P_1 (K_1 - (P_1 + c_{12} P_2))$$

$$\Delta P_2 = \frac{r_2}{K_2} P_2 (K_2 - (c_{21} P_1 + P_2))$$

modellen for interspecifik konkurrence mellem to arter. Her er c_{12} positiv fordi tilstedeværelse af art 2 nedsætter væksten af art 1. Men hvis tilstedeværelse af art 2 forøger væksten af art 1 skal c_{12} være negativ.

Den generelle model for interaktion mellem S arter med bærekapaciteter K_1, \dots, K_S og logistiske vækstrater r_1, \dots, r_S er

$$\Delta P_i = \frac{r_i}{K_i} (K_i - \sum_{j=1}^S c_{ij} P_j), \quad 1 \leq i \leq S$$

hvor $c_{ii} = 1$ og c_{ij} for $i \neq j$ oversætter art j til art i .

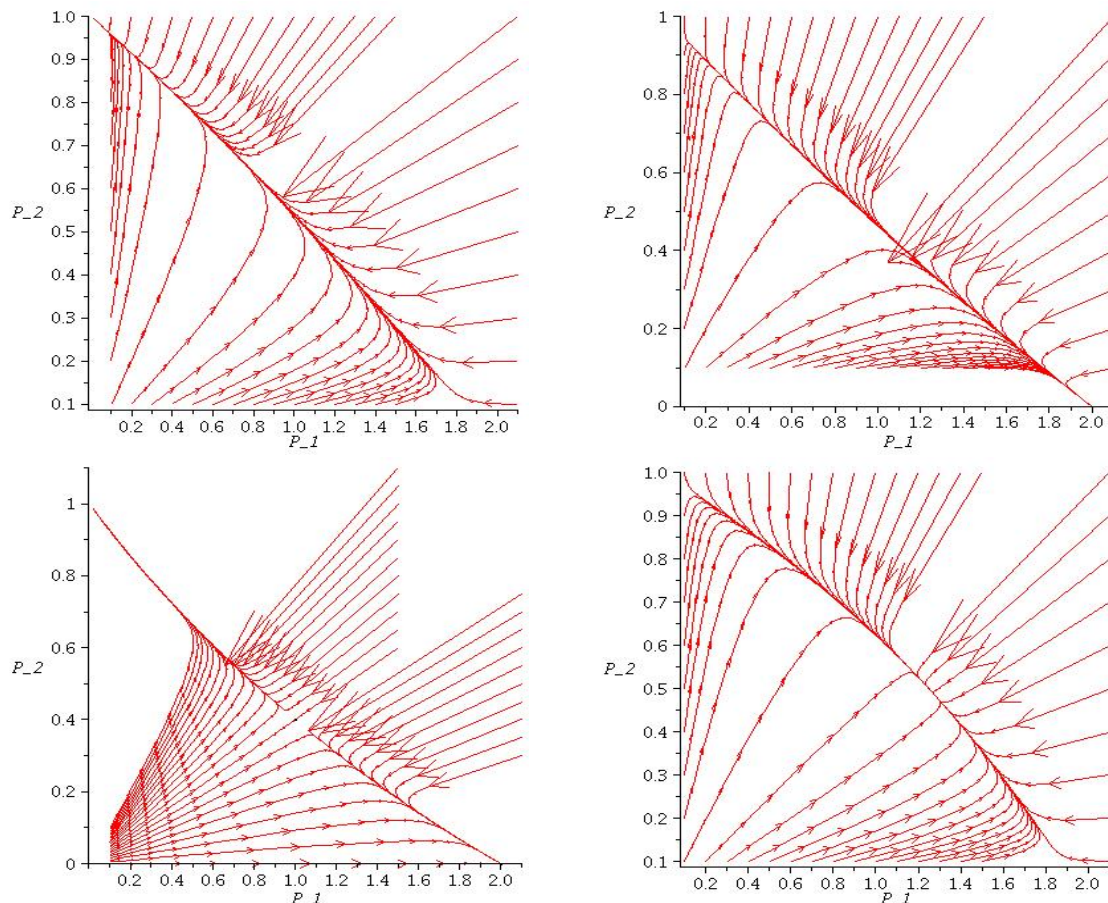


FIGURE 3. Populationsbaner i interspecifik konkurrence

5.4. EKSEMPEL (Glasser niche model [7]). Antag at en organisme er afhængig af en resurse som findes i (konstant) mængde A og at artens per capita forbrug af denne resurse er α . Det virker rimeligt at sætte artens bærekapacitet til $K = A/\alpha$. Logistik vækstmodel siger at væksten

$$\Delta P = rP(1 - P/K) = rP \frac{A - \alpha P}{A} = r \frac{P}{A} (A - \alpha P)$$

er proportional med den uforbrugte del $\frac{1}{A}(A - \alpha P)$ af resursen.

Lad os nu sige at én art udnytter T resurser som findes i mængder A_1, \dots, A_T og per capita forbrugt af hver resurse er $\alpha_1, \dots, \alpha_T$. Lad P stå for hele populationens størrelse, og lad P_j , $1 \leq j \leq T$, være antallet af individer i populationen som udnytter resurse j . Så er $P = \sum_{j=1}^T P_j$. Som vi lige har set, er væksten i den j te delpopulation $\Delta P_j = r \frac{P_j}{A_j} (A_j - \alpha P_j)$, og væksten i hele populationen

$$\Delta P = \sum_{j=1}^T \Delta P_j = r \sum_{j=1}^T \frac{P_j}{A_j} (A_j - \alpha P_j)$$

er summen af væksten i hver af de T delpopulationer.

