



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ  
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

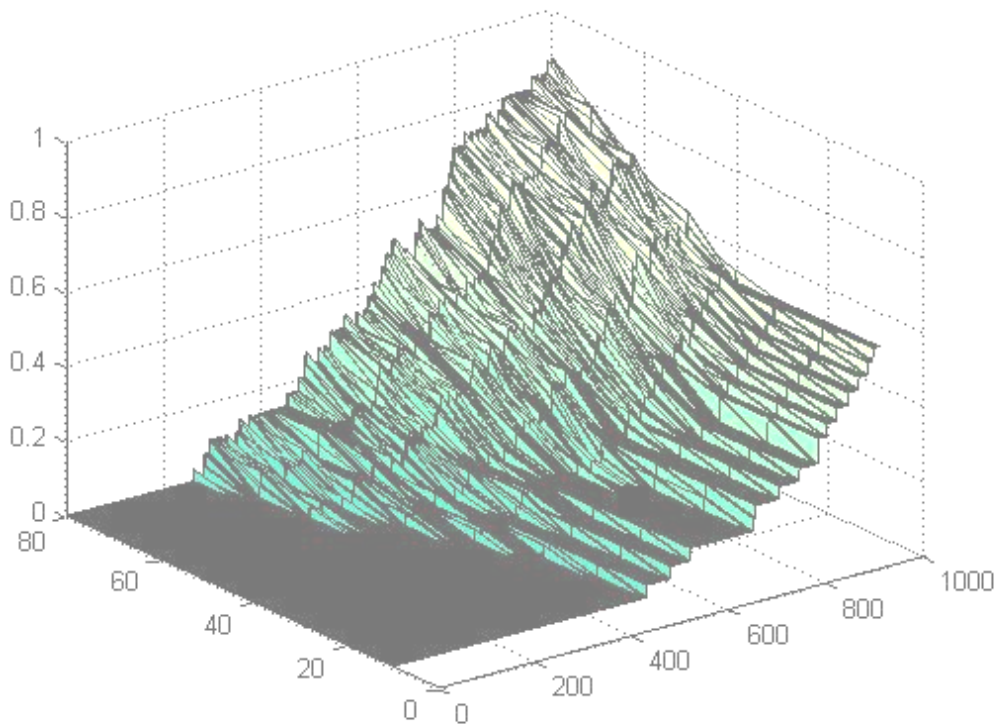
ΔΙΔΡΥΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ

**“ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ”**

“ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΧΕΡΣΑΙΩΝ ΚΑΙ ΘΑΛΑΣΣΙΩΝ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΠΟΡΩΝ”

## ΔΙΑΤΡΙΒΗ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΟΥ ΤΙΤΛΟΥ ΕΙΔΙΚΕΥΣΗΣ

### Σταδιακά δομημένα στοχαστικά μοντέλα για φυτά με βολβό Επίδραση της δομής του μοντέλου σε παραμέτρους βιωσιμότητας του πληθυσμού.



Δεφίγγου Μαρία

Ηράκλειο  
Αύγουστος 2006

## **ΕΠΙΤΡΟΠΗ ΑΞΙΟΛΟΓΗΣΗΣ:**

**Λύκα Κωνσταντία:** Επίκουρος καθηγήτρια Πανεπιστήμιου Κρήτης  
(Επιβλέπουσα)

**Πυρίντσος Στέργιος:** Επίκουρος καθηγητής Πανεπιστήμιου Κρήτης

## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρούσα διατριβή πραγματοποιήθηκε στο πλαίσιο του Μεταπτυχιακού Προγράμματος « Περιβαλλοντική Βιολογία – Διαχείριση Χερσαίων και Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων» του τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης. Η μελέτη εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Μαθηματικής Βιολογίας υπό την επίβλεψη της καθηγήτριας κ. Λύκα Κωνσταντίας.

Ξεκινώντας θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά την Καθηγήτρια κα Λύκα Κωνσταντία που δέχτηκε να μου αναθέσει την παρούσα εργασία, το θέμα της οποίας ήταν εξ αρχής στα άμεσα ενδιαφέροντα μου. Με την καθοδήγησή της καθόλη τη διάρκεια της εκπόνησης της διατριβής, με βοήθησε να κατασταλάξω στους όποιους προβληματισμούς είχα, έτσι ώστε να καταφέρει αυτή να διαμορφωθεί στη σημερινή της μορφή. Την ευχαριστώ πραγματικά που μου συμπαραστάθηκε έμπρακτα όλον αυτό τον καιρό, από την έναρξη της εργασίας ως τις τελευταίες πειστικές μέρες...

Παράλληλα θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Καθηγητή κ. Πυρίντσο Στέργιο που δέχτηκε να κρίνει τη διατριβή ως μέλος της εξεταστικής επιτροπής καθώς και για τις χρήσιμες πληροφορίες που μου παρείχε για την εν λόγω εργασία.

Έχω επίσης την ανάγκη να ευχαριστήσω τον Παπαδάκη Γιάννη αλλά και όλους όσους πλαισιώνουν το εργαστήριο Μαθηματικής Βιολογίας για το πραγματικό κλίμα συμπαραστάσης και ενδιαφέροντος που μου έδειξαν.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τα παιδιά Θανάση, Δάφνη, Ηλία και Γιώργο(zero), που δέχτηκαν να “αποκλειστούν” από τους υπολογιστές τους προκειμένου να γίνουν εγκαίρως οι απαραίτητες προσομοιώσεις.

Δε προσπερνώ το γεγονός ότι η συγκατοίκηση με την Κορ και την Γλυκερία ήταν από τις καλύτερες εμπειρίες μου και ας μη φαινόταν, όποτε τις ευχαριστώ που με την παρέα τους και τον “αέρα” Μυτιλήνης που κουβαλούσαν με έκαναν να νιώθω σαν “σΤο-Σπίτι” μου. Ευχαριστώ τον Θανάση που ήταν πάντα κοντά μου όταν τον χρειαζόμουν, την Αλεξάνδρα, τον Αλέξανδρο και το Γιάννη-Theolo-gi για την πολύτιμη φιλία τους και τις όμορφες εκδρομές, τη Δάφνη-fire-d., τον Γιάννη-Pesma, τη Μαρίνα, τον Πέτρο-litl pit, και τον Σπύρο γιατί με τη παρέα τους ομόρφυναν ιδιαίτερω τη παραμονή μου στο Ηράκλειο και όχι μόνο....

Το μεγαλύτερο ευχαριστώ το οφείλω στους: Μελέτη, Θωμαή, Ελένη και Δήμητρα. Χωρίς την υποστήριξη και την αγάπη σας τίποτα από τα παραπάνω δε θα ήταν το ίδιο...

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Οι ΑΒΠ είναι σημαντικά εργαλεία για τη βιολογία της διατήρησης και συχνά εμπεριέχουν στοχαστικά μαθηματικά μοντέλα. Η αβεβαιότητα για το ποια δομή περιγράφει καλύτερα τον κύκλο ζωής ενός οργανισμού και ποια στοχαστική μέθοδος αναπαριστά καλύτερα τη συμπεριφορά των ζωτικών ρυθμών μπορεί να είναι ένα πρόβλημα κατά τη διεξαγωγή μιας τέτοιας μελέτης. Επιπλέον οι στοχαστικές προσομοιώσεις συχνά πραγματοποιούνται υποθέτοντας ότι τα δεδομένα που συλλέχθηκαν σε ένα καθορισμένο χρονικό διάστημα είναι έκφραση κάποιας κατανομής που φαίνεται να είναι βιολογικά “σωστή” χωρίς όμως να είναι δυνατό να ελεγχθεί αν η προσαρμογή είναι καλή.

