

# ST2302 Oppgaver

## Oppgave 1.14

En hunn bidrar med et Poisson-fordelt antall avkom med forventning  $\nu$  dersom hun overlever, og null avkom dersom hun dør. Sannsynligheten for overlevelse er  $p$ . Det er ingen variasjon i parameterne fra år til år. Vis at vekstraten er  $\lambda = (\nu - 1)p$  og at den demografiske variansen er  $\sigma_d^2 = \nu p + (\nu - 1)^2 p(1 - p)$ .

### Svar:

La  $J$  være indikatorvariabel for overlevelse, dvs  $J = 1$  dersom hunnen overlever, og null ellers. Denne er binomisk fordelt, med forventning  $p$  og varians  $p(1 - p)$ . La  $B$  være antall avkom for en hunn. Ifølge oppgaveteksten er  $B|J = 1$  Poisson-fordelt med forventning (og varians)  $\nu$ . Setningen om total forventning gir

$$\begin{aligned} E[B] &= E[B|J = 1]P(J = 1) + E[B|J = 0]P(J = 0) \\ &= \nu \cdot p + 0 \\ &= \nu p \end{aligned}$$

Deriverer den momentgenererende funksjonen til  $B|J = 1$  for å finne  $E[B^2|J = 1]$ . Bruker deretter setningen om total forventning for å finne  $E[B^2]$ , som brukes til å finne  $\text{Var}(B)$ .

$$\begin{aligned} M_{B|J=1}(t) &= e^{\nu(e^t-1)} \\ M'_{B|J=1}(t) &= \nu e^{t+\nu(e^t-1)} \\ M''_{B|J=1}(t) &= \nu e^t [e^{\nu(e^t-1)}(\nu e^t + 1)] \\ M''_{B|J=1}(0) &= E[B^2|J = 1] = \nu(\nu + 1) \\ E[B^2] &= E[B^2|J = 1]P(J = 1) + E[B^2|J = 0]P(J = 0) \\ &= \nu p (\nu + 1) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Var}(B) &= E[B^2] - E[B]^2 \\ &= \nu p (\nu + 1) - \nu^2 p^2 \\ &= \nu^2 p + \nu p - \nu^2 p^2 \\ &= \nu p + \nu^2 p(1 - p) \end{aligned}$$

Kovariansen mellom overlevelse og antall avkom er

$$\begin{aligned}\text{Cov}(B, J) &= \text{E}[BJ] - \text{E}[B]\text{E}[J] \\ &= \nu p - \nu p \cdot p \\ &= \nu p(1 - p)\end{aligned}$$

fordi

$$\begin{aligned}\text{E}[BJ] &= \text{E}[BJ|J = 1]\text{P}(J = 1) + \text{E}[BJ|J = 0]\text{P}(J = 0) \\ &= \text{E}[B|J = 1]\text{P}(J = 1) + 0 \\ &= \nu p\end{aligned}$$

Bidraget fra en hunn til neste generasjon kan skrives som  $w = J + B$ . Har at  $\Lambda = \bar{w}$  (side 23). Vekstraten  $\lambda$  er dermed

$$\lambda = \text{E}[\Lambda] = \text{E}[\bar{w}] = \text{E}[w] = \text{E}[J + B] = (1 + \nu)p$$

Det er ingen miljøvarians, fordi parameterne ikke varierer fra år til år. Den demografiske variansen blir (side 24)

$$\begin{aligned}\sigma_d^2 &= N \text{Var}(\Lambda) \\ &= \text{Var}(w) \\ &= \text{Var}(B + J) \\ &= \text{Var}(B) + \text{Var}(J) + 2\text{Cov}(B, J) \\ &= \nu p + \nu^2 p(1 - p) + p(1 - p) + 2\nu p(1 - p) \\ &= \nu p + [\nu^2 + 1 + 2\nu]p(1 - p) \\ &= \nu p + (\nu + 1)^2 p(1 - p)\end{aligned}$$

### Oppgave 1.15

Se på samme modell som i oppgave 1.14. Anta at overlevelsen  $p$  er konstant, mens parameteren  $\nu$  varierer mellom år med forventning  $\mu$  og varians  $\sigma^2$ . Vis at  $\sigma_e^2 = p^2\sigma^2$  og at  $\sigma_d^2 = p\mu + (\sigma^2 + \mu^2 + 2\mu + 1)p(1 - p)$ .

Hint: Velg  $\nu$  som miljøvariabel  $z$ , og bruk formlene  $\sigma_d^2 = \text{E}[\text{Var}(w|z)]$  og  $\sigma_e^2 = \text{Var}(\text{E}[w|z])$ .

**Svar:**

Nå er  $\nu$  en tilfeldig variabel, og ikke en konstant. Alle forventninger, varianser og kovarianser som involverte  $B$  i forrige oppgave må derfor betinges med  $\nu$ . Bruker hintet, og finner at miljøvariansen blir

$$\begin{aligned}
\sigma_e^2 &= \text{Var}(\mathbb{E}[w|z]) \\
&= \text{Var}(\mathbb{E}[B + J|\nu]) \\
&= \text{Var}(\mathbb{E}[B|\nu] + \mathbb{E}[J|\nu]) \\
&= \text{Var}(\nu p + p) \\
&= p^2 \text{Var}(\nu) + 0 \\
&= p^2 \sigma^2
\end{aligned}$$

Den demografiske variansen blir

$$\begin{aligned}
\sigma_d^2 &= \mathbb{E}[\text{Var}(w|z)] \\
&= \mathbb{E}[\text{Var}(B + J|\nu)] \\
&= \mathbb{E}[\text{Var}(B|\nu) + \text{Var}(J|\nu) + 2\text{Cov}(B, J|\nu)] \\
&= \mathbb{E}[\nu p + \nu^2 p(1-p) + p(1-p) + 2\nu p(1-p)] \\
&= \mu p + p(1-p)\mathbb{E}[\nu^2] + p(1-p) + 2\mu p(1-p) \\
&= \mu p + p(1-p)(\mu^2 + \sigma^2) + p(1-p) + 2\mu p(1-p) \\
&= \mu p + p(1-p)[\sigma^2 + \mu^2 + 2\mu + 1]
\end{aligned}$$

### Oppgave 1.16

Se på en populasjon der maks mulige verdi av  $\Lambda$  er  $\theta$ , og anta at alle mulige verdier av  $\Lambda < \theta$  er like sannsynlige.

1. Finn  $\lambda$ ,  $r$ ,  $\sigma_e^2$ ,  $\sigma_r^2$  og  $s$  uttrykt ved  $\theta$ .
2. Hvorfor vil tilnærmingene  $s \approx r - \frac{1}{2}\sigma_e^2$  og  $\sigma_r^2 \approx \frac{\sigma_e^2}{\lambda^2}$  bryte sammen for denne modellen?
3. Se på en populasjon som starter med 1000 individer. Finn gjennomsnitt og median for populasjonsstørrelsen etter 100 år uttrykt ved  $\theta$ . Hva skjer når  $\theta = 2.2$ ?
4. Vis at hvis  $2 < \theta < e$ , vil  $\mathbb{E}[N_t] \rightarrow \infty$  mens  $\Pr(N < a) \rightarrow 1$  for alle  $a > 0$ . Diskuter resultatet.

**Svar:**

1. Populasjonsveksten er gitt ved

$$N_t = \Lambda_t N_{t-1} = \Lambda_t \Lambda_{t-1} \cdots \Lambda_1 \Lambda_0 N_0 = N_0 \prod_{i=0}^{t-1} \Lambda_i$$

Alle verdier av  $\Lambda$  er like sannsynlige, så lenge  $\Lambda < \theta$  (sannsynligheten for at  $\Lambda \geq \theta$  er null). Med andre ord er  $\Lambda$  kontinuerlig uniformfordelt på intervallet  $[0, \theta]$ . Dette kan brukes til å finne  $\lambda$ ,  $r$  og  $\sigma_e^2$ . I tillegg er alle  $\Lambda$ -ene uavhengige og identisk fordelte slik at sentralgrenseteoremet (fremdeles) gjelder for store  $t$ .

Den deterministiske vekstraten  $\lambda$  blir

$$\lambda = E[\Lambda] = \frac{\theta}{2}$$

For å finne  $r$  tar man logaritmen til denne.

$$r = \ln \lambda = \ln \left( \frac{\theta}{2} \right)$$

Miljøvariansen  $\sigma_e^2$  er variansen til  $\Lambda$ . Denne er

$$\sigma_e^2 = \text{Var}(\Lambda) = \frac{\theta^2}{12}$$

Den stokastiske vekstraten  $s$  er forventninga til logaritmen til  $\Lambda$ . Det finnes en sammenheng mellom uniformfordelingen og eksponensialfordelingen, som kan brukes her (se formelsamling i statistikk). Har at

$$\begin{aligned} \Lambda &\sim \text{Unif}[0, \theta] \\ \frac{\Lambda}{\theta} &\sim \text{Unif}[0, 1] \\ \rightarrow -\ln \left( \frac{\Lambda}{\theta} \right) &\sim \text{Exp}(1) \\ \ln \theta - \ln \Lambda &\sim \text{Exp}(1) \end{aligned}$$

La  $Z \sim \text{Exp}(1)$ . Da er

$$\ln \Lambda = \ln \theta - Z$$

Ut fra dette kan man finne  $s$  og  $\sigma_r^2$ .

$$\begin{aligned} s &= E[\ln \Lambda] = E[\ln \theta - Z] \\ &= \ln \theta - 1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_r^2 &= \text{Var}(\ln \Lambda) \\ &= \text{Var}(\ln \theta - Z) \\ &= 1 \end{aligned}$$

2. tilnærmingene  $s \approx r - \frac{1}{2}\sigma_e^2$  og  $\sigma_r^2 \approx \frac{\sigma_e^2}{\lambda^2}$  er begge basert på en 1.ordens Taylorutvikling. Generelt er Taylorutviklingen av  $\ln(1+y)$ , for  $-1 \leq y \leq 1$ , gitt ved

$$\ln(1+y) = y - \frac{y^2}{2} + \frac{y^3}{3} - \frac{y^4}{4} + \dots$$

Hvis  $y$  er liten, utelates gjerne alle ledd av høyere orden. Begge tilnærmingene over er basert på antakelsen at uttrykket

$$\frac{\Lambda - \lambda}{\lambda}$$

er lite. I dette tilfellet er det når  $\Lambda \approx \lambda = \frac{\theta}{2}$ . Det er ikke tilfelle når  $\Lambda$  er uniformfordelt på  $[0, \theta]$ , derfor bryter tilnærmingene sammen. I tilnærminga av  $s$  antar man også at  $\lambda \approx 1$ , noe som her bare er tilfelle når  $\theta \approx 2$ .