Antag nu at S arter P_1, \dots, P_S udnytter T resurser som findes i mængde A_1, \dots, A_T . Lad P_{ij} være antallet af individer af art i som benytter resurse j og lad α_{kj} være per capita forbrugt. Den uforbrugte del af resurse j er

$$\frac{1}{A_j} (A_j - \sum_{k=1}^S \alpha_{kj} P_{kj})$$

så væksten af den j te delpopulation af den i te art er

$$\Delta P_{ij} = r_i \frac{P_{ij}}{A_j} (A_j - \sum_{k=1}^S \alpha_{kj} P_{kj})$$

og væksten for hele art i er

$$\Delta P_i = r_i \sum_{j=1}^T \frac{P_{ij}}{A_j} (A_j - \sum_{k=1}^S \alpha_{kj} P_{kj})$$

da den totale population af art i er $P_i = \sum_{j=1}^T P_{ij}$.

5.5. EKSEMPEL (Ovaskainen–Hanski metapopulation model [14]).⁷ Vi skal her se en videreudvikling af Levins' metapopulations model fra Eksempel 7.7. Problemet er at vurdere overlevelsesmulighederne for en dyre- eller planteart som lever i et landskab med fragmenterede delpopulationer som i ugleøvelsen fra Populationsbiologi.

Spredt i landskabet ligger n vandhuller. Lad K_i , $1 \leq i \leq n$, være bærekapaciteten af vandhul nummer i og lad d_{ij} være afstanden mellem vandhullerne med numre i og j . Lad P_i stå for antallet af salamandre i vandhul i . Systemets tilstand rapporteres ved metapopulationsvektoren $P = (P_1, \dots, P_n)$, som angiver antallet af salamandre i samtlige n vandhuller. Denne metapopulationsmodel [14, Section 3] siger at ændringen i antallet af salamandre i det i te vandhul er

$$\Delta F_i(P) = -\frac{e}{K_i^2} P_i + c(1 - P_i/K_i) \sum_{j \neq i} a^{-d_{ij}} P_j$$

hvor $e > 0$ er en extinktions-, $c > 0$ er en kolonisations-, og $a > 1$ er en spredningsparameter. Er a stor har salamandrene let ved at vandre, er a lille er det svært for dem. Den generelle extinktionsparameter e bliver divideret med K_i^2 fordi store populationer er mindre tilbøjelige til at uddø – og fordi netop K_i^2 giver en pæn model ☺). I Levins' model behandles alle delpopulationer ens. Her prøver vi at medregne bærekapaciteten i hver delpopulation samt hvor godt delpopulationerne er forbundet i netværket.

Den symmetriske positive $(n \times n)$ -matrix M med indgange

$$M_{ij} = \begin{cases} K_i K_j a^{-d_{ij}} & i \neq j \\ 0 & i = j \end{cases}$$

kaldes for landskabsmatrixen. Metapopulationskapaciteten λ defineres til at være den dominerende egen-værdi for landskabsmatrixen.

Skriver vi p_i for P_i/K_i , så er en ligevægt for denne model er en løsning (P_1, \dots, P_n) til

$$\frac{e}{c} \begin{pmatrix} \frac{p_1}{1-p_1} \\ \vdots \\ \frac{p_n}{1-p_n} \end{pmatrix} = M \begin{pmatrix} p_1 \\ \vdots \\ p_n \end{pmatrix}$$

Vi har nemlig

$$\begin{aligned} \Delta F_i(P) = 0 &\iff \frac{e}{K_i^2} P_i = c(1 - P_i/K_i) \sum_{j \neq i} a^{-d_{ij}} P_j \\ &\iff \frac{e}{K_i} p_i = c(1 - p_i) \sum_{j \neq i} a^{-d_{ij}} K_j p_j \\ &\iff e p_i = c(1 - p_i) \sum_{j \neq i} a^{-d_{ij}} K_i K_j p_j \\ &\iff \frac{e}{c} \frac{p_i}{1 - p_i} = \sum_{j \neq i} a^{-d_{ij}} K_i K_j p_j \end{aligned}$$

Punktet $(0, \dots, 0)$ er en (uinteressant) ligevægt. Den matematiske teori siger at der er en *positiv* ligevægt netop hvis $e \leq c\lambda$. (Der findes ingen information om ligevægtens placering eller stabilitet.)

Lad $M\langle -i \rangle$ være landskabsmatrixen hvor det i te vandhul er blevet fjernet fra modellen og lad λ_i^- være metapopulationskapaciteten for $M\langle -i \rangle$. Den i te metapopulationsværdi

$$V_i = \frac{\lambda - \lambda_i^-}{\lambda}$$

et mål for hvor betydningen af det i te vandhul i metapopulationen. Tilsvarende kunne man tænke sig at udvide metapopulationen med et nyt vandhul. Lader vi λ^+ være metapopulationskapaciteten for det udvidede netværk, så er

$$\frac{\lambda^+ - \lambda}{\lambda}$$

⁷Maple worksheet [Metapopulation models](#)

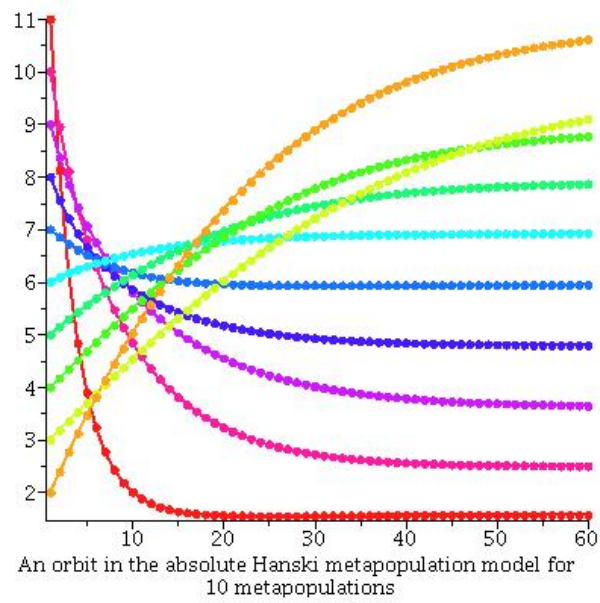


FIGURE 4. Populationsbaner i metapopulationsmodel

et mål for værdien af det nye vandhul for salamanderpopulationen.