Στην εργασία αυτή περιγράφεται η δημιουργία και η διερεύνηση τριών δομικά διαφορετικών μοντέλων με πίνακα, ενός πλήρους μοντέλου 15 σταδίων και δυο άλλων με μειωμένη πολυπλοκότητα 6 και 8 σταδίων, για το είδος *Allium tricoccum*. Δημιουργήθηκαν δυο θεωρητικοί πληθυσμοί, ένας που φθίνει και ένας που αυξάνεται, από τους οποίους γίνονταν δειγματοληψίες δεδομένων για διάρκειες 5, 10, 20 και 30 ετών. Χρησιμοποιήθηκαν τρεις στοχαστικές μέθοδοι επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική κατανομή και την τριγωνική κατανομή, για τις οποίες συγκρίθηκαν επίσης δυο μέθοδοι περιορισμού της συνολικής επιβίωσης σταδίου έως και 100%. Επιπλέον για το πλήρες μοντέλο ελέγχθηκε η στοχαστική μέθοδος επιλογής αυτούσιου πίνακα. Εκτιμήθηκαν οι εξής παράμετροι βιωσιμότητας: ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης  $\log \lambda_s$ , η πιθανότητα ημιεξαφάνισης και ο χρόνος εξαφάνισης.

Τα αποτελέσματα από τη μελέτη των δυο πληθυσμών ήταν παρεμφερή. Βρέθηκε ότι οι διάφορες μέθοδοι για την ενσωμάτωση στοχαστικότητας και τον περιορισμό της επιβίωσης σταδίου οδήγησαν σε διαφορετικές εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης και των άλλων παραμέτρων βιωσιμότητας. Διακρίθηκε η στοχαστική μέθοδος της επιλογής στοιχείου με βάση τον συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής διότι ανεξάρτητα από την πολυπλοκότητα του μοντέλου παρουσίαζε τις μικρότερες αποκλίσεις από το θεωρητικό πληθυσμό. Η διάρκεια δειγματοληψίας επηρέασε επίσης τα αποτελέσματα των μοντέλων αποκαλύπτοντας ότι για τα πέντε έτη δειγματοληψίας οι σχετικές αποστάσεις των πινάκων ήταν οι μεγαλύτερες και αποκαλύπτοντας μια αυξητική τάση με την αύξηση της διάρκειας δειγματοληψίας. Γενικά παρατηρήθηκε υπερεκτίμηση στο  $\lambda_s$  όταν μειωνόταν η πολυπλοκότητα του μοντέλου προβλέποντας σε ορισμένες περιπτώσεις αυξάνοντα πληθυσμό, τη στιγμή

που ήταν γνωστό εκ των προτέρων ότι ο πληθυσμός τείνει προς εξαφάνιση. Τέλος από την ανάλυση ελαστικότητας προέκυψε ότι ανεξάρτητα από το μοντέλο και την πολυπλοκότητα του, αναδεικνύονται πάντα τα στάδια εκείνα που συνεισφέρουν περισσότερο στη διαμόρφωση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης.

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

<b>1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ</b> .....	<b>2</b>
1.1 Ανάλυση βιωσιμότητας πληθυσμού .....	2
1.2 Μαθηματική μοντελοποίηση .....	5
1.2.1 Γράφημα κύκλου ζωής.....	5
1.2.3 Πληθυσμιακά μοντέλα πινάκων.....	7
1.2.4 Περιβαλλοντική στοχαστικότητα.....	14
1.2.5 Παράμετροι βιωσιμότητας.....	16
<i>Στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης</i> .....	16
<i>Καμπύλη κινδύνου ημειξαφάνισης</i> .....	17
<i>Ενδογενής χρόνος εξαφάνισης</i> .....	18
1.3 Φυτά με βολβό: μοντέλο οργανισμού .....	20
1.3.1 Ο κύκλος ζωής των φυτών με βολβό .....	20
1.3.2 Προσεγγίσεις ABΠ για φυτά.....	22
1.4 Σκοπός της εργασίας.....	23
<b>2. ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑ</b> .....	<b>24</b>
2.1 Θεωρητικοί πληθυσμοί .....	24
2.2 Πειραματικοί πληθυσμοί.....	28
2.2.1 “Δειγματοληψίες” .....	28
2.3 Μοντελοποίηση της περιβαλλοντικής στοχαστικότητας .....	32
2.4 Περιορισμοί της επιβίωσης – Οι μέθοδοι “resample” και “rescale”.....	33
2.5 Αναλύσεις .....	34
<b>3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ</b> .....	<b>36</b>
3.1 Μελέτη του μοντέλου για έναν πληθυσμό που τείνει προς εξαφάνιση.....	37
3.1.1 Πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων .....	37
<i>Διάρκεια δειγματοληψίας</i> .....	37
<i>Έλεγχος καλής προσαρμογής</i> .....	39
<i>Μέθοδοι περιορισμού συνολικής επιβίωσης σταδίου resample και rescale</i> .....	41
<i>Μέθοδοι εισαγωγής στοχαστικότητας</i> .....	44
3.1.2 Απλοποιημένα μοντέλα των 6 και 8 σταδίων .....	46
<i>Διάρκεια δειγματοληψίας</i> .....	46
<i>Έλεγχος καλής προσαρμογής</i> .....	48
3.1.3 Σύγκριση των μοντέλων.....	51
3.1.4 Πιθανότητα εξαφάνισης.....	56
3.1.5 Χρόνος εξαφάνισης.....	64
3.2 Μελέτη του μοντέλου για έναν πληθυσμό που αυξάνεται .....	66
3.2.1 Πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων .....	66
<i>Διάρκεια δειγματοληψίας</i> .....	66
<i>Έλεγχος καλής προσαρμογής</i> .....	68
<i>Μέθοδοι περιορισμού συνολικής επιβίωσης σταδίου resample και rescale</i> .....	70
<i>Μέθοδοι εισαγωγής στοχαστικότητας</i> .....	74
3.2.2 Απλοποιημένα μοντέλα των 6 και 8 σταδίων .....	76
<i>Διάρκεια δειγματοληψίας</i> .....	76
<i>Έλεγχος καλής προσαρμογής</i> .....	79
3.2.3 Σύγκριση των μοντέλων.....	82
3.3 Ελαστικότητα σταδίων.....	87
<b>4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ</b> .....	<b>89</b>
<i>Επιδράσεις των στοχαστικών μεθόδων και των περιορισμών επιβίωσης</i> .....	89
<i>Περιβαλλοντική στοχαστικότητα μέσω επιλογής πίνακα και επιλογής στοιχείου</i> .....	93
<i>Επιδράσεις της δομής του μοντέλου</i> .....	97
<b>5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ</b> .....	<b>101</b>
<b>6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ</b> .....	<b>104</b>

## 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

### 1.1 Ανάλυση βιωσιμότητας πληθυσμού

Μια κύρια πρόκληση που αντιμετωπίζει η βιολογία της διατήρησης είναι η ανάπτυξη μεθόδων για την ποσοτική εκτίμηση της κατάστασης πληθυσμών που απειλούνται από τις ανθρώπινες δραστηριότητες (Soulé, 1987). Η πρόβλεψη της απόκρισης των πληθυσμών σε διάφορες διαταραχές, όπως είναι η καταστροφή του ενδιαιτήματος τους, η θήρευση ή ο εφοδιασμός μέσω επανεισαγωγών, απαιτεί μερικές πρακτικές αναλύσεις της βιωσιμότητας των πληθυσμών (Groom & Pascual, 1998).

Η ανάλυση βιωσιμότητας πληθυσμού (ΑΒΠ) έχει αποδειχτεί ένα ευρέως χρησιμοποιούμενο εργαλείο για το συγκεκριμένο σκοπό από την καθιέρωσή του από τους Shaffer, Giplin και Soulé (Shaffer, 1981; Giplin & Soulé, 1986; Shaffer, 1987). Όπως έδειξε και η έρευνα των Groom και Pascual (1998), η χρήση των ΑΒΠ αυξάνεται δραματικά. Πρόκειται για μια μελέτη που εμπεριέχει συχνά κάποιο μαθηματικό μοντέλο το οποίο στη συνέχεια παρέχει ποσοτικές εκτιμήσεις για σημαντικές παραμέτρους που σχετίζονται με τον πληθυσμό που απειλείται. Τέτοιες παράμετροι είναι η πιθανότητα εξαφάνισης μέσα σε κάποιο χρονικό ορίζοντα, ο αναμενόμενος χρόνος μέχρι την εξαφάνιση (Ludwig, 1999), ο ρυθμός ανάπτυξης, η πιθανότητα να πέσει το πληθυσμιακό μέγεθος κάτω από κάποιο κατώφλι, και άλλα. Η ΑΒΠ εκτιμά, δηλαδή, το μελλοντικό μέγεθος και τον κίνδυνο εξαφάνισης πληθυσμών (Brook et al., 1997; Brook et al., 2000). Βασίζεται σε ένα συνδυασμό εμπειρικών δεδομένων και σεναρίων μοντελοποίησης (Menges, 2000). Στην ΑΒΠ χρησιμοποιούνται δεδομένα από τον κύκλο ζωής του οργανισμού για την παραμετροποίηση ενός πληθυσμιακού μοντέλου το οποίο στη συνέχεια χρησιμοποιείται για να προβληθεί η δυναμική του πληθυσμού και να εκτιμηθεί το μελλοντικό πληθυσμιακό μέγεθος καθώς και η δομή του (Ludwig, 1999).

