MATEMATİKSEL BİYOLOJİ

Matematiksel Modelleme, Gazi Kitabevi 2014

Nuri ÖZALP

Nüfus Dinamiği ve Kararlılık

Nüfus Dinamiği ve Kararlılık

İçerik

Kararlılık

Definition

$\frac{dx}{dt} = f(x)$ diferensiyel denkleminin (sisteminin) bir **denge noktası** (sabit noktası, kritik noktası) $f(x_e) = 0$ denklemini sağlayan x_e noktasıdır. Eğer $\frac{dx}{dt} = f(x)$ denkleminin denge noktasına yakın tüm başlangıç koşulları için çözümü de denge noktasına yakın kalıyorsa, denge çözümü **kararlıdır** denir. Diğer bir deyişle, her $x(t_0) = x_0$ başlangıç noktalı $x(t)$ çözümü ve her $\varepsilon > 0$ için, eğer $|x_e - x_0| < \delta$ iken $|x(t) - x_e| < \varepsilon$ (her $t \geq t_0$) oluyorsa, x_e çözümü kararlıdır denir. ($t \to \infty$ için eşitsizlik sağlanıyorsa x_e çözümüne **asimptotik kararlıdır** denir.)

Theorem (Kararlılık)

Eğer f' türevi x_e yi içeren bir aralıkta sürekli ve $f'(x_e) < 0$ ise x_e denge noktası asimptotik kararlıdır. $f'(x_e) > 0$ ise x_e denge noktası kararsızdır.

Tek Tür Modeli – Malthusyan büyüme modeli

- Nüfus modellerinin öncüsü, Thomas Malthus (1798) tarafından önerilen ve **Malthusyan büyüme modeli** olarak adlandırılan ve daha sonraları **Charles Darwin**'de doğal ayıklanma prensibi fikrinin doğmasına neden olan üstel büyüme modelidir. Bu tür bir model yiyecek kaynaklarının veya diğer çevre faktörlerinin kısıtlılığı nedeniyle doğada açık olarak görünmemekle birlikte model geliştirme açısından bizim için bir başlangıç olacaktır.

Yalın bir doğum olayı, nüfusun tamamen denk organizmalardan oluştuğunu, ve ölümsüz olarak b oranında ürediğini kabul eder. Matematiksel olarak bu, yani

$$\frac{dP}{dt} = bP$$

demektir. Benzer şekilde, yalın bir ölüm olayı da hiç bir doğum olmaksızın, her bir bireyin aynı pozitif c ölüm oranına sahip olduğunu kabul eder. Bu ise,

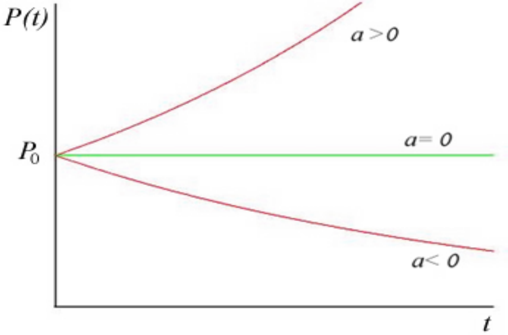
$$\frac{dP}{dt} = -cP$$

anlamına gelir. Böylece sabit doğum ve ölüm oranlı bir nüfus modeli; $a = b - c$ (sabit) ve başlangıç nüfusu P_0 olmak üzere

$$\begin{cases} \dfrac{dP}{dt} = aP \\ P(0) = P_0 \end{cases} \tag{1}$$

Problemin çözümü

$$P(t) = P_0 e^{at} = \begin{cases} \to \infty, & (t \to \infty); \quad \text{eğer } a > 0 \text{ ise,} \\ = P_0 & ; \quad \text{eğer } a = 0 \text{ ise,} \\ \to 0, & (t \to \infty); \quad \text{eğer } a < 0 \text{ ise} \end{cases}$$



Şekil: Malthusyan büyüme modeli $P = P_0 e^{at}$

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**
- Nüfusun ikiye katlandığı t zamanı $(a > 0)$ için $t = \ln 2/a$

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**
- Nüfusun ikiye katlandığı t zamanı $(a > 0)$ için $t = \ln 2/a$
- Nüfusun yarılandığı t zamanı $(a < 0)$ için $t = -\ln 2/a$

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**
- Nüfusun ikiye katlandığı t zamanı $(a > 0)$ için $t = \ln 2/a$
- Nüfusun yarılandığı t zamanı $(a < 0)$ için $t = -\ln 2/a$
- İkiye-katlama zamanı veya yarılanma-zamanı a ya bağlıdır

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**
- Nüfusun ikiye katlandığı t zamanı $(a > 0)$ için $t = \ln 2/a$
- Nüfusun yarılandığı t zamanı $(a < 0)$ için $t = -\ln 2/a$
- İkiye-katlama zamanı veya yarılanma-zamanı a ya bağlıdır
- Model, kısa zaman aralıklarında gerçekçi olabilir. Savaş, göç, doğum ve ölüm oranlarındaki değişimler gibi önemli faktörler burada göz ardı edilmiştir.