[Google search](#) på interspecific competition.

[Google search](#) på metapopulation models.

Epidemi modeller

Dette kapitel handler om matematiske modeller, specielle ikke-lineære multipopulationsmodeller, for udviklingen af epidemier og epizootier.

1. SIR modeller

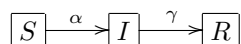
En *SIR-model*¹ er en matematisk model for udviklingen af en epidemi. Vi deler populationen ind i de tre kategorier

S: individer der er modtagelige for sygdommen

I: individer der er inficerede og inficerende

R: individer der er resistente (som er blevet immune eller er døde)

Den skematiske form af en SIR model er



hvor parameteren

α : kaldes *transmissionskoefficienten*

γ : kaldes *removal rate*

$\rho = \gamma/\alpha$: kaldes *relative removal rate*

Modellens fremskrivningsfunktion og vækstfunktion er

$$F \begin{pmatrix} S \\ I \\ R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} S - \alpha SI \\ I + \alpha SI - \gamma I \\ R + \gamma I \end{pmatrix} \quad \Delta F \begin{pmatrix} S \\ I \\ R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\alpha SI \\ \alpha SI - \gamma I \\ \gamma I \end{pmatrix}$$

Tiden måles feks i dage. Bemærk at *S* er aftagende, *I* er voksende når $S_t > \rho$ og aftagende når $S_t < \rho$, og *R* er voksende. Læg også mærke til at $S_{t+1} + I_{t+1} + R_{t+1} = S_t + I_t + R_t$ så populationens størrelse

$$S_t + I_t + R_t = N$$

er konstant (fordi epidemien løber over et forholdsvis kort tidsrum og fordi vi tæller eventuelle døde som medlemmer af populationen).

Vi kan visualisere SIR modellen ved et tidsplot for alle tre funktioner som funktion af tiden *t* eller ved populationsbanen i *SI*-planen.

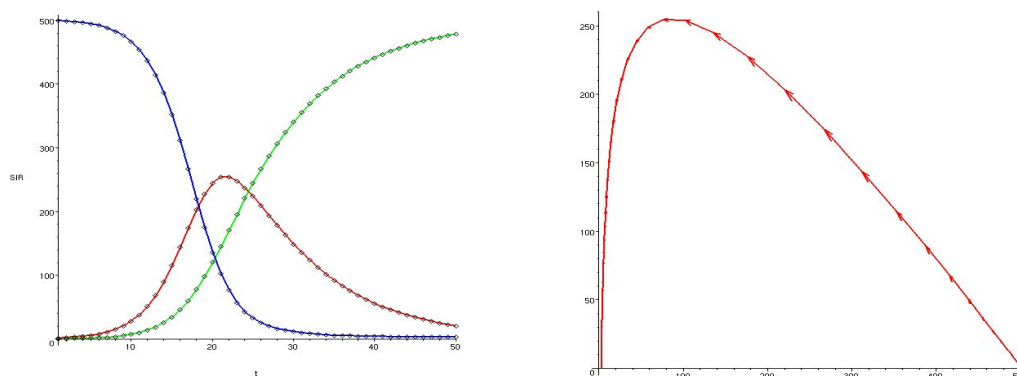


FIGURE 1. *SIR*-modellens tidsplot og *SI*-populationsbane

¹Find Maple worksheet på [Mathematical Biology with Maple](#)

1.1. Hvordan skal man fortolke transmissionskoefficienten α og removal rate γ ? Her er en oversigt over *SIR*-modellens parametre. En kontakt er en potentielt sygdomsoverførende interaktion mellem to individer. (En kontakt for smitsom leverbetændelse er ikke det samme som en kontakt for mæslinger.)

Parameter	Definition	Navn	Fortolkning
α		transmissionskoefficient	det relative fald af de modtagelige forårsaget af én inficeret person over en tidsenhed
γ		removal rate	det relative fald af de smittede over en tidsenhed
ρ	γ/α	relative removal rate	spredning forudsætter mindst ρ modtagelige personer
β	αN	kontaktrate	ét inficeret individ blandt N modtagelige smitter β individer pr tidsenhed
σ	N/ρ	kontakttal	ét inficeret individ blandt N modtagelige smitter σ individer over hele sygdomsperioden

TABLE 1. Parametrene i *SIR*-modellen

Vi kan estimere removal rate γ som $\gamma = 1/D$ hvor D er sygdomsperioden, dvs det antal tidsenheder som en sygdommen varer i gennemsnit. Ét inficeret individ i totalt modtagelig en population af N individer overfører sygdommen til

$$\beta = \alpha N \quad (\text{kontaktrate})$$

individer per tidsenhed og til

$$\sigma = \beta/\gamma = N/\rho \quad (\text{kontakttal})$$

individer i hele sygdomsperioden på $D = 1/\gamma$ tidsenheder. Vi har $\rho\sigma = N$, $\sigma\gamma = \beta$ og $\alpha\rho = \gamma$.

