MATEMATİKSEL BİYOLOJİ

Matematiksel Modelleme, Gazi Kitabevi 2014

Nuri ÖZALP

Biyoloji ve Biyokimya Modelleri

MATEMATİKSEL BİYOLOJİ ve BİYOKİMYA

İçerik

GİRİŞ

Önceki bölümde, nüfusun zamana göre sürekli bir fonksiyon olarak değiştiğini kabul eden temel nüfus modelleri üzerinden, kararlılık analizi kavramlarını tartıştık. Halbuki nüfusu evreye, sayıya veya yaşa göre planlamak, örneğin devletlerin ekonomik gelişimlerini planlamalarına veya ülkelerin nüfus dinamiğini daha iyi analiz edebilmelerine yardım eder. Bunun yanısıra, birçok biyolojik türün nüfus modelini **sayıya** veya **yaşa–dayalı** kurmak daha gerçekçi görünmektedir. Ayrıca, bulaşıcı hastalıkların yayılımını modellemek de ilgi çekici görünmektedir. Çünkü salgınları kontrol altında tutmak veya önlemek günümüzde ülkelerin önemli ekonomik ve sağlık problemlerinden biri durumuna gelmiştir.
Bu bölümde;

- sayıya veya yaşa bağlı modeller,
- bulaşıcı hastalıkların yayılımı ve
- biyokimyasal modeller

üzerinde çalışacağız.

NÜFUS MODELLERİ

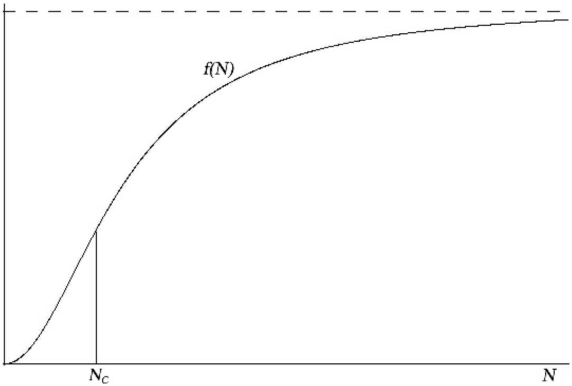
Nüfus modelleri evreye, sayıya veya yaşa göre planlanabilir. Örneğin, nüfusun çocuk ve yetişkin olarak iki gelişim evresine göre düzenlendiği evreye-dayalı bir model kurulabilir. Evreye dayalı modeller birçok gelişim evresi içerebilirler. Böcekler için gelişim evreleri; yumurta, kurtcuk (larva), yavru (pupa) ve yetişkin evreleridir. Sayıya dayalı modellerde bireyler boyut veya ağırlıkla ölçülebilen sayılara göre sınıflandırılabilirler. Örneğin balık nüfuslarında yapı değişkeni çoğu zaman boyuttur. Yaşa-dayalı modellerde nüfus yaş gruplarına ayrılır. Örneğin insan demografisinde bu 5-10, 10-15 v.s. gibi 5 yıllık yaş gurupları olabilir. Evreler, yaşlar veya boyutlar arasındaki dinamik etkileşimler nüfus yapısının zamana göre nasıl değiştiğini belirlemektedir.

Sayıya dayalı model: Ladin kurdu

Kanada ormanlarının temel problemlerinden biri, ağaç kurtlarının verdikleri zararlar olup, Ludwig ve arkadaşları (1978) ladin ağacı kurtlarının nüfus dinamiği için aşağıdaki modeli önermişlerdir:

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

Burada r_B kurtların doğrusal doğum oranı ve K_B de ağaçlardaki mevcut olan yiyecek kaynağının yoğunluğu ile ilişkili olan taşıma kapasitesini göstermektedir. $f(N)$ fonksiyonu ise kurdun avcısını (genellikle kuşları) temsil etmekte olup, şekildeki niteliksel yapıya sahiptir.



Şekil: $f(N)$ nin nitel yapısı. N_C sınır değerinden küçük nüfuslar için avcının yemi azdır, büyük nüfuslar için yem fazladır.

N kurt nüfusunun az yoğunlukta olması durumunda, başka yerlerde yiyecek arayacakları için, avcıların nüfusları azalır. Kurt nüfusunun yoğunlaşması durumunda ise avcı nüfusu da artar. Böylece $f(N)$ için uygun bir fonksiyon, A ve B pozitif sabitler olmak üzere $BN^2/\left(A^2+N^2\right)$ olabilir. Bu durumda, yukarıdaki genel model

$$\frac{dN}{dt}=r_B N\left(1-\frac{N}{K_B}\right)-\frac{BN^2}{A^2+N^2} \tag{1}$$

şeklini alır. Bu denklem r_B, K_B, A ve B parametrelerini içermekte olup, A ve K_B parametreleri N ile aynı boyuta sahiptir. r_B nin boyutu $\left[T^{-1}\right]$ ve B nin boyutu ise $\left[NT^{-1}\right]$ dir. A parametresi avcının dönüm yaptığı N_C eşik değerinin bir ölçüsüdür.

