«Μοντελοποίηση και Αριθμητικές Προσομοιώσεις»
Εισαγωγή στη Μαθηματική Βιολογία

Πληθυσμιακά Μοντέλα

- **Μοντέλα Πληθυσμών Ενός Είδους:**
  - ✓ **Συνεχή - Διακριτά**

- **Μοντέλα Αλληλεπιδρώντων Πληθυσμών:**
  - ✓ **Συνεχή - Διακριτά**

Μαθηματική Μοντελοποίηση: Θυμηθείτε

- **Σκοπός της Μαθηματικής Μοντελοποίησης:**

  - Η **κατανόηση φαινομένων** (φυσικών ή μη) τη χρήση των Μαθηματικών.

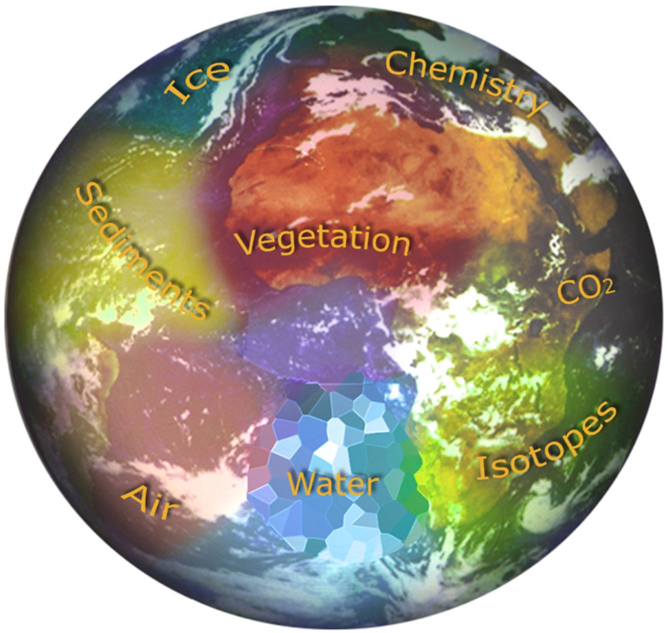
  - Η πρόβλεψη/προσομοίωση (**prediction/simulation**) **συμπεριφορών και ιδιοτήτων** πολύπλοκων συστημάτων.

  - Μελέτη μεγάλου **εύρους πιθανών πραγματικών συστημάτων** από: Φυσικές επιστήμες (Φυσική, Χημεία, Βιολογία …), Οικονομικά, Ανθρωπιστικές επιστήμες (Ψυχολογία, Κοινωνιολογία …), Ιατρική, …

Μαθηματικά Μοντέλα στη Βιολογία

- **Θυμηθείτε:** Ένα μαθηματικό μοντέλο (ΜΜ) είναι ένα σύνολο υποθέσεων για κάποιο βιολογικό σύστημα εκφρασμένες με μαθηματικές εξισώσεις.

Σύστημα: Παράδειγμα Ι



Σύστημα: Παράδειγμα ΙΙ

Μοντέλα Πληθυσμών Ενός Είδους

- Μοντέλα που περιγράφουν ένα απομωνομένο πληθυσμό.

- **Συνεχή Μοντέλα**

- **Διακριτά Μοντέλα**

- Θυμηθείτε: Εκθετικό μοντέλο

Εκθετικό Μοντέλο (Malthus, 1798)

Στόχος: Πρόβλεψη – μελέτη του πληθυσμού ένος είδους. Απλούστερο δυνατό:

Υποθέσεις:

- Θεωρούμε τον πλυθυσμό ομογενή σε όλο το χωρίο Ω (π.χ. το δάσος), δεν εξαρτάται από το χώρο ***X***.
- Υπάρχει διαθέσιμο πολύ-«άπειρο» φαγητό.
- Ο πληθυσμός μεταβάλλεται αποκλειστικά λόγω γεννήσεων και θανάτων.