Vi skal senere se hvordan man kan aflæse relative removal rate ρ af graferne for S og I . Derefter kan man beregne transmissionskoefficienten $\alpha = \gamma/\rho$.

1.2. Kommer der flere syge i morgen? Tilvæksten i antallet af syge fra dag t til dag $t + 1$ er

$$\Delta I_t = I_{t+1} - I_t = \alpha S_t I_t - \gamma I_t = \alpha I_t (S_t - \gamma/\alpha) = \alpha I_t (S_t - \rho)$$

Det betyder at sygdommen kræver mindst ρ modtagelige individer for at den kan vokse. Vi konkluderer at antallet af inficerede individer vokser så længe antallet af modtagelige er større end ρ , og I aftager når antallet af modtagelige er faldet til under ρ .

$S_t > \rho$: så er $\Delta I_t > 0$ eller $I_{t+1} > I_t$ (epidemien vokser)

$S_t = \rho$: så er $\Delta I_t = 0$ eller $I_{t+1} = I_t$ (epidemien er uforandret)

$S_t < \rho$: så er $\Delta I_t < 0$ eller $I_{t+1} < I_t$ (epidemien aftager)

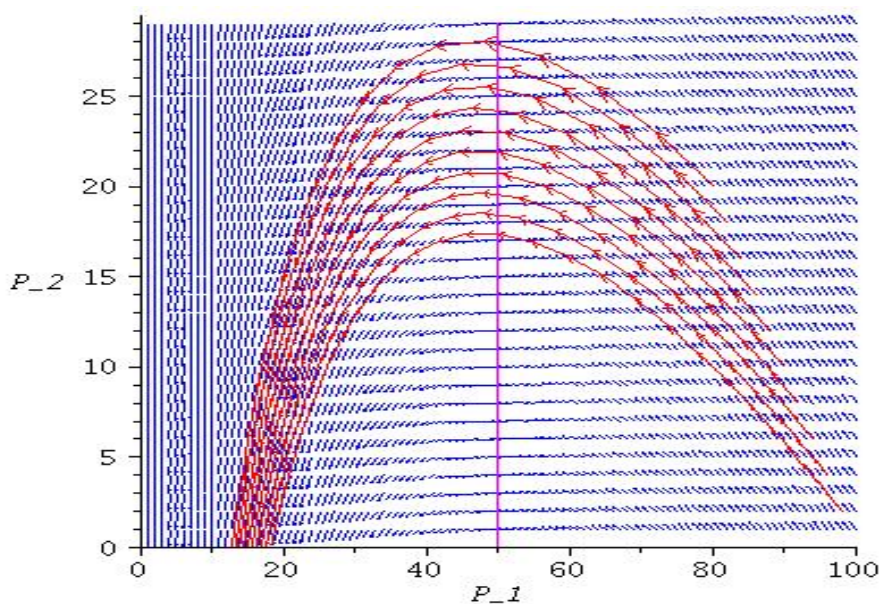
1.3. Hvornår topper epidemien? Epidemien topper når ΔI_t går skifter fra at være positiv til at være negative, dvs lige når $\Delta I_t = 0$ eller når antallet af modtagelige individer

$$S_t = \rho$$

Epidemien topper til tiden t hvor t er bestemt ved at $S_t = \rho$. Vi kan derfor aflæse ρ og I_{\max} , det maksimale antal inficerede individer, ud fra tidsplottet for S , I og R , eller ud fra *SI*-faseplottet hvis toppunkt ligger i (ρ, I_{\max}) .

Det giver en mulighed for at bestemme ρ , hvis vi har målinger, så vi kan tegne *SIR*-graferne, fra en tidligere epidemi. Da $\gamma = 1/D$ er nem at estimere, opnår vi et estimat for $\alpha = \gamma/\rho$.

1.4. Kommer der i det hele taget epidemi? Et vaccinationsprogram som sørger for at antallet af modtagelige personer $S_0 < \rho$ eller antallet af removed personer $R_0 > N - \rho$ vil forhindre udbrud af epidemier, for da er $S_t < \rho$ for alle t så I_t er aftagende: Sygdommen kan ikke sprede sig i populationen.

FIGURE 2. Retningsfelt og populationsbaner i SI -planen for en SIR -model

1.5. Vil alle modtagelige individer blive syge? Tallet

$$S_{\infty} = \lim_{t \rightarrow \infty} S_t$$

angiver det antal modtagelige individer som ikke blev smittet under epidemien. Dette tal er faktisk positivt. Det bliver mindre jo større $\frac{1}{\rho}$ er.

Grænseværdien for antallet af inficerede individer er altid 0:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} I_t = 0$$

hvilket betyder at epidemien ultimativt klinger af.

1.6. OPGAVE. Kan du beskrive afbildningen som sender (I, S) , hvor $I \geq 0$, $S \geq 0$, og $I + S \leq N$, i S_{∞} (eller i I_{\max})? (Jeg kan ikke!)

Retningsfeltet i faseplanen for S og I er $(\Delta S, \Delta I) = \alpha I(-S, S - \rho) = \alpha SI(-1, 1 - \rho/S)$. Ligevægtpunkterne er punkterne $I = 0$ på S -aksen. Nulvækstkurver for S er $I = 0$ og $S = \rho$.