3. Forventa populasjonsstørrelse er

$$\begin{aligned} E[N_t] &= N_0 E\left[\prod_{i=0}^{t-1} \Lambda_i\right] \\ &= N_0 \lambda^t \\ &= N_0 \left(\frac{\theta}{2}\right)^t \end{aligned}$$

Median: Har at  $\ln N_t$  er tilnærma normalfordelt, og i normalfordelinga er medianen lik forventninga. Det gir

$$\begin{aligned} \ln M_t &= \ln N_0 + st \\ M_t &= N_0 e^{(\ln \theta - 1)t} \\ &= N_0 \left(\frac{\theta}{e}\right)^t \end{aligned}$$

Når  $\theta = 2.2$  vil  $\frac{\theta}{2} > 1$  mens  $\frac{\theta}{e} < 1$ , dvs forventninga til  $N$  vil gå mot uendelig mens medianen går mot null.

4. Resultatet for  $\theta = 2.2$  over gjelder også for  $2 < \theta < e$ , dvs at for stor  $t$  blir sannsynligheten for at  $N < a$  tilnærma lik 1 selv om forventninga til  $N$  er uendelig.

### Oppgave 1.17

Et individ produserer  $B$  avkom et gitt år. La  $J$  være indikatorvariabel for individets overlevelse,  $J = 1$  hvis det overlever og 0 ellers. Individets bidrag til neste generasjons populasjonsstørrelse er  $w = J + B$ . Diskuter hvordan kovariansen mellom  $B$  og  $J$  påvirker miljøvariansen og den demografiske variansen.

**Svar:**

Hadde fra oppgave 1.14 at

$$\begin{aligned}\text{Var}(\Lambda) &= \text{Var}(w) \\ &= \text{Var}(B + J) \\ &= \text{Var}(B) + \text{Var}(J) + 2\text{Cov}(B, J)\end{aligned}$$

En kovarians kan være både positiv og negativ (mens en varians aldri er negativ). Av formelen over ser man at variansen i det individuelle bidraget  $w$  øker dersom kovariansen er positiv, og minker dersom den er negativ. Biologisk sett er begge deler mulig. Antall avkom  $B$  avhenger både av fekunditeten til forelderen (hvor mange som blir født), og overlevelsen det første året. Dersom kovariansen mellom  $J$  og  $B$  er positiv, betyr det at individene bidrar med flere avkom dersom de overlever (og færre dersom de dør). En slik positiv kovarians kan for eksempel oppstå i arter der avkommet er avhengige av foreldreomsorg (mat, beskyttelse osv). Dersom kovariansen er negativ, vil individene bidra med færre avkom hvis de har høy overlevelse, og med mange avkom hvis de har lav overlevelse. Det kan for eksempel være tilfelle dersom foreldre og avkom konkurrerer om de samme ressursene, eller i arter der foreldre investerer så mye ressurser i avkommet at de selv får redusert overlevelse. Variansen i individuell fitness er lik summen av miljøvariansen og den demografiske variansen (når man antar at demografisk kovarians er lik null).

$$\begin{aligned}\text{Var}(w) &= \sigma_e^2 + \sigma_d^2 \\ &= \text{Var}(B) + \text{Var}(J) + 2\text{Cov}(B, J)\end{aligned}$$

Dermed vil både  $\sigma_e^2$  og  $\sigma_d^2$  kunne påvirkes av kovariansen mellom  $J$  og  $B$ . Dette vil avhenge av hvordan parameterne varierer med miljøet. (Demografisk kovarians må forresten ikke blandes sammen med kovariansen mellom overlevelse og antall avkom. Den demografiske kovariansen er kovariansen mellom de demografiske bidragene til fitnessen for to ulike individer, mens kovariansen mellom overlevelse og antall avkom gjelder ett individ).

### Oppgave 1.18

Vis at den stokastiske vekstraten til en populasjon med størrelse  $N$  er tilnærmet  $s \approx r - \frac{1}{2}\sigma_e^2 + \frac{1}{2N}\sigma_d^2$ , gitt at  $\Delta \ln N$  er tilnærmet normalfordelt.

**Svar:**

Antar at  $\Delta \ln N$  er normalfordelt med forventning  $s$  og varians  $\sigma_s^2$ . Da er  $\Lambda = e^{\Delta \ln N}$  lognormalfordelt med de samme parameterne. Skal finne en tilnærming til forventninga  $s$ . Utfra forventning og varians i lognormalfordelingen finner man at

$$\lambda = E[\Lambda] = e^{s + \frac{1}{2}\sigma_s^2}$$

$$r = \ln \lambda = s + \frac{1}{2}\sigma_s^2$$

$$\text{Var}(\Lambda) = e^{2s + \sigma_s^2} (e^{\sigma_s^2} - 1)$$

$$= \lambda^2 (e^{\sigma_s^2} - 1)$$

Faktoren  $\Lambda$  kan skrives som (se side 23)

$$\Lambda = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N w_i$$

$$= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (E[w] + e + d_i)$$

$$= E[w] + e + \bar{d}$$

$$= \lambda + e + \bar{d}$$

Dette gir

$$\text{Var}(\Lambda) = \sigma_e^2 + \frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^N \sigma_d^2$$

$$= \sigma_e^2 + \frac{1}{N} \sigma_d^2$$

Setter sammen de to uttrykkene for variansen til  $\Lambda$ , og bruker 1.ordens Taylor-utvikling for å finne en tilnærming til  $\sigma_s^2$ .

$$\text{Var}(\Lambda) = \sigma_e^2 + \frac{1}{N} \sigma_d^2$$

$$= \lambda^2 (e^{\sigma_s^2} - 1)$$

$$1 + \frac{1}{\lambda^2} \sigma_e^2 + \frac{1}{\lambda^2 N} \sigma_d^2 = e^{\sigma_s^2}$$

$$\sigma_s^2 = \ln \left( 1 + \frac{1}{\lambda^2} \sigma_e^2 + \frac{1}{\lambda^2 N} \sigma_d^2 \right)$$

$$\sigma_s^2 \approx \frac{1}{\lambda^2} \sigma_e^2 + \frac{1}{\lambda^2 N} \sigma_d^2$$

Setter dette inn i uttrykket for  $s$ , og bruker tilnærminga  $\lambda \approx 1$ .

$$\begin{aligned} s &= r - \frac{1}{2}\sigma_s^2 \\ &\approx r - \frac{1}{2\lambda^2}\sigma_e^2 + \frac{1}{2\lambda^2 N}\sigma_d^2 \\ &\approx r - \frac{1}{2}\sigma_e^2 + \frac{1}{2N}\sigma_d^2 \end{aligned}$$

### Oppgave 2.1

Den deterministiske versjonen av den logistiske modellen kan skrives på formen

$$\Delta N = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Dersom  $r$  har svingninger i tid, kan en stokastisk modell skrives på formen

$$\Delta N = r(t) N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Vurder egenskapene til denne stokastiske modellen. Er det en realistisk modell?

**Svar:**

Antar at den stokastiske vekstraten  $r(t)$  har forventning  $r$  og varians  $\sigma_r^2$ . Ser først på forventningen til populasjonsendringen  $\Delta N$ .

$$E[\Delta N] = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Forventningen virker logisk. Ser på variansen til populasjonsendringen.

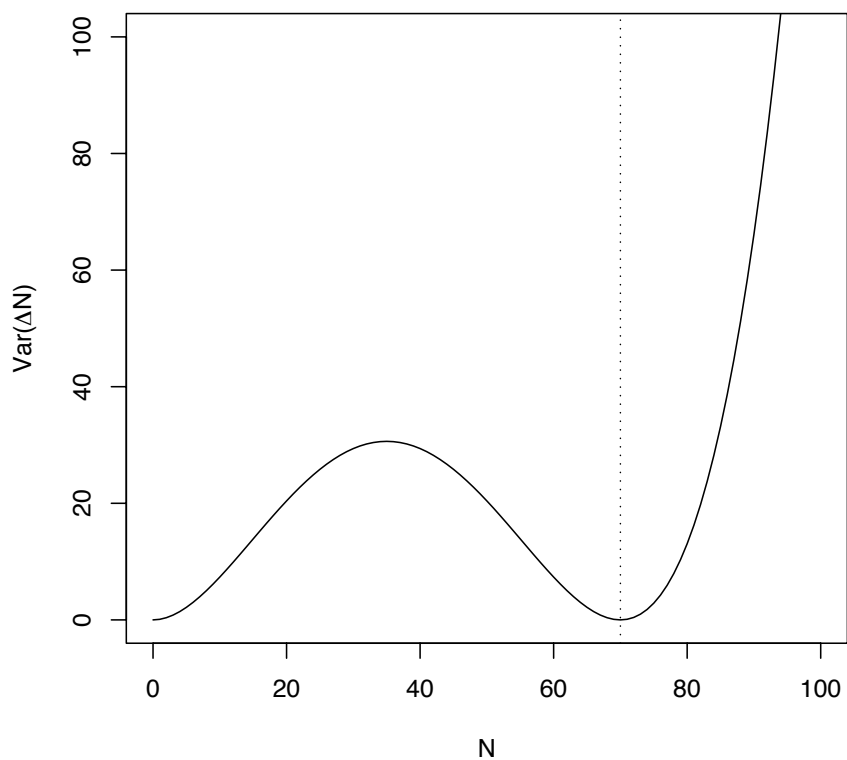
$$\text{Var}(\Delta N) = N^2 \left(1 - \frac{N}{K}\right)^2 \sigma_r^2$$

Variansen til populasjonsendringen vil altså avhenge av  $N$ . Figur 1 viser hvordan variansen endres med  $N$ , for  $K = 70$  og  $\sigma_r^2 = 0.1$ . Det virker ikke realistisk at variansen skal minke ettersom  $N \rightarrow K$ , så man burde vurdere en annen modell for det stokastiske tilfellet.

### Oppgave 2.4

Verifiser resultatene for de fire spesialtilfellene av den theta-logistiske modellen gitt i teksten, dvs for  $\theta = -1$ ,  $\theta = 0$ ,  $\theta = 1$  og  $\theta \rightarrow \infty$ .





Figur 1: Fra oppgave 2.1. Figuren viser hvordan variansen endres med  $N$ , for  $K = 70$  (stipla linje) og  $\sigma_r^2 = 0.1$ .

**Svar:**

Den theta-logistiske modellen er (side 42)

$$r(N) = \begin{cases} r_1 \left(1 - \frac{N^\theta - 1}{K^\theta - 1}\right) & , \theta \neq 0 \\ r_1 \left(1 - \frac{\ln N}{\ln K}\right) & , \theta = 0 \end{cases}$$

For å verifisere de ulike tilfellene, må man sette inn for  $\theta$  i denne modellen.

1. Ser først på tilfellet at  $\theta = -1$ .

$$\begin{aligned}
 r(N) &= r_1 \left( 1 - \frac{\frac{1}{N} - 1}{\frac{1}{K} - 1} \right) \\
 &= r_1 \left( 1 - \frac{\frac{K}{N} - K}{1 - K} \right) \\
 &= r_1 \left( \frac{1 - K - \frac{K}{N} + K}{1 - K} \right) \\
 &= r_1 \left( \frac{1 - \frac{K}{N}}{1 - K} \right)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 r(N) &= \Delta \ln N \approx \frac{\Delta N}{N} \\
 \Delta N &\approx r_1 N \left( \frac{1 - \frac{K}{N}}{1 - K} \right) \\
 &= r_1 \left( \frac{N - K}{1 - K} \right)
 \end{aligned}$$

Dvs for  $\theta = -1$  får man at  $\Delta N$  er en lineær funksjon av  $N$ .