❖ **Έστω:**

- $N(t)$: *αριθμός* των ατόμων ενός είδους σε χρόνο t,
- b: ο μέσος ρυθμός γεννήσεων ανά άτομο του είδους, $bN(t)$: Γεννήσεις
- d: ο μέσος ρυθμός θανάτων ανά άτομο του είδους, $dN(t)$: Θάνατοι
- r: ο ρυθμός αύξησης ή μείωσης του πληθυσμού, $r = b - d$
- Μονάδες b, d, r;

Εκθετικό Μοντέλο (Malthus, 1798)

❖ Η χρονική εξέλιξη του πληθυσμού δίνεται ως:

$$\frac{dN(t)}{dt} = (b-d)N(t) = rN(t)$$

❖ Με αρχική συνθήκη: $N=N_0$ για $t=0$, ο πληθυσμός είναι:

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

➢ Προσοχή: Για $t \to \infty$, $N \to \infty$ (Μη-πραγματική συμπεριφορά)

Λογιστικό Μοντέλο (Logistic Model)

❖ Υποθέτουμε ότι το περιβάλλον δεν επαρκεί για απεριόριστη αύξηση του πληθυσμού. Θα πρέπει να υπάρξει τροποποίηση της εκθετικής συμπεριφοράς και σταθεροποίηση του πληθυσμού. Έστω *K* ο μέγιστος πληθυσμός που μπορεί να υπάρξει.

❑ **Λογιστική εξίσωση, ΛΕ, (Logistic equation):**

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \Rightarrow \frac{\dot{N}}{N} = F(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

➢ Όπου *K*: (σταθερά) χωρητικότητα περιβάλλοντος, εξαρτάται από τις συνθήκες, $K > 0$

➢ $F(N)$: κατά κεφαλή ρυθμός μεταβολής

❑ **Μορφή της ΛΕ;**

Λογιστικό Μοντέλο (Logistic Model)

❖ Μελέτη ευστάθειας – Γραμμικοποίηση: Έστω μικρή διαταραχή γύρω από σημείο ισορροπίας (Σ.Ι.):

$$N(t) \equiv \hat{N} + \varepsilon(t)$$

$$\frac{d\left(\hat{N}+\varepsilon\right)}{dt} = F\left(\hat{N}\right) + \varepsilon \left.\frac{dF\left(\hat{N}+\varepsilon\right)}{dN}\right|_{N=\hat{N}} + \text{¤}\left(\varepsilon^{2}\right)$$

$$F'(N) = \frac{dF(N)}{dN} = r - \frac{2rN}{K}$$

❑ **Σημεία Ισορροπίας:**

1) *N*=0, Ασταθές Σ.Ι.

$$\frac{d(\varepsilon)}{dt} ; \quad r\varepsilon \Rightarrow \varepsilon = \varepsilon_0 \exp(rt)$$

1) *N*=*K*, Ευσταθές Σ.Ι.

$$\frac{d(\varepsilon)}{dt} ; \quad r - 2r = -r \Rightarrow \varepsilon = \varepsilon_0 \exp(-rt)$$

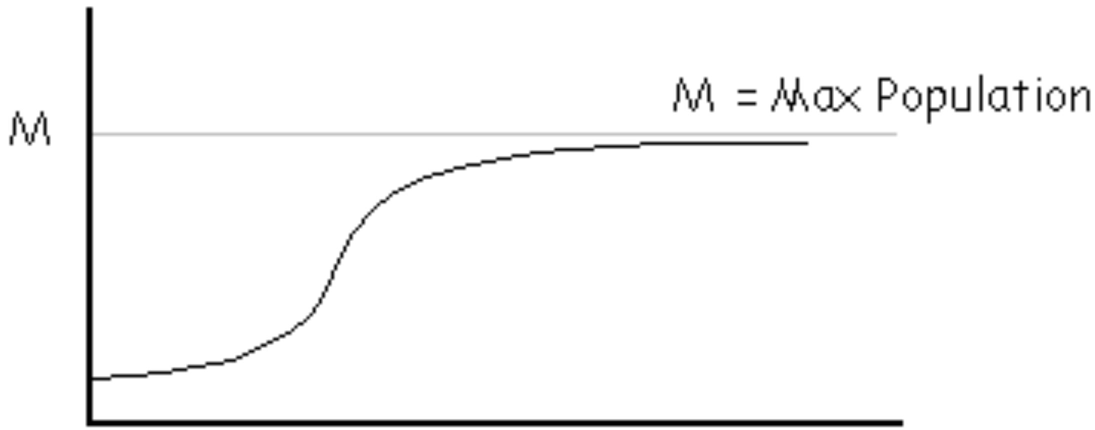
Λογιστικό Μοντέλο (Logistic Model)