1.7. OBSERVATION. Den glatte kurve i SI -planen med dette retningsfelt er

$$(I + S) - (I_0 + S_0) = \rho \log(S/S_0)$$

for denne kurve løser differentialligningen

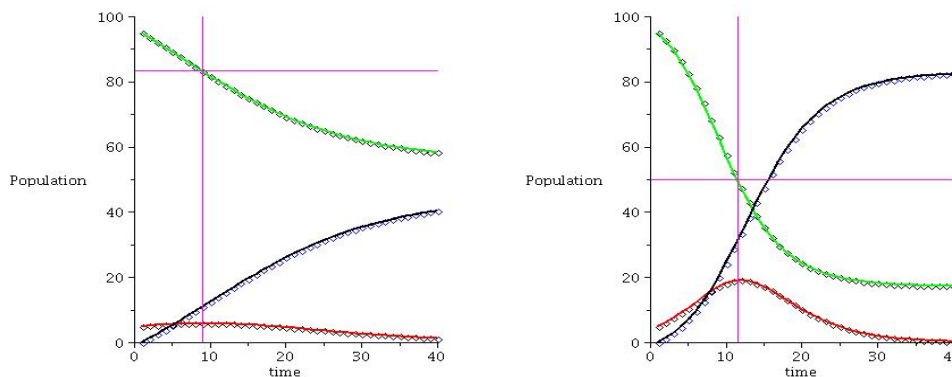
$$\frac{dI}{dS} = \frac{\Delta I}{\Delta S} = \rho/S - 1$$

og går gennem (S_0, I_0) . For denne glatte kurve er

$$(I_{\max} + \rho) - (I_0 + S_0) = \rho \log(\rho/S_0), \quad S_{\infty} - (I_0 + S_0) = \rho \log(S_{\infty}/S_0)$$

og det giver en mulighed for at estimere I_{\max} og S_{∞} .

1.8. EKSEMPEL (Problem 7.2.5). En isoleret ø med 100 indbyggere rammes af en dødelig sygdom. En smittet person lever i 4 dage før døden indtræffer. I SIR -modellen er recovery rate derfor $\gamma = 0.25$. Figure 3 viser tidsplo for to forløb med kontakttal $\sigma = 1.2$ og $\sigma = 2.0$ svarende til transmissionskoefficienter $\alpha = \sigma\gamma/N$ på $\alpha = 0.003$ og $\alpha = 0.005$ og relative removal rates $\rho = 83$ og $\rho = 50$. Antallet af inficerede individer vokser så længe $S_t > \rho$, så længe der er mindst ρ modtagelige i populationen. I det første tilfælde vil øens befolkning efter knap 2 måneder være reduceret til $S_{\infty} = 57$ personer, i det andet til $S_{\infty} = 17$.

FIGURE 3. SIR tidsplot med $\sigma = 1, 2, \rho = 83$ og $\sigma = 2, \rho = 50$

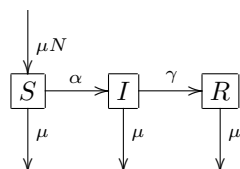
1.9. *sir*-modellen. Denne model er den samme som *SIR*-modellen bortset fra at vi arbejder med relative tal i modsætning til absolutte tal. Dette kan være meget praktisk, hvis man arbejder med en population af ukendt størrelse (feks populationen af ræve på Sjælland) hvor man ved statistiske metoder kan estimere hvor stor en del af populationen der bærer på sygdommen. Vi sætter $s = S/N$, $i = I/N$, $r = R/N$ som står for den *del* af befolkningen som er modtagelige, inficerede og fjernede. Vi har $s + i + r = 1$. Modellens ligninger

$$\begin{aligned} s_{t+1} &= s_t - \beta s_t i_t & \Delta s_t &= -\beta s_t i_t \\ i_{t+1} &= i_t + \beta i_t s_t - \gamma i_t & \text{eller} & \Delta i_t = \beta s_t i_t - \gamma i_t = \\ r_{t+1} &= r_t + \gamma i_t & \Delta r_t &= \gamma i_t \end{aligned}$$

fås ved at dividere *SIR*-ligningerne med N . Den første ligning fås ved at dividere begge sider af ligheden $S_{t+1} = S_t - \alpha S_t I_t$ med N . Det giver $s_{t+1} = s_t - \alpha s_t i_t = s_t - N \alpha s_t i_t = s_t - \beta s_t i_t$ da $\beta = N \alpha$.

Hvis $S < \rho$, dvs $s < \rho/N = \frac{1}{\sigma}$, eller $R > N - \rho$, dvs $r > 1 - \frac{1}{\sigma}$, vil epidemien aftage. Dvs at $1 - \frac{1}{\sigma}$ er den del af befolkningen der skal være immuniserede for at undgå epidemien.

1.10. Endemisk *SIR*-model. I den endemiske *SIR*-model er der tilføjet en fødselsrate μ . Alle individer bliver født som modtagelige for sygdommen. Antagelsen er stadig at $S + I + R = N$, så dødsraten er lig med fødselsraten (μ i alle klasser). Modellens dynamik i skematisk form er



og modellens fremskrivningsfunktion og vækstfunktion er

$$F \begin{pmatrix} S \\ I \\ R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1 - \mu)S - \alpha SI + \mu N \\ (1 - \mu)I + \alpha SI - \gamma I \\ (1 - \mu)R + \gamma I \end{pmatrix} \quad \Delta F \begin{pmatrix} S \\ I \\ R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\mu S - \alpha SI + \mu N \\ -(\mu + \gamma)I + \alpha SI \\ -\mu R + \gamma I \end{pmatrix}$$

Lad os skrive $\nu = \mu/\alpha$ for den *relative fødselsrate*. Nulvækstkurverne