Modeli birimlerden bağımsız yapmak için, boyutsuz terimler cinsinden ifade edelim (Bkz. Kesim 3.3). Bunun için,

$$u = \frac{N}{A}, \quad p = \frac{Ar_B}{B}, \quad q = \frac{K_B}{A}, \quad \tau = \frac{Bt}{A} \tag{2}$$

alıp, bu boyutsuz terimleri (1) denkleminde kullanırsak,

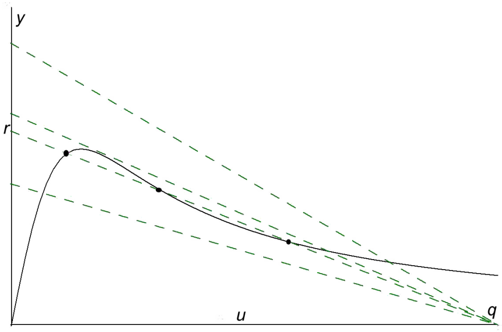
$$\frac{dN}{d\tau} = ru(1 - \frac{u}{q}) - \frac{u^2}{1+u^2} \tag{3}$$

denklemini elde ederiz. Denge çözümleri açıkça, $u = 0$ veya

$$r(1 - \frac{u}{q}) = \frac{u}{1+u^2} \tag{4}$$

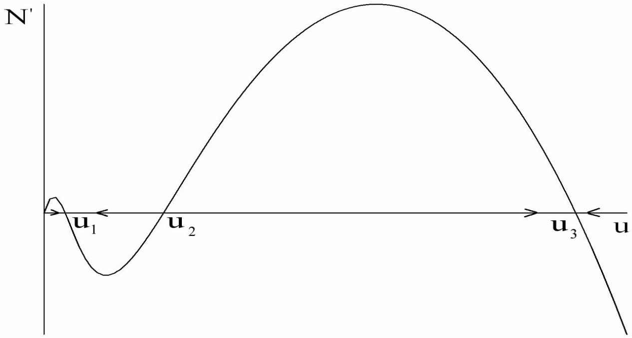
eşitliğini sağlayan u değerleridir. (4) eşitliği üçüncü dereceden bir polinoma karşılık gelmekte olup, analitik çözümleri oldukça karmaşıktır.

Çözümler $r(1-\frac{u}{q})$ doğruları ile $\frac{u}{1+u^2}$ eğrisinin kesim noktaları olup, konumları grafiksel olarak aşağıdaki şekilde gösterilmiştir. Şekildenden de görüleceği gibi, r ve q nun değerlerine bağlı olarak bir, iki veya üç çözüm elde edilebilir.



Şekil: Ladin kurdu modelinin denge noktaları. r küçük iken bir tane denge noktası vardır. r büyüdükçe denge noktası sayısı ikiye ve daha sonra üçe çıkar. İlk ve son denge nokası kararlı olup ortadaki ise kararsızdır.

Oklar çözümün zamanla nasıl değiştiğini göstermektedir. u_1 den daha az nüfus için $dN/d\tau > 0$ yani N artan ve u_1 ve u_2 arasındaki nüfus için $dN/d\tau < 0$ yani N azalan olup u_1 denge noktası **kararlıdır**. Benzer şekilde u_2 ve u_3 arasındaki nüfus için $dN/d\tau > 0$ yani N artan ve u_3 den daha büyük nüfus için $dN/d\tau < 0$ yani N azalan olup u_3 denge noktası da **kararlıdır**. u_2 noktası ise kararsızdır.



Şekil: $\frac{dN}{d\tau} = ru(1 - \frac{u}{q}) - \frac{u^2}{1+u^2}$ nun grafiği.

Yaşa dayalı model

Yaşa dayalı nüfus dinamiği çalışmalarının öncülerinden birisi **Leslie** (1900-1974) tarafından verilen birinci basamaktan lineer fark denklemlerinden oluşan bir matris sistem modelidir.

- Yaşa dayalı model bir yapısal modeldir.

Matematiksel biyolojinin en eski problemlerinden biri olan Fibonacci tavşanları problemi (altın oran, sürekli kesirler ve ayçiçeğinin büyümesi) ve çift cinsiyetli solucan modeli incelenecek

Yaşa dayalı model

Yaşa dayalı nüfus dinamiği çalışmalarının öncülerinden birisi **Leslie** (1900-1974) tarafından verilen birinci basamaktan lineer fark denklemlerinden oluşan bir matris sistem modelidir.

- Yaşa dayalı model bir yapısal modeldir.
- Ekonomik planlamalara yardım eder.

Matematiksel biyolojinin en eski problemlerinden biri olan Fibonacci tavşanları problemi (altın oran, sürekli kesirler ve ayçiçeğinin büyümesi) ve çift cinsiyetli solucan modeli incelenecek

Yaşa dayalı model

Yaşa dayalı nüfus dinamiği çalışmalarının öncülerinden birisi **Leslie** (1900-1974) tarafından verilen birinci basamaktan lineer fark denklemlerinden oluşan bir matris sistem modelidir.

- Yaşa dayalı model bir yapısal modeldir.
- Ekonomik planlamalara yardım eder.
- Evrimsel biyologların bir türün yaşam sürecini anlamalarına yardım edebilir.

Matematiksel biyolojinin en eski problemlerinden biri olan Fibonacci tavşanları problemi (altın oran, sürekli kesirler ve ayçiçeğinin büyümesi) ve çift cinsiyetli solucan modeli incelenecek

Yaşa dayalı model

Yaşa dayalı nüfus dinamiği çalışmalarının öncülerinden birisi **Leslie** (1900-1974) tarafından verilen birinci basamaktan lineer fark denklemlerinden oluşan bir matris sistem modelidir.