2. Den theta-logistiske modellen for  $\theta = 0$  står over. Dette er grensetilfellet av den andre modellen, for  $\theta \rightarrow 0$  (bruk l'Hôpital's regel).

$$r(N) = \lim_{\theta \rightarrow 0} r_1 \left( 1 - \frac{N^\theta - 1}{K^\theta - 1} \right) = \lim_{\theta \rightarrow 0} r_1 \left( 1 - \frac{N^\theta \ln N}{K^\theta \ln K} \right) = r_1 \left( 1 - \frac{\ln N}{\ln K} \right)$$

Dette er Gompertz' type tetthetsregulering, dvs  $\Delta \ln N$  er en lineær funksjon av  $\ln N$ .

3. For  $\theta = 1$  får man at

$$\begin{aligned}
 r(N) &= r_1 \left( 1 - \frac{N-1}{K-1} \right) \\
 &= r_0 \left( 1 - \frac{1}{K} \right) \left( 1 - \frac{N-1}{K-1} \right) \\
 &= r_0 \left( 1 - \frac{1}{K} - \frac{N-1}{K-1} + \frac{1}{K} \frac{N-1}{K-1} \right) \\
 &= r_0 \left( 1 - \frac{K-1 + KN - K - N + 1}{K(K-1)} \right) \\
 &= r_0 \left( 1 - \frac{N(K-1)}{K(K-1)} \right) \\
 &= r_0 \left( 1 - \frac{N}{K} \right)
 \end{aligned}$$

Dette er den logistiske modellen.

4. For  $\theta \rightarrow \infty$  kan man også finne grensa til  $r(N)$  (antar at  $N < K$ ).

$$\begin{aligned}
 \lim_{\theta \rightarrow \infty} r(N) &= \lim_{\theta \rightarrow \infty} r_1 \left( 1 - \frac{N^\theta - 1}{K^\theta - 1} \right) \\
 &= \lim_{\theta \rightarrow \infty} r_1 \left( 1 - \frac{\frac{1}{K^\theta - 1}}{\frac{1}{N^\theta - 1}} \right) \\
 &= r_1
 \end{aligned}$$

For  $\theta \rightarrow \infty$  er det slik at selv en liten økning av  $N$  over  $K$  vil gi at vekstraten  $r(N) \rightarrow -\infty$ . Dette er "tak"-modellen, der populasjonen vokser eksponensielt til den når  $K$ , men aldri kommer forbi dette taket.

## Oppgave 2.10

La  $B$  være antall avkom og  $J$  være overlevelsesindikator for et individ. Antar at:

- For en gitt populasjonsstørrelse  $N$  er  $E[B|z] = z\nu(N)$ . Her er  $\nu(N)$  en synkende funksjon som representerer tetthetsreguleringen, mens  $z$  er en miljøvariabel med  $E[z] = 1$  og  $\text{Var}(z) = v_z$ , som representerer effekten av miljøet på fekunditeten.
- $E[J|z] = E[J] = p$ , det vil si forventet overlevelse avhenger ikke av miljøet.
- Variasjonskoeffisienten til  $B$  er  $c_b$ .
- Korrelasjonen mellom  $B$  og  $J$  er  $\rho$ .

Den eneste parameteren som avhenger av miljøet er den forventa fekunditeten.

1. Finn uttrykk for  $\lambda$ ,  $\sigma_e^2$  og  $\sigma_d^2$  som funksjoner av  $N$  for denne modellen.
2. Lag et dataprogram som kan regne ut verdier fra disse funksjonene.
3. Sett inn rimelige verdier for parameterne og for funksjonen  $\nu(N)$ , og lag en graf som viser hvordan  $\lambda$ ,  $\sigma_e^2$  og  $\sigma_d^2$  endres med  $N$  i denne modellen.

**Svar:**

1. Overlevelsen er alltid binomisk fordelt, slik at variansen blir  $p(1-p)$ . Ubetinget av miljøet  $z$  er

$$E[B] = E[E[B|z]] = \nu(N)$$

Bidraget fra et individ til neste års populasjonsstørrelse er  $w(N) = B + J$ . Vekstraten  $\lambda$  er det forventede bidraget fra hvert individ.

$$\begin{aligned}\lambda(N) &= E[J + B] \\ &= p + \nu(N)\end{aligned}$$

Miljøvariansen blir

$$\begin{aligned}\sigma_e^2 &= \text{Var}(E[w|z]) \\ &= \text{Var}(E[B|z]) + \text{Var}(E[J|z]) + 2\text{Cov}(E[B|z], E[J|z]) \\ &= \nu(N)^2 v_z + \text{Var}(p) + 2\text{Cov}(z\nu(N), p) \\ &= \nu(N)^2 v_z\end{aligned}$$

Gitt miljøet  $z$  er variansen til  $B$

$$\begin{aligned}\text{Var}(B|z) &= (c_b z \nu(N))^2 \\ &= c_b^2 z^2 \nu(N)^2\end{aligned}$$

Gitt miljøet  $z$  er kovariansen mellom  $B$  og  $J$

$$\begin{aligned}\text{Cov}(B, J|z) &= \rho \sqrt{\text{Var}(B|z)\text{Var}(J|z)} \\ &= \rho c_b z \nu(N) \sqrt{p(1-p)}\end{aligned}$$

Den demografiske variansen blir dermed

$$\begin{aligned}
\sigma_d^2 &= E[\text{Var}(w|z)] \\
&= E[\text{Var}(B + J|z)] \\
&= E[\text{Var}(B|z) + \text{Var}(J|z) + 2\text{Cov}(B, J|z)] \\
&= E[c_b^2 z^2 \nu(N)^2 + p(1-p) + \rho c_b z \nu(N) \sqrt{p(1-p)}] \\
&= c_b^2 \nu(N)^2 E[z^2] + p(1-p) + \rho c_b \nu(N) \sqrt{p(1-p)} \\
&= c_b^2 \nu(N)^2 (1 + v_z) + p(1-p) + \rho c_b \nu(N) \sqrt{p(1-p)} \\
&= c_b \nu(N) \left( c_b \nu(N) (1 + v_z) + \rho \sqrt{p(1-p)} \right) + p(1-p)
\end{aligned}$$

2. I programmet R kan man lage funksjoner som finner de ønskede verdiene, f.eks

```

lambda<-function(p,nu,N,...){
  p+nu(N)
}

sigma.e<-function(nu,v.z,N,...){
  nu(N)^2*v.z
}

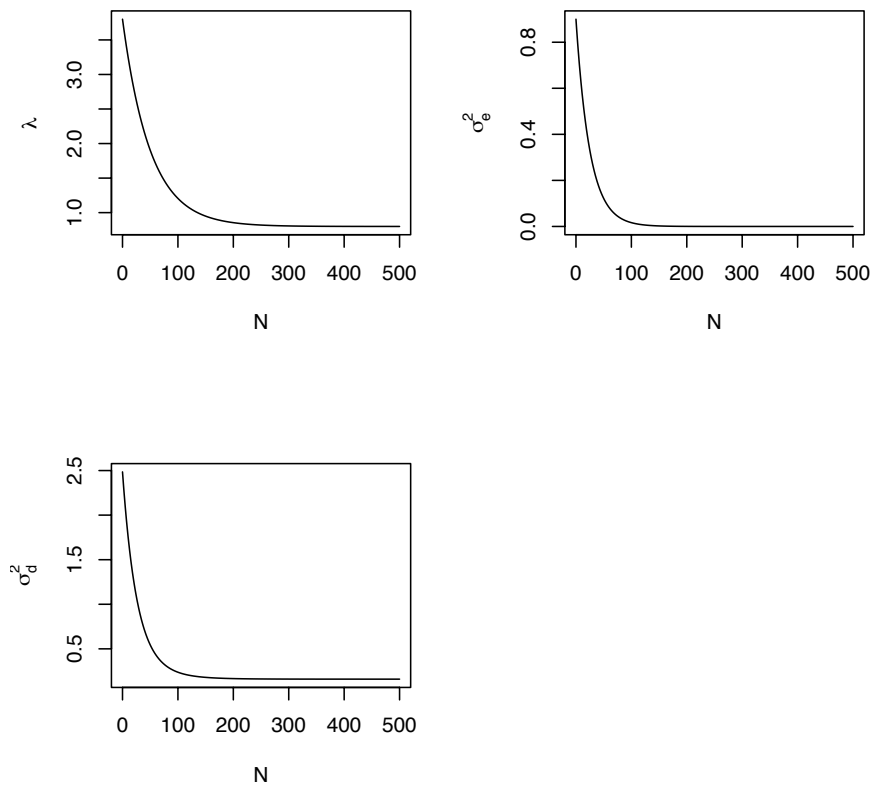
sigma.d<-function(p,nu,v.z,c.b,rho,N,...){
  c.b*nu(N)*(c.b*nu(N)*(1+v.z)+rho*sqrt(p*(1-p)))+p*(1-p)
}

```

3. Det er mange mulige funksjoner  $\nu(N)$ , men den bør helst ikke kunne bli mindre enn null for noen verdier av  $N$ . F.eks kan man bruke

$$\nu(N) = 3e^{-0.02N}$$

Denne har en maksimum på 3 for  $N = 0$ , og synker mot null ettersom  $N$  blir stor. Ved å variere konstantene i funksjonen kan man endre maksimum og hvor raskt funksjonen skal synke. Velger  $p = 0.8$ ,  $v_z = 0.1$ ,  $c.b = 0.5$ , og  $\rho = 0.5$ . Figur 2 viser de resulterende grafene. I dette tilfelle synker  $\lambda$  mot 0.8,  $\sigma_e^2$  mot 0 og  $\sigma_d^2$  mot 0.16. Det skyldes at overlevelsen ikke avhenger av miljøet.



Figur 2: Fra oppgave 2.10. Figuren viser hvordan  $\lambda$ ,  $\sigma_e^2$  og  $\sigma_d^2$  endres med  $N$ , i en populasjon med tetthetsregulering.

## Oppgave 2.12

Skriver

$$V = \text{Var}(w_i)$$
$$C = \text{Cov}(w_i, w_j) \quad i \neq j$$

Vis at

$$\text{Var}(\Delta N|N) = \theta_1 N + \theta_2 N^2$$
$$= (V - C)N + CN^2$$

**Svar:**

$$\begin{aligned} \text{Var}(\Delta N|N) &= \text{Var}\left(\sum_{i=1}^N w_i\right) \\ &= \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \text{Cov}(w_i, w_j) \\ &= N\text{Var}(w_i) + \sum_{i \neq j} \text{Cov}(w_i, w_j) \\ &= N\text{Var}(w_i) + N(N-1)\text{Cov}(w_i, w_j) \\ &= NV + N^2C - NC \\ &= (V - C)N + CN^2 \end{aligned}$$

## Oppgave 2.13

Anta at det er observert et tilfeldig utvalg av individuelle bidrag et år,  $w_1, \dots, w_n$ .