- Λύση της Λογιστικής Εξίσωσης:

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}}$$

4. Logistic Equation

$$y' = ky\left(1 - \frac{y}{M}\right)$$



$$y(t) = \frac{M}{1 + Ae^{-kt}}$$

Λογιστικό Μοντέλο

❑ **Κανονικοποίηση του πληθυσμού, *x* = *N*/*K***

$$\boxed{\frac{dx}{dt} = rx(1-x)}$$

$$x(t) = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{x_0} - 1\right)e^{-rt}}$$

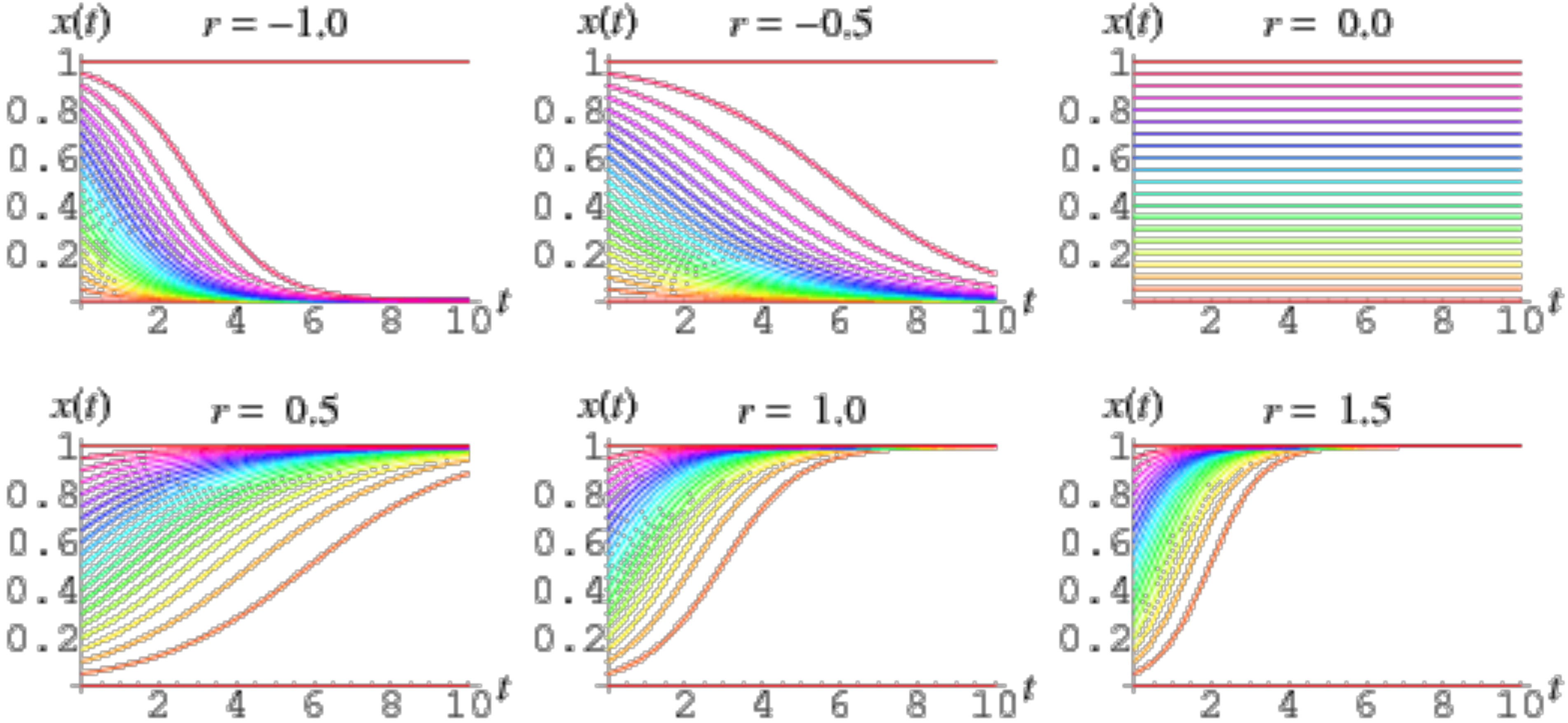
❑ $N_0 > K$: κατά κεφαλή ρυθμός, $F(N) < 0$: Ο πληθυσμός μειώνεται