- Yaşa dayalı model bir yapısal modeldir.
- Ekonomik planlamalara yardım eder.
- Evrimsel biyologların bir türün yaşam sürecini anlamalarına yardım edebilir.
- Yavruların farklı zamanlarda doğmalarının sonucu oluşur.

Matematiksel biyolojinin en eski problemlerinden biri olan Fibonacci tavşanları problemi (altın oran, sürekli kesirler ve ayçiçeğinin büyümesi) ve çift cinsiyetli solucan modeli incelenecek

Yaşa dayalı model

Yaşa dayalı nüfus dinamiği çalışmalarının öncülerinden birisi **Leslie** (1900-1974) tarafından verilen birinci basamaktan lineer fark denklemlerinden oluşan bir matris sistem modelidir.

- Yaşa dayalı model bir yapısal modeldir.
- Ekonomik planlamalara yardım eder.
- Evrimsel biyologların bir türün yaşam sürecini anlamalarına yardım edebilir.
- Yavruların farklı zamanlarda doğmalarının sonucu oluşur.
- Eğer farklı yaşlardaki ortalama doğum veya ölüm oranları sabit ise, bu durumda kararlı bir yaş-yapısı oluşur. Fakat, doğum veya ölüm oranlarındaki hızlı bir değişim yaş-yapısının dağılımda kaymalara neden olur.

Matematiksel biyolojinin en eski problemlerinden biri olan Fibonacci tavşanları problemi (altın oran, sürekli kesirler ve ayçiçeğinin büyümesi) ve çift cinsiyetli solucan modeli incelenecek

Fibonacci tavşanları

İtalyan matematikçi Fibonacci tarafından 1202 yılında şu bulmaca sunulmuştur:

> *Bir çiftçi yeni doğmuş bir dişi-erkek tavşan çiftini bir kümese bırakır. Tavşanların çiftleşme yaşına gelme süreleri bir aydır. Çiftleşmeden bir ay sonra dişiler birer çift (bir dişi-bir erkek) tavşan doğurmaktadırlar ve tekrar çiftleşmektedirler. Hiç bir tavşanın ölmediğini kabul edelim. Bir yılın sonunda kaç çift tavşan olur?*

x_n, n-yinci ayın başıda, yeni doğan tavşanların ardından sayılan tavşan çifti sayısını göstersin. Böylece **13**-üncü ayın başında sayılan tavşan sayısı problemin çözümü olacaktır. İlk ayın başındaki yeni doğan çift sayısı 1 olduğu için ve ikinci ayın başında henüz yeni doğan çift olmadığı için (bir ay sonra doğuracak bir adet erişkin çift var) $x_1 = 1$ ve $x_2 = 1$ dir. Üçüncü ayın başında nüfus $x_3 = x_2 + x_1$ olup, önceki aydan gelen x_2 tavşan çiftini (ki 1 adettir) ve şimdi doğum yapacak erişkinlikte olan x_1 dişi tavşanın doğurduğu yeni doğan x_1 tavşan çiftini (ki 1 adettir) içermektedir. Genel olarak

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1} \tag{5}$$

olur. Böylece

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, \ldots$$

Fibonacci dizisini elde ederiz. O halde 12 ayın sonunda $x_{13} = 233$ (144 yetişkin ve 89 yeni doğan) tavşan olur.

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}$$

ikinci basamaktan sabit katsayılı bir fark denklemi olup, $x_n = \lambda^n$ formunda bir çözüm arayarak, denklemin genel çözümünü bulabiliriz: $x_n = \lambda^n$ yazarsak

$$\lambda^{n-1}(\lambda^2 - \lambda - 1) = 0$$

olup, buradan

$$\lambda_1 = \frac{1+\sqrt{5}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{1-\sqrt{5}}{2}$$

çözümlerini elde ederiz. Denklem (5) lineer olduğundan dolayı,

$$x_n = c_1\lambda_1^n + c_2\lambda_2^n$$

genel çözüm olur.

Fibonacci dizisini $x_0 = 0$ ile genişleterek, $x_0 = 0$ ve $x_1 = 1$ koşullarını kullanırsak;

$$\begin{aligned} c_1 + c_2 &= 0 \\ c_1\lambda_1 + c_2\lambda_2 &= 0 \end{aligned}$$

olup, buradan $c_1 = 1/\sqrt{5}$ ve $c_2 = -1/\sqrt{5}$ buluruz. Böylece

$$x_n = \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^n - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^n\right]$$

elde ederiz.

Eğer

$$\Phi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618... \text{ ve } \varphi = -\frac{1-\sqrt{5}}{2} = \Phi - 1 = 0.618...$$

dersek, bu durumda $\lambda_1 = \Phi$, $\lambda_2 = -\varphi$ dir. Ayrıca $\Phi^2 - \Phi - 1 = 0$ olduğundan $\Phi^2 - \Phi = 1$ veya $\Phi - 1 = 1/\Phi = \varphi$ olup

$$\begin{aligned} x_n &= \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\Phi^n + (-1)^{n+1}\varphi^n\right] \\ &= \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\Phi^n + (-1)^{n+1}\Phi^{-n}\right] \\ &= \frac{1}{\sqrt{5}}\Phi^n\left[1 + (-1)^{n+1}\Phi^{-2n}\right] \end{aligned} \tag{6}$$

bulunur. Buradan, $n \to \infty$ için $x_n \to \Phi^n/\sqrt{5}$ ve $x_{n+1}/x_n \to \Phi$ olduğu görülmektedir.