Η ΑΒΠ μπορεί να πάρει πολλές μορφές, αλλά πάντα κάνει προβλέψεις του πληθυσμιακού μεγέθους αξιοποιώντας όλα τα στοιχεία για τους δημογραφικούς ρυθμούς και τους παράγοντες που τους καθορίζουν, καθώς επίσης και τις πιθανές επιδράσεις στοχαστικών γεγονότων ή της περιβαλλοντικής διακύμανσης (Groom & Pascual, 1998). Η εφαρμογή της ΑΒΠ αφορά σε μεγάλο ποσοστό μικρούς απειλούμενους πληθυσμούς (Caugley, 1994), αλλά μπορεί να διευρυνθεί έτσι ώστε να

συμπεριλάβει οποιαδήποτε ποσοτική ανάλυση, ανεξάρτητα από το τρέχον μέγεθος ή την οικονομική σημασία του είδους υπό μελέτη (Groom & Pascual, 1998).

Υπάρχουν πολλές αντιλήψεις περί του τι τελικά συνθέτει τις ΑΒΠ που περιλαμβάνουν όλο το φάσμα από τα απλά, ντετερμινιστικά μοντέλα πινάκων για την εκτίμηση της πληθυσμιακής μεταβολής έως τα πιο σύνθετα ατομικά μοντέλα χώρου που συνδέουν το τοπίο με τη δυναμική του πληθυσμού (Beissinger & Westphal 1998).

Η ανάλυση βιωσιμότητας ενός πληθυσμού συχνά κατευθύνεται προς τη διαχείριση σπάνιων και απειλούμενων ειδών. Μέσω της εφαρμογής των αρχών της οικολογίας η ΑΒΠ επιχειρεί να βελτιώσει τις πιθανότητες του είδους για επιβίωση. Η διαχείριση των απειλούμενων ειδών πραγματεύεται με δύο κύρια ζητήματα: το βραχυπρόθεσμο ζήτημα που αφορά την ελαχιστοποίηση του κινδύνου εξαφάνισης και το μακροπρόθεσμο ζήτημα που αφορά την προώθηση συνθηκών κατά τις οποίες οι πληθυσμοί διατηρούν τη δυνατότητα για εξελικτική αλλαγή δίχως εκτενή μέτρα διαχείρισης (Ackakaya et al., 1999).

Σύμφωνα με τους Groom & Pascual, (1998) υπάρχουν δυο γενικές προσεγγίσεις που έχουν χρησιμοποιηθεί για να αποτιμηθεί η διατήρηση ενός πληθυσμού.

Στην πρώτη, κατασκευάζονται δομημένα μοντέλα όπου ο πληθυσμός διαιρείται σε ηλικίες, μεγέθη ή στάδια διαμορφώνοντας στις πιο πολλές περιπτώσεις κάποιο πίνακα. Με βάση τις βέλτιστες τρέχουσες εκτιμήσεις των δημογραφικών ρυθμών για κάθε κατηγορία, το μοντέλο προβάλλεται **ντετερμινιστικά** στο μέλλον για να αξιολογηθεί η πληθυσμιακή αύξηση. Αυτή η προσέγγιση μπορεί να καθορίσει την τάση (αύξουσα, φθίνουσα ή σταθερή) του πληθυσμού με βάση τις τρέχουσες συνθήκες. Ένα ιδιαίτερα χρήσιμο εργαλείο σε τέτοιες αναλύσεις είναι η ανάλυση ευαισθησίας και ελαστικότητας, όπου αξιολογούνται οι επιδράσεις από μικρές μεταβολές κάθε δημογραφικής παραμέτρου στην αύξηση του πληθυσμού (Caswell, 1989; 2001).

Στη δεύτερη προσέγγιση δημιουργούνται **στοχαστικά** μοντέλα που ενσωματώνουν παράγοντες που επιδρούν στους ζωτικούς ρυθμούς. Τα αποτελέσματα



αυτής της μεθόδου είναι πιθανοθεωρητικές προβλέψεις για τη μελλοντική κατάσταση του πληθυσμού. Ενώ τα απλά μοντέλα παρέχουν αναλυτικές λύσεις αναφορικά με τη διατήρηση ενός πληθυσμού, τα μοντέλα που ενσωματώνουν περισσότερο ρεαλισμό απαιτούν πολλές προσομοιώσεις προκειμένου να εκτιμήσουν την πληθυσμιακή κατανομή στο μέλλον (Burgman et al., 1993).

Η απόφαση για τη χρήση δομημένων μοντέλων έναντι των συναθροιστικών (μοντέλα που δε διακρίνουν διαφορές στα άτομα ενός πληθυσμού) θα πρέπει να εξισορροπεί τα σφάλματα που προκύπτουν από τη διαδικασία της δειγματοληψίας με τα σφάλματα των εκτιμήσεων (Vandermeer, 1979; Ludwig & Walters, 1985; Moloney, 1986). Δηλαδή όταν προκύπτουν μεγάλα σφάλματα στην εκτίμηση ορισμένων δημογραφικών ρυθμών (λόγω διακυμάνσεων στο οικοσύστημα για παράδειγμα) τότε είναι προτιμότερο να χρησιμοποιούνται τα συναθροιστικά μοντέλα, διότι με αυτή την απλοποίηση ελαχιστοποιούνται και τα σφάλματα στις εκτιμήσεις των παραμέτρων.

Περισσότερο χρησιμοποιούνται τα σταδιακά μοντέλα λόγω της αδυναμίας να κατηγοριοποιηθούν ηλικιακά οι πληθυσμοί, της δυσκολίας απόκτησης πληροφοριών για ορισμένες ηλικιακές κλάσεις και της δυσκολίας μεταχείρισης ενός πίνακα με μεγάλες διαστάσεις. Επιπλέον για πολλά είδη το στάδιο ή το μέγεθος αποτελούν καλύτερους δείκτες των χαρακτηριστικών του κύκλου ζωής απ' ότι η ηλικία (Groom & Pascual, 1998; Caswell, 2001).

Η ακρίβεια των μοντέλων της ΑΒΠ δύναται να επηρεαστεί από μια σειρά παραγόντων. Κάποιοι από αυτούς οφείλονται στους συγκεκριμένους τύπους μοντέλων που χρησιμοποιούνται, ενώ άλλοι επηρεάζουν τα αποτελέσματα όλων των δημογραφικών μοντέλων. Πιο αναλυτικά η αξιοπιστία μιας ΑΒΠ επηρεάζεται από τη διαθεσιμότητα των δεδομένων (σαν λύση προτείνεται η προσαρμογή δεδομένων σε κατανομές), από τη δυσκολία στην εκτίμηση κάποιων παραμέτρων, από την μικρή δυνατότητα αξιολόγησης των μοντέλων και από τη δομή του μοντέλου (Beissinger & Westphal, 1998). Στην παρούσα εργασία γίνεται χρήση σταδιακά δομημένων μοντέλων.

