



EXAMENSARBETEN I MATEMATIK

MATEMATISKA INSTITUTIONEN, STOCKHOLMS UNIVERSITET

**Analytiska lösningar till matematiska modeller av fenotypisk
mångfald och ekosystem i föränderliga miljöer**

av

Sandra Grönqvist och Erica Jernelöv

2007 - No 1

Analytiska lösningar till matematiska modeller av fenotypisk
mångfald och ekosystem i föränderliga miljöer

Sandra Grönqvist och Erica Jernelöv

Examensarbete i matematik 20 poäng, fördjupningskurs

Handledare: Hans Rullgård och Jon Norberg

2007

Sammanfattning

I ett ekosystem lever många arter tillsammans i ett begränsat område och konkurrerar således om t ex föda och utrymme. De försöker även att anpassa sig till de ständigt växlande miljöförändringarna för att uppnå den optimala tillväxten för arten.

Sambandet mellan hur väl arterna kan föga sig och förändringar i miljön kan beskrivas av matematiska modeller och det är bl a intressant att undersöka hur den totala biomassan påverkas av miljöförändringarna.

Vi har studerat de matematiska modeller som tidigare lösts numeriskt och gjort motsvarande analytiska beräkningar. För att se att de numeriska resultaten är rimliga har även lösningarnas stabilitet undersökts. Vid jämförelse av de numeriska och de analytiska lösningarna har dataprogramet Mathematica använts för att åskådliggöra resultaten grafiskt.

För att kontrollera hur tillförlitliga approximationerna som använts i de numeriska beräkningarna är, har en alternativ ansats baserad på lineära differentialekvationer använts.

Vi vill tacka

Vi vill till att börja med tacka vår underbara handledare Hans för ditt enorma tålamod och stöd. Tack vare din kontinuerliga vägledning och engagemang har vi lyckats göra detta arbete till vad det har blivit.

Vi vill även tacka vår bihandledare Jon för att du på ett inspirerande sätt motiverat oss till att undersöka de matematiska frågeställningarna kring ekologin.

Ett stort tack också till Jonas Björkman, Arne Jernelöv och Johanna Möllerström för att ni läst vårt arbete och kommit med värdefulla synpunkter. Vi är även glada för den hjälp med layouten som Jaan Vaks har gett oss.

Sist men inte minst vill vi tacka varandra för det fantastiska samarbetet vi har haft.

TUSEN TACK!

Innehåll

1	Inledning	5
2	Bakgrund	5
3	Syfte	6
4	Modell	7
4.1	Tillväxtfunktioner	8
4.2	Härledning av förändring av biomassa, fenotypiskt medelvärde och fenotypisk varians	10
5	Analytiska lösningar av modellen	15
5.1	Förenkling av systemet	17
5.1.1	Bevis för att ekvation 27 endast har en positiv rot	19
5.1.2	Grafer över Δ , V och C_T med avseende på A	20
5.1.3	Stabilitet av lösningen från den kvadratiske tillväxtfunktion tionen	24
5.2	Beräkningar med den gaussiska tillväxtfunktionen	27
5.2.1	Grafer över Δ , V och C_T med avseende på A	28
5.2.2	Stabilitet av lösningen från den gaussiska tillväxtfunktionen	30
6	En alternativ approximation	32
6.1	Förenkling av den nya approximationen	33
6.2	Förskjutning i tiden	34
6.3	Den nya approximationens biomassa och fenotypiska varians	36
6.3.1	Beroendesamband mellan V resp. Δ och C_T	38
6.3.2	Samband mellan C_T och A	39
6.3.3	Jämförelse av de två approximationerna	41
7	Slutsatser	43
7.1	Tillämpning av våra resultat vid en ickekonstant miljöförändring	44
	Referenser	45
A	Appendix	46
A.1	Symbollista	46

1 Inledning

Ett ekosystem är ett ekologiskt system som består av alla levande varelser och deras miljö inom ett visst område. I ekosystemet lever djur och växter tillsammans och påverkar således varandra, både direkt (t ex en kanin äter gräset, men kan i sin tur också bli uppäten av en räv) och indirekt (alltför många befintliga träd gör det svårare för en ny liten planta att få tillräckligt med solljus för att växa och bli stor).

De levande delarna i ekosystemet är uppbyggda i tre nivåer; individerna, populationerna samt samhället. Varje individ (varje enskild organism) tillhör en art och tillsammans bildar individer av samma art inom ett geografiskt område en population. Populationerna är i sin tur grundstenarna i samhället, dvs samhället består av en grupp populationer inom ett geografiskt område [1]. Ekosystem är bland det mest komplexa som finns. De varken försvinner eller blir fler - de bara omvandlas i och med de miljöförändringar som vår planet genomgår.

I detta examensarbete kommer vi att fokusera på den *funktionella gruppen* som ett ekosystems minsta enhet. Vi definierar en *funktionell grupp* som en mängd arter vilka delar liknande resurser och fiender. Skillnader mellan arterna i en funktionell grupp beskrivs huvudsakligen av variationerna i hur effektivt de utnyttjar resurserna i ekosystemen, hur bra de undviker fiender samt känslighet för andra variabler i omgivningen, exempelvis temperatur.

Av ovanstående definition följer att arter inom en funktionell grupp konkurrerar hårdare om resurser, medan arter i olika grupper visserligen fortfarande kan konkurrera, men är relativt sett mer komplementära i sina resursanvändningar.

I appendix finns en förteckning över de relevanta symboler som används i uppsatsen.

2 Bakgrund

Dynamiken, dvs föränderligheten, hos en funktionell grupp av N stycken arter kan modelleras genom att beräkna dynamiken hos var och en av arterna för sig. Att konstruera modeller av flera arters grupp beteende samtidigt har dock ett flertal fördelar. Till exempel slipper man problemen med urskiljning av arter och vidare ignorerar en artbaserad ansats variationer inom en art. Dessutom underlättar det att ha modeller av fler arter om man i framtiden vill vidareutveckla dem till mer komplexa modeller av ekosystem, mer lika dem som förekommer i den verkliga naturen.

Utgångspunkten för det här examensarbetet är artikeln "*Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework*" [2]. I artikeln diskuteras matematiska modeller som kan beskriva det fenotypiska medelvärdet och den fenotypiska variansen inom en funktionell grupp. Tanken är att dessa modeller ska kunna utvecklas för att senare kunna beskriva ett helt ekosystem.

I artikeln görs numeriska beräkningar av de resultat som fås fram. Detta ger grafer över hur bl a den fenotypiska variansen och den totala biomassan varierar med avseende på de miljömässiga förändringarna.

Att ett problem löses numeriskt innebär att man gör en approximation och sedan, ofta med hjälp av datorer, använder någon metod (t ex iteration eller intervallhalvering) för att få fram ett ungefärligt resultat. Ju fler gånger man låter upprepa metoden desto noggrannare blir resultatet, men det kommer alltid att finnas ett trunkeringsfel, dvs det fel som uppkommer då man avbryter en gränsvärdesprocess innan man har nått gränsen [3].

3 Syfte

I detta examensarbete gör vi analytiska beräkningar av de ekvationer som i den ursprungliga artikeln studerats numeriskt. Detta gör vi för att se huruvida de överensstämmer, vilket i sådana fall innebär att de numeriska beräkningarna är korrekta.

Analytisk matematik är en sammanfattning av de områden inom matematiken som behandlar differential- och integralanalys eller har utvecklats ur dessa. Det bygger med andra ord på räkning med olika gränsvärden, t ex derivator, integraler och oändliga summor. En analytisk lösning av ett problem överensstämmer bättre med verkligheten än en numerisk lösning eftersom felmarginalen är mindre. Den är också mer generell, medan en numerisk lösning endast gäller i just det fallet man för tillfället studerar.

Vi vill med hjälp av analytiska beräkningar presentera en teori där vi härleder ekvationer som beskriver en grupp arters samverkande egenskaper i en föränderlig miljö.

I avsnitt 6 föreslår vi en alternativ approximation till ekvationerna, framtagen från ett annat tankesätt, för att jämföra om vi får samma resultat som artikeln [2] fick med den approximation som användes där. Om de överensstämmer innebär det att resultaten från den ursprungliga approximationen är tillförlitliga.

4 Modell

Vi tittar på en funktionell grupp i en miljö och antar att tillväxthastigheten av biomassan inom gruppen beskrivs av en funktion f som beror av de tre variablerna x , E och C_T .

Variabeln x definieras som artens fenotyp. Med fenotyp menas antingen en organisms hela skepnad, eller en viss specifik egenskap (t ex färg eller längd på benen). Fenotypen bestäms både av gener och av miljöfaktorer.

Varje art, j , har ett unikt värde, x_j , dvs den j :te artens fenotyp. Den funktionella gruppens fenotyp är mängden av alla arters fenotyper $\{x_1, x_2, \dots, x_j, \dots, x_N\}$, där N är antal arter i gruppen. Vissa morfologiska (utseende/form) eller fysiologiska (normala kroppsfunktioner) särdrag hos arterna, såsom strukturer som underlättar upptag av näring vid låga resurskoncentrationer eller försvar mot fiender, kan påverka hur stora tillväxtfunktionen f :s begränsningar är. Om någon art investerar tid och energi i egenskaper som minskar påverkan från en begränsande faktor, kommer den ofrånkomligen att lida av nackdelar mot en annan begränsande faktor. En art som exempelvis anpassat sig bättre efter temperaturförändringar har till exempel blivit sämre på att försvara sig mot fiender.

Den andra variabeln, E , är en tidsvarierande miljövariabel. Den beskriver hur t ex temperatur, pH-värde, resurskoncentration eller mängden fiender varierar över tiden.

Tillväxtfunktionen f beror även på gruppens totala biomassa C_T (ekv. 2 på följande sida). Den beskriver all biomassa inom den funktionella gruppen och det ekosystem den lever i.

Vi definierar C_j som biomassan hos den j :te arten. Dynamiken hos en funktionell grupp med N stycken arter kan därför beskrivas av följande ekvation:

$$\frac{dC_j}{dt} = f(x_j, E, C_T) \cdot C_j + i_j, j = 1, \dots, N \quad (1)$$

där $\frac{dC_j}{dt}$ är förändringen av biomassan hos den j :te arten (dvs förändringen av C_j) och i_j är immigrationen/emigration till/från ekosystemet, dvs en fix mängd extern ökning/minskning av biomassan.

Modellen med många arter (ekv. 1) representerar biomassans dynamik hos varje art i den funktionella gruppen i termer av endogena (inre) och exogena (yttre) processer, t ex resurskonkurrens respektive immigration. Vi fokuserar på tre makroskopiska egenskaper för att karaktärisera komplicerade mönster hos den funktionella gruppen. De tre egenskaperna är den totala biomassan (C_T), fenotypens medelvärde (\bar{x}) och fenotypens varians (V). Ekvationerna för dessa följer nedan:

$$C_T = \sum_{j=1}^N C_j \quad (2)$$

Den totala biomassan är summan av alla arters biomassa i den funktionella gruppen.

$$\bar{x} = \frac{1}{C_T} \sum_{j=1}^N C_j \cdot x_j \quad (3)$$

Det fenotypiska medelvärdet beskriver "medelarten", dvs den art i den funktionella gruppen som ligger i mitten av fördelningskurvan. Denna art är ofta även den art som har den största biomassan i den funktionella gruppen, men det behöver inte vara så. Det kan dock ibland vara lämpligt att göra den approximationen.

$$V = \frac{1}{C_T} \sum_{j=1}^N C_j \cdot (\bar{x} - x_j)^2 \quad (4)$$

Variansen, V , beskriver den fenotypiska spridningen inom den funktionella gruppen, dvs "artdiversiteten".