❑ **Μεθοδολογία:** Χρησιμοποιούμε στατιστικά στοιχεία για να βρούμε τις παραμέτρους N_0 , r, K.

→ Σύνηθες πρόβλημα: Η περιγραφή επηρεάζεται από το εύρος των στοιχείων που χρησιμοποιούμε. Δεν είναι καλή για μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα.

Λογιστικό Μοντέλο

❑ **Συμπεριφορά του μοντέλου για διαφορετικές τιμές της σταθεράς *r***



Διακριτό Λογιστικό Μοντέλο (Discrete Logistic Model)

- **Βασική ιδέα:** Οι γεννήσεις και οι θάνατοι είναι διακριτές, και όχι συνεχής, μεταβλητές. Συνεπώς και ο πληθυσμός λαμβάνει διακριτές τιμές

- Γενικά η περιγραφή του πληθυσμού ως συνεχή μεταβλητή είναι καλή υπόθεση:
  - Για «είδη» όπου οι διαφορετικές γενεές αλληλεπικαλύπτονται σε μεγάλο βαθμό,
  - Επίσης αν ενδιαφερόμαστε για μεγάλα χρονικά διαστήματα ώστε οι περίοδοι μεταξύ γενεών να θεωρούνται σχετικά μικρές

- Χρησιμοποιούμε εξισώσεις διαφορών (difference equations): έκφραση μιας ποσότητας *Q* σαν συνάρτηση της προηγούμενης τιμής του *Q*.

$$Q_{t+1} = F(Q_t)$$

Διακριτό Λογιστικό Μοντέλο (Discrete Logistic Model)

- **Προσοχή:** Η χρονική μονάδα εξαρτάται αποκλειστικά από το σύστημα που μελετάμε.

- Αν $\Delta t = t+1 - t = 1$, τότε η μονάδα του χρόνου μπορεί να είναι:

  - Για συνηθισμένα είδη (π.χ. θηλαστικά) 1 χρόνος
  - Για μύγες 1 ημέρα
  - Για κύτταρο κάποιες ώρες
  - Για βακτήρια < μία ώρα
  - …

Διακριτό Λογιστικό Μοντέλο (Discrete Logistic Model)

- **Έστω:**
  - P_t: *αριθμός* των ατόμων ενός είδους σε χρόνο t,
  - b: ο μέσος ρυθμός γεννήσεων ανά άτομο του είδους,
  - d: ο μέσος ρυθμός θανάτων ανά άτομο του είδους,
  - r: ο ρυθμός αύξησης ή μείωσης του πληθυσμού, $r = b - d$

- **Διακριτή Λογιστική Εξίσωση, ΛΕ, (Logistic equation):**

$$\Delta P \equiv P_{t+1} - P_t = rP_t\left[1 - P_t / K\right]$$

- Όπου K: (σταθερά) χωρητικότητα περιβάλλοντος, $K > 0$

$$P_{t+1} = P_t\left[1 + r\left(1 - P_t / K\right)\right]$$

Διακριτό Λογιστικό Μοντέλο (Discrete Logistic Model)

- **Προσοχή:**

  - Αν και «απλό» το διακριτό λογιστικό μοντέλο δεν έχει γενική λύση για το $P(t)$. Σε αντίθεση με το εκθετικό διακριτό μοντέλο (Malthus) για το οποίο:

$$P_{t+1} - P_t = rP_t \Rightarrow P_t = (1+r)^t P_0$$

  - **Επαληθεύστε!**

  - Ο μόνος τρόπος για να βρούμε το P_{1000} στο διακριτό λογιστικό μοντέλο είναι να κάνουμε 1000 επαναλήψεις!