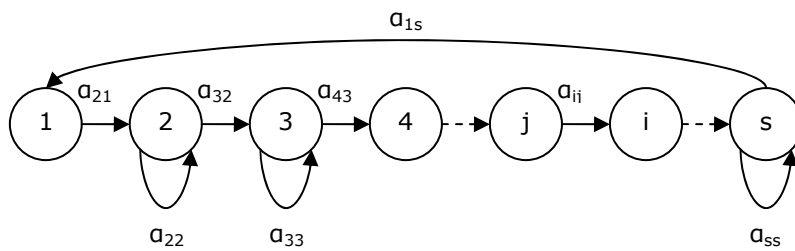
## 1.2 Μαθηματική μοντελοποίηση

### 1.2.1 Γράφημα κύκλου ζωής

Αναπόσπαστο κομμάτι των σταδιακά δομημένων μοντέλων αποτελεί το γράφημα του κύκλου ζωής. Συγκεκριμένα ο κύκλος ζωής ενός οργανισμού μπορεί να απεικονιστεί μέσω του γραφήματος του κύκλου ζωής και από εκεί στη συνέχεια μπορεί να προκύψει ο πίνακας προβολής. Για την κατασκευή του γραφήματος του κύκλου ζωής ακολουθούνται τα παρακάτω βήματα.

Επιλέγεται αρχικά το χρονικό βήμα του μοντέλου. Η δομή του γραφήματος όπως και ο πίνακας που προκύπτει εξαρτώνται από το αν το χρονικό διάστημα αναπαριστά μια μέρα, μια εβδομάδα ή ένα χρόνο. Έπειτα καθορίζεται ένας κόμβος (node) για κάθε στάδιο του κύκλου ζωής (σχήμα 1.1). Οι κόμβοι αυτοί απαριθμούνται από 1 έως  $s$ , όπου  $s$  ο αριθμός των σταδίων (stages). Παρόλο που η σειρά απαρίθμησης δεν είναι καθοριστική, συχνά για λόγους ερμηνείας συνηθίζεται να αποδίδεται ο αριθμός 1, στο στάδιο που αναπαριστά τα νέα άτομα. Το σύμβολο  $N_i$  δηλώνει τον κόμβο  $i$ .

Αν ένα άτομο στο στάδιο  $j$  τη χρονική στιγμή  $t$  μπορεί να συνεισφέρει άτομα (μέσω ανάπτυξης ή αναπαραγωγής) στο στάδιο  $i$  την επόμενη χρονική στιγμή  $t+1$ , τότε τοποθετείται ένα τόξο από τον κόμβο  $N_j$  στον κόμβο  $N_i$  (σχήμα 1.1). Σαν μονοπάτι (path) από το  $N_i$  στον  $N_j$  ορίζεται μια σειρά από τόξα που ξεκινούν από τον κόμβο  $n_i$  και καταλήγουν στον  $n_j$  χωρίς να περνούν όμως από κάποιο κόμβο δυο φορές. Ως βρόγχος (loop) ορίζεται ένα μονοπάτι που ξεκινά από έναν κόμβο και καταλήγει τελικά στον αρχικό βρόγχο. Το μήκος ενός μονοπατιού ή ενός βρόγχου είναι ο αριθμός των τόξων που περιέχει. Ένας αυτό-βρόγχος (self-loop) είναι ένας βρόγχος με μήκος 1, δηλαδή ένας βρόγχος που συνδέεται μόνο με τον εαυτό του. Αυτό σημαίνει ότι τα άτομα στο στάδιο αυτό το χρόνο  $t$  μπορούν να συνεισφέρουν και πάλι στο ίδιο στάδιο τη χρονική στιγμή  $t+1$ .



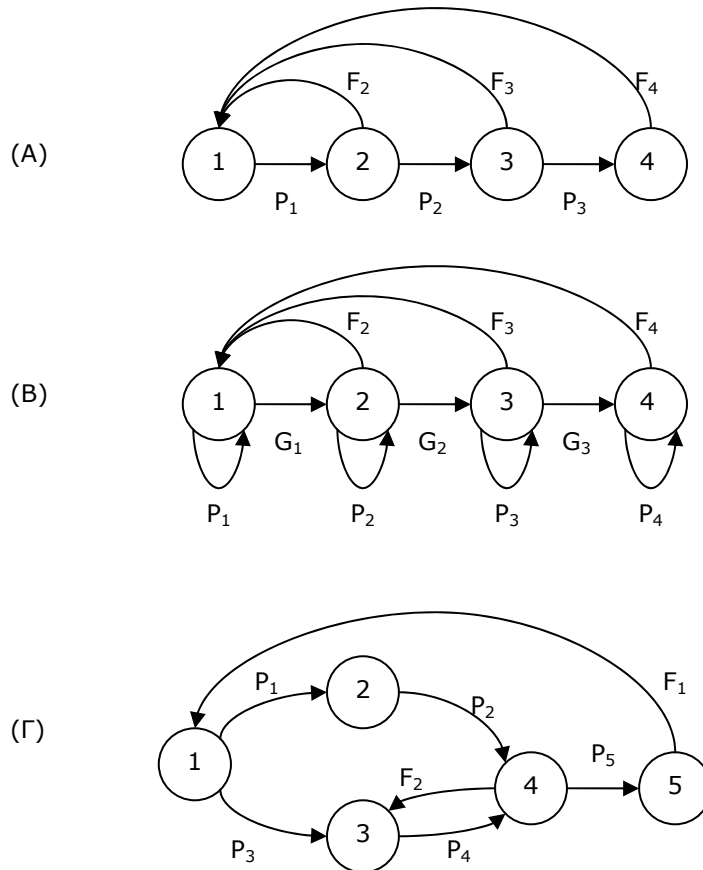
Σχήμα 1.1. Τυπικό γράφημα κύκλου ζωής όπου απεικονίζονται τα στάδια του κύκλου ζωής σε  $s$  κόμβους. Ο κόμβος με το νούμερο 1 υποδηλώνει τα νεότερα άτομα ενώ με τον κόμβο  $s$  συμβολίζεται το στάδιο με τα μεγαλύτερα άτομα.

Κάθε τόξο προσδιορίζεται και από έναν συντελεστή. Ο συντελεστής  $a_{ij}$  στο τόξο από τον κόμβο  $N_j$  στον  $N_i$  εκφράζει τον αριθμό των ατόμων στο στάδιο  $i$  τη χρονική στιγμή  $t+1$  ανά άτομο στο στάδιο  $j$  τη χρονική στιγμή  $t$ .

Στο σχήμα 1.2 απεικονίζονται τρία παραδείγματα γραφημάτων. Το πρώτο γράφημα (σχήμα 1.2A) αναπαριστά έναν ηλικιακό κύκλο ζωής όπου το χρονικό βήμα ταυτίζεται με το ηλικιακό διάστημα. Τα άτομα επιβιώνουν με πιθανότητα  $P_i$  για να γίνουν κατά μια χρονική μονάδα μεγαλύτερα και αναπαράγονται με έναν ρυθμό  $F_i$ , παράγοντας έτσι νέα άτομα στην ηλικιακή κλάση 1.

Στο σχήμα 1.2B φαίνεται ένας σταδιακά δομημένος κύκλος ζωής. Ένα άτομο στο στάδιο  $i$  μπορεί να επιζήσει και να μεγαλώσει σε μέγεθος πηγαίνοντας στο στάδιο  $i+1$  με πιθανότητα  $G_i$ , ή μπορεί να επιζήσει και να παραμείνει στο ίδιο στάδιο με πιθανότητα  $P_i$ . Μέσω της αναπαραγωγής παράγονται νέα άτομα στην μικρότερη κλάση. Όπως απεικονίζεται σε αυτό το γράφημα φαίνεται πως είναι αδύνατο για ένα άτομο να συρρικνωθεί σε μέγεθος, ή να αυξηθεί κατά δυο ή περισσότερες κλάσεις μέσα σε ένα χρονικό βήμα.

Στο σχήμα 1.2Γ απεικονίζεται ένας υποθετικό γράφημα κύκλου ζωής που ενσωματώνει δυο τρόπους αναπαραγωγής. Το στάδιο 5 παράγει νέα άτομα του σταδίου 1 με έναν ρυθμό  $F_1$  ενώ το στάδιο 4 παράγει νέα άτομα του σταδίου 3 με ρυθμό  $F_2$ . Εφόσον τα άτομα που παράγονται με τον δεύτερο αναπαραγωγικό τρόπο είναι ισότιμα με τα νέα άτομα από τον πρώτο τύπο αναπαραγωγής που έφτασαν στο στάδιο 3 ο πρώτος τύπος μπορεί να δηλώνει άτομα που προήλθαν από διασταύρωση, μέσω σπόρων δηλαδή, και ο δεύτερος βλαστητική αναπαραγωγή.