4.1 Tillväxtfunktioner

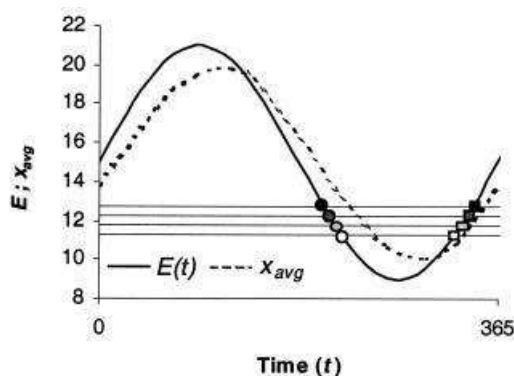
En tillväxtfunktion beskriver hur den totala biomassan inom en funktionell grupp ökar/minskar med tiden, t . Vi beskriver först en konstant förändringsgrad av miljön. En sådan är mycket orealistisk eftersom miljön hela tiden förändras, men den tillåter oss att undersöka de grundförhållanden som råder i ekosystemet. I avsnitt 7.1 ger vi ett förslag på hur man kan börja behandla fallet då förändringsgraden inte är konstant. Den första tillväxtfunktionen vi studerar är en gaussisk funktion:

$$f(x, E, C_T) = p \cdot e^{-[H(x, E)]^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell \quad (5)$$

där $H(x, E) = x - E$ beskriver skillnaden mellan artens faktiska fenotypvärde och miljövariabeln. Eftersom f får en snabbare tillväxt med ett ökande värde på p , kan p ses som en fertilitetsvariabel (dvs förmågan att få avkomma per capita hos arten). Denna variabel är också viktig för att kunna använda tillväxtfunktionen på olika sorters ekosystem. Den bestämmer nämligen skillnaden mellan t ex träd och bakteriers olika tillväxt, vilka påverkas mycket olika av samma miljöförändringar och vars livslängd dessutom skiljer sig mycket åt (dvs de tidsperioder man väljer att räkna på är inte desamma). Termen $1 - \frac{C_T}{K}$ beskriver konkurrensen mellan arterna i den funktionella gruppen, där variabeln K är den maximala biomassan. Om $C_T = K$ har biomassan nått sitt maximum vilket leder till att tillväxtfunktionen kommer att ha ett negativt värde, dvs biomassan kommer minska. Variabeln ℓ är en mortalitetsvariabel och beskriver

dödligheten eller nedbrytningen inom gruppen. För ett godtyckligt värde på E är arten som karaktäriseras av den optimala fenotypen $x_{opt} = E$ den med den högsta tillväxten vid en given tidpunkt, t . Vi definierar $\Delta = E - \bar{x}$.

I de numeriska beräkningarna [2] har man sett hur biomassans fördelning följer det miljömässigt bestämda optimumet med en viss fördröjning, Δ . Kurvorna för $E(t)$ och biomassans fördelning kommer alltså att vara mycket lika, förutom det faktum att $E(t)$ kommer att ligga lite före/efter, beroende på om Δ är positiv eller negativ. Kurvorna över $E(t)$ och biomassans fördelning kommer att röra sig med konstant hastighet och forma en rörelse med en stabil form som man kan se i figur 1 nedan:



Figur 1. Figuren som är hämtad från [2] visar hur ovanstående beskrivna förskjutning ser ut

Även om arter konstant ersätts i ett samhälle, när gruppportionerna ett jämviktsläge och vi kan undersöka relationerna mellan dessa. Högre förändringsgrad av miljövariabeln leder till högre Δ och högre fenotypisk varians (V), samt lägre C_T .

För att underlätta matematiska analyser av systemet använder vi en kvadratisk tillväxtfunktion. Denna kan användas i stället för den gaussiska tillväxtfunktionen eftersom dessa har liknande grafisk form. Den kvadratiske tillväxtfunktionen kan skrivas som:

$$f(x, E, C_T) = p \cdot \left(1 - \left(\frac{x - E}{w}\right)^2\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell \quad (6)$$

Alla variabler i tillväxtfunktion 6 har redan definierats med undantag för variabeln w , vilken beskriver bredden på tillväxtfunktionen.

4.2 Härledning av förändring av biomassa, fenotypiskt medelvärde och fenotypisk varians

Modellen med flera arter (ekv. 1 på sidan 7) har flera nackdelar; den behöver många ekvationer och dessutom är det svårt att få förståelse för de sammanlagda egenskaperna utan tillgång till simuleringar. Genom att approximera någon av de två tillväxtfunktionerna med en taylorutveckling kan vi reducera modellen med flera arter till tre ekvationer som fångar in dynamiken hos gruppens makroskopiska karaktäristik, såsom samhällets totala biomassa, fenotypiskt medelvärde och fenotypisk varians (mätning av artdiversitet). Det förenklade systemet belyser de mekanismer som ligger bakom den fenotypiska variansens påverkan på ekosystemets karaktäristik. Om en kontinuerlig artfördelning används kan (ekv. 1 på sidan 7) skrivas om till:

$$\frac{dC(x, t)}{dt} = f(x, E(t), C_T) \cdot c(x, t) + i(x) \quad (7)$$

Det går även att skriva om (ekv. 2 på sidan 8, ekv. 3 på sidan 8 och ekv. 4 på sidan 8) på motsvarande sätt:

$$\begin{aligned} C_T &= \int c(x, t) dx \\ \bar{x} &= \frac{1}{C_T} \int c(x, t) \cdot x dx \\ V &= \frac{1}{C_T} \int c(x, t) \cdot (\bar{x} - x)^2 dx \end{aligned} \quad (8)$$

Sedan kan tillväxtfunktionen f approximeras med en taylorutveckling kring det fenotypiska medelvärdet \bar{x} där variablerna $E(t)$ och C_T utelämnas eftersom vi för tillfället ser dem som konstanta:

$$f(x) = \sum_{i=0}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot (x - \bar{x})^i \quad (9)$$

där $f_i(x) = [(\frac{d^i}{dx^i}) \cdot f(x)]/i!$

Den totala biomassans förändring kan nu skrivas som:

$$\begin{aligned} \frac{dC_T}{dt} &= \int c(x, t) \cdot f(x) dx + \int i(x) dx \\ &= \int \sum_{i=0}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot (x - \bar{x})^i \cdot c(x, t) dx + \int i(x) dx \end{aligned}$$

Vi definierar centralmomentet:

$$M_i = \left(\frac{1}{C_T} \right) \cdot \int (x - \bar{x})^i \cdot c(x, t) dx \quad (10)$$

där den huvudsakliga anledningen till att vi taylorutvecklar kring \bar{x} är att vi vill ha en så bra approximation som möjligt och därför vill lägga mest vikt där biomassan är som störst, dvs i \bar{x} . $\frac{dC_T}{dt}$ kan nu skrivas om ytterligare om vi har centralmomentet M_i :

$$\begin{aligned} \frac{dC_T}{dt} &= C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_i + I \\ &= C_T [f_0(\bar{x}) + f_2(\bar{x}) \cdot M_2 + f_3(\bar{x}) \cdot M_3 + \dots] + I \end{aligned} \quad (11)$$

där den totala migrationen definieras enligt $\int i(x) dx = I$, dvs det totala yttre flödet av biomassa till/från ekosystemet. Vi avslutar taylorutvecklingen efter de två första termerna eftersom vi bara är intresserade av fenotypens medelvärde och fenotypens varians, och noterar att $M_0 = 1$, $M_1 = 0$ och $M_2 = V$. Då fås följande approximation av den totala biomassans förändring:

$$\frac{dC_T}{dt} = C_T \cdot [f_0(\bar{x}) + f_2(\bar{x}) \cdot V] + I \quad (12)$$

Notera att andraderivatan är negativ eftersom tillväxtfunktionen har sitt maximum i $x_{opt} = E$, så länge \bar{x} är i E 's omgivning. Termen inom hakparantesserna beskriver gruppens produktivitet, vilken alltså bestäms av tillväxten hos genomsnittsarterna som representeras av f_0 och en negativ term (pga att f_2 är mindre än noll) proportionell mot den fenotypiska variansen. För ett stort V är medeltillväxten för hela gruppen lägre än för ett mindre V pga en högre proportion av suboptimala arter. Inom jordbruk representeras ofta den funktionella gruppen av en enda art för att minimera variansen och därmed optimera produktiviteten. Det görs genom att välja en art nära optimumet.

$S = \bar{x} \cdot C_T$ definieras för att kunna härleda uttrycket för $\frac{d\bar{x}}{dt}$ med hjälp av (ekv. 8 på föregående sida).

$$\frac{dS}{dt} = \int x \cdot c(x, t) \cdot f(x) dx + \int x \cdot i(x) dx$$

En taylorutveckling av $f(x)$ kring \bar{x} (ekv. 9 på föregående sida) sätts in:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= \bar{x} \cdot \int c(x, t) \cdot \sum_{i=0}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot (x - \bar{x})^i dx + \int c(x, t) \cdot \sum_{i=0}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot (x - \bar{x})^{i+1} dx \\ &\quad + \int x \cdot i(x) dx \end{aligned}$$

Användning av centralmomentet M_i (ekv. 10 på föregående sida) ger:

$$\frac{dS}{dt} = \bar{x} \cdot C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_i + C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) M_{i+1} + I \cdot \tilde{x}$$

Eftersom $S = \bar{x} \cdot C_T$ får vi att $\frac{dS}{dt} = \frac{d\bar{x}}{dt} \cdot C_T + \bar{x} \cdot \frac{dC_T}{dt}$. Vi löser ut $\frac{d\bar{x}}{dt}$:

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{x}}{dt} &= \frac{\frac{dS}{dt} - \bar{x} \cdot \frac{dC_T}{dt}}{C_T} \\ &= \frac{1}{C_T} \cdot \left(\bar{x} \cdot C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_i + C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) M_{i+1} + I \cdot \tilde{x} \right) \\ &\quad - \frac{\bar{x}}{C_T} \cdot \left(C_T \cdot \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_i + I \right) \\ \Leftrightarrow \frac{d\bar{x}}{dt} &= \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \\ &= f_1(\bar{x}) \cdot M_2 + f_2(\bar{x}) \cdot M_3 + \dots + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \end{aligned}$$

där \tilde{x} är det yttre fenotypiska medelvärde, dvs det som kommer från de immigrerande individerna. En avkapning av taylorutvecklingen ger:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = f_1(\bar{x}) \cdot V + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \quad (13)$$

Ekvationen beskriver gruppens medelfenotypiska konvergens mot den art vars fenotyp medför optimal produktivitet. Eftersom den första termen är större ju större V är, ser vi att ett stort V ger snabb efterföljande respons hos den funktionella gruppen vid förändring i miljön. Det betyder att en funktionell grupp med stor fenotypisk varians anpassar sig bättre till miljöförändringar än en grupp med en liten varians.

För att få ekvationen för förändringen av den fenotypiska variansen kan vi härleda derivatan av centralmomentet ($\frac{dM_j}{dt}$), där \bar{x} varierar med tiden. För att kunna göra detta definieras $S_j = M_j \cdot C_T$ som sedan deriveras m a p t :

$$\begin{aligned} \frac{dS_j}{dt} &= \frac{dM_j}{dt} \cdot C_T + M_j \cdot \frac{dC_T}{dt} \\ S_j &= C_T \cdot \left(\frac{1}{C_T} \right) \cdot \int (x - \bar{x})^j \cdot c(x, t) dx \\ \frac{dS_j}{dt} &= \left(\int -j \cdot (x - \bar{x})^{j-1} \cdot \frac{d\bar{x}}{dt} \cdot c(x, t) dx + \int (x - \bar{x})^j \cdot \frac{dc(x, t)}{dt} \cdot dx \right) \end{aligned}$$

Insättning av formlerna för $\frac{d\bar{x}}{dt}$ (ekv. 13 på föregående sida) och $\frac{dc(x,t)}{dt}$ (ekv. 7 på sidan 10) ger:

$$\begin{aligned} \frac{dS_j}{dt} &= \left(\int -j \cdot (x - \bar{x})^{j-1} \cdot \left(\sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \right) \cdot c(x,t) dx \right. \\ &\quad \left. + \int (x - \bar{x})^j \cdot (f(x, E(t), C_T) \cdot c(x,t) + i(x)) \cdot dx \right) \end{aligned}$$

Taylorutveckling av $f(x, E(t), C_T)$ kring \bar{x} (ekv. 9 på sidan 10) och insättning ger:

$$\begin{aligned} &= \left(\int -j \cdot (x - \bar{x})^{j-1} \cdot \left(\sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \right) \cdot c(x,t) dx \right. \\ &\quad \left. + \int (x - \bar{x})^j \cdot \left(\sum_{i=0}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot (x - \bar{x})^i \cdot c(x,t) + i(x) \right) \cdot dx \right) \\ &= \left(\sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} \cdot \int -j \cdot (x - \bar{x})^{j-1} \cdot c(x,t) dx \right. \\ &\quad - \int -j \cdot (x - \bar{x})^{j-1} \cdot \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \cdot c(x,t) dx \\ &\quad \left. + \sum f_i(\bar{x}) \cdot \int (x - \bar{x})^{i+j} \cdot c(x,t) dx + \int (x - \bar{x})^j \cdot i(x) dx \right) \\ \Leftrightarrow \frac{dS_j}{dt} &= \left(\sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} \cdot (-j \cdot C_T \cdot M_{j-1}) - \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \cdot j \cdot C_T \cdot M_{j-1} + \right. \\ &\quad \left. + \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+j} \cdot C_T + \int (x - \bar{x})^j \cdot i(x) dx \right) \end{aligned}$$

För att få fram $\frac{dM_j}{dt}$ löser vi ut den ur $\frac{dS_j}{dt}$ där vi satt in $\frac{dC_T}{dt}$ (ekv. 11 på sidan 11) och får:

$$\begin{aligned} \frac{dM_j}{dt} &= \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+1} \cdot (-j \cdot M_{j-1}) - \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) \cdot j \cdot M_{j-1} + \sum f_i(\bar{x}) \cdot M_{i+j} \\ &\quad + \frac{1}{C_T} \int (x - \bar{x})^j \cdot i(x) dx - M_j \cdot \left(\sum f_i(\bar{x}) \cdot M_i + \frac{I}{C_T} \right) \end{aligned}$$

Centralmomentet \tilde{M}_i för de immigrerande arterna av ordning i kring \tilde{x} definieras som:

$$\tilde{M}_j = \frac{1}{I} \cdot \int (x - \tilde{x})^j i(x) dx \quad (14)$$

$(x - \bar{x})^j$ utvecklas med hjälp av binomialsatsen på följande sätt:

$$\begin{aligned} (x - \bar{x})^j &= (x - \tilde{x} + \tilde{x} - \bar{x})^j \\ \{\text{binomialsatsen}\} &= \sum_{i=0}^j \binom{j}{i} (x - \tilde{x})^i \cdot (\tilde{x} - \bar{x})^{j-i} \end{aligned}$$

Vi sätter in centralmomentet \tilde{M}_i (ekv. 14 på föregående sida) och utvecklingen av $(x - \bar{x})^j$ i $\frac{dM_j}{dt}$ ovan.