Vis at

$$\frac{1}{n-1} \text{E} \left[ \sum_{i=1}^n (w_i - \bar{w})^2 \right] = \theta_1$$

**Svar:**

Siden  $\text{E}[w_i - \bar{w}] = 0$  så er

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}[(w_i - \bar{w})^2] &= \text{Var}(w_i - \bar{w}) \\
&= \text{Var}\left(w_i - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n w_j\right) \\
&= \text{Var}(w_i) + \text{Var}\left(\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n w_j\right) + 2\text{Cov}\left(w_i, -\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n w_j\right) \\
&= V + \frac{(V - C)n + Cn^2}{n^2} - \frac{2}{n} \sum_{j=1}^n \text{Cov}(w_i, w_j) \\
&= V + \frac{(V - C)n + Cn^2}{n^2} - \frac{2}{n} \left(V + \sum_{j \neq i} \text{Cov}(w_i, w_j)\right) \\
&= V + \frac{V - C}{n} + C - \frac{2V}{n} - 2C + \frac{2C}{n} \\
&= V - C - \frac{V - C}{n} \\
&= (V - C) \left(\frac{n - 1}{n}\right)
\end{aligned}$$

Dermed blir

$$\begin{aligned}
\frac{1}{n - 1} \mathbb{E}\left[\sum_{i=1}^n (w_i - \bar{w})^2\right] &= \frac{n}{n - 1} \mathbb{E}[(w_i - \bar{w})^2] \\
&= V - C
\end{aligned}$$

### Oppgave 3.1

Diffusjonstilnærminga til den diskrete prosessen  $N_t$ , uten tetthetsregulering og med konstant miljøvarians  $\sigma_e^2$  og demografisk varians  $\sigma_d^2$ , har infinitesimal forventning og varians

$$\begin{aligned}
\mu(n) &= rn \\
\nu(n) &= \sigma_d^2 n + \sigma_e^2 n^2
\end{aligned}$$

Finn den korresponderende infinitesimale forventninga og variansen for prosessen  $X_t = \ln N_t$ .

**Svar:**

Fra kapittel 1 vet vi at prosessen  $X_t|X_0$  er tilnærma normalfordelt.



$$\begin{aligned}
X_t|X_0 &\sim N(X_0 + st, \sigma_s^2 t) \\
s &\approx r - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{1}{2n} \sigma_d^2 \\
\sigma_s^2 &\approx \sigma_e^2 + \frac{\sigma_d^2}{n}
\end{aligned}$$

Dette gir også den infinitesimale forventninga og variansen.

$$\begin{aligned}
\mu_X(x) &= E[\Delta X|X_t] = r - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{1}{2e^x} \sigma_d^2 \\
\nu_X(x) &= \text{Var}(\Delta X|X_t) = \sigma_e^2 + \frac{\sigma_d^2}{e^x}
\end{aligned}$$

### Oppgave 3.2

For modellen i oppgave 1, finn det ustabile likevektspunktet for prosessen  $X_t$ , definert ved  $\mu_X(x^*) = 0$ , og den korresponderende populasjonsstørrelsen  $n^* = e^{x^*}$ .

**Svar:**

$$\begin{aligned}
\mu_X(x^*) &= 0 \\
r - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{1}{2e^{x^*}} \sigma_d^2 &= 0 \\
\frac{1}{2e^{x^*}} \sigma_d^2 &= r - \frac{1}{2} \sigma_e^2 \\
e^{x^*} = n^* &= \frac{\sigma_d^2}{2r - \sigma_e^2} \\
x^* &= \ln \left( \frac{\sigma_d^2}{2r - \sigma_e^2} \right)
\end{aligned}$$

### Oppgave 3.3

Se på diffusjonsprosessen  $N_t$  med infinitesimal forventning og varians

$$\begin{aligned}
\mu(n) &= r_1 n \left( 1 - \frac{\ln n}{\ln K} \right) \\
\nu(n) &= \sigma_e^2 n^2
\end{aligned}$$

Vis at  $X_t = \ln N_t$  er en Ornstein-Uhlenbeck-prosess, og finn parameterne til denne prosessen uttrykt ved  $r_1$ ,  $K$ , og  $\sigma_e^2$ .

**Svar:**

Bruker transformasjonsformelen for diffusjonsprosesser, fra kapittel 3.5, med  $X_t = g(N_t) = \ln N_t$ .

$$\begin{aligned}\mu_X(x) &= g'(n)\mu(n) + \frac{1}{2}g''(n)\nu(n) \\ &= \frac{1}{n} r_1 n \left(1 - \frac{\ln n}{\ln K}\right) - \frac{1}{2n^2} \sigma_e^2 n^2 \\ &= r_1 \left(1 - \frac{\ln n}{\ln K}\right) - \frac{1}{2} \sigma_e^2 \\ &= r_1 - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{r_1}{\ln K} x\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\nu_X(x) &= g'(n)^2 \nu(n) \\ &= \frac{1}{n^2} \sigma_e^2 n^2 \\ &= \sigma_e^2\end{aligned}$$

Ornstein-Uhlenbeck-prosessen infinitesimal forventning og varians gitt ved (side 69)

$$\begin{aligned}\mu_X(x) &= \alpha - \beta x \\ \nu_X(x) &= \sigma_e^2\end{aligned}$$

Med  $\alpha = r_1 - \sigma_e^2/2$  og  $\beta = r_1/\ln K$  ser vi at  $X_t$  er en Ornstein-Uhlenbeck-prosesser.

### Oppgave 3.4

La  $N_t$  være diffusjonstilnærminga til den theta-logistiske modellen uten demografisk varians og med konstant miljøvariens. Denne prosessen har infinitesimal forventning og varians (når  $\theta \neq 0$ )

$$\begin{aligned}\mu(n) &= rn \left(1 - \frac{n^\theta}{K^\theta}\right) \\ \nu(n) &= \sigma_e^2 n^2\end{aligned}$$

Finn infinitesimal forventning og varians for prosessen  $X_t = N_t^\theta$ .

**Svar:**

Bruker transformasjonsformelen igjen, med  $X_t = g(N_t) = N_t^\theta$ .

$$\begin{aligned}\mu_X(x) &= g'(n)\mu(n) + \frac{1}{2}g''(n)\nu(n) \\ &= \theta n^{\theta-1}rn \left(1 - \frac{n^\theta}{K^\theta}\right) + \frac{1}{2}\theta(\theta-1)n^{\theta-2}\sigma_e^2 n^2 \\ &= \theta rn^\theta - \frac{\theta rn^{2\theta}}{K^\theta} + \frac{1}{2}\theta(\theta-1)n^\theta \sigma_e^2 \\ &= \theta x \left( r \left[1 - \frac{x}{K^\theta}\right] + \frac{1}{2}(\theta-1)\sigma_e^2 \right)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\nu_X(x) &= g'(n)^2\nu(n) \\ &= \theta^2 n^{2\theta-2}\sigma_e^2 n^2 \\ &= \theta^2 x^2 \sigma_e^2\end{aligned}$$

### Oppgave 3.5

For prosessen i oppgave 4, vis at  $Y_t = N_t^{-\theta}$  har en infinitesimal forventning på samme lineære form som i Ornstein-Uhlenbeck-prosessen.

**Svar:**

Bruker transformasjonsformelen, med  $X_t = g(N_t) = N_t^{-\theta}$ .

$$\begin{aligned}X_t &= g(N_t) = N_t^{-\theta} \\ \mu_X(x) &= g'(n)\mu(n) + \frac{1}{2}g''(n)\nu(n) \\ &= -\theta n^{-\theta-1}rn \left(1 - \frac{n^\theta}{K^\theta}\right) + \frac{1}{2}\theta(-\theta-1)n^{-\theta-2}\sigma_e^2 n^2 \\ &= -\theta n^{-\theta}r + \frac{r\theta}{K^\theta} - \frac{1}{2}\theta(\theta+1)n^{-\theta}\sigma_e^2 \\ &= \frac{r\theta}{K^\theta} - \left(r\theta - \frac{1}{2}\theta(\theta+1)\sigma_e^2\right) x\end{aligned}$$

Ser at  $\mu_X(x)$  tilsvarende den infinitesimale forventninga i en Ornstein-Uhlenbeck-prosess, på formen  $\mu_X(x) = \alpha - \beta x$ .

### Oppgave 3.6

For prosessen  $N_t$  med infinitesimal varians  $\nu(n) = \sigma_d^2 n$ , finn en transformasjon som gir en prosess med konstant infinitesimal varians.

**Svar:**

For å oppnå konstant infinitesimal varians kan man bruke isotrofisk skalatransformasjon av  $N_t$  (side 70). Funksjonen  $g(n)$  som gir  $\nu_X(x) = 1$ , er gitt ved

$$\begin{aligned} g(n) &= \int_a^n \frac{1}{\sqrt{\nu_N(z)}} dz \\ &= \int_a^n \frac{1}{\sigma_d \sqrt{z}} dz \\ &= \frac{2}{\sigma_d} [\sqrt{n} - \sqrt{a}] \end{aligned}$$

Integrasjonsgrensa  $a$  velges fritt, for eksempel  $a = 0$ .

$$g(n) = \frac{2\sqrt{n}}{\sigma_d}$$

### Oppgave 3.8

Se på diffusjonen til  $N$  med infinitesimal forventning og varians  $\mu_N(n)$  og  $\nu_N(n) = \sigma_e^2 n^2$ . Anta at  $\mu_N(K) = 0$  og at  $\mu_N(n)$  er en synkende funksjon av  $n$ . Finn infinitesimal forventning og varians  $\mu_X(x)$  og  $\nu_X(x)$  for prosessen  $X = \ln N$ . Lineariser  $\mu_X(x)$  om  $X = \ln K$ , og vis at dette er en tilnærming til OU-prosessen med infinitesimal forventning og varians  $\mu'_N(K)(x - \ln K) - \sigma_e^2/2$  og  $\sigma_e^2$ .