Διακριτά Λογιστικά Μοντέλα

❖ **Ιστορικά:** Πρώτο διακριτό πληθυσμιακό μοντέλο (Fibonacci, 18^ος^ αιώνας):

- **Μοντέλο ανάπτυξης πληθυσμού λαγών. Υποθέσεις:**

  - Ξεκινάμε από 1 ζευγάρι λαγών, οι οποίοι μετά από 1 χρονική περίοδο παράγουν άλλο ένα ζευγάρι.
  - Οι λαγοί δεν πεθαίνουν.
  - Τα νεογέννητα χρειάζονται 1 χρονική περίοδο ώστε να φτάσουν σε ηλικία αναπαραγωγής.
  - Κάθε θηλυκό γεννά ακριβώς 1 ζευγάρι αρσενικού-θηλυκού.

- **Ερώτηση:** Πόσα ζευγάρια λαγών υπάρχουν ύστερα από n χρονικές περιόδους;

Διακριτά Λογιστικά Μοντέλα

- **Απάντηση:** (Επαληθεύεστε → Άσκηση για το σπίτι!)

$$F_n = F_{n-1} + F_{n-2}$$

➢ **Σας θυμίζει κάτι;**

- **Δεν είναι ρεαλιστικό μοντέλο. Γιατί;**
  - ➢ Ζευγάρωμα μεταξύ αδελφών
  - ➢ Κάθε γέννα δίνει ακριβώς 2 λαγούς (ένα θηλυκό και ένα αρσενικό)

Μοντέλα Αλληλεπιδρόντων Πληθυσμών

- Μοντέλα που περιγράφουν δύο ή περισσότερα είδη τα οποία αλληλεπιδρούν.

- Πιθανοί τύποι αλληλεπιδράσεων για 2 είδη:

Α) Θηρευτής - Θήραμα (Predator - Pray): Το ένα είδος τρώει το άλλο. Παράδειγμα: Λαγός - Αλεπού, ...

Β) Ο πληθυσμός και των δύο μειώνεται λόγω ανταγωνισμού (competition). Παράδειγμα: Είδη πουλιών που τρώνε το ίδιο φαγητό, ...

Γ) Ο πληθυσμός και των δύο αυξάνει - Συμβίωση (Mutualism or Symbiosis). Παράδειγμα: Λουλούδια - Μέλλισες, ...

Θηρευτής - Θήραμα: Μοντέλο Lotka - Voltera

❖ (Volterra, 1926): απλό μοντέλο θήρευσης για να εξηγήσει τους περιοδικά ταλαντώμενους πληθυσμούς συγκεκριμένων ειδών ψαριών στη Μεσόγειο

❑ ***N*(*t*): Πληθυσμός θηράματος (prey)**

❑ ***P*(*t*): Πληθυσμό θηρευτή (predator)**

$$\frac{dN}{dt} = N\left(a - bP\right)$$

$$\frac{dP}{dt} = P\left(cN - d\right)$$

➢ a, b, c, d > 0, σταθερές

Θηρευτής - Θήραμα: Μοντέλο Lotka - Voltera

❖ Βασικές υποθέσεις μοντέλου:

1) Το θήραμα απουσία θηρευτή μεγαλώνει εκθετικά → *aN* όρος

2) Η μείωση του πληθυσμού του θηράματος είναι ανάλογη των πληθυσμών θηράματος και θηρευτή → *-bNP* όρος

3) Ο θηρευτής απουσία θηράματος μειώνεται εκθετικά → *-dP* όρος

4) Η αύξηση του πληθυσμού του θηρευτή είναι ανάλογη των πληθυσμών θηρευτή και θηράματος → *cNP* όρος

❑ Lotka, 1920: Παρόμοιο μοντέλο (εξισώσεις) για μια χημική αντίδραση η οποία εμφανίζει περιοδική συμπεριφορά των συγκεντρώσεων