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow \frac{dM_j}{dt} &= \sum_{i=1}^{\infty} f_i(\bar{x}) \cdot [M_{i+j} - M_i \cdot M_j - j \cdot M_{j-1} \cdot M_{i+1}] + \\ &+ \frac{I}{C_T} \cdot \left[\sum_{i=0}^j \binom{j}{i} (\tilde{x} - \bar{x})^{j-i} \cdot \tilde{M}_i - M_j - j \cdot M_{j-1} \cdot (\tilde{x} - \bar{x}) \right] \end{aligned}$$

Nu kan förändringen av variansen fås enligt:

$$\frac{dV}{dt} = \dot{M}_2 = f_1(\bar{x}) \cdot M_3 + f_2(\bar{x}) \cdot (M_4 - M_2^2) + \dots + \frac{I}{C_T} \left((\tilde{V} - V) + (\tilde{x} - \bar{x})^2 \right).$$

där \tilde{V} är den yttre fenotypiska variansen, dvs de immigrerande arternas varians. Vi bryter av utvecklingen igen eftersom vi vill begränsa antalet variabler i modellen.

För förändringen av variansen V är bidraget från skevheten och kurtosis viktigt medan de för förändringen av biomassan C_T och medelvärdet \bar{x} är försumbara. I artikel [2] har man approximerat skevheten till $M_3 = \beta \cdot (x - \bar{x})^3$. Skevheten beskriver hur mycket en kurva lutar, dvs hur symmetrisk en kurva är. En symmetrisk kurva har skevhet = 0. Om den är negativ lutar kurvan åt vänster, dvs den vänstra svansen är längre. Om skevheten är positiv lutar den åt höger, dvs den högra svansen är längre. Fördelningen av arter är vanligen skev eftersom den optimala arten ligger på någon sida av medelarten.

Det fjärde centralmomentet har approximerats till $M_4 = \alpha \cdot V^2$ i artikel [2], dvs en konstant multiplicerat med det andra momentet i kvadrat (M_2^2). Det fjärde centralmomentet beskriver kurvans toppighet (kurtosis), dvs hur stor andel biomassa som ligger i svansarna. Kurtosis definieras som $\frac{M_4}{M_2^2} - 3$. En normalfördelad kurva har kurtosis = 0 [4]. De positiva konstanterna α och β har uppskattats från simuleringsresultat.

$$\frac{dV}{dt} = f_1(\bar{x}) \cdot \beta \cdot (x - \bar{x})^3 + f_2(\bar{x}) \cdot (\alpha - 1) \cdot V^2 + \frac{I}{C_T} \left((\tilde{V} - V) + (\tilde{x} - \bar{x})^2 \right) \quad (15)$$

Notera att f_1 alltid har samma tecken som $(E - \bar{x})$, så den första termen är alltid positiv (0 i optimum). Den andra termen är alltid negativ eftersom $f_2 < 0$

och $\alpha > 1$ enligt definition och därför, när $E = \bar{x}$ (dvs då medelarten är lika med den optimala arten, och miljöförhållandena är konstanta), kommer den fenotypiska variansen att avta på grund av konkurrerande exklusion. Förändringen i miljön gör att E skiljer sig från \bar{x} och eftersom den första termen ökar, ökar även den fenotypiska variansen.

Simuleringar [2] har visat att endast miljöförändringar generellt sett inte räcker för att bibehålla fenotypisk varians en längre tid, utan även externa faktorer, t ex immigration, måste existera.

5 Analytiska lösningar av modellen

I detta avsnitt ska vi göra analytiska beräkningar på förändringar av den totala biomassan (C_T), fenotypens medelvärde (\bar{x}) och den fenotypiska variansen (V) för att senare kunna se hur de ser ut grafiskt. Resultatet vill vi jämföra med de resultat som fåtts från de numeriska beräkningarna [2].

Vi definierar $\Delta = E - \bar{x} \iff \bar{x} - E = -\Delta$ och $f_i = \frac{d^i}{dx^i} f$

Vi börjar med att använda den kvadratiske tillväxtfunktionen (ekv. 6 på sidan 9) och i avsnitt 5.2 kommer vi utföra motsvarande beräkningar med den gaussiska tillväxtfunktionen (ekv. 5 på sidan 8).

$$f_0 = \left(1 - \left(\frac{\bar{x}-E}{w}\right)^2\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p - \ell = \left(1 - \frac{\Delta^2}{w^2}\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p - \ell$$

Förstaderivatet med avseende på \bar{x} :

$$f_1 = -2p \cdot \left(\frac{\bar{x}-E}{w^2}\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) = \frac{2p \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)$$

Andraderivatet med avseende på \bar{x} :

$$f_2 = -\frac{2p}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) / 2! = -\frac{p}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)$$

Ur de tre differentialekvationerna (ekv. 12 på sidan 11, ekv. 13 på sidan 12 och ekv. 15 på föregående sida) löser vi ut V , C_T och Δ . Vi låter $\frac{dE}{dt}$ vara konstant och den funktionella gruppen befinna sig i ett jämviktsläge, ett sk *steady state* där V , C_T och Δ är konstanta men \bar{x} varierar med miljövariabeln

$E(t)$. Vi löser ut variansen ur (ekv. 12 på sidan 11) på följande sätt:

$$\begin{aligned}
\frac{dC_T}{dt} &= (f_0 + V \cdot f_2) \cdot C_T + I = 0 \\
\iff \ell - \frac{I}{C_T} &= p \cdot \left(1 - \frac{\Delta^2}{w^2}\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \frac{pV}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\iff \left(1 - \frac{\Delta^2}{w^2}\right) - \frac{V}{w^2} &= \frac{\ell}{p \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)} - \frac{I}{C_T \cdot p \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)} \\
\iff V &= \frac{w^2(I - \ell \cdot C_T)}{C_T \cdot p \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)} + w^2 - \Delta^2 \tag{16}
\end{aligned}$$

Den totala biomassan löses ut ur $\frac{d\Delta}{dt}$, där $\frac{d\Delta}{dt} = \frac{dE}{dt} - \frac{d\bar{x}}{dt}$:

$\frac{d\Delta}{dt} = f_1 \cdot V + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) - A = 0$, där $A = \frac{dE}{dt}$, dvs miljöförändringen är konstant.

$$\iff \frac{2V \cdot p \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) + \frac{I}{C_T} (\tilde{x} - \bar{x}) = A$$

Ett förenklande antagande som är rimligt att göra är att $\tilde{x} = \bar{x}$ eftersom de immigrerande arterna kan ha både lägre och högre fenotypiskt medelvärde än de redan befintliga arterna vilket tillsammans ungefär utgör det fenotypiska medelvärdet i den funktionella gruppen. Detta ger:

$$\begin{aligned}
\iff \frac{2V \cdot p \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) &= A \\
\iff C_T &= K \cdot \left(1 - \frac{w^2 \cdot A}{2V \cdot p \cdot \Delta}\right) \tag{17}
\end{aligned}$$

Δ löses ut ur (ekv. 15 på sidan 14):

$$\frac{dV}{dt} = f_1 \cdot \beta \cdot \Delta^3 + f_2 \cdot (\alpha - 1) \cdot V^2 + \frac{I}{C_T} \left((\tilde{V} - V) + (\tilde{x} - \bar{x})^2 \right) = 0$$

Som ovan låter vi $\tilde{x} = \bar{x}$ vilket ger:

$$\begin{aligned}
\iff 0 &= \frac{\beta \cdot \Delta^3 \cdot 2p \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \frac{(\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot p}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
&\quad + \frac{I}{C_T} \left(\tilde{V} - V + (\tilde{x} - \bar{x})^2 \right) \\
\iff -I \cdot (\tilde{V} - V) &= C_T \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot \left(\frac{\beta \cdot \Delta^4 \cdot 2p}{w^2} - \frac{(\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot p}{w^2} \right) \\
\iff \Delta &= \left(\frac{-w^2 \cdot I \cdot (\tilde{V} - V)}{C_T \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot 2p \cdot \beta} + \frac{(\alpha - 1) \cdot V^2}{2\beta} \right)^{1/4} \tag{18}
\end{aligned}$$

Beräkningarna ger följande svårlosliga ekvationssystem av polynomekvationer:

$$\begin{cases} V = \frac{w^2(I-\ell \cdot C_T)}{C_T \cdot p \cdot (1-\frac{C_T}{K})} + w^2 - \Delta^2 \\ C_T = K \cdot \left(1 - \frac{w^2 \cdot A}{2V \cdot p \cdot \Delta}\right) \\ \Delta = \left(\frac{-w^2 \cdot I \cdot (\tilde{V}-V)}{C_T \cdot (1-\frac{C_T}{K}) \cdot 2p \cdot \beta} + \frac{(\alpha-1) \cdot V^2}{2\beta}\right)^{1/4} \end{cases} \quad (19)$$

5.1 Förenkling av systemet

För att förenkla beräkningarna bortser vi från de yttre påverkande faktorerna (\tilde{V} , \tilde{x} och I) och tittar bara på hur den funktionella gruppen förändras. Vi får då de nya ekvationerna:

$$\frac{dC_T}{dt} = [f_0 + V \cdot f_2] \cdot C_T = 0 \quad (20)$$

$$\frac{d\Delta}{dt} = V \cdot f_1 - A = 0 \quad (21)$$

$$\frac{dV}{dt} = \beta \cdot \Delta^3 \cdot f_1 + (\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot f_2 = 0 \quad (22)$$

Vi använder ekvationssystemet (19) för att lösa ut variablerna Δ , V och C_T , som på grund av de nya förenklade villkoren har förändrats till:

$$\begin{cases} V = \frac{-w^2 \ell}{p \cdot (1-\frac{C_T}{K})} + w^2 - \Delta^2 \\ C_T = K \cdot \left(1 - \frac{w^2 \cdot A}{2V \cdot p \cdot \Delta}\right) \\ \Delta = \left(\frac{(\alpha-1) \cdot V^2}{2\beta}\right)^{1/4} \end{cases} \quad (23)$$

Vi börjar med att lösa ut C_T ur ekvationen för V i ekvationssystem (23):

$$\begin{aligned} \frac{\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} &= 1 - \frac{\Delta^2}{w^2} - \frac{V}{w^2} \\ \Leftrightarrow (1 - \frac{C_T}{K}) &= \frac{\ell}{p \cdot \left(1 - \frac{(\Delta^2+V)}{w^2}\right)} \\ \Leftrightarrow C_T &= K \cdot \left(1 - \frac{\ell}{p \cdot \left(1 - \frac{\Delta^2+V}{w^2}\right)}\right) \end{aligned} \quad (24)$$