**Svar:**

Bruker transformasjonsformelen, med  $X_t = g(N_t) = \ln N_t$ , for å finne  $\mu_X(x)$  og  $\nu_X(x)$ .

$$\begin{aligned} \mu_X(x) &= g'(n)\mu_N(n) + \frac{1}{2}g''(n)\nu_N(n) \\ &= \frac{\mu_N(n)}{n} - \frac{1}{2n^2}\sigma_e^2 n^2 \\ &= \frac{\mu_N(e^x)}{e^x} - \frac{\sigma_e^2}{2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \nu_X(x) &= g'(n)^2 \nu_N(n) \\ &= \frac{1}{n^2} \sigma_e^2 n^2 \\ &= \sigma_e^2 \end{aligned}$$

Den deriverte til  $\mu_X(x)$  er

$$\begin{aligned}\mu'_X(x) &= \mu'_N(e^x) - \frac{\mu_N(e^x)}{e^x} \\ \mu'_X(\ln K) &= \mu'_N(K) - \frac{\mu_N(K)}{K} \\ &= \mu'_N(K)\end{aligned}$$

Linearisering av  $\mu_X(x)$  om  $X = \ln K$  gir

$$\begin{aligned}\mu_X(x) &= \mu_X(\ln K) + \mu'_X(\ln K)(X - \ln K) + \frac{\mu''_X(\ln K)}{2!}(X - \ln K)^2 + \dots \\ &\approx \mu_X(\ln K) + \mu'_X(\ln K)(X - \ln K) \\ &= \frac{\mu_N(K)}{K} - \frac{\sigma_e^2}{2} + \mu'_N(K)(X - \ln K) \\ &= \mu'_N(K)(X - \ln K) - \frac{\sigma_e^2}{2}\end{aligned}$$

### Oppgave 3.9

Se på en diffusjonsmodell for prosessen  $N_t$ , med absorberende barrierer ved  $a$  og  $b$ , med  $a < b$ . Tilstanden ved  $t = 0$  er  $N_0$ . Anta at den infinitesimale forventninga og variansen er  $\mu_N(n) = rn$  og  $\nu_N(n) = \sigma_e^2 n^2$  for små verdier av  $n$ . Velg nedre integrasjonsgrense lik 1 i formlene, og vis at sannsynligheten for absorbering ved  $b$  går mot 1 ettersom  $a$  går mot 0, gitt at  $s = r - \frac{1}{2}\sigma_e^2 > 0$ . Hvordan tolke dette resultatet når  $b$  går mot uendelig?

**Svar:**

Sannsynligheten for absorbering i  $b$  er (side 75), for  $a < N_0 < b$ ,

$$u(n_0) = \frac{S(n_0) - S(a)}{S(b) - S(a)}$$

For å finne denne sannsynligheten trengs funksjonen  $S(n)$ . Formlene side 74 gir

$$\begin{aligned}s(n) &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz\right) \\ &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{r}{\sigma_e^2 z} dz\right) \\ &= \exp\left(\frac{-2r \ln n}{\sigma_e^2}\right) \\ &= n^{-2r/\sigma_e^2}\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
S(n) &= \int_1^n s(z) dz \\
&= \int_1^n z^{-2r/\sigma_e^2} dz \\
&= \left[ -\frac{\sigma_e^2}{2r} z^{-2r/\sigma_e^2+1} \right]_1^n \\
&= \left[ -\frac{\sigma_e^2}{2r} z^{-2s/\sigma_e^2} \right]_1^n \\
&= \frac{\sigma_e^2}{2r} \left( 1 - n^{-2s/\sigma_e^2} \right)
\end{aligned}$$

Setter inn dette i uttrykket for  $u(n_0)$ , og finner

$$\begin{aligned}
u(n_0) &= \frac{1 - n_0^{-2s/\sigma_e^2} - 1 + a^{-2s/\sigma_e^2}}{1 - b^{-2s/\sigma_e^2} - 1 + a^{-2s/\sigma_e^2}} \\
&= \frac{a^{-2s/\sigma_e^2} - n_0^{-2s/\sigma_e^2}}{a^{-2s/\sigma_e^2} - b^{-2s/\sigma_e^2}}
\end{aligned}$$

Grensa når  $a \rightarrow 0$ , for  $s > 0$ , kan finnes ved å bruke l'Hôpital's regel.

$$\begin{aligned}
\lim_{a \rightarrow 0} u(n_0) &= \lim_{a \rightarrow 0} \frac{a^{-2s/\sigma_e^2} - n_0^{-2s/\sigma_e^2}}{a^{-2s/\sigma_e^2} - b^{-2s/\sigma_e^2}} \\
&= \lim_{a \rightarrow 0} \frac{\frac{-2s}{\sigma_e^2} a^{-2s/\sigma_e^2-1}}{\frac{-2s}{\sigma_e^2} a^{-2s/\sigma_e^2-1}} \\
&= 1
\end{aligned}$$

Det betyr at prosessen aldri vil nå barrieren  $a = 0$ . For  $s > 0$  vil leddet  $b^{-2s/\sigma_e^2} \rightarrow 0$  for  $b \rightarrow \infty$ . Grensesannsynligheten for  $a \rightarrow 0$  vil fremdeles være lik 1. Prosessen vil helt sikkert nå barrieren  $b = \infty$  før barrieren  $a = 0$ , fordi den aldri kan nå  $a = 0$ .

### Oppgave 3.10

Se på samme prosess som i oppgave 3.10, men pluss på et demografisk ledd  $\sigma_d^2 n$  i den infinitesimale variansen. Vis at prosessen nå kan absorberes i  $a = 0$ , for  $s > 0$ .

**Svar:**

Den infinitesimale variansen er nå  $\nu_N(n) = \sigma_e^2 n^2 + \sigma_d^2 n$ , og den stokastiske vekstraten er  $s = r - \frac{1}{2} \sigma_e^2 - \frac{1}{2n} \sigma_d^2$ . Bruker samme formler som i forrige oppgave,

antar  $s > 0$ .

$$\begin{aligned}
\int_1^n \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz &= \int_1^n \frac{r}{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2} dz \\
&= \int_1^n \frac{s + \frac{\sigma_e^2}{2} + \frac{\sigma_d^2}{2z}}{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2} dz \\
&= \int_1^n \frac{s}{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2} dz + \frac{1}{2} \int_1^n \frac{\sigma_e^2}{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2} dz + \frac{1}{2} \int_1^n \frac{\sigma_d^2}{\sigma_e^2 z^2 + \sigma_d^2 z} dz \\
&= \left( \frac{s}{\sigma_e^2} + \frac{1}{2} \right) \ln \left( \frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2} \right) - \frac{1}{2} \ln \left( \frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{(\sigma_e^2 + \sigma_d^2)n} \right) \\
&= \frac{s}{\sigma_e^2} \ln \left( \frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2} \right) + \frac{1}{2} \ln n
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
s(n) &= \exp \left( -2 \int_1^n \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz \right) \\
&= \exp \left( -\frac{2s}{\sigma_e^2} \ln \left( \frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2} \right) - \ln n \right) \\
&= -n \left( \frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2} \right)^{-2s/\sigma_e^2}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
S(n) &= \int_1^n s(z) dz \\
&= - \int_1^n z \left( \frac{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2} \right)^{-2s/\sigma_e^2} dz \\
&= -(\sigma_e^2 + \sigma_d^2)^{2s/\sigma_e^2} \int_1^n z (\sigma_e^2 z + \sigma_d^2)^{-2s/\sigma_e^2} dz \\
&= -(\sigma_e^2 + \sigma_d^2)^{2s/\sigma_e^2} \left[ \frac{(\sigma_e^2 - 2s)(n-1)}{(2s - \sigma_e^2)(2s - 2\sigma_e^2)(\sigma_e^2 + \sigma_d^2)^{2s/\sigma_e^2 - 1}} \right] \\
&= \frac{(\sigma_e^2 + \sigma_d^2)(n-1)}{(2s - 2\sigma_e^2)}
\end{aligned}$$

Sannsynligheten for absorbering i  $b$ , for  $a < N_0 < b$ , var

$$u(n_0) = \frac{S(n_0) - S(a)}{S(b) - S(a)}$$

Setter inn for  $S(n_0)$ ,  $S(a)$  og  $S(b)$ .

$$u(n_0) = \frac{n_0 - a}{b - a}$$

Ser at når  $a = 0$  er sannsynligheten for absorbering i  $b$  lik  $n_0/b$ . Siden  $a < n_0 < b$ , er sannsynligheten for absorbering i  $a = 0$  lik  $1 - n_0/b$ .

### Oppgave 3.11

For modellen i oppgave 9, anta at populasjonen er tetthetsregulert, med negativ infinitesimal forventning når  $N > K$ , som synker med økende populasjonsstørrelse. Vis at utryddelse er garantert ved  $a = 0$ .

**Svar:**

La først  $\mu(z) = rn(1 - n/K)$  (den logistiske modellen). Denne oppfyller kravene i oppgaveteksten.

$$\begin{aligned} s(n) &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz\right) \\ &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{rz(1 - z/K)}{z^2 \sigma_e^2} dz\right) \\ &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{r(1 - z/K)}{\sigma_e^2} dz\right) \\ &= \exp\left(-\frac{2r}{\sigma_e^2} + 2 \int_1^n \frac{z}{K\sigma_e^2} dz\right) \\ &= \exp\left(\frac{n^2 - 2rK - 1}{K\sigma_e^2}\right) \\ &= \exp\left(\frac{n^2 + K(\sigma_e^2 - 2s) - 1}{K\sigma_e^2}\right) \end{aligned}$$

### Oppgave 3.12

Utfør integrasjonen som trengs for å finne  $s(x)$ ,  $S(x)$  og  $u(x_0)$  for den browniske bevegelsen gitt i 3.8.2.

**Svar:**

Den browniske bevegelsen (prosessen til  $X = \ln N$ ) er definert ved

$$\begin{aligned} \mu(x) &= s \\ \nu(x) &= \sigma_e^2 \end{aligned}$$

Velger nedre integrasjonsgrense  $a = 0$ .

$$\begin{aligned} s(x) &= \exp\left(-2 \int_0^x \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz\right) \\ &= \exp\left(-2 \int_0^x \frac{s}{\sigma_e^2} dz\right) \\ &= \exp\left(-\frac{2s}{\sigma_e^2} x\right) \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
S(x) &= \int_0^x s(z) dz \\
&= \int_0^x \exp\left(-\frac{2s}{\sigma_e^2} z\right) dz \\
&= \begin{cases} \frac{\sigma_e^2}{2s} \left(1 - \exp\left(-\frac{2s}{\sigma_e^2} x\right)\right) & s \neq 0 \\ x & s = 0 \end{cases}
\end{aligned}$$

For å finne  $u(x_0)$ , sett inn for  $S(a)$ ,  $S(b)$  og  $S(x_0)$  for  $a = 0$  og  $b \rightarrow \infty$ , og se på de ulike tilfellene  $s > 0$ ,  $s < 0$ , og  $s = 0$ .

$$\begin{aligned}
S(0) &= 0 \quad \forall s \\
\lim_{b \rightarrow \infty} S(b) &= \begin{cases} -\infty & s < 0 \\ \frac{\sigma_e^2}{2s} & s > 0 \\ \infty & s = 0 \end{cases} \\
S(x_0) &= \begin{cases} \frac{\sigma_e^2}{2s} \left(1 - \exp\left(-\frac{2s}{\sigma_e^2} x_0\right)\right) & s \neq 0 \\ x & s = 0 \end{cases}
\end{aligned}$$

Dette gir

$$\begin{aligned}
u(x_0) &= \frac{S(x_0)}{S(b)} \\
&= \begin{cases} 0 & s \leq 0 \\ 1 - \exp\left(-\frac{2s}{\sigma_e^2} x_0\right) & s > 0 \end{cases}
\end{aligned}$$

### Oppgave 3.13

Finn  $s(n)$ ,  $S(n)$  og sannsynligheten for utdøelse ved  $n = 1$ , for modellen med  $\mu(n) = rn$ ,  $\nu(n) = \sigma_d^2 n + \sigma_e^2 n^2$  og start-populasjon  $n_0$ .