Σχήμα 1.2 Παραδείγματα από γραφήματα του κύκλου ζωής. (Α) γράφημα ηλικιακού κύκλου ζωής, (Β) γράφημα σταδιακού κύκλου ζωής όπου τα άτομα δεν μπορούν να μεγαλώσουν περισσότερο από ένα στάδιο κατά το χρονικό διάστημα  $(t,t+1)$  και (Γ) υποθετικό γράφημα κύκλου ζωής που περιλαμβάνει αναπαραγωγή μέσω διασταύρωσης και βλαστική αναπαραγωγή. (Caswell, 2001).

### 1.2.3 Πληθυσμιακά μοντέλα πινάκων

Το γράφημα του κύκλου ζωής είναι κάτι παραπάνω από μια εύκολη απεικόνιση του κύκλου ζωής. Είναι πλήρως εναρμονισμένο με τον πίνακα προβολής  $A$  του πληθυσμού (projection matrix). Διαφορετικά το γράφημα του ηλικιακού κύκλου ζωής  $A_a$  αποφέρει έναν πίνακα Leslie (από τον P. H. Leslie, βιολόγο πληθυσμών που μελέτησε μοντέλα ηλικιακής δομής τη δεκαετία του 1940). Η προσεκτική κατασκευή του γραφήματος του κύκλου ζωής εξαναγκάζει να γίνει μια εκτενής μελέτη για τις μεταβάσεις που πραγματοποιούνται κατά το διάστημα προβολής. Αυτό βοηθά στην αποφυγή σφαλμάτων στην διαμόρφωση των πινάκων προβολής.

Τα άτομα ενός πληθυσμού δεν είναι ταυτόσημα και τα διαχειριστικά μέτρα οφείλουν να λαμβάνουν υπόψη το γεγονός αυτό. Αυτό επιτυγχάνεται (όταν τα δεδομένα το επιτρέπουν) με τη διάκριση των ατόμων σε κλάσεις και με τη χρήση περισσότερο πολύπλοκων μοντέλων όπως τα μοντέλα ηλικιακής δομής. Η βασική υπόθεση των μοντέλων ηλικιακής δομής είναι ότι τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των ατόμων, όπως αναπαραγωγή και επιβίωση, σχετίζονται με την ηλικία τους και ότι μεταξύ των ατόμων της ίδιας ηλικίας υπάρχει μικρή διασπορά αναφορικά με αυτά τα χαρακτηριστικά.

Αυτή η υπόθεση δεν είναι κατάλληλη για όλα τα είδη. Εναλλακτικά, είναι δυνατό να χρησιμοποιηθούν μοντέλα σταδιακής δομής όπου τα άτομα ομαδοποιούνται σε στάδια που καθορίζονται από φυσιολογικά και μορφολογικά ή άλλα χαρακτηριστικά που έχουν σημαντική επίπτωση στην πιθανότητα επιβίωσης και στη γονιμότητα ή επειδή είναι αδύνατο να καθοριστεί η ηλικία των ατόμων και κατά συνέπεια αδύνατο να καθοριστεί ο ρυθμός επιβίωσης κάθε ηλικίας.

Η ηλικία, το μέγεθος ή το βιολογικό στάδιο ενός ατόμου σχετίζεται τις περισσότερες φορές με την πιθανότητα επιβίωσής του καθώς και με το ρυθμό αναπαραγωγής. Οι διαφορές σ' αυτές τις πιθανότητες μεταξύ των ατόμων επηρεάζουν τη δυναμική του πληθυσμού, τη μελλοντική του πορεία καθώς και τις πρακτικές διαχείρισης.

Η δυνατότητα κατηγοριοποίησης των ατόμων ενός πληθυσμού σε κλάσεις προσδίδει περισσότερη λεπτομέρεια στο μοντέλο και κατ' επέκταση στην ανάλυση του πληθυσμιακού μεγέθους. Τέτοια μοντέλα ονομάζονται μοντέλα ηλικιακής ή σταδιακής δομής.

Έτσι αντί να θεωρηθούν τα άτομα ενός πληθυσμού σαν ταυτόσημα, διακρίνονται σε κλάσεις και μπορούν να περιγραφούν με τη μορφή ενός διανύσματος ως εξής (ως διάνυσμα εννοείται μια στήλη ή γραμμή με αριθμούς):

$$\mathbf{n}(t) = \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ n_s(t) \end{bmatrix}$$

όπου  $n_i(t)$ ,  $i=1, \dots, s$ , είναι ο αριθμός των ατόμων στην κλάση  $i$  τη χρονική στιγμή  $t$ . Αν συμβολιστεί με  $a_{ij}$  ο αριθμός των ατόμων στο στάδιο  $i$  τη χρονική στιγμή  $t+1$  ανα άτομο στο στάδιο  $j$  τη χρονική στιγμή  $t$ , τότε η αφθονία του σταδίου  $i$  ( $i=1,2,\dots,s$ ) τη χρονική στιγμή  $t+1$  υπολογίζεται από την εξίσωση

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^s a_{ij} n_j(t) \quad (1)$$

Οι συντελεστές  $a_{ij}$  μπορεί να είναι πιθανότητες μετάβασης από ένα στάδιο σε ένα άλλο ή αναπαραγωγική απόδοση κάποιου σταδίου στον πληθυσμό. Η μαθηματική σχέση των μοντέλων με πίνακα μπορεί να συνοψιστεί ως εξής:

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (2)$$

όπου  $\mathbf{n}(t)$  είναι ένα διάνυσμα στήλη που αναπαριστά την αφθονία του κάθε σταδίου του πληθυσμού τη χρονική στιγμή  $t$  και  $\mathbf{A}$  είναι ο πίνακας προβολής του πληθυσμού που ονομάζεται πίνακας Leslie, αν πρόκειται για ηλικιακά δομημένο πληθυσμό ή πίνακας Lefkovich αν αφορά σε σταδιακά δομημένο πληθυσμό.

Ο τρόπος δημιουργίας του πίνακα  $\mathbf{A}$  είναι απλός: το στοιχείο  $a_{ij}$  του πίνακα είναι ο συντελεστής στο τόξο από τον κόμβο  $N_j$  στον  $N_i$  στο γράφημα του κύκλου ζωής. Οι πίνακες προβολής που αντιστοιχούν στα γραφήματα κύκλου ζωής του σχήματος 1.2 είναι:

$$\mathbf{A}_\alpha = \begin{bmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix} \quad \mathbf{A}_\beta = \begin{bmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{bmatrix} \quad \mathbf{A}_\gamma = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F1 \\ P1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P3 & 0 & 0 & F2 & 0 \\ 0 & P2 & P4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P5 & 0 \end{bmatrix}$$