(Ekv. 24 på föregående sida) och ekvationen för C_T i ekvationssystem (23 på föregående sida) sätts lika med varandra:

$$\begin{aligned}
K \cdot \left(1 - \frac{\ell}{p \cdot \left(1 - \frac{\Delta^2 + V}{w^2}\right)}\right) &= K \cdot \left(1 - \frac{A \cdot w^2}{V \cdot 2p \cdot \Delta}\right) \\
\iff \frac{\ell}{p \cdot \left(1 - \frac{\Delta^2 + V}{w^2}\right)} &= \frac{A \cdot w^2}{2pV\Delta} \\
\iff 2p\ell V\Delta &= A \cdot w^2 \cdot p \cdot \left(1 - \frac{\Delta^2 + V}{w^2}\right) \\
\iff 2\ell V\Delta &= Aw^2 - A\Delta^2 - AV \\
\iff V \cdot (2\ell\Delta + A) &= A \cdot (w^2 - \Delta^2) \\
\iff V &= \frac{A \cdot (w^2 - \Delta^2)}{2\ell\Delta + A} \tag{25}
\end{aligned}$$

Variansen V löses ut ur ekvationen för Δ i ekvationssystem (23 på föregående sida):

$$\begin{aligned}
\Delta^4 &= \left(\frac{(\alpha - 1) \cdot V^2}{2\beta}\right) \\
\iff V &= \pm \sqrt{\frac{2\beta}{(\alpha - 1)}} \cdot \Delta^2 \tag{26}
\end{aligned}$$

där vi kan förkasta den negativa lösningen eftersom variansen alltid måste vara positiv. Varianserna i (ekv. 25) och (ekv. 26) sätts lika med varandra:

$$\begin{aligned}
\frac{A \cdot (w^2 - \Delta^2)}{2\ell\Delta + A} &= \sqrt{\frac{2\beta}{\alpha - 1}} \cdot \Delta^2, \text{ Sätt } B = \sqrt{\frac{2\beta}{\alpha - 1}} \\
\iff A \cdot (w^2 - \Delta^2) &= B \cdot \Delta^2 \cdot 2\ell\Delta + AB \cdot \Delta^2 \\
\iff 2B\ell\Delta^3 + (AB + A) \cdot \Delta^2 - Aw^2 &= 0 \\
\iff \Delta^3 + \frac{AB + A}{2B\ell} \cdot \Delta^2 - \frac{Aw^2}{2B\ell} &= 0 \tag{27}
\end{aligned}$$

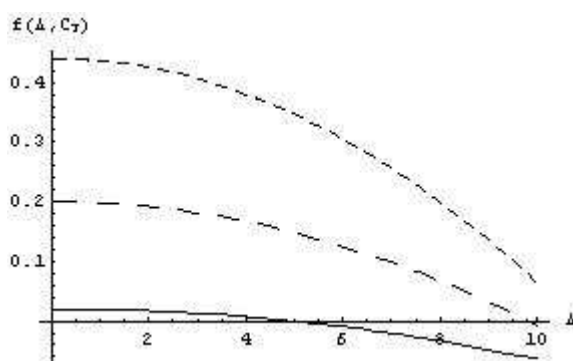
Numeriska beräkningar från [2] ger oss värden på de okända konstanterna:

$$\begin{aligned}
\alpha &= 2.122 \\
\beta &= 0.015 \\
\Rightarrow B &= 0.164 \\
\ell &= 0.1 \\
A &= 1 \\
w &= 12
\end{aligned}$$

Med Mathematicas hjälp fås tre rötter till (ekvation 27 på föregående sida), där endast det positiva värdet för Δ är intressant eftersom $\Delta = x_{opt} - \bar{x}$ och medelarten aldrig kan vara bättre anpassad än den optimalt anpassade arten:

$$\begin{aligned}\Delta_1 &= -30.9941 \\ \Delta_2 &= -14.4293 \\ \Delta_3 &= 9.84565\end{aligned}$$

För dessa val av parametrar ser tillväxtfunktionen $f(x, E, C_T)$ ut på följande sätt med tre olika värden på variabeln C_T :



Figur 2. Figuren visar hur tillväxtfunktionen varierar med Δ med tre olika värden på C_T . Den heldragna linjen har $C_T = 8$, den långstreckade linjen har $C_T = 5$ och den kortstreckade linjen har $C_T = 1$.

Figur 2 visar att tillväxtfunktionen minskar med växande Δ , dvs ju sämre anpassad medelarten är till de rådande miljöförutsättningarna desto mindre blir tillväxten. Vi ser att en tillväxtfunktion med en större total biomassa snabbare blir negativ än då det inte finns lika mycket biomassa i systemet. Det betyder att när den totala biomassan närmar sig sitt maximala värde (K) kommer biomassan att minska vilket t ex kan bero på att de resurser som finns i ekosystemet är maximalt utnyttjade.

5.1.1 Bevis för att ekvation 27 endast har en positiv rot

För att undersöka om (ekv. 27 på föregående sida) har fler än en positiv rot börjar vi med att låta $\Delta \rightarrow \infty$ för att se vad som händer då.

Eftersom $\frac{Aw^2}{2B\ell}$ är en konstant kan vi konstatera att vänsterledet går mot ∞ då Δ gör det. Genom att sätta $\Delta = 0$ ser man att funktionen $\Delta^3 + \frac{AB+A}{2B\ell} \cdot \Delta^2 - \frac{Aw^2}{2B\ell}$ blir negativ, vilket innebär att det någonstans i intervallet $[0, \infty[$ finns ett nollställe.

Genom att derivera funktionen och sedan sätta derivatan till 0 undersöker vi om det sker teckenbyten då $\Delta > 0$, dvs om derivatan har några positiva rötter:

$$\begin{aligned} \frac{d(\Delta^3 + \frac{AB+A}{2B\ell} \cdot \Delta^2 - \frac{Aw^2}{2B\ell})}{d\Delta} &= 0 \\ \iff 3\Delta^2 + \frac{2(AB+A)}{2B\ell} \cdot \Delta &= 0 \\ \iff \Delta^2 + \frac{AB+A}{3B\ell} \cdot \Delta &= 0 \end{aligned}$$

$$\iff \Delta_1 = 0 \text{ och } \Delta_2 = -\frac{AB+A}{3B\ell}$$

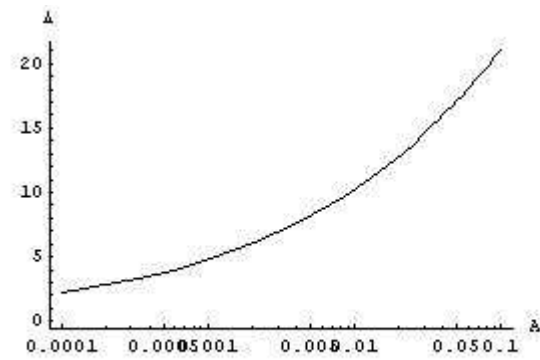
Vi ser att Δ inte byter tecken någon gång då $\Delta > 0$, vilket betyder att det endast kan existera en rot till ekvationen då Δ är större än 0, samt att denna är positiv eftersom den oderiverade ekvationen (ekv. 27 på sidan 18) $\rightarrow \infty$ då $\Delta \rightarrow \infty$.

Vilket skulle visas.

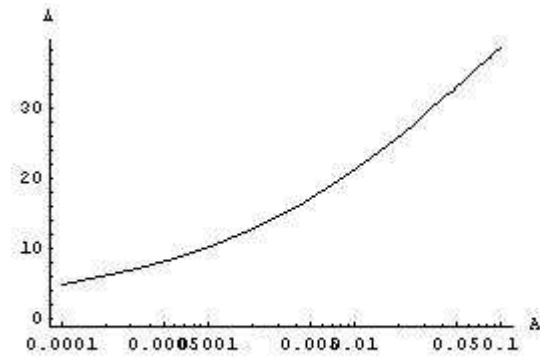
5.1.2 Grafer över Δ , V och C_T med avseende på A

För att kunna jämföra våra analytiska resultat med dem från de numeriska beräkningarna från [2] görs med hjälp av Mathematica grafer över Δ , V och C_T med avseende på A , dvs förändringen av miljövariabeln $E(t)$. A tillåts variera från 0.0001 till 0.1 eftersom det är det intervall som används i artikel [2]. Graferna ritas upp med en logaritmerad x -axel eftersom det är intressant att se hur grafen ser ut för flera små värden på A . Två olika värden på mortalitetsvariabeln ℓ används för att se hur denna variabel påverkar systemen.

I figurerna 3 och 4 på nästa sida ges grafer över hur Δ förändras med A , med två olika värden på ℓ :



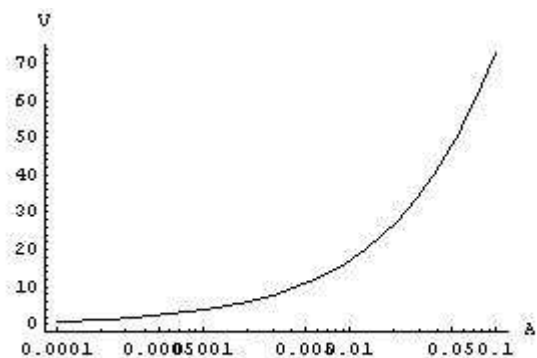
Figur 3. Figuren visar hur Δ varierar med A då $\ell = 0.1$



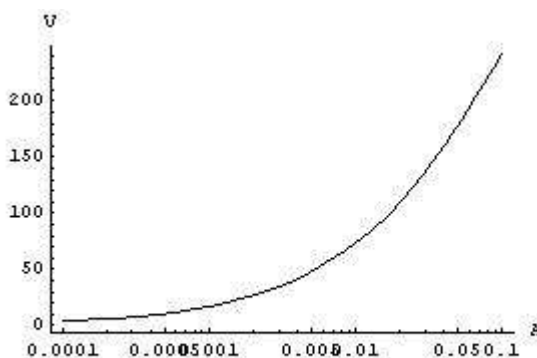
Figur 4. Figuren visar hur Δ varierar med A då $\ell = 0.01$

Figurerna 3 och 4 visar att skillnaden mellan det optimala värdet på x och det faktiska medelvärdet ökar med större miljöförändringar. Det beror på att arterna får svårare att hinna anpassa sig till de nya miljöförhållandena då dessa ändras snabbt. De två olika värdena på ℓ visar att skillnaden mellan medelarten och den optimala arten minskar då det är många som dör, dvs då ℓ är stort. Det kommer sig av att det är de sämst anpassade arterna som i första hand inte överlever.

Figurerna 5 och 6 nedan visar grafer över hur variansen förändras med A , med två olika värden på ℓ :



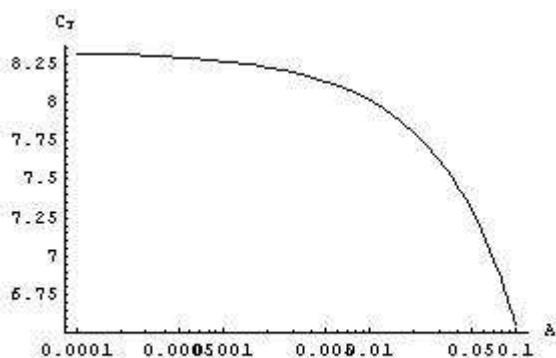
Figur 5. Figuren visar hur variansen varierar med A då $\ell = 0.1$



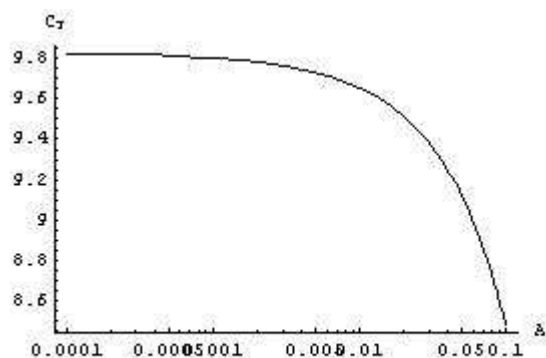
Figur 6. Figuren visar hur variansen varierar med A då $\ell = 0.01$

Av figurerna 5 och 6 framgår att variansen ökar med A , dvs om miljöförändringarna är stora blir det svårare för en art att bli den optimalt anpassade arten och därmed konkurrera ut de andra. Istället blir det många olika arter vilket i sin tur ger en stor varians. De olika värdena på ℓ visar även här, precis som i fallet med Δ , att variansen ökar då det inte är så många som dör samt att det är de bäst anpassade som klarar miljöförändringarna.

I figurerna 7 och 8 nedan visas grafer över hur den totala biomassan förändras med A , med två olika värden på ℓ . Dessa visar att den totala biomassan minskar då A ökar.



Figur 7. Figuren visar hur den totala biomassan varierar med A då $\ell = 0.1$



Figur 8. Figuren visar hur den totala biomassan varierar med A då $\ell = 0.01$

Att den totala biomassan minskar beror på att stora miljöförändringar gör att alla de arter som inte klarar att anpassa sig till de nya förhållandena dör. När ℓ är större finns det inte lika många arter vilket gör att minskningen sker lite fortare.