**Svar:**

Dette er den samme modellen som i oppgave 3.10, men nå er nedre grense  $a = 1$  og ikke  $a = 0$ . Antar  $s = r - \frac{\sigma_e^2}{2}$ . Finner først  $s(n)$  (samme som i 3.10).

$$\begin{aligned}
s(n) &= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{\mu(z)}{\nu(z)} dz\right) \\
&= \exp\left(-2 \int_1^n \frac{r}{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2} dz\right) \\
&= \exp\left(-2 \left[ \frac{r}{\sigma_e^2} \ln(\sigma_e^2 n + \sigma_d^2) - \frac{r}{\sigma_e^2} \ln(\sigma_e^2 + \sigma_d^2) \right]\right) \\
&= \exp\left(-\frac{2r}{\sigma_e^2} \ln\left(\frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}\right)\right) \\
&= \left(\frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}\right)^{-2r/\sigma_e^2}
\end{aligned}$$

For  $s \neq 0$  er

$$\begin{aligned}
S(n) &= \int_1^n s(z) dz \\
&= \int_1^n \left(\frac{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}\right)^{-2r/\sigma_e^2} dz \\
&= (\sigma_e^2 + \sigma_d^2)^{2r/\sigma_e^2} \int_1^n (\sigma_e^2 z + \sigma_d^2)^{-2r/\sigma_e^2} dz \\
&= \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{2s} \left[ 1 - \left(\frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}\right)^{2s/\sigma_e^2} \right]
\end{aligned}$$

For  $s = 0$  er  $r = \frac{1}{2}\sigma_e^2$ . Dette gir

$$\begin{aligned}
S(n) &= \int_1^n s(z) dz \\
&= \int_1^n \left(\frac{\sigma_e^2 z + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}\right)^{-1} dz \\
&= (\sigma_e^2 + \sigma_d^2) \int_1^n (\sigma_e^2 z + \sigma_d^2)^{-1} dz \\
&= \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{\sigma_e^2} \ln\left(\frac{\sigma_e^2 n + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}\right)
\end{aligned}$$

Sannsynligheten for utdøelse ved nedre grense  $a = 1$  er gitt ved

$$1 - u(n_0) = \lim_{b \rightarrow \infty} \left(1 - \frac{S(n_0) - S(1)}{S(b) - S(1)}\right)$$

Her er  $S(1) = 0$  uansett verdi av  $s$ . For  $s = 0$  og  $b \rightarrow \infty$  er  $S(b) = \infty$ . For  $s < 0$  er  $S(b) = -\infty$ . I begge tilfeller blir sannsynligheten for utdøelse

$$\begin{aligned} 1 - u(n_0) &= \lim_{b \rightarrow \infty} \left( 1 - \frac{S(n_0)}{S(b)} \right) \\ &= 1 \end{aligned}$$

For  $s > 0$  og  $b \rightarrow \infty$  er  $S(b) = \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{2s}$ . Da blir sannsynligheten for utdøelse

$$\begin{aligned} 1 - u(n_0) &= \lim_{b \rightarrow \infty} \left( 1 - \frac{S(n_0)}{S(b)} \right) \\ &= \lim_{b \rightarrow \infty} \left( 1 - 1 + \left( \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 n_0 + \sigma_d^2} \right)^{2s/\sigma_e^2} \right) \\ &= \left( \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 n_0 + \sigma_d^2} \right)^{2s/\sigma_e^2} \end{aligned}$$

### Oppgave 3.14

Finn sannsynligheten for utdøelse i modellen i oppgave 3.13, for  $\sigma_e^2 = 0$ , ved å finne grensa når  $\sigma_e^2 \rightarrow 0$ .

**Svar:**

For  $s \leq 0$  er sannsynligheten for utdøelse fremdeles lik 1 når  $\sigma_e^2 \rightarrow 0$ . For  $s > 0$  er sannsynligheten gitt ved grensa til sannsynligheten som ble funnet i 3.13. Setter  $y = 2s/\sigma_e^2$ .

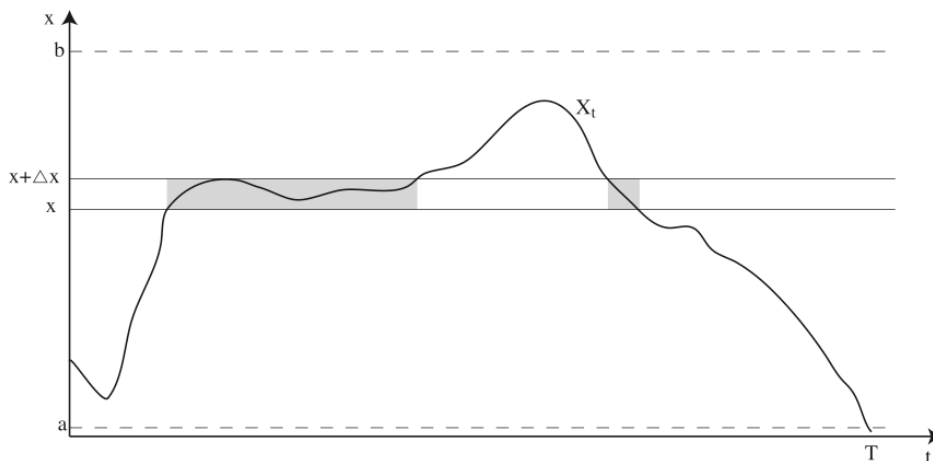
$$\begin{aligned} 1 - u(n_0) &= \lim_{\sigma_e^2 \rightarrow 0} \left( \frac{\sigma_e^2 + \sigma_d^2}{\sigma_e^2 n_0 + \sigma_d^2} \right)^{2s/\sigma_e^2} \\ &= \lim_{y \rightarrow \infty} \left( \frac{\frac{2s}{y} + \sigma_d^2}{\frac{2sn_0}{y} + \sigma_d^2} \right)^y \\ &= \lim_{y \rightarrow \infty} \frac{\left( \frac{2s}{y\sigma_d^2} + 1 \right)^y}{\left( \frac{2sn_0}{y\sigma_d^2} + 1 \right)^y} \\ &= \frac{e^{2s/\sigma_d^2}}{e^{2sn_0/\sigma_d^2}} \\ &= e^{-2s(n_0-1)/\sigma_d^2} \end{aligned}$$

### Oppgave 3.15

Bruk "vår definisjon" av Green-funksjonen til å vise at  $E[\int_0^T h(X_t) dt] = \int_a^b h(x)G(x, x_0) dx$ .

**Svar:**

”Vår definisjon” av Green-funksjonen står beskrevet i kapittel 3.8.3. Uttrykket  $G(x, x_0)\Delta x$  er den forventede tida populasjonsprosessen  $X_t$  vil oppholde seg i et lite intervall  $(x, x + \Delta x)$ , før den absorberes ved  $a$  eller  $b$  (se figur 1).



Figur 3: Illustrasjon av hvor lenge en populasjonsprosess  $X_t$  oppholder seg i et intervall  $(x, x + \Delta x)$ .

La  $T_x = G(x, x_0)\Delta x$ . I intervallet  $(x, x + \Delta x)$  vil verdien av  $h(X_t)$  bli tilnærmet  $h(x)$  (en konstant) ettersom  $\Delta x$  blir liten. Forventningen  $E\left[\int_0^T h(X_t) dt\right]$  blir derfor lik  $T_x h(x)$  i intervallet  $(x, x + \Delta x)$ . For å finne forventningen for alle  $x$  summerer man over alle mulige intervaller mellom  $a$  og  $b$ . Når man lar  $\Delta x \rightarrow 0$  oppnås integralet i oppgaveteksten.

### Oppgave 3.16

For stasjonærfordelingen til den theta-logistiske modellen, finn grensa når  $\theta \rightarrow \infty$ .

**Svar:**

Stasjonærfordelingen til den theta-logistiske modellen er gitt ved

$$f(n) = \frac{|\theta| \left(\frac{\alpha+1}{\theta}\right)^{\alpha/\theta}}{K\Gamma\left(\frac{\alpha}{\theta}\right)} \left(\frac{n}{K}\right)^{\alpha-1} \exp\left(-\frac{\alpha+1}{\theta} \left(\frac{n}{K}\right)^\theta\right)$$

Denne funksjonen inneholder mange  $\theta$ -er og det er ikke så lett å finne grensa spesielt for det første leddet. Heldigvis trenger vi bare å se på ledd som inneholder  $n$ , for konstante ledd må være konstante også i grensa. Skriver derfor om fordelingen.

$$f(n) = C_1 n^{\alpha-1} \exp\left(-\frac{\alpha+1}{\theta} \left(\frac{n}{K}\right)^\theta\right)$$

For  $0 < n < K$  blir grensa

$$\begin{aligned} \lim_{\theta \rightarrow \infty} f(n) &= \lim_{\theta \rightarrow \infty} C_1 n^{\alpha-1} \exp\left(-\frac{\alpha+1}{\theta} \left(\frac{n}{K}\right)^\theta\right) \\ &= C_2 n^{\alpha-1} \end{aligned}$$

For å finne verdien av  $C_2$  bruker man at integralet av  $f(n)$  må være lik 1.

$$\begin{aligned} \int_0^K f(z) dn &= \int_0^K C_2 n^{\alpha-1} dn = 1 \\ \frac{C_2 K^\alpha}{\alpha} &= 1 \\ C_2 &= \frac{\alpha}{K^\alpha} \end{aligned}$$

Dette gir

$$\begin{aligned} f(n) &= C_2 n^{\alpha-1} \\ &= \frac{\alpha}{K^\alpha} n^{\alpha-1} \end{aligned}$$

### Oppgave 3.18

Fordelingen av logaritmen til populasjonsstørrelsen i en brownsk bevegelse, betinget på at utdøing ikke skjer før  $t$ , er gitt ved

$$h(x; t) = \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \left( 1 - \exp\left(\frac{-2xx_0}{\sigma_e^2 t}\right) \right) \exp\left(-\frac{(x - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right)$$

Vis at denne har kumulativ fordeling gitt ved

$$H(x; t) = Pr(X_t \leq x) = \Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) + \exp\left(\frac{-2sx_0}{\sigma_e^2}\right) \Phi\left(\frac{st - x - x_0}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

**Svar:**

Dersom  $x$  er normalfordelt med forventning  $x_0 + st$  og varians  $\sigma_e^2 t$ , så er  $\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}$  standard normalfordelt, med kumulativ fordeling

$$\Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) = \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \int_{-\infty}^x \exp\left(-\frac{(z - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) dz$$

For å komme fram til den kumulative fordelingen  $H(x; t)$  må  $h(x; t)$  integreres. Skriver først ut leddene i  $h(x; t)$ .

$$h(x; t) = \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{(x - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) - \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2xx_0}{\sigma_e^2 t}\right) \exp\left(-\frac{(x - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right)$$

Ser at integralet av det første leddet blir

$$\frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \int_{-\infty}^x \exp\left(-\frac{(z - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) dz = \Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

Ser på det andre leddet i  $h(x; t)$ .