- $a > 0$ için üstel büyüme ve $a < 0$ için üstel küçülme (nüfus yokolması) vardır
- Denge noktası $P_e = 0$ olup, $a < 0$ için **asimptotik kararlı**, $a > 0$ için ise **kararsız**
- Nüfusun ikiye katlandığı t zamanı $(a > 0)$ için $t = \ln 2/a$
- Nüfusun yarılandığı t zamanı $(a < 0)$ için $t = -\ln 2/a$
- İkiye-katlama zamanı veya yarılanma-zamanı a ya bağlıdır
- Model, kısa zaman aralıklarında gerçekçi olabilir. Savaş, göç, doğum ve ölüm oranlarındaki değişimler gibi önemli faktörler burada göz ardı edilmiştir.
- Genel olarak, büyüme oranı a sabit olmayıp, zamana veya nüfus boyutuna bağlıdır.

Tek Tür Modeli – Gompertz (1779-1865) modeli

- Sigorta hesaplamaları için verilen bir model

Tek Tür Modeli – Gompertz (1779-1865) modeli

- Sigorta hesaplamaları için verilen bir model
- Günümüzde solid tümör (kanser hücresi) büyümesine uygulanmakta

Tek Tür Modeli – Gompertz (1779-1865) modeli

- Sigorta hesaplamaları için verilen bir model
- Günümüzde solid tümör (kanser hücresi) büyümesine uygulanmakta
- Büyüme oranı $a(t) = ke^{-rt}$ $(r > 0)$

Tek Tür Modeli – Gompertz (1779-1865) modeli

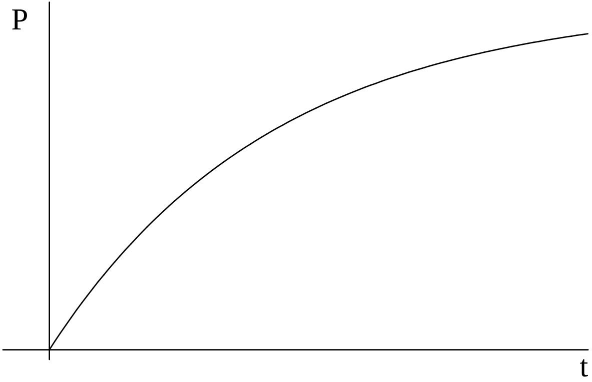
- Sigorta hesaplamaları için verilen bir model
- Günümüzde solid tümör (kanser hücresi) büyümesine uygulanmakta
- Büyüme oranı $a(t) = ke^{-rt}$ $(r > 0)$
- Tümör zamana göre üstel olarak büyümez. Tümör büyüklüğü arttıkça, toplam tümör hacminin ikiye katlanma zamanı sürekli olarak artar. Böylece, t anında bölünen hücrelerin hacmini $P(t)$ ile gösterirsek, bu durumda

$$\frac{dP}{dt} = ke^{-rt}P, \quad P(0) = P_0$$

Problemin çözümü

$$P(t) = P_0 e^{k(1-e^{-rt})/r}$$

$t \to \infty$ için $a(t) \to 0$, $P(t) \to P_0 e^{k/r}$ ve ikiye-katlanma zamanı $\ln 2/a \to \infty$ olup, $P_e = 0$ denge noktası **kararsızdır**



Şekil: Tümör büyümesi modeli. $P(t) = P_0 e^{k(1-e^{-rt})/r}$

Nüfus yeterince büyürse, türün çevresi ve diğer türlerle olan ilişkileri de devreye girer. Yiyecek kıtlığı bu durumda nüfusun büyümesini engeller. Yiyecek kaynakları artırılsa bile, yine de nüfus yoğunluğu arttıkça büyüme oranı azalır. Böylece, yoğunluk (kalabalıklık) yiyecek kaynaklarının kısıtlanması ile aynı etkiyi doğurur.
Şimdi a büyüme oranının nüfus büyüklüğüne bağlı olduğunu düşünelim.

$$\frac{dP}{dt} = a(P)P$$

P yok olurken $a(P)$ çevre etkisi olmaksızın büyüme oranına yaklaşmaktadır. P artarken $a(P)$ azalır. Daha büyük nüfuslar için $a(P)$ negatiftir, yani doğumdan çok ölüm vardır. $a(P)$ nin sürekli olduğunu kabul edersek, bu durumda büyüme oranının sıfır olduğu bir nüfus varolmalıdır.