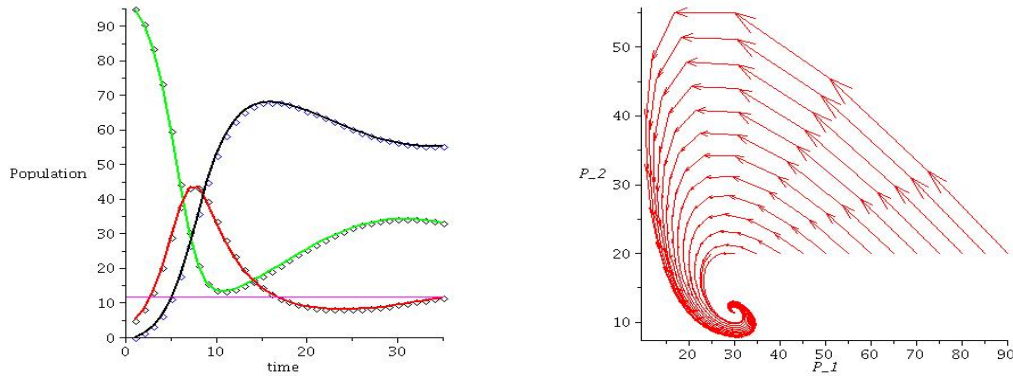
$$\begin{aligned} \Delta S = 0 &\iff S(\mu + \alpha I) = \mu N \iff I = \frac{N\nu}{S} - \nu \\ \Delta I = 0 &\iff I(-(\mu + \gamma) + \alpha S) = 0 \iff \alpha I(S - (\nu + \rho)) = 0 \iff I = 0 \text{ eller } S = \nu + \rho \end{aligned}$$

skærer hinanden i ligevægtspunkterne $(S^*, I^*) = (N, 0)$ og $(S^*, I^*) = (\rho + \nu, \frac{N\nu}{\rho + \nu} - \nu)$. I denne model er sygdommen endemisk i population.

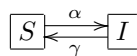
2. *SIS* modeller

En *SIS*-model² repræsenterer en ikke-dødelig sygdom som man ikke kan blive immun imod. (Eksempel: forkølelse). Der er altså ikke nogen *R*-klasse i denne model. Skematisk er dynamikken givet

²Find Maple worksheet på [Mathematical Biology with Maple](#)

FIGURE 4. Den endemiske SIR -models tidsplot og SI -populationsbaner

ved



og fremskrivnings- og vækstfunktionen er

$$F \begin{pmatrix} S \\ I \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} S - \alpha SI + \gamma I \\ I + \alpha SI - \gamma I \end{pmatrix} \quad \Delta F \begin{pmatrix} S \\ I \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\alpha SI + \gamma I \\ \alpha SI - \gamma I \end{pmatrix}$$

Læg mærke til at $S_{t+1} + I_{t+1} = S_t + I_t$ så den totale population

$$S_t + I_t = N$$

er konstant.

Som i SIR -modellen, kaldes α for *transmissionskoefficienten*, γ for *removal rate*, og kvotienten $\rho = \gamma/\alpha$ for *relative removal rate*. Vi kan estimere removal rate γ som $\gamma = 1/D$ hvor D er sygdomsperioden, dvs det antal tidsenheder som en sygdommen varer i gennemsnit. Ét inficeret individ i en population af N modtagelige individer overfører sygdommen til

$$\beta = \alpha N \quad (\text{kontaktrate})$$

individer per tidsenhed og til

$$\sigma = \beta/\gamma = N/\rho \quad (\text{kontakttal})$$

individer i hele sygdomsperioden på $D = 1/\gamma$ tidsenheder. Vi har $\sigma\rho = N$.

Da $S = N - I$ er der reelt tale om en monopopulationsmodel, feks for I , med fremskrivningsfunktion

$$F_2(I) = I + \alpha(N - I)I - \gamma I = I + \alpha I(N - \rho - I)$$

Sammenligner vi med en af graferne fra Figure 3, får vi den mistanke at I vokser logistisk. Og det er faktisk også tilfældet fordi

$$F_2(I) = I + \alpha I(N - \rho - I) = I + \alpha(N - \rho)I \left(1 - \frac{I}{N - \rho}\right)$$

som er en logistisk model (4) med bærekapacitet $K = N - \rho = \rho\sigma - \rho = \rho(\sigma - 1)$ og vækstrate $r = \alpha(N - \rho) = \beta - \gamma$. Vi kan konkludere at SIS -modellen har to ligevægte, $I^* = 0$, som er ustabil, og $I^* = \rho(\sigma - 1)$, som er stabil når $0 < \beta - \gamma < 2$. Konklusionen er

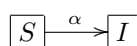
kontakttallet $\sigma > 1$: sygdommen er endemisk på niveau $\rho(\sigma - 1)$

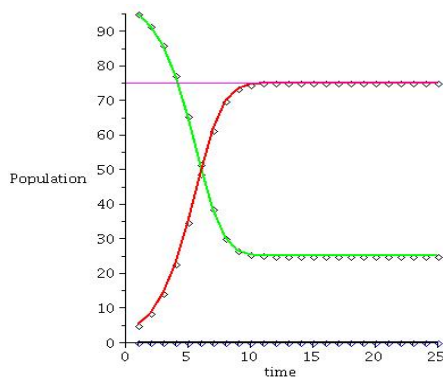
kontakttallet $\sigma < 1$: sygdommen forsvinder fra populationen

SIS -modellen rummer en teoretisk mulighed for en cyklisk, endog kaotisk, dynamik.