Altın oran

$\Phi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618...$ sayısına **altın oran** denir. $x > y$ olmak üzere, eğer

$$\frac{x+y}{x} = \frac{x}{y} \tag{7}$$

eşitliği sağlanıyorsa (yani iki sayının toplamının büyük sayıya oranı, büyük sayının küçük sayıya oranına eşit ise) x ve y sayıları *altın orana* sahiptir denir. (7) eşitliğinden

$$\begin{aligned} \frac{x+y}{x} &= \frac{x}{y} \\ 1+\frac{y}{x} &= \frac{x}{y} \\ 1+\frac{1}{\Phi} &= \Phi \end{aligned}$$

olur. Φ sayısı, bazen, irrasyonel sayıların *en irrasyoneli* olarak da adlandırılır.

Neden bu adlandırmanın yapıldığını anlamak için, sürekli kesirlerden oluşan rasyonel sayılarla irrasyonel sayılara yaklaşım veren aşağıdaki algoritmayı göz önüne alalım: n_i ler pozitif tamsayılar olsunlar. Pozitif x irrasyonel sayısına yaklaşım yapmak için aşağıdaki eşitsizlikleri gerçekleyen en büyük n_i leri seçelim:

$x > a_1 = n_1$
$x < a_2 = n_1 + \frac{1}{n_2}$
$x > a_3 = n_1 + \cfrac{1}{n_2 + \cfrac{1}{n_3}}$
$x < a_4 = n_1 + \cfrac{1}{n_2 + \cfrac{1}{n_3 + \frac{1}{n_4}}}$
$\vdots$

n_i leri hesaplayan basit bir algoritma mevcuttur. İlk olarak $a_1 = n_1$ sayısı x in tamsayı kısmıdır. $x - a_1$ kalanı hesaplanıp, bunun tersi olan $1/(x - a_1)$ alınabilir. Bu tersin tamsayı kısmı n_2 dir. Tekrar $1/(x - a_1) - n_2$ kalanı hesaplanıp, tersi alınabilir. Bu tersin tam kısmı n_3 dür. Bu algoritmayı kullanarak $\pi = 3.141592654...$ nin daha iyi ardışık rasyonel yaklaşımlarını bulabiliriz:

a lar	kalan	$1/$kalan
$a_1 = 3$	0.141592654	7. 062513285
$a_2 = 3 + \frac{1}{7} = \frac{22}{7}$	0.062513285	15. 99659976
$a_3 = 3 + \cfrac{1}{7 + \frac{1}{15}} = \frac{333}{106}$	0.99659976	1. 003411841
$a_4 = 3 + \cfrac{1}{7 + \cfrac{1}{15 + \frac{1}{1}}} = \frac{355}{113}$		

Böylece π sayısına $\{3,\ 22/7,\ 333/106,\ 355/113,\ ...\}$ rasyonel yaklaşım dizisi elde edilir.

Benzer şekilde $\varphi = 1.61803399...$ sayısına bir rasyonel yaklaşım yapalım:

a lar	kalan	1/kalan
$a_1 = 1$	φ	Φ
$a_2 = 1 + \frac{1}{1}$	φ	Φ

Böylece

$$\Phi = 1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{\vdots}}}$$

yani, tüm n_i değerleri 1 olup, bu Φ ye yavaş bir yaklaşımdır. Bir başka yaklaşım, $\Phi^2 - \Phi - 1 = 0$ denkleminden $\Phi^2 = 1 + \Phi$ ve buradan ($\Phi > 0$ için) $\Phi = \sqrt{1 + \Phi}$ olup, Φ nin ardarda sol tarafta yazılmasıyla

$$\Phi = \sqrt{1 + \sqrt{1 + \sqrt{1 + ...}}}$$

iterasyonlarından elde edilebilir.

Diğer bir yaklaşım formülü $\Phi^2 - \Phi - 1 = 0$ dan $\Phi^2 = 1 + \Phi$ ve buradan ($\Phi \neq 0$ için) $\Phi = 1 + 1/\Phi$ olup Φ nin bu değerini tekrar tekrar sol tarafta yerine yazarsak,

$\Phi = 1 + \frac{1}{\Phi}$
$\Phi = 1 + \frac{1}{1+\frac{1}{\Phi}}$
$\Phi = 1 + \frac{1}{1+\dfrac{1}{1+\frac{1}{\Phi}}}$
$\vdots$

yaklaşımlarını elde ederiz ki, tüm n_i değerleri **1** dir. Bu ardışık kesirlerden Φ ye bir rasyonel yaklaşım dizisi olarak

$$\{1, 2, 3/2, 5/3, 8/5, 13/8, \ldots\}$$

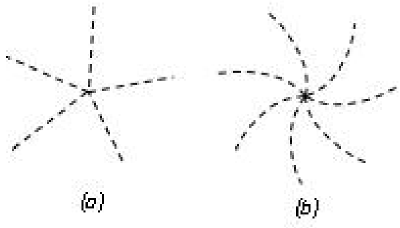
elde edilir. Bu dizi ardışık Fibonacci sayılarının oranlarıdan oluşmakta olup, bu oranın Φ ye yaklaştığını görmüştük.