$$\begin{aligned} \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2xx_0}{\sigma_e^2 t}\right) \exp\left(-\frac{(x - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2xx_0}{\sigma_e^2 t} - \frac{(x - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) \\ &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(\frac{-4xx_0 - x^2 + 2xx_0 + 2xst - x_0^2 - 2x_0st - (st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) \\ &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(\frac{-(st)^2 + 2xst + 2x_0st - 2xx_0 - x^2 - x_0^2 - 4x_0st}{2\sigma_e^2 t}\right) \\ &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{(st)^2 - 2st(x + x_0) + (x + x_0)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) \exp\left(-\frac{4x_0st}{2\sigma_e^2 t}\right) \\ &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2x_0s}{\sigma_e^2}\right) \exp\left(-\frac{(st - x - x_0)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) \end{aligned}$$

Integralet av dette blir

$$\frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \int_{-\infty}^x \exp\left(-\frac{(st - z - x_0)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) dz = \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \Phi\left(\frac{st - x - x_0}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

Setter dette sammen med integralet av det første leddet, og finner at

$$\begin{aligned} H(x; t) &= Pr(X_t \leq x) \\ &= \int_{-\infty}^x h(z; t) dz \\ &= \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \int_{-\infty}^x \exp\left(-\frac{(z - x_0 - st)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) dz \\ &\quad + \frac{1}{\sigma_e \sqrt{2\pi t}} \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \int_{-\infty}^x \exp\left(-\frac{(st - z - x_0)^2}{2\sigma_e^2 t}\right) dz \\ &= \Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) + \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \Phi\left(\frac{st - x - x_0}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) \end{aligned}$$

### Oppgave 3.19

Se på den geometriske browniske bevegelsen med  $\mu(n) = rn$ ,  $\nu(n) = \sigma_e^2 n^2$  og initialbetingelse  $n_0 > 0$  ved  $t = 0$ . Sammenlikn uttrykkene for  $Pr(N > n)$  når det ikke er noen utdøelsesbarriere, og når utdøelsesbarrieren er  $N = 1$ . Diskuter resultatet.

**Svar:**

Har først at

$$Pr(N_t > n) = Pr(\ln N_t > \ln n) = Pr(X_t > x)$$

slik at vi kan se på logaritmen til populasjonsstørrelsen. La  $X_t$  være prosessen uten barriere og  $X_t^*$  være prosessen med barriere. For prosessen uten barriere har vi at  $X_t$  er normalfordelt med forventning  $x_0 + st$  og varians  $\sigma_e^2 t$  (se side 96), dvs

$$Pr(X > x) = 1 - \Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

For prosessen med barriere har vi (fra forrige oppgave) at

$$Pr(X_t^* > x) = 1 - \Phi\left(\frac{x - x_0 - st}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) - \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \Phi\left(\frac{st - x - x_0}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

Sannsynligheten er altså mindre når man har en utdøelsesbarriere i  $N = 1$  ( $X = 0$ ). Forskjellen på de to sannsynlighetene er gitt ved

$$Pr(X > x) - Pr(X_t^* > x) = \exp\left(-\frac{2x_0 s}{\sigma_e^2}\right) \Phi\left(\frac{st - x - x_0}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)$$

### Oppgave 3.21

Se på diffusjonen med infinitesimal forventning  $\mu(n) = rn$  og infinitesimal varians  $\nu(n) = \sigma_d^2 n + \sigma_e^2 n^2$ , og stokastisk vekstrate  $s = r - \frac{1}{2} \sigma_e^2$  for store  $n$ . For  $s > 0$ , vis at den betingede diffusjonen, betinget på at utdøing, har infinitesimal forventning  $\mu^*(n) = (-s + \frac{1}{2} \sigma_e^2)n$ .

**Svar:**

Når  $s > 0$  er det en sannsynlighet for at prosessen absorberes i  $b \rightarrow \infty$ . Den nye diffusjonsprosessen er betinget på at dette ikke skjer, dvs vi ser på prosessene som aldri når  $b$ . Da er den nye infinitesimale forventningen og variansen gitt ved (se side 103)

$$\begin{aligned}\mu^*(n) &= \mu(n) - \frac{s(n)\nu(n)}{S(b) - S(n)} \\ \nu^*(n) &= \nu(n)\end{aligned}$$

når den nedre integrasjonsgrensa i  $S(n)$  er valgt lik  $a$ . For  $a = 1$  og  $s > 0$  er  $s(n)$  og  $S(n)$  gitt ved (se oppgave 3.13 øving 5, eller side 76)

$$\begin{aligned}s(n) &= \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2r}{\sigma_e^2}} \\ S(n) &= \frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{2s} \left(1 - \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2}}\right)\end{aligned}$$

Ser at  $S(b) \rightarrow 0$  for  $b \rightarrow \infty$ . Dette gir



$$\begin{aligned}
\mu^*(n) &= \mu(n) - \frac{s(n)\nu(n)}{S(b) - S(n)} \\
&= rn - \frac{\left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2r}{\sigma_e^2}} (\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n)n}{-\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{2s} \left(1 - \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2}}\right)} \\
&= rn - 2sn \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{-1} \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2} + 1} \left(1 - \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2}}\right)^{-1} \\
&= rn - 2sn \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2}} \left(1 - \left(\frac{\sigma_d^2 + \sigma_e^2}{\sigma_d^2 + \sigma_e^2 n}\right)^{\frac{2s}{\sigma_e^2}}\right)^{-1} \\
&\approx rn - 2sn \\
&= sn + \frac{1}{2} \sigma_e^2 n - 2sn \\
&= \left(-s + \frac{1}{2} \sigma_e^2\right)n
\end{aligned}$$

Dvs  $s$  er blitt byttet ut med  $-s$  i den opprinnelige diffusjonen.

### Oppgave 4.1

Anta at individene i aldersklasse  $k$  har sannsynlighet for overlevelse  $p_k$  og blir værende i den klassen dersom de overlever. Finn likningen for den asymptotiske vekstraten  $\lambda$  i dette tilfellet, ved å bruke at populasjonen nærmer seg en stabil aldersstruktur der alle klasser vokser med rate  $\lambda$ .

**Svar:**

Når stabil aldersfordeling er nådd vokser klasse  $k$  med rate  $\lambda$ , dvs

$$n_k + \Delta n_k = \lambda n_k$$

Dersom individene i klasse  $k$  overlever blir de værende, dvs

$$n_k + \Delta n_k = p_k n_k + p_{k-1} n_{k-1}$$

Setter de to likningene sammen og finner at

$$\begin{aligned}
\lambda n_k &= p_k n_k + p_{k-1} n_{k-1} \\
\lambda &= p_k + p_{k-1} \frac{n_{k-1}}{n_k} \\
&= p_k + p_{k-1} \frac{u_{k-1}}{u_k} \\
&= p_k + p_{k-1} \frac{l_{k-1} \lambda}{l_k} \\
&= p_k + p_{k-1} \frac{\lambda}{p_k} \\
&= \frac{p_k^2}{p_k - p_{k-1}}
\end{aligned}$$

## Oppgave 4.2

Vis at generasjonstida, definert som den forventede alderen til mødre til nyfødte, er  $T = \sum_{i=1}^k i l_i f_i \lambda^{-i}$ .

**Svar:**

Har at (side 125)

$$u_i = \frac{u_1 l_i}{\lambda^{i-1}}$$

for  $i = 1, 2, \dots, k$ . I klasse  $i$  fødes det  $n_i f_i$  avkom, mens det totalt i populasjonen fødes  $\sum_{j=1}^k n_j f_j$  avkom. Andelen mødre til nyfødte med alder  $i$  (= andelen nyfødte med mor fra klasse  $i$ ) er derfor

$$\begin{aligned}
Pr(\text{Alder mor} = i) &= \frac{n_i f_i}{\sum_{j=1}^k n_j f_j} \\
&= \frac{u_i N f_i}{\sum_{j=1}^k u_j N f_j} \\
&= \frac{u_i f_i}{\sum_{j=1}^k u_j f_j} \\
&= \frac{u_1 l_i f_i}{\lambda^{i-1}} \left( \sum_{j=1}^k u_1 \frac{l_j f_j}{\lambda^{j-1}} \right)^{-1} \\
&= \frac{l_i f_i}{\lambda^i} \left( \sum_{j=1}^k \frac{l_j f_j}{\lambda^j} \right)^{-1} \\
&= \frac{l_i f_i}{\lambda^i}
\end{aligned}$$

Generasjonstida er gitt ved

$$\begin{aligned} T &= E[\text{Alder mor}] \\ &= \sum_{i=1}^k i \cdot Pr(\text{Alder mor} = i) \\ &= \sum_{i=1}^k i l_i f_i \lambda^{-i} \end{aligned}$$

### Oppgave 4.3

Vis at  $v'_i = \frac{\lambda^i}{l_i} \sum_{j=i}^k l_j f_j \lambda^{-j}$  er en løsning på det lineære likningssettet for reprodutive verdier, og at de reproduktive verdiene er gitt ved  $v_i = \frac{v'_i}{\sum u_i v'_i}$ .

**Svar:**

Likningssettet som skal løses er (side 128)

$$f_k v_1 = \lambda v_k \quad (1)$$

$$f_i v_1 + p_i v_{i+1} = \lambda v_i \quad (2)$$

Løsningen  $v_i = \frac{\lambda^i}{l_i} \sum_{j=i}^k l_j f_j \lambda^{-j}$  gir at

$$\begin{aligned} v_1 &= \frac{\lambda^1}{l_1} \sum_{j=1}^k l_j f_j \lambda^{-j} \\ &= \lambda \end{aligned}$$

Innsatt i likning (1) gir dette

$$f_k = v_k$$

Har at

$$p_i = \frac{p_1 \cdot p_2 \cdots p_{i-1} \cdot p_i}{p_1 \cdot p_2 \cdots p_{i-1}} = \frac{l_{i+1}}{l_i}$$

Setter inn dette i likning (2):

$$f_i v_i + \frac{l_{i+1}}{l_i} v_{i+1} = \lambda v_i$$

$$l_i v_i = l_i f_i + \frac{l_{i+1} v_{i+1}}{\lambda}$$

Løser rekursivt:

$$l_{k-1} v_{k-1} = l_{k-1} f_{k-1} + \frac{l_k v_k}{\lambda}$$

$$l_{k-2} v_{k-2} = l_{k-2} f_{k-2} + \frac{l_{k-1} v_{k-1}}{\lambda}$$

$$= l_{k-2} f_{k-2} + \frac{l_{k-1} f_{k-1}}{\lambda} + \frac{l_k v_k}{\lambda^2}$$

$$\vdots$$

$$l_i v_i = \sum_{j=i}^k l_j f_j \lambda^{i-j}$$

$$v_i = \frac{\lambda^i}{l_i} \sum_{j=i}^k l_j f_j \lambda^{-j}$$

Dersom den totale reproduktive verdien  $V = \sum_{j=1}^k n_j v_j$  skal være lik  $N$  når den stabile aldersfordelingen er nådd, så må

$$\sum_{j=1}^k v_j N u_j = N$$

$$\sum_{j=1}^k v_j u_j = 1$$

Skaleringen  $v_j = v'_j / \sum_{i=1}^k v'_i u_i$  gir at

$$\sum_{j=1}^k v_j u_j = \sum_{j=1}^k \left[ v'_j u_j \left( \sum_{i=1}^k v'_i u_i \right)^{-1} \right]$$

$$= \left( \sum_{i=1}^k v'_i u_i \right)^{-1} \sum_{j=1}^k [v'_j u_j]$$

$$= 1$$

Dvs skaleringen gir de ønskede reprodutiv verdiene.