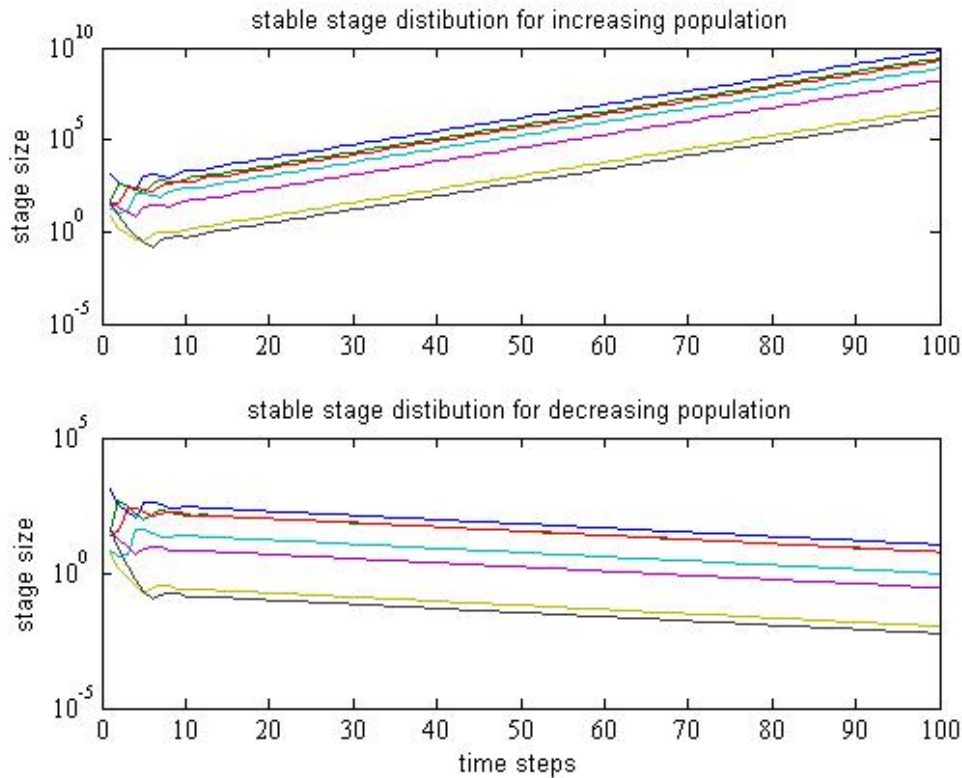
Ο πίνακας  $A_\beta$  που προκύπτει από το σταδιακό γράφημα ζωής (σχήμα 1.2 (B)) είναι παρόμοιος με τον  $A_\alpha$  αλλά περιλαμβάνει θετικά στοιχεία στη διαγώνιο που αντιστοιχούν σε άτομα τα οποία παραμένουν στην ίδια κλάση μεγέθους. Για το λόγο αυτό εισάγονται οι παράμετροι  $P_1, P_2, P_3, P_4$  στη διαγώνιο που εκφράζουν το ποσοστό των ατόμων που παραμένουν στο ίδιο στάδιο. Οι παράμετροι  $G_1, G_2$  και  $G_3$  εκφράζουν αντίστοιχα τις πιθανότητες επιβίωσης από το στάδιο 1 στο 2, από το στάδιο 2 στο 3, και από το στάδιο 3 στο 4. Τέτοιου τύπου μοντέλα είναι ευρέως χρησιμοποιούμενα σε πληθυσμούς που κατηγοριοποιούνται με βάση το μέγεθος ή το βιολογικό στάδιο που βρίσκονται.

Πρέπει να αναφερθεί ότι το διάστημα προβολής επηρεάζει τη δομή του πίνακα. Μεταβάλλοντας δηλαδή το διάστημα αυτό είναι δυνατό να γίνουν πιθανές μεταβάσεις που τώρα εξαιρούνται από τον κύκλο ζωής ή να προστεθούν κάποιες.

Αν επιχειρηθεί ο υπολογισμός του διανύσματος  $\mathbf{n}$  της σταδιακής δομής του πληθυσμού σε μία οποιαδήποτε χρονική στιγμή  $t$ , θα πρέπει να εφαρμοστεί επαναληπτικά η αναδρομική σχέση (2), αρχίζοντας με κάποια τυχαία αρχική σταδιακή κατανομή  $\mathbf{n}(0)$ . Η γενική λύση της (2) η οποία μπορεί να βρεθεί επαγωγικά, δίνεται από τη σχέση

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t \mathbf{n}(0) \quad (3)$$

Η δυναμική του πληθυσμού εξαρτάται από τη συμπεριφορά του όρου  $\mathbf{A}^t$ , ο οποίος με τη σειρά του εξαρτάται από την κυρίαρχη ιδιοτιμή  $\lambda$ , του πίνακα  $\mathbf{A}$ . Αν οι ζωτικοί ρυθμοί του πληθυσμού, δηλαδή τα στοιχεία του πίνακα  $\mathbf{A}$ , είναι σταθεροί τότε ο πληθυσμός παρουσιάζει κάποια ιδιαίτερα χαρακτηριστικά. Στο σχήμα 1.3 παρουσιάζεται η δυναμική ενός πληθυσμού που αυξάνεται και ενός που μειώνεται. Παρατηρείται ότι οι αφθονίες των κλάσεων κυμαίνονται αρχικά αλλά τελικά η αφθονία κάθε κλάσης, και συνεπώς όλο το πληθυσμιακό μέγεθος, αυξάνεται ή μειώνεται εκθετικά. Στη φάση αυτή η αφθονία κάθε σταδίου καταλαμβάνει ένα σταθερό ποσοστό του συνολικού πληθυσμιακού μεγέθους. Τόσο η σταδιακή δομή που παρατηρείται όσο και ο ρυθμός με τον οποίο μεταβάλλεται τελικά ο πληθυσμός είναι ανεξάρτητα από το αρχικό διάνυσμα  $\mathbf{n}(0)$ . Επιπλέον αν πραγματοποιηθούν προσομοιώσεις με διαφορετικά αρχικά διανύσματα  $\mathbf{n}(0)$ , που να έχουν δηλαδή διαφορετική σταδιακή κατανομή το καθένα, τότε ο επαναληπτικός πολλαπλασιασμός



Σχήμα 1.3 Η δυναμική δύο πληθυσμών 7 σταδίων με σταθερούς ζωτικούς ρυθμούς

τους με τον ίδιο πίνακα τελικά θα φανερώσει ότι όλοι οι πληθυσμοί θα μεταβάλλονται με τον ίδιο ρυθμό όμως σε κάθε δεδομένη χρονική στιγμή ο πληθυσμός που αναλογεί σε κάθε ένα αρχικό διάνυσμα  $\mathbf{n}(0)$ , θα έχει διαφορετικό μέγεθος. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι οι δημογραφικές διαδικασίες όπως η αναπαραγωγή, οι γεννήσεις και οι θάνατοι πραγματοποιούνται σε διαφορετικές χρονικές στιγμές.

Μετά από ένα σημείο οι αφθονίες των κλάσεων μεταβάλλονται γραμμικά σε λογαριθμική κλίμακα και με την ίδια κλίση δημιουργώντας παράλληλες γραμμές στο γράφημα ή διαφορετικά το ποσοστό των ατόμων σε κάθε κλάση φαίνεται να σταθεροποιείται παρόλο που ο πληθυσμός μεταβάλλεται σε αφθονία σε κάθε κλάση.

Επομένως, αν επανειμμένα μια σταδιακή κατανομή πολλαπλασιαστεί με ένα πίνακα με σταθερά στοιχεία τότε καταλήγει σε ένα ειδικό μόρφωμα γνωστό σαν σταθερή σταδιακή δομή (ή σαν σταθερή ηλικιακή δομή όταν υπάρχουν ηλικιακές κλάσεις). Πριν γίνει αυτό ο πληθυσμός μπορεί να κυμαίνεται σημαντικά απλά και



μόνο λόγω της αρχικής κατανομής των ατόμων στις κλάσεις. Βέβαια το γεγονός ότι ο πληθυσμός δε βρίσκεται σε σταθερή σταδιακή δομή μπορεί να οφείλεται σε περιβαλλοντικούς παράγοντες, φυσικές ή ανθρωπογενείς διαταραχές. Επιπλέον πρέπει να αναφερθεί ότι υπάρχουν και περιπτώσεις όπου ένας πληθυσμός που περιγράφεται μέσω ενός πίνακα με σταθερούς συντελεστές, δεν καταφέρνει να φτάσει στο επίπεδο της σταθερής κατανομής λόγω συνεχών, περιοδικών ή μη, διακυμάνσεων στις σχετικές αναλογίες των κλάσεων. Αυτό συμβαίνει όταν η αναπαραγωγή συγκεντρώνεται σε μία ή δύο από τις μεγαλύτερες κλάσεις. Οι μεταβολές αυτές δεν συμβαίνουν λόγω περιβαλλοντικών αλλαγών, αλλά προκύπτουν ως αποτέλεσμα της ύπαρξης νέων ατόμων μέσα στον πληθυσμό.