Ayçiçeğinde Fibonacci sayıları

Altın oran, en irrasyonel sayı olarak, doğada beklenmedik yerlerde beklenmedik şekilde karşımıza çıkmaktadır. Bunlardan biri **ayçiçeği** çekirdeklerinin dizilişinde görülmektedir.

Fibonacci sayıları ayçekirdeği yerleşiminde neden görünmektedir? Bunu yanıtlamak için, çekirdeklerin oluştuğu basit bir modeli göz önüne alalım. Oluşum aşamasında çekirdeklerin ilk önce çiçeğin merkezine yakın çıktığını ve çiçek büyüdükçe, merkezden dışa doğru (radyal olarak) sabit hızda hareket ettiğini kabul edelim. Dairesel çiçek başını doldurmak için; merkezde oluşan her yeni çekirdeğin, radyal olarak hareket etmeden önce sabit bir açıda döndüğünü varsayalım. Ayrıca, oluşacak çiçek başının düzgün yerleşmiş çekirdeklere sahip olması anlamında, dönme açısının optimum olduğunu kabul edelim.

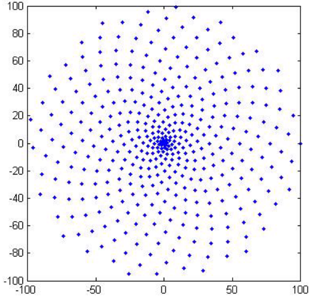
Dönüş açısını $2\pi\alpha$ ile gösterelim ve $0 < \alpha < 1$ kabul edelim. İlk önce, $n < m$, ve n ve m ortak böleni olmayan iki doğal sayı olmak üzere, α nın n/m şeklinde bir rasyonel sayı olma olasılığını göz önüne alalım. m tane dönmeden sonra çekirdekler başladıkları çizgiye geleceklerinden dolayı, oluşan çiçek başı m tane doğru üzerinde dizilmiş olan çekirdekler içerecektir. $\alpha = 3/5$ olan bu tip bir çiçek başı şekil (a) da görülmektedir.



Şekil: (a) $\alpha = 3/5$ ve (b) $\alpha = \pi - 3$ için ayçiçek başı

Şimdi α nın bir irrasyonel sayı olma olasılığını göz önüne alalım. Bu durumda kaç dönme olursa olsun, çekirdekler başladıkları doğru üzerine gelemezler. Bu durumda, oluşan çiçek başı düzgün yerleşmiş çekirdeklere sahip olmayabilir. Örneğin $\alpha = \pi - 3$ ise, bu durumda oluşan çiçek başı Şekil (b) deki gibi 7 tane saat yönünün aksi yönündeki spiralden oluşur. π ye iyi bir rasyonel yaklaşımın, ondan biraz büyük olan $3 + 1/7$ olduğunu yukarıda görmüştük. Böylece, her yedinci dönmede, yeni çekirdek yedi dönme önceki çekirdek tarafından çizilen radyal doğrunun hemen dışına düşer. Bu çekirdekler, büyüyen çiçek başı boyunca dışa doğru hareket ederken, her yedi dönmeden sonra saat yönünün aksi yönünde bir spiral görüntüsü alırlar, ve Şekil (b) deki gibi, çiçek başının tamamı bu spirallerin yedi tanesini içeriyor görünür.

Bir ayçiçeğinde en iyi yerleşimle ortaya çıkan irrasyonel sayı muhtemelen, $1/\varphi$ dir. Ardışık iki Fibonacci sayısının oranı örneğin $21/34$ veya $34/55$ dir. $34/55$, φ ye $21/34$ den daha iyi bir yaklaşım olduğu için 55 saat yönü spirali gözlemlemek, 34 aksi saat yönü spirali gözlemlemekten daha kolay olacaktır ki bu da gerçekten tam olarak beklediğimiz şeydir.



Şekil: $\alpha = 21/34$ için bir ayçiçek başının görüntüsü. 34 saat 21 aksi yönlü spiral. Grafiğin MATLAB kodu Ek B dedir.

Yaşa-dayalı nüfustaki tavşanlar

Fibobacci tavşanları yaşa-dayalı bir nüfus modeli olup, bunu kullanarak daha genel bir yaklaşım yapabiliriz. Tavşanları yavru ve yetişkin olarak iki sınıfa ayırabiliriz. Burada, yavrular henüz çiftleşemeyen yeni doğanları, yetişkinler ise en az bir aylık tavşanları belirtmektedir. İlk ayın başındaki yeni doğmuş bir çift ile başlayarak, çiftleşen dişilerin doğurmalarının ardından, takip eden her ayın başındaki nüfusu sayabiliriz. n-yinci ayın başındaki yeni doğan tavşan çiftlerinin sayısını $x_{1,n}$ ile ve en az bir aylık olan çiftlerin sayısını ise $x_{2,n}$ ile gösterelim. Her bir yetişkin çift bir yavru çift doğurduğundan, $(n+1)$-inci ayın başındaki yavru çift sayısı n-yinci aydaki yetişkin çift sayısına eşit olduğundan, ve $(n+1)$-inci ayın başındaki yetişkin çift sayısı n-yinci aydaki yetişkin ve yavru çift sayısına eşit olduğundan dolayı,

$$
\begin{aligned}
x_{1,n+1} &= x_{2,n} \\
x_{2,n+1} &= x_{1,n} + x_{2,n}
\end{aligned}
$$

elde ederiz.