I figur 9 ses de grafer som fåtts genom numeriska beräkningar [2], i dessa har $\ell = 0.1$ använts. En jämförelse av dessa grafer med våra analytiska lösningar (se figurerna 3, 5 och 7) visar att de är mycket lika. Skillnaden är att C_T

minskar mer här än i det analytiska fallet, vilket kan bero på val av värden på parametrarna. Vi kan dock dra slutsatsen att våra analytiska beräkningar överensstämmer med de numeriska beräkningarna.

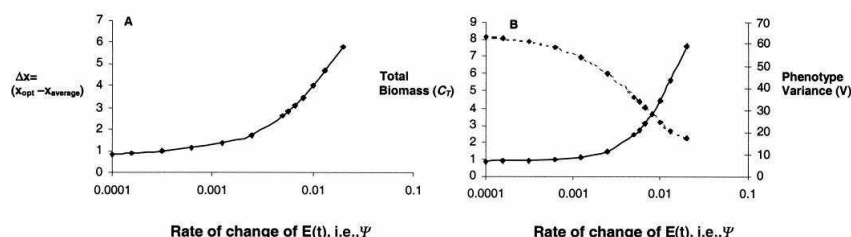


Figure 9. Figuren visar graferna över Δ , V och C_T från numeriska beräkningar med $\ell = 0.1$. Den vänstra visar Δ och till höger visar den övre C_T och den undre V .

5.1.3 Stabilitet av lösningen från den kvadratiska tillväxtfunktionen

För att undersöka om en lösning till ett system är relevant i sammanhanget studerar vi lösningens (Δ_3 :s) stabilitet. Stabilitetsegenskaper visar hur ett system uppför sig när det är nära men inte precis vid en given jämviktspunkt. Om man startar nära jämviktspunkten kan systemet antingen stanna kvar nära punkten eller röra sig bort ifrån den. En lösning sägs vara stabil om systemet startar nära lösningen och stannar kvar där eller till och med närmar sig den [5].

För att undersöka stabiliteten skapar man en matris, M , bestående av de partiella derivatorna till de tre differentialekvationerna, i vilken den stationära punkten Δ_3 sätts in.

$$M = \begin{bmatrix} \frac{dg_1}{dC_T} & \frac{dg_1}{d\Delta} & \frac{dg_1}{dV} \\ \frac{dg_2}{dC_T} & \frac{dg_2}{d\Delta} & \frac{dg_2}{dV} \\ \frac{dg_3}{dC_T} & \frac{dg_3}{d\Delta} & \frac{dg_3}{dV} \end{bmatrix} \quad (28)$$

Vi kallar högerledet i (ekv. 20 på sidan 17) för g_1 , (ekv. 21 på sidan 17) för g_2 och (ekv. 22 på sidan 17) för g_3 .

Uträkning av de partiella derivatorna i systemet:

$$\begin{aligned}
\frac{dg_1}{dC_T} &= \left(1 - \left(\frac{\Delta}{w}\right)^2\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p - \ell - V \cdot \frac{p}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
&\quad + C_T \cdot \left(\frac{V \cdot p}{w^2 \cdot K} - \frac{p}{K} \left(1 - \frac{\Delta^2}{w^2}\right)\right) \\
\frac{dg_1}{d\Delta} &= \frac{2 \cdot p \cdot C_T \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dg_1}{dV} &= -\frac{p \cdot C_T}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dg_2}{dC_T} &= -\frac{2 \cdot p \cdot V \cdot \Delta}{w^2 \cdot K} \\
\frac{dg_2}{d\Delta} &= -\frac{2 \cdot p \cdot V}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dg_2}{dV} &= \frac{2 \cdot p \cdot \Delta}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dg_3}{dC_T} &= \frac{p}{K \cdot w^2} \cdot (-2 \cdot \beta \cdot \Delta^4 + (\alpha - 1) \cdot V^2) \\
\frac{dg_3}{d\Delta} &= \frac{8 \cdot \beta \cdot p \cdot \Delta^3}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dg_3}{dV} &= -\frac{2 \cdot (\alpha - 1) \cdot V \cdot p}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right)
\end{aligned}$$

Systemet är stabilt om matrisens samtliga egenvärdens realdelar är negativa. Anledningen till detta beskrivs i det allmänna fallet då vi har en 2x2-matris:

$$u' = Nu = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix} u$$

Lösningarna till systemet ovan ges av:

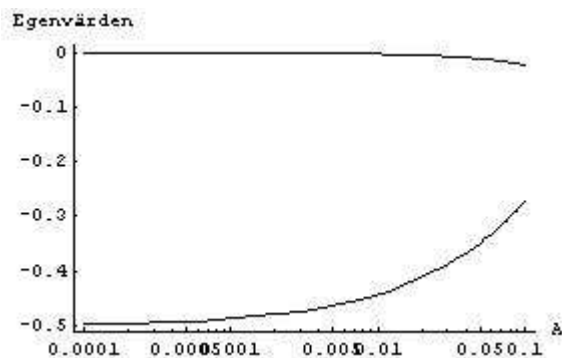
$$u = e^{\lambda t} x \quad (29)$$

Differentialekvationen $u' = Nu$ ger tillsammans med ovanstående exponentialfunktion att $e^{\lambda t} x = Nu$, vilket betyder att λ är ett egenvärde till N .

(Ekvation 29) växer då λ är stort och positivt, och avtar då λ är negativt. Eftersom vi inte vill att funktionen ska divergera från jämviktspunkten är det nödvändigt att alla egenvärden λ har en negativ realdel [6].

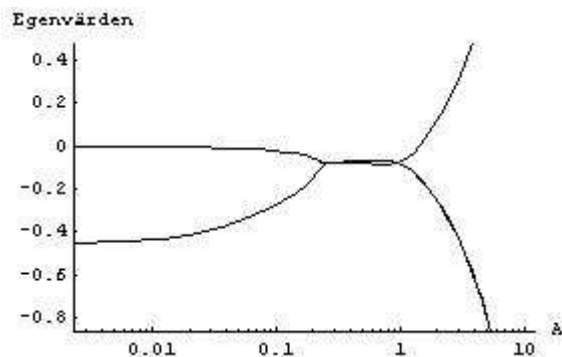
I vårt system och med de parametrar som valts i avsnitt 5.1 har matris (28 på föregående sida) egenvärdena $(-0.152532 + 0.131896i)$, $(-0.152532 - 0.131896i)$ och (-0.0143915) , vilket visar att den stationära punkten är stabil.

Genom att fixera alla variabler utom A kan vi undersöka hur stabiliteten påverkas då A ökar/minskar. Med hjälp av Mathematica har vi ritat upp egenvärdenas realdelar för att undersöka om systemet är stabilt för alla värden på A . Figur 11 visar M 's tre egenvärdens realdelar (där två av dem är lika):



Figur 10. Figuren visar matrisen M 's tre egenvärdens realdelar

Här ser vi att lösningarna är stabila eftersom egenvärdena har negativa realdelar. För att vara säkra på vad som händer för större A än 0.1 ritar vi upp dem i ett större intervall:



Figur 11. Figuren visar matrisen M 's tre egenvärdens realdelar i ett större intervall.

Här kan man se att det övre egenvärdet blir positivt då $A > 1.4$ vilket innebär att lösningen inte är stabil för dessa värden på A . Anledningen till detta vet vi inte.

5.2 Beräkningar med den gaussiska tillväxtfunktionen

I det här avsnittet undersöks vad som händer då den gaussiska tillväxtfunktion (ekv. 5 på sidan 8) används.

Vi låter $H(\bar{x}, E) = \bar{x} - E = -\Delta$, dvs differensen mellan fenotypens medelvärde och dess optimala värde.

$$\begin{aligned}
 f_0 &= p \cdot e^{-[\bar{x}-E]^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell = p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell \\
 f_1 &= -2p \cdot (\bar{x} - E) \cdot e^{-[\bar{x}-E]^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) = 2p \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
 f_2 &= (-2p \cdot e^{-[\bar{x}-E]^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) + 4p \cdot (\bar{x} - E)^2 \cdot e^{-[\bar{x}-E]^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right))/2! \\
 &= p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (2\Delta^2 - 1)
 \end{aligned}$$

Vi vill lösa ut variablerna Δ , V och C_T ur de tre förenklade differentialekvationerna (ekv. 20- 22 på sidan 17) och börjar med att lösa ut C_T ur (ekv. 20 på sidan 17):

$$\begin{aligned}
 0 &= (p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell \\
 &\quad + V \cdot p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (2\Delta^2 - 1)) \cdot C_T \\
 \Leftrightarrow \frac{\ell}{p \cdot e^{-\Delta^2}} &= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) + V \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (2\Delta^2 - 1) \\
 \Leftrightarrow C_T &= K \cdot \left(1 - \frac{\ell}{p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot (1 + V \cdot (2\Delta^2 - 1))}\right) \quad (30)
 \end{aligned}$$

C_T löses ut ur (ekv. 21 på sidan 17):

$$\begin{aligned}
 2p \cdot \Delta e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot V &= A \\
 \Leftrightarrow 1 - \frac{C_T}{K} &= \frac{A}{2p \cdot V \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2}} \\
 \Leftrightarrow C_T &= K \cdot \left(1 - \frac{A}{2p \cdot V \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2}}\right) \quad (31)
 \end{aligned}$$

V löses ut ur (ekv. 22 på sidan 17):

$$\begin{aligned}
0 &= \beta \cdot \Delta^3 \cdot 2p \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
&\quad - (\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (1 - 2\Delta^2) \\
\iff 0 &= 2\beta \cdot \Delta^4 - (\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot (1 - 2\Delta^2) \\
\iff V^2 &= \frac{2\beta \cdot \Delta^4}{(\alpha - 1) \cdot (1 - 2\Delta^2)} \\
\iff V &= \sqrt{\frac{2\beta}{(\alpha - 1) \cdot (1 - 2\Delta^2)}} \cdot \Delta^2 \tag{32}
\end{aligned}$$

Den totala biomassan i (ekv. 30 på föregående sida) sätts lika med den totala biomassan i (ekv. 31 på föregående sida) för att få ut variansen:

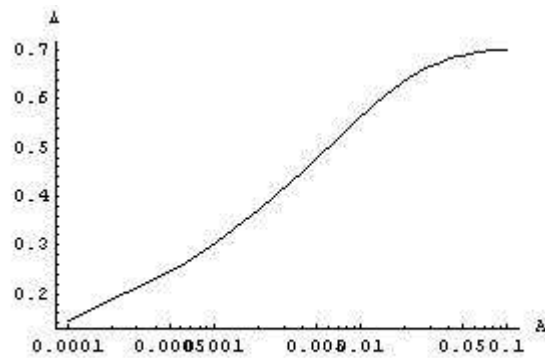
$$\begin{aligned}
K \cdot \left(1 - \frac{\ell}{p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot (1 + V \cdot (2\Delta^2 - 1))}\right) &= K \cdot \left(1 - \frac{A}{2p \cdot V \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2}}\right) \\
\iff \frac{\ell}{p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot (1 + V \cdot (2\Delta^2 - 1))} &= \frac{A}{2p \cdot V \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2}} \\
\iff \frac{\ell}{1 + V \cdot (2\Delta^2 - 1)} &= \frac{A}{2V \cdot \Delta} \\
\iff V(2\ell \cdot \Delta - A \cdot (2\Delta^2 - 1)) &= A \\
\iff V &= \frac{A}{2\ell \cdot \Delta - A \cdot (2\Delta^2 - 1)} \tag{33}
\end{aligned}$$

(Ekv. 33) sätts lika med (ekv. 32) för att lösa ut Δ :

$$\begin{aligned}
\sqrt{\frac{2\beta}{(\alpha - 1) \cdot (1 - 2\Delta^2)}} \cdot \Delta^2 &= \frac{A}{2\ell \cdot \Delta - A \cdot (2\Delta^2 - 1)} \\
\iff \frac{2\beta}{(\alpha - 1) \cdot (1 - 2\Delta^2)} \cdot \Delta^4 &= \frac{A^2}{(2\ell \cdot \Delta - A \cdot (2\Delta^2 - 1))^2} \\
\iff \Delta^8 - \frac{2 \cdot \ell}{A} \cdot \Delta^7 + \left(\frac{\ell^2}{A^2} - 1\right) \cdot \Delta^6 + \frac{\ell}{A} \cdot \Delta^5 + \frac{1}{4} \cdot \Delta^4 + \frac{(\alpha - 1)}{4\beta} \cdot \Delta^2 - \frac{(\alpha - 1)}{8\beta} &= 0 \tag{34}
\end{aligned}$$

5.2.1 Grafer över Δ , V och C_T med avseende på A

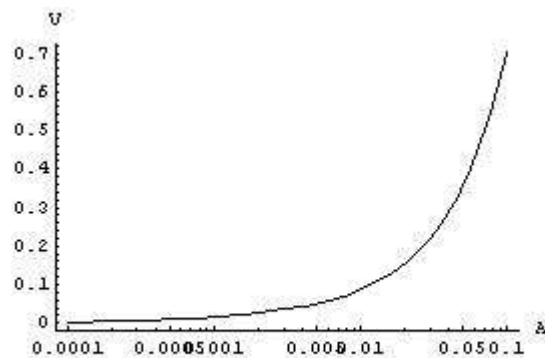
Om samma värden som i avsnitt 5.1 används på konstanterna och om A även här tillåts variera från 0.001 till 0.1 kan grafer över Δ , V och C_T ritas. Vi börjar med grafen över Δ med avseende på A :



Figur 12. Figuren visar hur Δ varierar med A då $\ell = 0.1$.