Θηρευτής - Θήραμα: Μοντέλο Lotka - Voltera

❖ **Αδιαστατοποίηση:**

$$\frac{du}{d\tau} = u(1 - v)$$

$$\frac{dv}{d\tau} = \tilde{d}\,v(u - 1)$$

❑ Όπου:

$$u(\tau) = \frac{cN}{d}, \qquad v(\tau) = \frac{bP}{a}, \qquad \tau = at, \qquad \tilde{d} = d / a$$

Θηρευτής - Θήραμα: Μοντέλο Lotka - Voltera

❖ **Καταλήξαμε στον παρακάτω χώρο - επίπεδο φάσεων (phase plane):**

$$\frac{dv}{du} = \frac{\alpha v(u-1)}{u(1-v)}$$

➢ Singluar points: u=v=0, u=v=1

❑ Ολοκλήρωση χώρου φάσεων: $\alpha u + v - \ln u^{\alpha} v = H$

➢ *H*: σταθερά, *H* > H_{min} ελάχιστο πάνω σε όλα τα u, $H_{\min} = 1 + \alpha$

Θηρευτής - Θήραμα: Μοντέλο Lotka - Voltera

❖ Για όλα τα H > H_{min} ο χώρος φάσεων είναι έλλειψη με κέντρο: (1,1)

➢ **Κάθε τροχιά (trajectory) είναι περιοδικές λύσεις των u, v, στο χρόνο τ.**

❑ Χαρακτηριστικά μοντέλου: Οι λύσεις δεν είναι σταθερές. Μικρή διαταραχή οδηγεί → διαφορετική λύση – τροχιά.

Μοντέλο Lotka - Voltera: Ανάλυση Ευστάθειας

$$\frac{du}{d\tau} = u(1-v)$$
$$\frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1)$$

- **Σημεία Ισορροπίας: (0,0) και (1,1)**

- **Μικρή διαταραχή (x,y) στο (u,v) = (0,0)**

$$\frac{dx}{d\tau} \approx x \qquad \frac{dy}{d\tau} \approx -\alpha y$$

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \underline{\mathbf{A}} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

➢ **Λύσεις:**

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \underline{\mathbf{B}} \exp(\lambda\tau)$$

➢ **Ιδιοτιμές:**

$$\left| \underline{\mathbf{A}} - \lambda \mathbf{I} \right| = 0$$

$$\lambda_1 = 1$$
$$\lambda_2 = -\alpha$$

➢ $\lambda_1 > 0$: *x*, *y* μεγαλώνουν εκθετικά, u=v=0: Ασταθές Σ.Ι.

➢ $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 < 0$: $\lambda_1 \lambda_2 < 0$ σαγματοειδές σημείο (saddle point)

Μοντέλο Lotka - Voltera: Ανάλυση Ευστάθειας

❑ **Μικρή διαταραχή (x,y) στο (u,v) = (1,1):** u = 1+x, v = 1+y

$$\frac{d(x+1)}{d\tau} ; (1+x)(1-1-y) \quad -y$$
$$\frac{d(y+1)}{d\tau} ; \alpha(1+y)(1+x-1) \quad \alpha x$$

$$\begin{pmatrix} \dfrac{dx}{d\tau} \\ \dfrac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} ; \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \underline{\mathbf{A}} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

➢ **Ιδιοτιμές:**

$$\left| \underline{\mathbf{A}} - \lambda \mathbf{I} \right| = 0$$

$$\lambda^2 = -\alpha$$
$$\lambda_1, \lambda_2 = \pm i\sqrt{\alpha}$$

➢ (u=v=1): κέντρο

✓ **Λύσεις:**

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \underline{l} \exp\left(i\sqrt{\alpha}\tau\right) + \underline{m} \exp\left(-i\sqrt{\alpha}\tau\right)$$

Βιβλιογραφία

- *Mathematical Biology I: An Introduction*, J.D. Murray, Springer, New York, 2002. Available Online: http://www.springerlink.com/content/j9x310.

- *Mathematical Models in Biology: An Introduction*, E.S. Allman, J.A. Rhodes, Cambridge University Press, Cambridge, 2004.

- *Mathematical Models in Biology*, L. Edelstein-Keshet, McGraw-Hill, Boston, 1988.

- *Nonlinear Dynamics and Chaos*, S.H. Strogatz, Westview Press, 2000.