2.1. SI -modellen. SI -modellen er en variant af SIS -modellen med removal rate $\gamma = 0$. SI -modeller skal altså modellere sygdomme som man ikke kan blive immune overfor og heller ikke slippe af med igen (feks ved at dø) hvis man først har fået den. Da SI -modellen er et specialtilfælde af SIS -modellen hvor den relative removal rate $\rho = 0$, ved vi allerede at antallet af inficerede vil følge en logistisk vækstkurve mod bærekapacitet $N - \rho = N$. Modellen forudsiger at alle vil blive smittede.

Dynamikken i en SI -model er



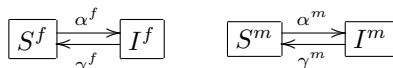
FIGURE 5. SIS-modellen. S er grøn, I rød, $N - \rho = 75$

og ligningerne for modellen er

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= S_t - \alpha S_t I_t \\ I_{t+1} &= I_t + \alpha S_t I_t \end{aligned}$$

Modellen forudsiger at I_t vokser logistisk mod $\lim_{t \rightarrow \infty} I_t = N$, dvs at hele populationen kommer ultimativt til at lide af sygdommen.

2.2. Differentieret SIS-model. Det er ikke sikkert at alle individer i befolkningen har den samme modstandskraft overfor sygdommen. I nogle tilfælde giver det et mere realistisk billede at inddele populationen i subpopulationer med forskellige karakteristika. For eksempel vil mange kønssygdomme have en forskellig effekt på mænd og kvinder. Vi vil derfor inddele befolkningen i modtagelige og inficerede kvinder, S^f og I^f , og modtagelige og inficerede mænd, S^m og I^m . Vi antager at man ikke kan blive resistent overfor denne sygdom, så vi har en form for SIS-model uden R -klasse, og at sygdommen kun overføres ved heteroseksuel kontakt. Skematisk er modellen



og modellens fremskrivnings- og vækstfunktion er

$$F \begin{pmatrix} S^f \\ I^f \\ S^m \\ I^m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} S^f - \alpha^f S^f I^m + \gamma^f I^f \\ I^f + \alpha^f S^f I^m - \gamma^f I^f \\ S^m - \alpha^m S^m I^f + \gamma^m I^m \\ I^m + \alpha^m S^m I^f - \gamma^m I^m \end{pmatrix} \quad \Delta F \begin{pmatrix} S^f \\ I^f \\ S^m \\ I^m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\alpha^f S^f I^m + \gamma^f I^f \\ \alpha^f S^f I^m - \gamma^f I^f \\ -\alpha^m S^m I^f + \gamma^m I^m \\ \alpha^m S^m I^f - \gamma^m I^m \end{pmatrix}$$

hvor α^f og α^m er transmissionskoefficienten fra mænd til kvinder og fra kvinder til mænd, γ^f og γ^m er removal rates for kvinder og mænd. Vi kan estimere $\gamma^f = 1/D^f$ og $\gamma^m = 1/D^m$ hvor D^f og D^m er sygdomsperiodens længde for kvinder og mænd. Kvotienterne $\rho^f = \gamma^f/\alpha^f$ og $\rho^m = \gamma^m/\alpha^m$ kaldes for relative removal rates for kvinder og mænd. Én inficeret mand blandt N^f modtagelige kvinder smitter $\alpha^f N^f$ kvinder i en tidsenhed og

$$\sigma^f = \alpha^f N^f / \gamma^m \quad (\text{kvindelig kontakttal})$$

kvinder over hele den mandlige sygdomsperiodens længde. Tilsvarende vil én inficeret kvinde blandt N^m modtagelige mænd smitte $\sigma^m = \alpha^m N^m / \gamma^f$ mænd over hele den kvindelige sygdomsperiodens længde. Produktet af de to kontakttal er

$$\sigma^f \sigma^m = \frac{\alpha^f N^f}{\gamma^m} \frac{\alpha^m N^m}{\gamma^f} = \frac{\alpha^f N^f}{\gamma^f} \frac{\alpha^m N^m}{\gamma^m} = \frac{N^f}{\rho^f} \frac{N^m}{\rho^m}$$

så vi har $\sigma^f \rho^f \sigma^m \rho^m = N^f N^m$.

Som i de foregående modeller ser vi at antallet af kvinder og mænd

$$S_t^f + I_t^f = N^f, \quad S_t^m + I_t^m = N^m$$

er konstant. Der er derfor reelt ikke fire variable i disse ligninger men blot to, I_t^f og I_t^m , idet $S_t^f = N^f - I_t^f$ og $S_t^m = N^m - I_t^m$. Der er altså reelt tale om en 2-populationsmodel med fremskrivnings- og

vækstfunktion

$$F \begin{pmatrix} I^f \\ I^m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} I^f + \alpha^f(N^f - I^f)I^m - \gamma^f I^f \\ I^m + \alpha^m(N^m - I^m)I^f - \gamma^m I^m \end{pmatrix} \quad \Delta F \begin{pmatrix} I^f \\ I^m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha^f(N^f - I^f)I^m - \gamma^f I^f \\ \alpha^m(N^m - I^m)I^f - \gamma^m I^m \end{pmatrix}$$

Ligevægtene for denne model er løsningerne til ligningerne

$$\begin{aligned} \begin{cases} \Delta I^f = 0 \\ \Delta I^m = 0 \end{cases} &\iff \begin{cases} (N^f - I^f)I^m - \rho^f I^f = 0 \\ (N^m - I^m)I^f - \rho^m I^m = 0 \end{cases} &\iff \begin{cases} N^f I^m = I^f(I^m + \rho^f) \\ N^m I^f = I^m(I^f + \rho^m) \end{cases} \\ & &\iff \begin{cases} I^f = \frac{N^f I^m}{I^m + \rho^f} \\ I^m = \frac{N^m I^f}{I^f + \rho^m} \end{cases} \end{aligned}$$