Som i fallet med den kvadratiske tillväxtfunktionen (ekv. 6 på sidan 9), har vi även här att Δ ökar med växande A , dvs skillnaden mellan medelarten och den optimala arten ökar när miljön förändras och det tar tid för arterna att anpassa sig till de nya förhållandena.

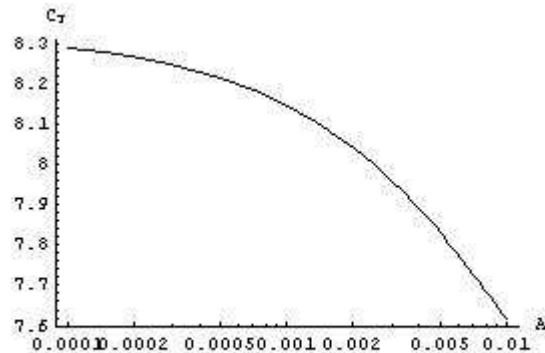
Graf över variansen med avseende på A :



Figur 13. Figuren visar hur V varierar med A då $\ell = 0.1$

Denna graf är likadan som den vi fick i fallet med den kvadratiske tillväxtfunktionen med undantag från skalan på variansaxeln. Denna skillnad beror på val av värde på variabeln w .

Graf över C_T med avseende på A :



Figur 14. Figuren visar hur C_T varierar med A då $\ell = 0.1$.

Även grafen för C_T visar liknande resultat som när vi använde den kvadratiske tillväxtfunktionen.

På samma sätt som vi jämförde graferna i avsnitt 5.1.2 med graferna i figur 9, så ser vi att även graferna ovan liknar dem. Detta tyder på att vi även kan använda den gaussiska tillväxtfunktionen för att göra korrekta analytiska beräkningar.

5.2.2 Stabilitet av lösningen från den gaussiska tillväxtfunktionen

Endast en av de åtta lösningarna till åttondegradsekvationen (ekv. 34 på sidan 28) är intressant eftersom den är den enda som både är positiv och reell. Detta har vi inte bevisat men de numeriska beräkningar som gjorts tyder på att det verkar gälla för alla val av värden på de olika parametrarna.

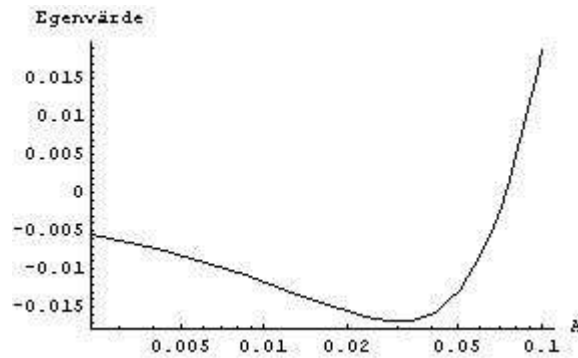
Vi kallar högerledet i (ekv. 20 på sidan 17) för h_1 , (ekv. 21 på sidan 17) för h_2 och (ekv. 22 på sidan 17) för h_3 och får följande partiella derivator:

$$\begin{aligned}
\frac{dh_1}{dC_T} &= p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot (1 - V \cdot (1 - 2\Delta^2)) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) - \ell \\
\frac{dh_1}{d\Delta} &= 2p \cdot \Delta \cdot C_T \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (1 - V \cdot (1 - 2\Delta^2) - 2V) \\
\frac{dh_1}{dV} &= -p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot C_T \cdot (1 - 2\Delta^2) \\
\frac{dg_2}{dC_T} &= \frac{-2V \cdot p \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2}}{K} \\
\frac{dh_2}{d\Delta} &= 2V \cdot p \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (2\Delta^2 - 1) \\
\frac{dh_2}{dV} &= 2p \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \\
\frac{dh_3}{dC_T} &= \frac{p \cdot e^{-\Delta^2}}{K} \cdot (-2\beta\Delta^4 + (\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot (1 - 2\Delta^2)) \\
\frac{dh_3}{d\Delta} &= 2p \cdot \Delta \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (-2\beta\Delta^4 - (\alpha - 1) \cdot V^2 \cdot (1 - 2\Delta^2) \\
&\quad + 4\beta \cdot \Delta^2 - 2 \cdot (\alpha - 1) \cdot V^2) \\
\frac{dh_3}{dV} &= -2p \cdot V \cdot e^{-\Delta^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot (\alpha - 1) \cdot (1 - 2\Delta^2)
\end{aligned}$$

Matrisen M blir då:

$$M = \begin{bmatrix} \frac{dh_1}{dC_T} & \frac{dh_1}{d\Delta} & \frac{dh_1}{dV} \\ \frac{dh_2}{dC_T} & \frac{dh_2}{d\Delta} & \frac{dh_2}{dV} \\ \frac{dh_3}{dC_T} & \frac{dh_3}{d\Delta} & \frac{dh_3}{dV} \end{bmatrix} \quad (35)$$

När vi sätter in den positiva lösningen i matrisen (35) blir inte realdelarna till dess egenvärden negativa, dvs lösningen är inte stabil. Ändras däremot A till ett lägre värde. t ex $A = 0.07$, får vi negativa realdelar till egenvärdena, dvs då är den stationära punkten stabil. Detta kan vi betrakta närmare i grafen nedan:



Figur 15. Figuren visar det största egenvärdet till M .

Figur 15 visar det största egenvärdet till matris (35 på föregående sida). Här kan man tydligt se att egenvärdet är positivt för $A > 0.07$. Detta beror troligen på att grafen över den gaussiska tillväxtfunktionen är relativt flack i ändarna. \bar{x} måste därför vara nära det optimala värdet på x (vilket är högst upp på toppen av kurvan) för att derivatan i punkten \bar{x} ska vara tillräckligt stor för att \bar{x} ska sträva mot x_{opt} . Om derivatan i \bar{x} nästan är 0, dvs avståndet till x_{opt} är för stort, kommer inte \bar{x} att ha någon möjlighet att nå dit, vilket gör att systemet inte längre kan vara stabilt. Det är alltså det som händer om miljöförändringarna är alltför stora och arterna inte hinner anpassa sig.

6 En alternativ approximation

Vi vill kontrollera approximationen som användes i artikeln [2] för att se om de grundläggande ekvationerna i modellen (ekv. 2 - 4 på sidan 8) är rimliga. Därför används ett annat tillvägagångssätt för att få fram en alternativ ekvation för förändringen av C_T .

I (ekv. 7 på sidan 10) fixeras \bar{x} vilket gör att c blir en funktion som endast beror på t . Då kan (ekv. 7 på sidan 10) skrivas som en linjär differentialekvation:

$$\frac{dc(t)}{dt} - f(t) \cdot c(t) = i(x) \quad (36)$$

eftersom vi även ser C_T som en konstant.

Vi löser differentialekvation (36) med metoden med en integrerande faktor och använder den kvadratiske tillväxtfunktionen (ekv. 6 på sidan 9) för att underlätta beräkningarna. Den integrerande faktorn till differentialekvation (36) är $e^{-F(t)}$ [7], där $F(t)$ beräknas nedan:

$$\begin{aligned}
F(t) &= \int f(t)dt = \int \left(\left(1 - \left(\frac{E(t)-x}{w}\right)^2\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p - \ell \right) dt \\
&= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \int \left(1 - \left(\frac{E(t)-x}{w}\right)^2\right) dt - \int \ell dt \\
&= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \int \left(\frac{1}{w^2} \cdot (w^2 - (E(t)-x)^2(t))\right) dt - \ell t \\
&= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(\frac{1}{w^2} \cdot (w^2 t - \frac{(E(t)-x)^3}{3 \cdot \frac{d(E(t)-x)}{dt}})\right) - \ell t \\
&= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(\frac{1}{w^2} \cdot (w^2 t - \frac{(At-x)^3}{3A})\right) - \ell t
\end{aligned}$$

eftersom $E(t) = At$ och $\frac{dE(t)}{dt} = A$. Vi har även bortsett från integrationskonstanten.

6.1 Förenkling av den nya approximationen

Vi börjar med att se hur $F(t)$ ser ut då ett fixt x används. Resultatet kan senare användas för att se hur funktionen ser ut för ett godtyckligt x . För enkelhetens skull väljs $x = 0$:

$$F(t) = \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(t - \frac{A^2 \cdot t^3}{3w^2}\right) - \ell t \quad (37)$$

Båda leden i differentialekvation (36 på föregående sida) multipliceras med den integrerande faktorn $e^{-F(t)}$ vilket ger [7]:

$$\begin{aligned}
\frac{dc(t)}{dt} \cdot e^{-F(t)} - f(t) \cdot c(t) \cdot e^{-F(t)} &= i(x) \cdot e^{-F(t)} \\
\iff \frac{d(c(t) \cdot e^{-F(t)})}{dt} &= i(x) \cdot e^{-F(t)} \\
\iff c(t) &= e^{F(t)} \left(\int i(x) \cdot e^{-F(t)} dt \right) + Q \cdot e^{F(t)}
\end{aligned}$$

där Q är en godtycklig konstant.

$Q \cdot e^{F(t)}$ når sitt maximala värde när $F(t)$ (ekv. 37) är som störst. Det innebär att också $c(t)$ når sitt maximum då, vilket gör att den andra termen kommer att vara mycket större än den första termen (integralen kommer att gå mot ett litet värde då $F(t)$ (ekv. 37) är stort (eftersom $\lim_{x \rightarrow \infty} e^{-x} = 0$)). Detta betyder att vi helt kan bortse från den första termen i ekvationen.

$$\iff c(t) \approx Q \cdot e^{F(t)} \quad (38)$$

$F(t)$ (ekv. 37 på föregående sida) når sitt maximala värde i tidpunkten t_0 , vilket inträffar då $\frac{dF(t)}{dt} = 0$

$$\Leftrightarrow f(t) = 0$$

Detta kan användas för att beräkna t_0 :

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow \left(1 - \left(\frac{E(t_0) - x}{w}\right)^2\right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p - \ell &= 0 \\ \Leftrightarrow \left(\frac{E(t_0) - x}{w}\right)^2 &= 1 - \frac{\ell}{\left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p} \end{aligned}$$

$\Leftrightarrow \{x \text{ sätts till } 0 \text{ eftersom vi valt det som vårt fixa värde}\}$

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow E(t_0) &= w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{\left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p}} \\ \Leftrightarrow A \cdot t_0 &= w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{\left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p}}, \text{ eftersom } E(t_0) = A \cdot t_0 \\ \Leftrightarrow t_0 &= \frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{\left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p}}}{A} \end{aligned}$$

6.2 Förskjutning i tiden

I avsnitt 6.1 förenklades $F(t)$ genom att x sattes till ett fixt värde. Nu vill vi se hur c skulle se ut om den inte bara var beroende av t , utan även av x . Det ger en förskjutning i tiden som beskriver hur snart efter en förändring i miljön som responsen från arterna blir synliga. En sådan förskjutning ökar ju större x är och ger:

$$c(x, t) = Q \cdot e^{F(t - \frac{x}{A})} \quad (39)$$

$F(t)$ (ekv. 37 på föregående sida) approximeras med en andragradsekvation i närheten av dess maximala värde genom taylorutveckling:

$$F(t) \approx F(t_0) + \frac{1}{2} \cdot F''(t_0) \cdot (t - t_0)^2 \quad (40)$$

där t_0 är tidpunkten då $F(t)$ antar sitt maximum.