Από τη στιγμή που ένας πληθυσμός φτάσει στη σταθερή σταδιακή δομή το ποσοστό των ατόμων σε κάθε κλάση παραμένει το ίδιο και ο πληθυσμός μεταβάλλεται με τον ίδιο ρυθμό. Προκύπτει ότι ο ασυμπτωτικός ρυθμός αύξησης του πληθυσμού,  $\lambda$ , περιγράφεται από την κυρίαρχη ιδιοτιμή του πίνακα προβολής  $\mathbf{A}$  και η σταθερή σταδιακή δομή από το δεξιό ιδιοδιάνυσμα  $\mathbf{w}$  που αντιστοιχεί στην κυρίαρχη ιδιοτιμή. Μαθηματικά αυτό εκφράζεται από τη σχέση

$$\mathbf{A}\mathbf{w} = \lambda\mathbf{w} \quad (4)$$

Με βάση τη σχέση (4) ο πολλαπλασιασμός πινάκων ( $\mathbf{A}\mathbf{w}$ ) μετατρέπεται σε πολλαπλασιασμό ενός αριθμού με πίνακα ( $\lambda\mathbf{w}$ ) που είναι πολύ πιο εύκολο να μελετηθεί. Ο  $\lambda$  είναι ένας πολλαπλασιαστής που δείχνει τις μεταβολές του πληθυσμού σε κάθε χρονική περίοδο. Στην περίπτωση που το  $\lambda$  είναι μικρότερο από τη μονάδα τότε ο πληθυσμός θα μειωθεί και πιθανόν να εξαφανιστεί. Αντίθετα όταν το  $\lambda$  είναι μεγαλύτερο από τη μονάδα τότε ο πληθυσμός αυξάνεται γεωμετρικά. Τέλος όταν το  $\lambda$  ισούται με τη μονάδα τότε ο πληθυσμός παραμένει σταθερός. Η κυρίαρχη ιδιοτιμή  $\lambda$  σχετίζεται με τον ενδογενή ρυθμό αύξησης  $r$  για συνεχή χρόνο και εκφράζεται μαθηματικά από τη σχέση:  $r = \ln\lambda$ .

Πρέπει ν' αναφερθεί ότι η πληθυσμιακή αύξηση δεν δίνεται ανά πάσα στιγμή από το  $\lambda$  αλλά μόνο όταν φτάσει στο στάδιο της σταθερής σταδιακής δομής. Στην περίπτωση που η αρχική σταδιακή δομή είναι διαφορετική της σταθερής σταδιακής δομής, τότε οι αφθονίες στο επόμενο χρονικό βήμα υπολογίζονται μέσω του

πολλαπλασιασμού του πίνακα προβολής με την τρέχουσα σταδιακή κατανομή (Caswell, 2001).

### *Ανάλυση ελαστικότητας*

Με την ανάλυση ευαισθησίας του  $\lambda$  διερευνάται πόσο πολύ μεταβάλλεται η κυρίαρχη ιδιοτιμή  $\lambda$  ενός πίνακα όταν πραγματοποιηθούν μικρές μεταβολές στα στοιχεία αυτού του πίνακα. Αυτές οι μεταβολές αναπαριστούν αλλαγές στον κύκλο ζωής ενός οργανισμού. Είναι σημαντικό να γνωρίζει κανείς “πόσο σημαντικός” είναι ένας ζωτικός ρυθμός για την ανάπτυξη του πληθυσμού. Παρόλο που η πληθυσμιακή αύξηση εξαρτάται από την πολύπλοκη αλληλεπίδραση όλων των συντελεστών του κύκλου ζωής, κάποιιοι οργανισμοί φαίνεται να “βασίζονται” στην επιβίωση τους περισσότερο στο αναπαραγωγικό δυναμικό και λιγότερο στους υπόλοιπους ζωτικούς ρυθμούς και το αντίστροφο. Η ανάλυση ευαισθησίας παρέχει λοιπόν ένα μέτρο της συνεισφοράς των διαφόρων συντελεστών στην πληθυσμιακή αύξηση. Μια άλλη χρησιμότητα της ανάλυσης ευαισθησίας είναι η αξιολόγηση των επιδράσεων των σφαλμάτων στην εκτίμηση της κυρίαρχης ιδιοτιμής  $\lambda$ . Επίσης με την ανάλυση αυτή μπορούν να ποσοτικοποιηθούν οι περιβαλλοντικές διαταραχές που επηρεάζουν ένα πληθυσμό, να αξιολογηθούν οι διαφορετικές διαχειριστικές προτάσεις ή ακόμα να γίνει πρόβλεψη για την εξελικτική πίεση της φυσικής επιλογής. Η μαθηματική σχέση που δίνει την ευαισθησία της κυρίαρχης ιδιοτιμής  $\lambda$  σε μικρές μεταβολές του στοιχείου  $a_{ij}$  του πίνακα είναι

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad (5)$$

Όπου  $v_i$  είναι το  $i$  στοιχείο του διανύσματος που εκφράζει την σταθερή αναπαραγωγικότητα του πληθυσμού, και δίνεται από το αριστερό ιδιοδιάνυσμα του πίνακα  $\mathbf{A}$  που αντιστοιχεί στην ιδιοτιμή  $\lambda$  όταν έχει φτάσει στην σταθερή σταδιακή δομή,  $w_i$  είναι το  $i$  στοιχείο του διανύσματος που εκφράζει την σταθερή σταδιακή δομή, και ο παρονομαστής είναι το εξωτερικό γινόμενο των δυο διανυσμάτων  $\mathbf{w}$  και  $\mathbf{v}$ . Από τα παραπάνω προκύπτουν οι απόλυτες μεταβολές που υφίσταται το  $\lambda$  με κάθε μικρή αλλαγή στο στοιχείο  $a_{ij}$  του πίνακα.

Οι πιθανότητες μετάβασης όμως (που δε μπορούν να ξεπερνούν τη μονάδα) και οι γονιμότητες (που δεν υπόκεινται σε ένα τέτοιου είδους περιορισμό) μετρώνται

σε διαφορετικές κλίμακες. Το γεγονός αυτό καθιστά δύσκολη τη σύγκριση της ευαισθησίας τους. Οι Caswell et al. (2001) και οι de Kroon et al. (1986) εισήγαγαν μία απλή αναλυτική προσέγγιση χρησιμοποιώντας τον οικονομικό όρο της «ελαστικότητας» σαν μέτρο της αναλογικής ευαισθησίας

Η ελαστικότητα του  $\lambda$  αναφορικά με το  $a_{ij}$  ορίζεται σαν:

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) * s_{ij} \quad (6)$$

το οποίο αναπαριστά την ποσοστιαία αλλαγή του  $\lambda$  που προκύπτει από μια ποσοστιαία αλλαγή στο  $a_{ij}$ .

Η ελαστικότητα του  $\lambda$  αναφορικά με το  $a_{ij}$  παρέχει επίσης μία εκτίμηση για την συνεισφορά κάθε στοιχείου  $a_{ij}$  στη τιμή του  $\lambda$  και όπως έδειξαν οι de Kroon et al. (1986) οι ελαστικότητες έχουν άθροισμα 1 όπου κάθε μία αναπαριστά μια ποσοστιαία συνεισφορά στην ολική ελαστικότητα του κύκλου ζωής (Caswell 2001).

#### 1.2.4 Περιβαλλοντική στοχαστικότητα

Ο Boyce (1992) σχετικά με τη δημιουργία μοντέλων για την ΑΒΠ αναφέρει ότι τα **τυχαία γεγονότα** μπορεί να είναι ιδιαίτερα σημαντικά στην εξαφάνιση, ειδικά για μικρούς πληθυσμούς (κάτι που είναι συνήθως ο στόχος των ΑΒΠ) (Samson et al., 1985). Κατά μια έννοια η διάκριση μεταξύ ντετερμινιστικών και στοχαστικών διεργασιών στην οικολογία είναι τεχνητή καθώς όλες οι οικολογικές διεργασίες είναι στοχαστικές. Σύμφωνα με τον Maynard Smith (1975), “η χρήση των ντετερμινιστικών έναντι των στοχαστικών μοντέλων μπορεί να δικαιολογηθεί μονάχα από την μαθηματική ευκολία.” Για λόγους εύρεσης μιας λύσης, η χρήση των ντετερμινιστικών μοντέλων κρίνεται κατάλληλη (Boyce, 1992). Για παράδειγμα η κατανόηση ενός απλού μοντέλου ανταγωνισμού ή θήρευσης θα ήταν οπωσδήποτε δύσκολη μέσω της περιγραφής αυτών των βιοτικών σχέσεων με μια σύνθετη μαθηματική σχέση μιας στοχαστικής εκδοχής. Τα στοχαστικά μοντέλα είναι συχνά πολύ πιο πολύπλοκα από τα ντετερμινιστικά αναφορικά με τις λύσεις τους. Δηλαδή είναι δύσκολο να λυθούν αναλυτικά και γι αυτό απαιτείται η χρήση μεθόδων προσομοίωσης (Boyce, 1992).