Her er to ligninger med to ubekendte som vi kan bruge til at bestemme I^f og I^m i ligevægtpunktet. Et ikke så interessant ligevægtpunkt er at $I^f = 0$ og $I^m = 0$. Er der ligevægte hvor $I^f > 0$ og (dermed) $I^m > 0$? Indsætter vi udtrykket for I^m i udtrykket for I^f finder vi at

$$\begin{aligned} I^f &= \frac{N^f I^m}{I^m + \rho^f} = \frac{N^f \frac{N^m I^f}{I^f + \rho^m}}{\frac{N^m I^f}{I^f + \rho^m} + \rho^f} = \frac{N^f N^m I^f}{N^m I^f + \rho^f(I^f + \rho^m)} = \frac{N^f N^m I^f}{N^m I^f + \rho^f I^f + \rho^f \rho^m} \\ & &= \frac{N^f N^m}{N^m + \rho^f + \rho^f \rho^m / I^f} \end{aligned}$$

hvor vi for det sidste lighedstegn benytter at $I^f \neq 0$. Denne ligning bestemmer I^f . Vi lægger mærke til at

$$x = \frac{a}{b + c/x} \iff x(b + c/x) = a \iff xb + c = a \iff x = \frac{a - c}{b}$$

Så i vores tilfælde er

$$I^f = \frac{N^f N^m - \rho^f \rho^m}{N^m + \rho^f} = \frac{\rho^f \rho^m}{N^m + \rho^f} (\sigma^f \sigma^m - 1) \quad \text{og} \quad I^m = \frac{N^f N^m - \rho^f \rho^m}{N^f + \rho^m} = \frac{\rho^f \rho^m}{N^f + \rho^m} (\sigma^f \sigma^m - 1)$$

Konklusionen er at noget tyder på (vi har ikke undersøgt stabilitet) at hvis

produktet af kontakttallene $\sigma^f \sigma^m > 1$: så er sygdommen endemisk med positive værdier for I^f og I^m .

produktet af kontakttallene $\sigma^f \sigma^m < 1$: så vil sygdommen forsvinde fra populationen.

Kan det ske at der er en epidemi blandt kvinder, men ikke blandt mænd: Kan vi have $\Delta I^f > 0$ og $\Delta I^m < 0$?

[Google search](#) på SIR model. [Google search](#) på SIS model.

Bibliography

- [1] Elizabeth S. Allman and John A. Rhodes, *Mathematical models in biology: an introduction*, Cambridge University Press, Cambridge, 2004. MR MR2013130 (2004i:92001)
- [2] R. J. H. Beverton and S. J. Holt, *On the dynamics of exploited fish populations*, Fishery Investigations Series II **XIX** (1957), Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- [3] Å. Brännström and D. J. T. Sumpter, *The role of competition and clustering in population dynamics*, Proceedings: Biological Sciences **272** (2005), no. 1576, 2065–2072.
- [4] K. Cielski and Z. Pogoda, *On the ordering of the natural numbers or the Sharkovski theorem*, The American Mathematical Monthly **115** (2008), no. 2, 159–166.
- [5] Saber N. Elaydi, John R. Graef, Gerry Ladas, and Allan C. Peterson (eds.), *Proceedings of the First International Conference on Difference Equations*, Gordon and Breach Publishers, Luxembourg, 1995, Held at Trinity University, San Antonio, TX, May 25–28, 1994. MR MR1678621 (2000c:39001)
- [6] Michael E. Gilpin and M. L. Rosenzweig, *Enriched predator-prey systems: Theoretical stability*, Science **177** (1972), no. 4052, 902–904.
- [7] John W. Glasser, *Evolution of efficiencies and strategies of resource exploitation*, Ecology **65** (1984), no. 5, 1570–1578.
- [8] M. P. Hassell, *Density-dependence in single-species populations*, Journal of Animal Ecology **44** (1975), no. 1, 283–295.
- [9] F. C. Hoppensteadt, *Mathematical methods of population biology*, Courant Institute of Mathematical Sciences New York University, New York, 1977. MR MR0456603 (56 #14827)
- [10] R. Levins, *The effect of random variations of different types on population growth*, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **62** (1969), 1061–1065. MR MR0269327 (42 #4223)
- [11] ———, *Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control*, Bulletin of the Entomological Society of America **15** (1969), 237–240.
- [12] ———, *Extinction*, Some mathematical problems in biology (M. Gerstenhaber, ed.), Amer. Math. Soc., 1970, pp. 77–107.
- [13] Robert M. May, *Limit cycles in predator-prey communities*, Science **177** (1972), no. 4052, 900–902.
- [14] Otsao Ovaskainen and Ilkka Hanski, *Spatially structured metapopulation models: Global and local assessment of metapopulation capacity*, Theoret. Population Biol. **60** (2001), 281–302.
- [15] W. E. Ricker, *Stock and recruitment*, Journal of the Fisheries Research Board **11** (1954), 559–623.
- [16] Michael L. Rosenzweig, *Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time*, Science **171** (1971), no. 3969, 385–387.
- [17] J. Maynard Smith and M. Slatkin, *The stability of predator-prey systems*, Ecology **54** (1973), no. 2, 384–391.
- [18] T. M. Smith and R.L. Smith, *Elements of ecology*, sixth edition ed., Pearson, 2006.