Matris formunda

$$\begin{pmatrix} x_{1,n+1} \\ x_{2,n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{1,n} \\ x_{2,n} \end{pmatrix} \tag{8}$$

veya vektör formunda

$$\mathbf{x}_{n+1} = L\mathbf{x}_n \tag{9}$$

olur. Başlangıç koşulları, yetişkinin olmadığı ve sadece bir yavru çiftin olduğu

$$\mathbf{x}_0 = \begin{pmatrix} x_{1,1} \\ x_{2,1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

ile verilecektir.

(9) sistemi, birinci basamaktan bir lineer fark denklem sistemi olup, çözümü $\mathbf{x}_n = \lambda^n \mathbf{v}$ şeklinde ararsak, sistem

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

özdeğer problemine dönüşür. ve genel çözümü, c_1, c_2 keyfi sabitler olmak üzere

$$\mathbf{x}_n = c_1 \lambda_1^n \mathbf{v}_1 + c_2 \lambda_2^n \mathbf{v}_2 \tag{10}$$

şeklindedir. Şimdi $|\lambda_1| > |\lambda_2|$ kabul edersek

$$\mathbf{x}_n = \lambda_1^n \left(c_1 \mathbf{v}_1 + c_2 \left(\frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right)^n \mathbf{v}_2 \right)$$

şeklinde yazarsak, $|\lambda_2/\lambda_1| < 1$ olduğu için $n \to \infty$ için $\mathbf{x}_n \to c_1 \lambda_1^n \mathbf{v}_1$ olur. Yani nüfusun uzun süredeki asimptotik davranışı sadece λ_1 özdeğerine ve karşılık gelen $\mathbf{v}_1$ özvektörüne bağlıdır. Fibonacci tavşanları için özdeğer ve özvektörleri bulalım:

$$\det(L - \lambda I) = \det \begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ 1 & 1-\lambda \end{vmatrix} = -\lambda(1-\lambda) - 1 = 0$$

veya $\lambda^2 - \lambda - 1 = 0$ olup, burada $\lambda_1 = \Phi$ ve $\lambda_2 = -\varphi$ bulunur.

$\Phi > \varphi$ olduğundan yaşa-dayalı nüfusun uzun-süreli asimptotik davranışını Φ özdeğeri ve karşılık gelen özvektör belirler. Özvektörü belirlemek için

$$(L - \Phi I)\mathbf{v}_1 = 0$$

veya denk olarak

$$\begin{pmatrix} -\Phi & 1 \\ 1 & 1-\Phi \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_{11} \\ v_{12} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

sistemini çözersek, ilk denklemden $-\Phi v_{11} + v_{12} = 0$ olup, $v_{11} = 1$ alırsak $v_{12} = \Phi v_{11} = \Phi$ elde ederiz. ($\Phi^2 - \Phi - 1 = 0$ olduğundan birinci denklem ikincinin $-\Phi$ katı olup ikinci denklem sağlanmış olur.) O halde

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ \Phi \end{pmatrix}$$

olur. $\mathbf{v}_1$ den elde edilen asimptotik yaş-yapısı yetişkinlerin yavrulara oranının altın orana yaklaştığını yani

$$\lim_{n\to\infty} \frac{x_{2,n}}{x_{1,n}} = v_{12}/v_{11} = \Phi$$

olduğunu göstermektedir.

Yaşa-dayalı ayrık model

Bir ayrık modelde, nüfus sayımları ayrık zamanlarda gerçeklenir ve bireyler dilimlenmiş yaş sınıflarına ayrılırlar. Modelin basitliği için yaş dilimlemeleri ile sayım sürelerini aynı alalım. (Örneğin beş yılda bir sayım yapmak ve yaş sınıflarını 0-4, 5-9 v.s şeklinde dilimlemek.) Sayımlarda normalde hem dişi hem de erkekler sayılmakla beraber, burada sadece dişileri sayacağız.

$x_{i,n}$, n-yinci sayıma göre i-yinci yaş sınıfındaki dişi sayısı; (s_1 ilk sayıma kadar canlı kalan dişi yüzdesi olmak üzere) s_i, $(i-1)$-inci yaş sınıfından i-yinci yaş sınıfına geçen (ölmeyen) dişi yüzdesi; b_i, i-yinci yaş sınıfındaki dişi başına düşen beklenen dişi doğumların sayısı; $i = 1$ ilk yaş sınıfı, $i = k$ son yaş sınıfı olsun. Son yaş sınıfından sonra yaşayan dişi olmasın ve ilk sayım $n = 1$ iken yapılsın.