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \tag{2}$$

$K = r/s$

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \tag{2}$$

  $K = r/s$

- Model 1930 yılında *Pearl* tarafından meyve sineği nüfusuna ve 1935 de *G.F. Gause* tarafından hamam böceği nüfusuna uygulandı

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \tag{2}$$

  $K = r/s$

- Model 1930 yılında *Pearl* tarafından meyve sineği nüfusuna ve 1935 de *G.F. Gause* tarafından hamam böceği nüfusuna uygulandı
- $r =$ *çevre etkisiz büyüme oranı*, $s =$ *nüfus yoğunluğu etkisi*

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \qquad (2)$$

  $K = r/s$

- Model 1930 yılında *Pearl* tarafından meyve sineği nüfusuna ve 1935 de *G.F. Gause* tarafından hamam böceği nüfusuna uygulandı
- $r =$ *çevre etkisiz büyüme oranı*, $s =$ *nüfus yoğunluğu etkisi*
- Büyüme oranının sıfır olduğu nüfusa **denge nüfusu**

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \qquad (2)$$

$K = r/s$

- Model 1930 yılında *Pearl* tarafından meyve sineği nüfusuna ve 1935 de *G.F. Gause* tarafından hamam böceği nüfusuna uygulandı
- $r =$ *çevre etkisiz büyüme oranı,* $s =$ *nüfus yoğunluğu etkisi*
- Büyüme oranının sıfır olduğu nüfusa **denge nüfusu**
- Lojisitik denklem için bu, $P_e = 0$ (ki bu durum bizim için ilgi çekici değildir) veya $1 - P_e/K = 0$ yani $P_e = K = r/s$ durumu

Tek Tür Modeli – Lojistik (Verhulst-Pearl) denklem

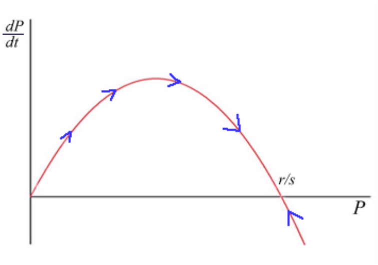
- Belçikalı matematikçi *Pierre F. Verhulst* 1838 yılında insan nüfusu için $a(P) = (r - sP)$ önerdi

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P = rP(1 - \frac{P}{K}) \tag{2}$$

$K = r/s$

- Model 1930 yılında *Pearl* tarafından meyve sineği nüfusuna ve 1935 de *G.F. Gause* tarafından hamam böceği nüfusuna uygulandı
- $r =$ *çevre etkisiz büyüme oranı*, $s =$ *nüfus yoğunluğu etkisi*
- Büyüme oranının sıfır olduğu nüfusa **denge nüfusu**
- Lojisitik denklem için bu, $P_e = 0$ (ki bu durum bizim için ilgi çekici değildir) veya $1 - P_e/K = 0$ yani $P_e = K = r/s$ durumu
- K **çevre taşıma kapasitesi** (*doygunluk düzeyi*)

$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P$



Şekil: Lojistik denklemin faz düzlemi

Parabol kesim noktaları $P = 0$ ve $P = r/s$
$(0, r/s)$ de $dP/dt > 0$;($t \to 0$ için $P(t)$ artarak r/s ye yaklaşır)
$(r/s, \infty)$ da $dP/dt < 0$ ($t \to 0$ için $P(t)$ azalarak r/s ye yaklaşır)

Theorem

$P_e = K = r/s$ *denge nüfusu kararlıdır.*

Fact (Yöntem 1)

Kararlılık Teoreminden $f'(P) = \dfrac{d}{dP}[(r - sP)P] = r - 2sP$ *olup,* $f'(P)|_{P=r/s} = -r < 0$ *olduğundan* $P_e = K = r/s$ *denge noktası (asimptotik) kararlıdır.*