### Oppgave 4.5

Vis at de skalerte høyre og venstre egenvektorene er identiske med hhv. den stabile aldersstrukturen og de reproduktive verdiene definert i kapittel 4.2.1 og 4.2.2.

**Svar:**

Den høyre egenvektoren  $\mathbf{u}$  er gitt ved likningen

$$\mathbf{l}\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u}$$

Skriver ut disse likningene (se leslie-matrissa side 129):

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^k f_i u_i &= \lambda u_1 \\ p_1 u_1 &= \lambda u_2 \\ &\vdots \\ p_i u_i &= \lambda u_{i+1} \end{aligned}$$

Dette er de samme likningene som sammen med kravet  $\sum_{i=1}^k u_i = 1$  gir den stabile aldersfordelingen slik den er definert i kapittel 4.2.1.

Den venstre egenvektoren  $\mathbf{v}$  er gitt ved

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

Skriver ut likningene (se leslie-matrissa side 129):

$$\begin{aligned} v_1 f_1 + v_2 p_1 &= \lambda v_1 \\ v_1 f_2 + v_2 p_2 &= \lambda v_2 \\ &\vdots \\ v_1 f_i + v_{i+1} p_i &= \lambda v_i \\ &\vdots \\ v_1 f_k &= \lambda v_k \end{aligned}$$

Dette er de samme likningene som gir  $v'_i$  i kapittel 4.2.2 (skaleres til  $v_i$ ).

### Oppgave 5.5

For diffusjonstilnærmingen av Gompertz-modellen uten demografisk stokastisitet og med miljøvarians  $\sigma_e^2$ , vis at maksimum gjennomsnittlig høsting er gitt ved

$$E[Y_{\max}] = K^{1 - \frac{\sigma_e^2}{4r_1}} \frac{r_1}{e^1 \ln K}$$

**Svar:**

Diffusjonstilnærmingen av Gompertz-modellen er gitt ved (kap 3.6.1)

$$\begin{aligned}\mu_0(n) &= r_1 n \left(1 - \frac{\ln n}{\ln K}\right) \\ \nu_0(n) &= \sigma_e^2 n^2\end{aligned}$$

Ved andelshøsting er  $\mu(n) = \mu_0(n) - cn$ .

$$\mu(n) = r_1 n \left(1 - \frac{\ln n}{\ln K}\right) - cn$$

Transformerer med  $x = \ln n$ .

$$\begin{aligned}\mu_X(x) &= r_1 \left(1 - \frac{x}{\ln K}\right) - \frac{\sigma_e^2}{2} - c \\ &= \alpha - \beta x\end{aligned}$$

Dvs diffusjonstilnærmingen til  $X$  er en OU-prosess der  $\alpha = r_1 - \frac{\sigma_e^2}{2} - c$  og  $\beta = \frac{r_1}{\ln K}$ . Denne har normalfordelingen som stasjonærfordeling, med forventning  $\frac{\alpha}{\beta}$  og varians  $\frac{\sigma_e^2}{2\beta}$  (kap 3.8.4). Siden  $X = \ln N$  er normalfordelt, er  $N$  lognormalfordelt, med

$$\begin{aligned}E[N] &= \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{2} - c)}{r_1} + \frac{\sigma_e^2 \ln K}{4r_1}\right) \\ &= \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{4} - c)}{r_1}\right)\end{aligned}$$

Det gir gjennomsnittlig høsting

$$E[Y] = E[cN] = c \cdot \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{4} - c)}{r_1}\right)$$

Deriverer mhp  $c$  og setter lik 0.

$$\begin{aligned} E[Y]' &= 0 \\ \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{4} - c)}{r_1}\right) - \frac{c \ln K}{r_1} \cdot \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{4} - c)}{r_1}\right) &= 0 \\ c &= \frac{r_1}{\ln K} \end{aligned}$$

Dette er verdien av  $c$  som maksimerer gjennomsnittlig høstingen. Setter inn dette i uttrykket for forventet høsting.

$$\begin{aligned} E[Y_{\max}] &= \frac{r_1}{\ln K} \cdot \exp\left(\frac{\ln K(r_1 - \frac{\sigma_e^2}{4} - \frac{r_1}{\ln K})}{r_1}\right) \\ &= \frac{r_1}{\ln K} \cdot \exp\left(\ln K - \frac{\sigma_e^2 \ln K}{4r_1} - 1\right) \\ &= K^{1 - \frac{\sigma_e^2}{4r_1}} \frac{r_1}{e \ln K} \end{aligned}$$

## Oppgave 5.7

La estimatet for populasjonsstørrelse være på formen  $nZ$ , der  $Z$  er normalfordelt med forventning 1 og varians  $\sigma^2$ . Finn forventning og varians til utbyttet av høstingen, ved andel/terskel-høsting, uttrykt ved standard-normalintegralet.

**Svar:**

Har at  $\hat{n} = nZ$  er normalfordelt, med forventning  $n$  og varians  $n^2\sigma^2$ . Fra kap. 5.1 er

$$\begin{aligned} E[y(\hat{n})|n] &= q \int_c^\infty (\hat{n} - c) f(\hat{n}|n) d\hat{n} \\ \text{Var}(y(\hat{n})|n) &= q^2 \int_c^\infty (\hat{n} - c)^2 f(\hat{n}|n) d\hat{n} - E[y(\hat{n})|n]^2 \end{aligned}$$

Definerer variablene  $x = \frac{\hat{n} - n}{n\sigma} \sim N(0, 1)$  og  $u = \frac{n - c}{n\sigma}$ . Da er  $dx = \frac{1}{n\sigma} d\hat{n}$ . Det gir forventet utbytte av høsting (substitusjon)

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}[y(\hat{n})|n] &= q \int_c^\infty (\hat{n} - c) f(\hat{n}|n) d\hat{n} \\
&= q \int_{-c}^\infty (\hat{n} - c) \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \frac{1}{n\sigma} \exp\left(\frac{\hat{n} - n}{2\sigma^2 n^2}\right) d\hat{n} \\
&= q \int_{-c}^\infty n\sigma \frac{\hat{n} - c + n - n}{n\sigma} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \frac{1}{n\sigma} \exp\left(\frac{\hat{n} - n}{2\sigma^2 n^2}\right) d\hat{n} \\
&= q n\sigma \int_{-u}^\infty (x + u) \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{x^2}{2}\right) dx \\
&= q n\sigma \left( \int_{-u}^\infty x\phi(x) dx + u \int_{-u}^\infty \phi(x) dx \right) \\
&= q n\sigma \left( \int_{-u}^\infty \frac{x}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-x^2}{2}\right) dx + u \int_{-\infty}^u \phi(x) dx \right) \\
&= q n\sigma \left( \left[ \frac{-1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-x^2}{2}\right) \right]_{-u}^\infty + u\Phi(u) \right) \\
&= q n\sigma \left( \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-u^2}{2}\right) + u\Phi(u) \right) \\
&= q n\sigma [\phi(u) + u\Phi(u)]
\end{aligned}$$

Varians i utbyttet av høstingen blir (delvis integrasjon)

$$\begin{aligned}
\text{Var}(y(\hat{n})|n) &= q^2 \int_c^\infty (\hat{n} - c)^2 f(\hat{n}|n) d\hat{n} - \mathbb{E}[y(\hat{n})|n]^2 \\
&= q^2 n^2 \sigma^2 \int_c^\infty (x + u)^2 f(\hat{n}|n) d\hat{n} - \mathbb{E}[y(\hat{n})|n]^2 \\
&= q^2 n^2 \sigma^2 \int_{-u}^\infty (x^2 + 2xu + u^2) \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{x^2}{2}\right) dx - \mathbb{E}[y(\hat{n})|n]^2 \\
&= q^2 n^2 \sigma^2 \left( \int_{-u}^\infty \frac{x^2}{\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{x^2}{2}\right) dx + 2u\phi(u) + u^2\Phi(u) \right) - [\phi(u) + u\Phi(u)]^2 \\
&= q^2 n^2 \sigma^2 \left( [-u\phi(u) + \Phi(u) + 2u\phi(u) + u^2\Phi(u)] - [\phi(u) + u\Phi(u)]^2 \right) \\
&= q^2 n^2 \sigma^2 \left( (1 + u^2)\Phi(u) + u\phi(u) - [\phi(u) + u\Phi(u)]^2 \right)
\end{aligned}$$

## Oppgave 5.8

Samme som oppgave 5.7, men variansen til  $Z$  er  $\sigma^2/n$ .

**Svar:**

Nå blir variansen til  $\hat{n}$  lik  $n\sigma^2$  i stedet for  $n^2\sigma^2$ . Definerer nye variabler  $x' = \frac{\hat{n}-n}{\sqrt{n\sigma}} \sim N(0, 1)$  og  $u' = \frac{n-c}{\sqrt{n\sigma}}$ . Da er  $dx' = \frac{1}{\sqrt{n\sigma}} d\hat{n}$ . Utregningen blir helt tilsva-



rende som i oppgave 5.7. Det gir

$$\begin{aligned} E[y(\hat{n})|n] &= q\sqrt{n}\sigma [\phi(u') + u'\Phi(u')] \\ \text{Var}(y(\hat{n})|n) &= q^2n\sigma^2 \left( (1 + u'^2)\Phi(u') + u'\phi(u') - [\phi(u') + u'\Phi(u')]^2 \right) \end{aligned}$$

### Oppgave 5.9

Samme som oppgave 5.7 men nå er variansen til  $Z$  gitt ved  $\sigma^2h(n)$ .

**Svar:**

Nå blir variansen til  $\hat{n}$  lik  $n^2h(n)\sigma^2$  i stedet for  $n^2\sigma^2$ . Lar  $x^* = \frac{\hat{n}-n}{n\sqrt{h(n)}\sigma} \sim N(0, 1)$  og  $u^* = \frac{n-c}{n\sqrt{h(n)}\sigma}$ . Da er  $dx^* = \frac{1}{n\sqrt{h(n)}\sigma} d\hat{n}$ . Utregningen er tilsvarende som i oppgave 5.7, og gir

$$\begin{aligned} E[y(\hat{n})|n] &= qn\sqrt{h(n)}\sigma [\phi(u^*) + u^*\Phi(u^*)] \\ \text{Var}(y(\hat{n})|n) &= q^2n^2h(n)\sigma^2 \left( (1 + u^{*2})\Phi(u^*) + u^*\phi(u^*) - [\phi(u^*) + u^*\Phi(u^*)]^2 \right) \end{aligned}$$