$\{x_{i,n+1}\}$ lerin $\{x_{i,n}\}$ ler cinsinden fark denklemlerini oluşturacağız. Öncelikle, $(n+1)$-inci sayımda yenidoğanlar, n-yinci sayım ile $(n+1)$-inci sayım arasında, farklı doğurganlığa sahip, farklı yaşlardaki dişiler tarafından doğurulurlar. Ayrıca, bu yeni doğanların sadece bir kesimi ilk sayımalarına kadar yaşarlar. İkinci olarak, n-yinci sayımda sayılmış olan i-yinci yaş sınıfındaki dişilerin sadece bir kesimi $(n+1)$-inci sayımda, $(i+1)$-inci yaş sınıfında sayılacak kadar yaşarlar. Bu bilgileri uygun olarak tanımlanan parametrelerle birleştirirsek, $\{x_{i,n+1}\}$ için fark denklemleri

$$\begin{aligned}
x_{1,n+1} &= s_1\left(b_1 x_{1,n} + b_2 x_{2,n} + \cdots + b_k x_{k,n}\right)\\
x_{2,n+1} &= s_2 x_{1,n}\\
x_{3,n+1} &= s_3 x_{2,n}\\
&\vdots\\
x_{k,n+1} &= s_k x_{k-1,n}
\end{aligned}$$

$$\begin{pmatrix} x_{1,n+1} \\ x_{2,n+1} \\ x_{3,n+1} \\ \vdots \\ x_{k,n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s_1 b_1 & s_1 b_2 & \cdots & s_1 b_{k-1} & s_1 b_k \\ s_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_3 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_k & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{1,n} \\ x_{2,n} \\ x_{3,n} \\ \vdots \\ x_{k,n} \end{pmatrix}$$

veya kısaca

$$\mathbf{x}_{n+1} = L\mathbf{x}_n \tag{11}$$

sistemi ile belirlenebilir. Burada L matrisi **Leslie matrisi** olarak adlandırılır.

Bu lineer denklem sistemi Leslie matrisinin özdeğerleri ve karşılık gelen özvektörleri bulunarak çözülebilir. Bunun için $\det(L - \lambda I) = 0$ karakteristik denklemi doğrudan çözülebilir veya (11) sistemi ilk yaş sınıfındaki dişilerin sayısını veren değişkene göre yüksek basamaktan tek bir denkleme dönüştürülebilir ki bunun için ikinci denklemden başlarsak;

$$
\begin{aligned}
x_{2,n+1} &= s_2 x_{1,n} \\
x_{3,n+1} &= s_3 x_{2,n} \\
&= s_3 s_2 x_{1,n-1} \\
&\vdots \\
x_{k,n+1} &= s_k x_{k-1,n} \\
&= s_k s_{k-1} x_{k-2,n-1} \\
&\vdots \\
&= s_k s_{k-1} \cdots s_2 x_{1,n-k-2}
\end{aligned}
$$

elde ederiz.

Eğer doğumdan i-yinci yaş sınıfına kadar canlı kalan dişilerin kesrine $l_i = s_1 s_2 \cdots s_i$ dersek ve $f_i = b_i l_i$ alırsak, bu durumda (11) sisteminin ilk satırı

$$x_{1,n+1} = f_1 x_{1,n} + f_2 x_{1,n-1} + \cdots + f_k x_{1,n-k+1} \qquad (12)$$

şeklini alır. Burada $n \geq k$ kabul ediyoruz ki böylece $(n+1)$ sayımda sayılan tüm dişiler ilk sayımdan sonra doğmuş olurlar.
(12) de $x_{1,n} = \lambda^n$ dönüşümü yapılıp, denklem λ^{n+1} ile bölünürse, hem gerçel hem de karmaşık eşlenik köklere sahip olabilen,

$$\sum_{j=1}^{k} f_j \lambda^{-j} = 1 \qquad (13)$$

Euler-Lotka ayrık denklemi elde edilir.

λ özdeğeri belirlendikten sonra, karşılık gelen **v** özvektörü Leslie matrisi kullanılarak

$$\begin{pmatrix} s_1 b_1 - \lambda & s_1 b_2 & \cdots & s_1 b_{k-1} & s_1 b_k \\ s_2 & -\lambda & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_3 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_k & -\lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$$

sisteminden bulunabilir.

$v_k = l_k/\lambda^k$ alıp, son satırdan $v_{k-1} = \lambda v_k/s_k = \lambda l_k/\lambda^k s_k = l_{k-1}/\lambda^{k-1}$ ve böylece son satırdan başa doğru giderek, $v_{k-2} = l_{k-2}/\lambda^{k-2}$,...., $v_1 = l_1/\lambda$ yani

$$v_i = l_i/\lambda^i \quad (i = 1, 2, ..., k)$$

elde edilir. Ardışık iki yaş sınıfının oranını oluşturarak, bu sonuçtan ilginç bir anlam çıkarabiliriz. Eğer λ bir baskın özdeğer(ve nüfusta olduğu gibi gerçel ve pozitif) ise, bu durumda asimptotik olarak

$$\begin{aligned} x_{i+1,n}/x_{i,n} &\sim v_{i+1}/v_i \\ &= s_{i+1}/\lambda \end{aligned}$$

elde ederiz. $\{s_i\}$ canlı kalma oranlarını sabit tutarsak, bu durumda daha küçük pozitif λ daha büyük bir oran gerçekler: az büyüyen (veya azalan) nüfus daha hızlı büyüyen nüfusa göre bağıl olarak daha yaşlı bireylerden oluşur.