Fact (Yöntem 2)

Faz düzlem eğrisine denge nüfusunun komşuluğunda

$$\frac{dP}{dt} = m(P - \frac{r}{s})$$

doğrusu ile yaklaşalım. Burada m *eğimi* $P = r/s$ *noktasında negatiftir. Bu lineer diferensiyel denklemin çözümü*

$$e^{-mt}P(t) = \frac{r}{s}e^{-m\tau} + C$$

ve $P(0) = P_0$ $(r/s$ *ye yakın*$)$ *için*

$$P(t) = \frac{r}{s} + (P_0 - \frac{r}{s})e^{mt}$$

olur. $m < 0$ *olduğundan,* $t \to \infty$ *için* $P \to r/s$ *dir. Görüldüğü gibi* P *asla sonlu zamanda* r/s *ye ulaşamaz. Ayrıca* P_0 *başlangıç koşulu denge noktasına yakın olduğu için dengeden sapma sıfıra yaklaşır. Bu ise denge nüfusunun kararlı olması demektir.*

Fact (Yöntem 3)

(Pertürbasyon yöntemi)

$$P = \frac{r}{s} + \varepsilon P_1 \ (\varepsilon P_1 \textit{ dengeden sapma})$$

diyelim. $|\varepsilon P_1| \ll r/s$ *(Yani* $\lim_{t\to\infty} \dfrac{\varepsilon P_1}{r/s} = 0$*) dir. Lojistik denklemden*

$$\varepsilon \frac{dP_1}{dt} = \left(\frac{r}{s} + \varepsilon P_1\right)(r - r - \varepsilon s P_1)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = -sP_1\left(\frac{r}{s} + \varepsilon P_1\right)$$

εP_1 *çok küçük olduğundan, lineer olmayan terimi iptal edebiliriz. Böylece,*

$$\frac{dP_1}{dt} = -rP_1 \Longrightarrow P_1(t) = Ce^{-rt} \to 0 \quad (t \to \infty)$$

olup bu denge nüfusunun kararlı olması demektir.

Şimdi lojistik denklemi $P(0)=P_0$ başlangıç koşulu altında çözelim.

$$\frac{dP}{P(r-sP)}=dt \implies \frac{1}{r}\left(\frac{1}{P}-\frac{s}{r-sP}\right)dP=dt$$

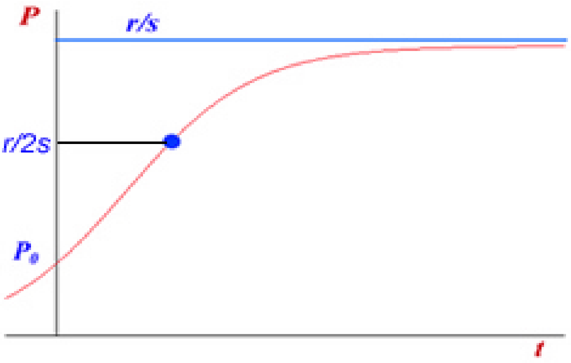
$$\frac{1}{r}(\ln|P|-\ln|r-sP|)=t+c \implies \frac{1}{r}\ln\left|\frac{P}{r-sP}\right|=t+c$$

$P(0)=P_0$ başlangıç koşulunu kullanırsak,

$$\frac{P}{P_0}\left|\frac{r-sP_0}{r-sP}\right|=e^{rt}$$

$\lim_{t\to\infty} r-sP=0$ olduğundan, $(r-sP_0)/(r-sP)$ oranının işareti pozitif olduğundan $\frac{P}{P_0}\left(\frac{r-sP_0}{r-sP}\right)=e^{rt}$ veya düzenlenirse

$$P=\frac{P_0re^{rt}}{(r-sP_0+sP_0e^{rt})} \implies P=\frac{r/s}{1+\frac{r-sP_0}{sP_0e^{rt}}}\to\frac{r}{s} \quad (t\to\infty)$$



Şekil: Lojistik eğri. $\left(\frac{1}{r}\ln\frac{r-sP_0}{sP_0}, \frac{r}{2s}\right)$ dönüm noktası

Bir kültürdeki mayanın büyümesi lojistik eğriye oldukça uymaktadır. Lojistik model üç sabit içerir. r, s ve P_0. Modeli test etmek için üç bilinen koşula gereksinim vardır. Örneğin, üç farklı zamanda $P(t_0) = P_0$, $P(t_1) = P_1$, $P(t_2) = P_2$ değerleri verilebilir.