Taylorutvecklingen av $F(t)$ sätts in i $c(x, t)$ och ger:

$$c(x, t) = Q \cdot e^{a+b(t-\frac{x}{A}-t_0)^2} \quad (41)$$

där a och b beror på f (b är negativ).

a och b fås genom att sätta in Taylorutvecklingen av $F(t)$ (ekv. 40 på föregående sida) i (ekv. 39 på föregående sida) och sedan sätta det lika med (ekv. 41). Detta ger:

$$\begin{aligned} F(t_0) + \frac{1}{2} \cdot F''(t_0) \cdot (t - t_0)^2 &= a + b \cdot (t - t_0)^2 \\ \iff a &= F(t_0) \\ \iff b &= \frac{1}{2} \cdot F''(t_0) \end{aligned}$$

Vi vill nu uttrycka a och b i de grundparametrar som tidigare använts för att kunna jämföra den nya ansatsen med den tidigare approximationen. Vi börjar med att räkna ut a :

$$\begin{aligned} a &= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(t_0 - \frac{A^2 \cdot t_0^3}{3w^2}\right) - \ell t_0 \\ \iff a &= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A} - \frac{A^2 \cdot \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A}\right)^3}{3w^2}\right) \\ &\quad - \ell \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A}\right) \\ \iff a &= \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \cdot \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A} \cdot \left(\frac{2}{3} + \frac{\ell}{3(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}\right)\right) \\ &\quad - \ell \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A}\right) \\ \iff a &= \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A}\right) \cdot \left(\frac{2(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - 2\ell}{3}\right) \end{aligned} \quad (42)$$

Vi räknar nu ut b :

$$\begin{aligned}
b &= \frac{1}{2} \cdot F''(t_0) \\
\iff b &= \frac{1}{2} \cdot \frac{-2 \cdot E(t_0) \cdot E'(t_0)}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \\
\iff b &= \frac{-A^2 \cdot t_0}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \\
\iff b &= \frac{-A^2 \cdot \frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A}}{w^2} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \\
\iff b &= \frac{-A \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \tag{43}
\end{aligned}$$

6.3 Den nya approximationens biomassa och fenotypiska varians

Den totala biomassan:

$$C_T = \int_{-\infty}^{\infty} c(x, t) dx \approx Q \cdot e^a \cdot \int_{-\infty}^{\infty} e^{b(t - \frac{x}{A} - t_0)^2} dx$$

Vi antar att C_T är känd och löser ut Q m h a standardintegralen [8]:

$$\int_0^{\infty} e^{-\alpha x^2} dx = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{\alpha}} \tag{44}$$

där $\alpha > 0$. Vi får:

$$C_T = Q \cdot e^a \cdot 2 \cdot |-A| \cdot \left(\frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{-b}}\right) \tag{45}$$

eftersom $b < 0$.

$$\iff Q = \frac{C_T}{e^a \cdot A \cdot \sqrt{\frac{\pi}{-b}}} \tag{46}$$

Vi kan också bestämma variansen:

$$V = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{C_T} \cdot (x - \bar{x})^2 \cdot c(x, t) dx, \text{ där } \bar{x} \text{ kan approximeras med } (t - t_0) \cdot A.$$

Vi substituerar $(t - \frac{x}{A} - t_0) = m$ och använder standardintegralen [9]:

$$\int x e^{ax^2} dx = \frac{1}{2a} \cdot e^{ax^2} \tag{47}$$

Detta ger:

$V = \int_{-\infty}^{\infty} -\frac{1}{C_T} \cdot m \cdot m \cdot Q \cdot e^{a+bm^2} \cdot |-A| dm$, där det tillkommer ett minustecken eftersom integrationsgränserna förändrades vid substitutionen ($-\infty$ blev ∞ och tvärtom).

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow \{\text{partiell int.}\} \Leftrightarrow V &= -\frac{A}{C_T} \cdot e^a \int_{-\infty}^{\infty} m \cdot m \cdot Q \cdot e^{bm^2} dm \\ \Leftrightarrow V &= -\frac{A}{C_T} \cdot e^a \cdot Q \left[\left[m \cdot \frac{1}{2b} \cdot e^{bm^2} \right]_{-\infty}^{\infty} - \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2b} \cdot e^{bm^2} dm \right] \end{aligned}$$

Med användning av standardintegralen (44 på föregående sida) får vi:

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow V &= -\frac{A}{C_T} \cdot e^a \cdot Q \left[-\frac{1}{2b} \cdot 2 \cdot \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\frac{\pi}{b}} \right] \\ \Leftrightarrow V &= -\frac{A}{C_T \cdot 2b} \cdot e^a \cdot Q \left[-\sqrt{\frac{\pi}{b}} \right] \end{aligned}$$

Q sätts in i (ekv. 46 på föregående sida):

$$\begin{aligned} V &= -\frac{A}{C_T \cdot 2b} \cdot e^a \frac{C_T}{e^a \cdot A \cdot \sqrt{\frac{\pi}{b}}} \left[-\sqrt{\frac{\pi}{b}} \right] \\ \Leftrightarrow V &= -\frac{1}{\sqrt{\frac{\pi}{b}} \cdot 2b} \left[-\sqrt{\frac{\pi}{b}} \right] \\ \Leftrightarrow V &= \frac{1}{2|b|} \end{aligned}$$

b (ekv. 43 på föregående sida) sätts in i uttrycket för V :

$$\begin{aligned} V &= \frac{1}{2|b|} \\ \Leftrightarrow V &= \frac{w}{2 \cdot A \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p} \\ \Leftrightarrow V &= \frac{w}{2 \cdot A \cdot \sqrt{((1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell) \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \end{aligned} \quad (48)$$

6.3.1 Beroendesamband mellan V resp. Δ och C_T

För att senare kunna jämföra resultaten från denna alternativa ansats med graferna från de analytiska beräkningarna (se avsnitt 5.1.2) vill vi även lösa ut Δ . För att göra det använder vi oss av att $\Delta = At - \bar{x}$ och att \bar{x} kan approximeras till $c(x, t)$:s maximala värde. Anledningen till att det är rimligt att göra det är att om $c(x, t)$ vore symmetrisk så skulle dess maximala värde vara precis det fenotypiska medelvärdet.

$$\begin{aligned} c(x, t) &= Q \cdot e^{a+b(t-\frac{x}{A}-t_0)^2} = Q \cdot e^a \cdot e^{b(t-\frac{x}{A}-t_0)^2} \\ \frac{dc(x, t)}{dx} &= \frac{Q \cdot e^a \cdot 2b}{A} \cdot (t - \frac{x}{A} - t_0) \cdot e^{b(t-\frac{x}{A}-t_0)^2} \end{aligned}$$

För att få fram $c(x, t)$:s maximala värde sätter vi dess derivata till noll:

$$\begin{aligned} \frac{dc(x, t)}{dx} &= 0 \\ \Leftrightarrow \frac{Q \cdot e^a \cdot 2b}{A} \cdot (t - \frac{x}{A} - t_0) \cdot e^{b(t-\frac{x}{A}-t_0)^2} &= 0 \\ \Leftrightarrow t - \frac{x}{A} - t_0 &= 0 \\ \Leftrightarrow x &= (t - t_0) \cdot A \end{aligned}$$

vilket approximeras till \bar{x} . Denna approximation kan användas för att få fram en ny formel för Δ :

$$\begin{aligned} \Delta &= E(t) - \bar{x} \\ \Leftrightarrow \Delta &= At - (t - t_0) \cdot A \\ \Leftrightarrow \Delta &= w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \end{aligned} \quad (49)$$

Vi vill nu undersöka hur V och Δ beror på C_T . C_T sätts in i ekvationerna för V och Δ som beräknats fram i avsnitt 6.3 med den alternativa approximationen. När C_T sätts in i ekvationerna för V och Δ som vi fick från de analytiska beräkningarna av den ursprungliga approximationen fås följande samband mellan V respektive Δ och C_T . De förenklade formlerna i (ekv. 23 på sidan 17) där immigrationen = 0 används:

$$V = \frac{-w^2 \ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2 - \Delta^2 \quad (50)$$

$$\Delta = \left(\frac{(\alpha - 1) \cdot V^2}{2\beta} \right)^{1/4} \quad (51)$$

(Ekv. 51) sätts in i (ekv. 50):

$$\begin{aligned}
V &= \frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2 - V \cdot \sqrt{\frac{(\alpha - 1)}{2\beta}} \\
\iff V \cdot (1 + \sqrt{\frac{(\alpha - 1)}{2\beta}}) &= \frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2 \\
\iff V &= \frac{\frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2}{1 + \sqrt{\frac{(\alpha - 1)}{2\beta}}} \\
\iff V &= \frac{w^2(p \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) - \ell)}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot (1 + \sqrt{\frac{(\alpha - 1)}{2\beta}})} \tag{52}
\end{aligned}$$

(Ekv. 50 på föregående sida) sätts in i (ekv. 51 på föregående sida):

$$\begin{aligned}
\Delta &= \left(\frac{(\alpha - 1) \cdot (\frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2 - \Delta^2)^2}{2\beta} \right)^{1/4} \\
\iff \Delta^2 &= \sqrt{\frac{\alpha - 1}{2\beta}} \cdot \frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2 - \Delta^2 \\
\iff \Delta &= \frac{\sqrt{\frac{-w^2\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + w^2} \cdot \sqrt[4]{\frac{\alpha - 1}{2\beta}}}{\sqrt{2}} \tag{53}
\end{aligned}$$

6.3.2 Samband mellan C_T och A

För att kunna se hur C_T beror på A måste vi lösa ut C_T genom att uttrycka integrationskonstanten Q på ett annat sätt. I (ekv. 38 på sidan 33) approximerades $c(t) \approx Qe^{F(t)}$ och vi väljer, på samma sätt som i avsnitt 6.1, integrationskonstanten så att integralen går mot 0 i punkten $t = t_0$ eftersom $c(t)$ måste vara begränsad för att vara intressant.

Ur modellen kan man se att $c(t) \rightarrow 0$ eftersom $f(x, E(t), C_T) \rightarrow -\infty$ då $t \rightarrow -\infty$. Det innebär alltså att även immigrerande arter/individer dör ut nästan direkt. Från den ursprungliga formeln $c(t) = e^{F(t)}(\int i(x) \cdot e^{-F(t)} dt) + Q \cdot e^{F(t)}$ ser vi att $e^{F(t)} \rightarrow \infty$ då $F(t)$ är stort och positivt. Det enda sättet att kunna begränsa $c(t)$ är därför genom att få $\int ie^{-F(t)} dt + Q$ att gå mot 0 då $t \rightarrow -\infty$.

Eftersom integralen är lika med 0 då $t = t_0$ får vi att:

$$Q = \int_{-\infty}^{t_0} ie^{-F(t)} dt$$

På liknande sätt som vi gjorde i avsnitt 6.2 kan vi även här approximera tredjegrads ekvationen $-F(t)$ med en andragrads ekvation i området nära $t = -t_0$. Då fås:

$$Q \approx \int_{-\infty}^{\infty} i e^{a+b(t+t_0)^2} dt \quad (54)$$

Här är konstanterna a och b desamma som i avsnitt 6.2. Skillnaden från innan är att vi nu är tvungna att räkna med migrationen, vilket vi tidigare inte gjorde eftersom vi förenklade uträkningarna genom att sätta den till noll. Det är nu inte längre möjligt, vilket innebär en viss skillnad i resultaten. Om vi tar med förskjutningen i tiden som vi diskuterade i avsnitt 6.3 och sätter in (ekv. 54) i (ekv. 45 på sidan 36) fås:

$$\begin{aligned} C_T &= Q \cdot e^a \cdot 2 \cdot |-A| \cdot \left(\frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{-b}} \right) \\ \Leftrightarrow C_T &= \int_{-\infty}^{\infty} i e^{a+b(t+t_0)^2} dt \cdot e^a \cdot A \cdot \sqrt{\frac{\pi}{-b}} \\ \Leftrightarrow C_T &= A e^{2a} \cdot \sqrt{\frac{\pi}{-b}} \cdot \int_{-\infty}^{\infty} e^{b(t+t_0)^2} dt \cdot \int_{-\infty}^{\infty} i(x) dt \\ \Leftrightarrow C_T &= \frac{A \pi e^{2a}}{-b} \cdot i, \text{ där } b < 0 \text{ och } i \text{ är en migrationskonstant} \quad (55) \end{aligned}$$