Eğer basitçe bir nüfusun büyüdüğünü veya azaldığını belirlersek, dişilerin dişi yavru doğurma net beklentisi olarak tanımlanan *temel üreme oranı* $\Re_0$ ı hesaplayabiliriz. Eğer dişi ölmeden hemen önce doğurursa, durağanlık oluşur. Eğer $\Re_0 > 0$ ise, bu durumda nüfus büyür. $\Re_0 < 0$ ise, bu durumda nüfus azalır. $\Re_0$, bir dişinin tüm yaş sınıfları üzerinden toplanan, doğurması beklenen dişi yavruların sayısına eşittir, yani

$$\Re_0 = \sum_{i=1}^{k} f_i.$$

Yaklaşık olarak eşit sayıda erkek ve dişiye sahip bir nüfus için $\Re_0 = 1$ in anlamı bir dişinin tüm hayatı boyunca ortalama iki yavru doğurmasıdır. (Fakat insan nüfusu için, bu değerin 2.1 olması sözkonusudur, çünkü doğurganlık yaşına gelmeden çocukların $0.1/2.1 \approx 0.047$ yani yaklaşık olarak %5 inin öldüğü tahmin edilmektedir. Ülkelerin geçmişteki demografik yapıları ve gelecekteki tahmini demografik yapıları için `http://www.census.gov` sitesine bakılabilir.)

Yaşa-dayalı sürekli model

Bir yaş sınıfının (sayımlar arasındaki uzunluğa da eşit olan) $\Delta\tau$ grup uzunluğu sıfıra gidecek şekilde (12) ayrık modelini göz önüne alarak bir sürekli–zaman modeli oluşturabiliriz. $n > k$ için eşitliği

$$x_{1,n} = \sum_{i=1}^{k} f_i x_{1,n-i} \tag{14}$$

şeklinde yazılabilir. Ayrık modeldeki ilk yaş sınıfı iki ardışık sayım arasında doğan dişileri içermektedir. Sürekli modelde karşılık gelen fonksiyon ise $x_{1,n} = B(t_n)\Delta\tau$ olmak üzere tüm nüfusun dişi doğum oranı $B(t)$ olacaktır. Eğer n–yinci sayımın bir $t_n = n\Delta\tau$ zamanında yapıldığını varsayarsak, bu durumda $x_{1,n-i} = B(t_n - t_i)\Delta\tau$ olur. $f_i = b_i l_i$ parametresinin sürekli model karşılığını belirlemek için, τ yaşına kadar canlı kalan yenidoğan dişilerin oranını veren yaşa–bağlı *yaşam fonksiyonu* $y(\tau)$ yu, ve τ ve $\tau + \Delta\tau$ yaşları arasında bir dişinin doğurduğu ortalama dişi sayısını veren, yaşa-bağlı *doğurganlık fonksiyonu* $m(\tau)$ yu tanımlayalım.

Yaşa-bağlı net doğurganlık fonksiyonu $f(\tau) = m(\tau)y(\tau)$ ve $\tau_i = i\Delta\tau$ ile birlikte

$$f_i = f(\tau_i)\Delta\tau$$

eşitliğine sahibiz. Bu yeni tanımlarla (14) eşitliği

$$B(t_n)\Delta\tau = \sum_{i=1}^{k} f(\tau_i)B(t_n - t_i)(\Delta\tau)^2$$

şeklini alır. Eşitliği $\Delta\tau$ ile bölüp, $t_i = \tau_i$ yi göz önüne alırsak sağ taraf bir Riemann toplamına dönüşür. $t_n = t$ alıp, dişi doğurganlık yaşının maksimumundan büyük τ lar için $f(\tau) = 0$ dersek, $\Delta\tau \to 0$ durumunda (14) denklemi

$$B(t) = \int_0^\infty B(t-\tau)f(\tau)d\tau \tag{15}$$

eşitliğine dönüşür.

(15) denkleminde $B(t) = e^{rt}$ alırsak, denklem

$$e^{rt} = \int_0^\infty f(\tau) e^{r(t-\tau)} d\tau$$

şeklini alır. Denklemi e^{rt} ile bölersek, *Euler-Lotka denkleminin* sürekli formu olan

$$\int_0^\infty f(\tau) e^{-r\tau} d\tau = 1 \tag{16}$$

eşitliğini elde ederiz. (16) denklemi, yaşa bağlı net doğurganlık fonksiyonu $f(\tau)$ verilmek üzere, r ye göre bir integral denklemidir. $f(\tau)$ negatif olmayan sürekli bir fonksiyon olmak üzere, (15) denkleminin tek bir r_* gerçek kökünün var olduğu ve nüfusun $e^{r_* t}$ ye asimptotik olarak büyüdüğü $(r_* > 0)$ veya azaldığı $(r_* < 0)$ ispatlanabilir. Nüfus büyüme oranı r_* **asıl büyüme oranı** veya *Malthusyan parametresi* olarak adlandırılır.

$$F(r) = \int_0^\infty f(\tau) e^{-r\tau} d\tau - 1 = 0 \qquad (17)$$

dersek, Newton yöntemi ile, bir $r = x_0$ tahmini ile başlayarak, çözümüne

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n - \frac{F(x_n)}{F'(x_n)} \\ &= x_n + \frac{\int_0^\infty f(\tau) e^{-x_n \tau} d\tau - 1}{\int_0^\infty \tau f(\tau) e^{-x_n \tau} d\tau}, \qquad n = 0, 1, 2... \end{aligned}$$

ardışık iterasyonları ile yaklaşabiliriz.
Asimptotik olarak kararlı bir yaş yapısına erişildikten sonra, nüfus büyümesi $e^{r_* t}$ üstel büyümesine benzer davranır ki bu da r_* ın kişi başı sabit doğum oranı b ve ölüm oranı d den bulunabileceğini önermektedir. Gerçekten, b ve d nin ifadelerini elde ederek $r_* = b - d$ olduğunu gösterebiliriz.