Tek Tür Modeli – Allee etkisi

- Warder C. Allee (1931): Hayvanların sürü halinde yaşamaları ve sosyal davranışları:
- Düşük nüfus boyutlarında veya yoğunluklarında nüfus büyümesinde azalma olur. Düşük yoğunluklu nüfuslarda, nüfus geniş alanlara yayılır ki bu da çiftleşmelerin dolayısı ile nüfusun azalmasına neden olur. Buna **Allee etkisi** denir. Nüfus modellerinde Allee etkisi sıklıkla, altındaki nüfusların yokolduğu bir eşik değer olarak modellenmektedir.
- İkinci dereceden polinom tipli bir büyüme oranı

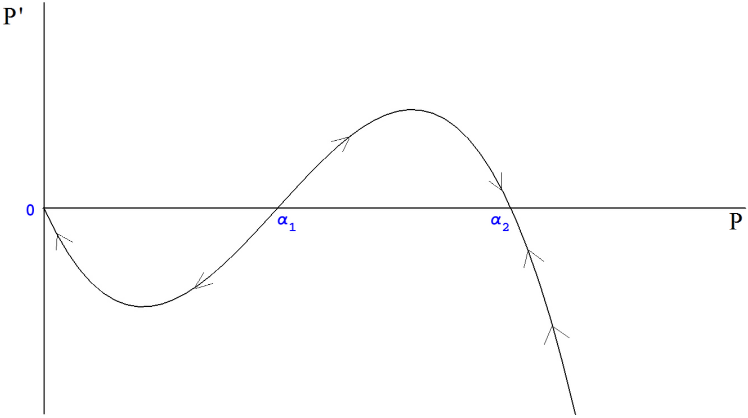
$$\frac{dP}{dt} = (a_1 + a_2 P + a_3 P^2)P = f(P)P \tag{3}$$

Burada $a_1 < 0$, $a_2 > 0$ ve $a_3 < 0$ dır. Büyüme katsayısı

$$\begin{aligned} a(P) &= a_1 + a_2 P + a_3 P^2 \\ &= a_3(P - \alpha_1)(P - \alpha_2), \qquad 0 < \alpha_1 < \alpha_2 \end{aligned}$$

olacak şekilde bir pozitif maksimum büyüme oranı mevcuttur. Üç denge noktası $P_e = 0$, α_1, α_2 dir.

dP/dt yi P nin fonksiyonu olarak çizersek P eksenini 0 ve α_1 ve α_2 de kesen bir kübik eğri elde ederiz. Oklar çözümün zamanla nasıl değiştiğini göstermektedir



$$\frac{df(P)}{dP} = a_3 \frac{d}{dt}\left[(P-\alpha_1)(P-\alpha_2)P\right]$$

$$= a_3\left[(P-\alpha_1)(P-\alpha_2) + (P-\alpha_1)P + (P-\alpha_2)P\right]$$

olup, $\left.\frac{df(P)}{dP}\right|_{P=0} = a_3\alpha_1\alpha_2 < 0$ ve $\left.\frac{df(P)}{dP}\right|_{P=\alpha_2} = a_3(\alpha_2-\alpha_1)\alpha_2 < 0$ olduğundan $P_e = 0$ ve α_2 denge noktaları (asimptotik) **kararlıdır**. $\left.\frac{df(P)}{dP}\right|_{P=\alpha_2} = a_3(\alpha_1-\alpha_2)\alpha_1 > 0$ olduğundan $P_e = \alpha_1$ denge noktası **kararsızdır**.

PROJE 1: HÜCRE BÜYÜMESİ

Eğer, büyüme sırasında hücrenin şekil ve yoğunluğu değişmiyorsa, hücre büyümesinin ilk evrelerinde, hücrenin $w(t)$ ağırlığına bağlı bir model geliştirebiliriz:

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= (c - aw)\, w^{2/3} \\ &= c(1 - w/K)w^{2/3}, \quad (K = \frac{c}{a}) \end{aligned}$$

PROJE 2: ÜRÜN TOPLAMA

Bir balık çiftliğiniz olduğunu varsayalım. Balıkların

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P$$

lojistik modeline göre ürediğini varsayalım. Eğer çiftlikten yıllık H adet yetişkin balık alıyorsanız bu durumda modeli

$$\frac{dP}{dt} = (r - sP)P - H$$

şeklinde yenileyebiliriz. Bu modelleri analiz ediniz.