(Ekv. 55) kan användas för att få approximationen av V (ekv. 48 på sidan 37) att bero enbart på C_T , för att i nästa avsnitt kunna jämföra den med den tidigare variansen (ekv. 52 på föregående sida). Vi börjar med att lösa ut A ur (ekv. 55) där vi sedan sätter in värdena för a (ekv. 42 på sidan 35) och b (ekv. 43 på sidan 36):

$$\begin{aligned}
A &= -\frac{C_T \cdot b}{i \cdot \pi e^{2a}} \\
&= C_T \cdot \left(\frac{-A \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \right) \\
\iff A &= -\frac{C_T \cdot \left(\frac{-A \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \right)}{i \cdot \pi e \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A} \cdot \left(\frac{2(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - 2\ell}{3} \right) \right)} \\
i \cdot \pi e \left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A} \cdot \left(\frac{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell}{3} \right) \right) &= C_T \cdot \left(\frac{\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \right) \\
\left(\frac{w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{A} \right) \cdot \left(\frac{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell}{3} \right) &= \ln \left(\frac{C_T}{i \cdot \pi} \cdot \left(\frac{\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \right) \right) \\
\iff A &= \frac{\left(w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \right) \cdot \left((1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell \right)}{3 \ln \left(\frac{C_T}{i \cdot \pi} \cdot \left(\frac{\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}}{w} \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K}\right) \cdot p \right) \right)} \quad (56)
\end{aligned}$$

6.3.3 Jämförelse av de två approximationerna

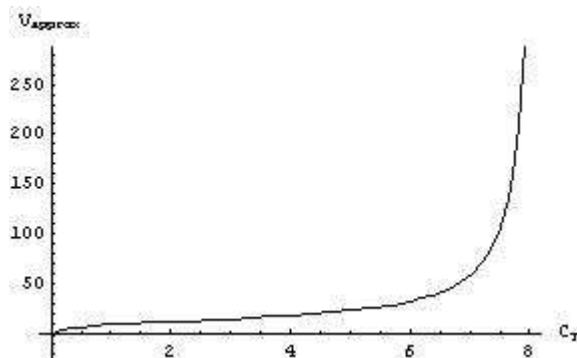
För att kunna dra slutsatser om approximationerna i artikel [2], jämför vi V och Δ från respektive ansats. De två olika formlerna för variansen är:

- $\frac{w^2(p \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) - \ell)}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot (1 + \sqrt{\frac{\alpha-1}{2\beta}})}$ (ekv. 52 på sidan 39) och
- $\frac{w}{2 \cdot A \cdot \sqrt{\left((1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell \right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K} \right) \cdot p}}$ (ekv. 48 på sidan 37).

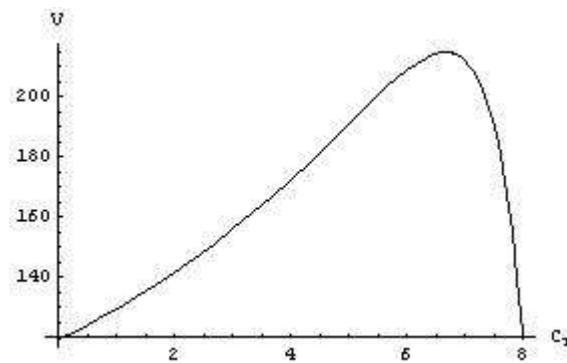
Här används sambandet mellan A och C_T som vi fick fram i avsnitt 6.3.2 för att göra en korrekt jämförelse av de två olika variansformlerna. När (ekv. 56) sätts in i (ekv. 48 på sidan 37) fås:

$$\begin{aligned}
V &= \frac{w}{2 \cdot \frac{\left(w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \right) \cdot \left((1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell \right)}{3 \ln \left(\frac{C_T}{i \cdot \pi \cdot w} \cdot \left(\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p \right) \right)} \cdot \sqrt{\left((1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p - \ell \right) \cdot \left(1 - \frac{C_T}{K} \right) \cdot p} \\
\iff V &= \frac{1}{2 \cdot \frac{\left(1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p} \right)^2}{3 \ln \left(\frac{C_T}{i \cdot \pi \cdot w} \cdot \left(\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p \right) \right)} \cdot \sqrt{\left(1 - \frac{C_T}{K} \right) \cdot p} \\
\iff V &= \frac{3 \ln \left(\frac{C_T}{i \cdot \pi \cdot w} \cdot \left(\sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}} \cdot (1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p \right) \right)}{2 \cdot \left(1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p} \right)^2 \cdot \sqrt{\left(1 - \frac{C_T}{K} \right) \cdot p}
\end{aligned}$$

Genom att rita upp grafer över de två olika varianserna kan vi lättare jämföra dem:



Figur 16. Figuren visar hur variansen med den nya ansatsen varierar med C_T



Figur 17. Figuren visar hur den ursprungliga variansen varierar med C_T

Figur 16 visar att variansen ökar med en ökande biomassa, medan figur 17 visar på att variansen minskar när biomassan nått sitt optimum. Det senare kan bero på att konkurrensen mellan de funktionella grupperna blir för stor vilket gör att sämre anpassade grupper slås ut. En förklaring till varför figurerna skiljer sig åt kan vara att funktionen som ger figur 16 tar hänsyn till migration som ger ett utbyte av arter vilket i sin tur leder till en ökning av den fenotypiska variansen.

Vidare jämförs de två formlerna för Δ ; (ekv. 49 på sidan 38) och (ekv. 53 på sidan 39):

$$\Delta = \frac{w \cdot \sqrt{\frac{-\ell}{p \cdot (1 - \frac{C_T}{K})} + 1} \cdot \sqrt[4]{\frac{\alpha - 1}{2\beta}}}{\sqrt{2}}$$

$$\Delta = w \cdot \sqrt{1 - \frac{\ell}{(1 - \frac{C_T}{K}) \cdot p}}$$

De två ovanstående formlerna för Δ är mycket lika. Skillnaden kan ses som en förskjutning i tiden eftersom den bara utgörs av en konstant. Förskjutningen beskriver att Δ från den alternativa ansatsen är något mindre än Δ från den ursprungliga approximationen. Det betyder att responsen hos arterna på miljöförändringarna sker snabbare i det första fallet.

7 Slutsatser

Ett ekosystem är ytterst komplicerat. Med numeriska beräkningar har författarna av [2] beskrivit hur en funktionell grupp påverkas av miljöförändringar inom ett ekosystem. Miljöförändringarnas inflytande har i [2] simulerats genom att studera hur fenotypens medelvärde (\bar{x}), fenotypens varians (V) och den totala biomassan (C_T) förändras över tiden, t .

För att undersöka dessa tre differentialekvationer analytiskt har vi studerat dem ett jämviktsläge och för att göra beräkningarna mer hanterbara har yttre faktorerers påverkan (t ex migration) på den funktionella gruppen förbisetts. Att studera differentialekvationerna i ett jämviktsläge där vi bortsett från de yttre faktorernas påverkan gav ett ekvationssystem med tre obekanta variabler. För att kunna jämföra våra lösningar till ekvationssystemet med de numeriska resultaten i [2] ritades dessa upp grafiskt. Jämförelsen visade att de olika lösningarna (numeriska respektive analytiska) liknade varandra. Det betyder att de ursprungliga numeriska beräkningarna är korrekta.

Även lösningarnas stabilitet har undersökts, eftersom det endast är de stabila lösningarna som uppträder i praktiken. Det beror på att man, så snart man avviker det minsta från en instabil lösning, kommer att avlägsna sig mer och

mer. Slutsatsen blev att lösningarna är instabila för höga värden på A . Även vid de numeriska beräkningarna i [2] kunde man observera att lösningarna blev orimliga för höga värden på A , men detta kunde då inte förklaras.

För att bekräfta att de approximationer som ligger till grund för de tre differentialekvationerna är tillfredställande gjordes en ny ansats för att beskriva dynamiken i ekosystemet. Denna ansats bygger på att lösa den lineära differentialekvationen av $c(t)$ med hjälp av metoden med den integrerande faktorn som hittades genom att fixera x . För att få ansatsen mer verklighetstrogen gjordes funktionen c om till att återigen bero på både x och t , och på så sätt innefatta en realistisk tidsförskjutning. För att kunna undersöka hur den tidigare approximationen och den nya ansatsen överensstämmer jämfördes beroendesambanden mellan V respektive Δ och C_T i de båda fallen. Diskussion kring de grafer och formler som jämförelsen resulterade i, ledde till slutsatsen att migrationen har en väsentlig inverkan på dynamiken i ett ekosystem.

7.1 Tillämpning av våra resultat vid en ickekonstant miljöförändring

Om man skulle vilja gå vidare med dessa biologiska modeller med mål att kunna beskriva ett mer realistiskt ekosystem, vore följande en intressant angreppsvinkel.

Om systemet skulle vara mer verklighetstroget och likna den miljö som vi lever i skulle miljöförändringen inte vara konstant utan varierande, dvs $\frac{dE}{dt} \neq A$. Det som då är intressant att veta är väntevärdena av förändringarna av Δ i kvadrat uttryckt i $\langle \left(\frac{dE}{dt}\right)^2 \rangle$, där $\langle \rangle$ betecknar väntevärdet. Varför det är önskvärt att uttrycka $\langle \left(\frac{d\Delta}{dt}\right)^2 \rangle$ i termer av $\langle \left(\frac{dE}{dt}\right)^2 \rangle$ är för att man vill se hur skillnaden mellan den optimalt anpassade arten och den verkliga medelarten beror av miljöförändringarna. Anledningen till att vi är intresserade av termerna i kvadrat är att de annars kommer att variera så att ungefär hälften är negativt och hälften är positivt, vilket ger $\langle \left(\frac{d\Delta}{dt}\right) \rangle = 0$. Vidare beräkningar skulle alltså resultera i nonsens.

Simuleringar där man har använt en varierande, men ickekonstant miljöförändring, har gett liknande resultat som i fallet med en konstant varierande förändring [10]. Att kunna bekräfta detta analytiskt vore därför av stort intresse.

Referenser

- [1] Neil A. Campbell & Jane B. Reece, Biology sixth edition, sid 1093-1095, Pearson Education Inc. (2002)
- [2] Jon Norberg et al, Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework, PNAS, vol 98, no.20, (2001), 11376-11381
- [3] Peter Pohl, Grunderna i numeriska metoder, andra upplagan, kap 8 sid 5, NADA, KTH (1999)
- [4] Ajit C. Tamhane & Dorothy D. Dunlop, Statistics and Data Analysis, from elementary to intermediate, sid 27-28, Prentice-Hall, Inc. (2000)
- [5] David G. Luenberger, Introduction to Dynamic Systems, sid 322, John Wiley & Sons, Inc. (1979)
- [6] Gilbert Strang, Introduction to applied mathematics, sid 492, Wellesley-Cambridge press (1986)
- [7] Arne Persson & Lars-Christer Böiers, Analys i en variabel, andra upplagan, sid 361-363, Studentlitteratur (1990)
- [8] Lennart Råde & Bertil Westergren, Mathematics Handbook for Science and Engineering, fjärde upplagan, sid 177, Studentlitteratur (1998)
- [9] Lennart Råde & Bertil Westergren, Mathematics Handbook for Science and Engineering, fjärde upplagan, sid 171, Studentlitteratur (1998)
- [10] Muntlig kontakt med Jon Norberg (2006)

A Appendix

A.1 Symbollista

x	En arts fenotyp
x_j	Den j:te artens fenotyp
E	Tidsvarierande miljövariabel
C_T	Total biomassa
$f(x, E, C_T)$	Tillväxtfunktion
C_j	Den j:te artens biomassa
i_j	Migration till/från ekosystemet
\bar{x}	Fenotypiskt medelvärde
V	Fenotypisk varians
p	Fertilitetsvariabel
K	Maximal biomassa
ℓ	Mortalitetsvariabel
x_{opt}	Den optimala fenotypen
Δ	$E - \bar{x}$
w	Bredd på fördelningskurvan
M_i	Centralmomentet kring \bar{x}
I	Total migration
\tilde{x}	Fenotypiskt medelvärde hos de immigrerande arterna
\tilde{M}_i	Centralmomentet för de immigrerande arterna kring \tilde{x}
\tilde{V}	Fenotypisk varians för immigrerande arter
α	En positiv konstant
β	En positiv konstant
A	$\frac{dE}{dt}$, en konstant
B	$\sqrt{\frac{2\beta}{\alpha - 1}}$

M	Matris med partiella derivator
$c(t)$	Biomassan med fixerat x
Q	Integrationskonstant
$F(t)$	Den primitiva funktionen till tillväxtfunktionen
t_0	Tidpunkt då den primitivafunktionen $F(t)$ når sitt maximum
a	$F(t_0)$, en konstant
b	$\frac{1}{2}F''(t_0)$, en negativ konstant
m	$t - \frac{x}{A} - t_0$
$\langle \rangle$	Beteckning på väntevärde