Συχνά, τα συμπεράσματα από τα στοχαστικά μοντέλα στην οικολογία είναι εντυπωσιακά διαφορετικά από αυτά των προσδιοριστικών (Chesson, 1978). Αυτό συμβαίνει για τρεις κυρίως λόγους: α) υπάρχουν μεγάλες διακυμάνσεις, β) υπάρχουν

μη γραμμικές σχέσεις και γ) μη κανονικά κατανομημένες μεταβλητές. Η σημασία των μεγάλων διακυμάνσεων είναι εύκολο να κατανοηθεί. Αναφορικά με τη μη γραμμικότητα, όσο μεγαλύτερη είναι αυτή, όπως μετράται από τη δεύτερη παράγωγο για παράδειγμα, τόσο μεγαλύτερη θα είναι η επίδραση της τυχαιότητας. Επιπλέον η επιλογή στοιχείων από μια κατανομή με λοξότητα μπορεί να αποδώσει ασυνήθιστη συμπεριφορά στα στοχαστικά μοντέλα.

Η περιβαλλοντική στοχαστικότητα στη φύση ενέχει κάποια δομή, όπως την αυτοσυσχέτιση και ιδιότητες κατανομών. Είναι σημαντικό να βρεθεί ποιες μεταβλητές του συστήματος επηρεάζονται λόγω του περιβάλλοντος, διότι αυτό μπορεί να επηρεάσει τη δομή και τη δυναμική του συστήματος. Η διάχυση του σφάλματος (συμπεριλαμβανομένου και του δειγματοληπτικού) δύναται να διερευνηθεί μέσω μεθόδων προσομοίωσης (Morgan, 1984) κάτι που δεν έχει μελετηθεί επαρκώς στην οικολογία (Boyce, 1992).

Όλα τα παραπάνω επισημαίνουν τη σημασία που έχει η δομή της διακύμανσης στους πληθυσμούς (Goodman, 1987). Για να κατανοηθεί ο ρόλος της στοχαστικότητας στην εξαφάνιση του πληθυσμού πρέπει πρώτα να γίνει αντιληπτός ο τρόπος με τον οποίο η περιβαλλοντική διακύμανση επιδρά στον οργανισμό. Επειδή τα δεδομένα είναι περιορισμένα, η διασπορά από τη δειγματοληψία μπορεί συχνά να ανατρέψει προσπάθειες αποσύνθεσης της διακύμανσης σε ατομικές και περιβαλλοντικές συνιστώσες. Σύμφωνα με τον Boyce (1992), αν συμπεριληφθεί η διασπορά από τη δειγματοληψία στο μοντέλο προσομοίωσης, τότε η προκύπτουσα διακύμανση στην προβολή του πληθυσμού θα είναι πολύ μεγαλύτερη από αυτή του πραγματικού πληθυσμού.

Ένα στοχαστικό μοντέλο πινάκων αποτελείται από τρία μέρη:

1. ένα στοχαστικό μοντέλο που παράγει μια ακολουθία περιβαλλοντικών συνθηκών
2. μια σχέση που αντιστοιχεί έναν πίνακα σε κάθε περιβαλλοντική συνθήκη
3. μια ακολουθία πληθυσμιακών διάνυσμάτων  $\mathbf{n}(t)$  που προκύπτει από τον πολλαπλασιασμό των πινάκων ξεκινώντας τον πολλαπλασιασμό από το αρχικό πληθυσμιακό διάνυσμα  $\mathbf{n}(0)$ .

Ένας τύπος περιγραφής της περιβαλλοντικής στοχαστικότητας είναι μέσω ανεξάρτητων και απαράλλακτα κατανομημένων ακολουθιών (independent and

identically (iid) sequences). Σε κάθε χρονικό βήμα η περιβαλλοντική συνθήκη επιλέγεται από μια καθορισμένη κατανομή, ανεξάρτητα από τις προηγούμενες συνθήκες. Έτσι κάθε αναπαράσταση του περιβάλλοντος είναι μια ακολουθία από ανεξάρτητες και πανομοιότυπα κατανεμημένες τυχαίες μεταβλητές. Η ακολουθία αυτή μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την επιλογή πινάκων ή των στοιχείων τους ή ακόμα συνιστωσών των στοιχείων από ένα καθορισμένο σύνολο παρατηρήσεων ή από παραμετρικές κατανομές.

Όταν επιτευχθεί η σύνδεση των περιβαλλοντικών συνθηκών και των ζωτικών ρυθμών, τότε το πληθυσμιακό μέγεθος  $\mathbf{n}$  τη χρονική στιγμή  $t+1$  προκύπτει από τη σχέση

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}_t \mathbf{A}_{t-1} \dots \mathbf{A}_0 \mathbf{n}(0) \quad (7)$$

όπου  $\mathbf{A}_i$  ( $i=1,2,\dots,t$ ) είναι η ακολουθία των πινάκων που αναπαριστούν την ακολουθία των περιβαλλοντικών συνθηκών (Caswell, 2001).

### 1.2.5 Παράμετροι βιωσιμότητας

#### *Στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης*

Ο ασυμπτωτικός ρυθμός αύξησης ενός πληθυσμού σε σταθερό περιβάλλον δίνεται από την κυρίαρχη ιδιοτιμή του πίνακα προβολής (σχέση 4). Ο στοχαστικός ρυθμός αύξησης  $\lambda_s$  μπορεί να υπολογιστεί με διάφορους τρόπους. Ο αναλυτικός υπολογισμός του  $\lambda_s$  είναι μη πρακτικός και δύσκολος για μεγάλους πίνακες. Ο υπολογισμός του  $\lambda_s$  γίνεται συνήθως με αριθμητικές μεθόδους που βασίζονται στο νόμο των μεγάλων αριθμών. Ο νόμος των μεγάλων αριθμών και των γενικεύσεων που προκύπτουν από αυτούς εγγυώνται ότι για ένα μεγάλο χρονικό ορίζοντα η μέση τιμή του μεγέθους

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log N(t) \quad (8)$$

συγκλίνει στο  $\log \lambda_s$  με πιθανότητα 1, όπου  $N(t)$  το συνολικό πληθυσμιακό μέγεθος τη χρονική στιγμή  $t$ . Έτσι ο στοχαστικός ρυθμός αύξησης μπορεί να εκτιμηθεί από τη μέση τιμή του ρυθμού ανάπτυξης για μια προσομοίωση πολλών χρονικών βημάτων.

Το αποτέλεσμα

$$\log \lambda_s = \frac{\log N(T) - \log N(0)}{T} \quad (9)$$

είναι ο εκτιμητής μέγιστης πιθανότητας του  $\log \lambda_s$  (Heyde & Cohen 1985; Cohen 1986). Το  $T$  παριστάνει τον αριθμό των χρονικών βημάτων της προσομοίωσης. Είναι ισοδύναμο αν υπολογιστεί η ποσότητα με την οποία μεταβάλλεται ο πληθυσμός σε κάθε χρονικό βήμα και έπειτα να υπολογιστεί η μέση τιμή των αποτελεσμάτων. Έστω ότι το  $r_t = \log(N(t+1) / N(t))$  (Caswell, 2001). Τότε ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης  $\lambda_s$  υπολογίζεται από τη σχέση:

$$\log \lambda_s = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^{T-1} r_t \quad (10)$$

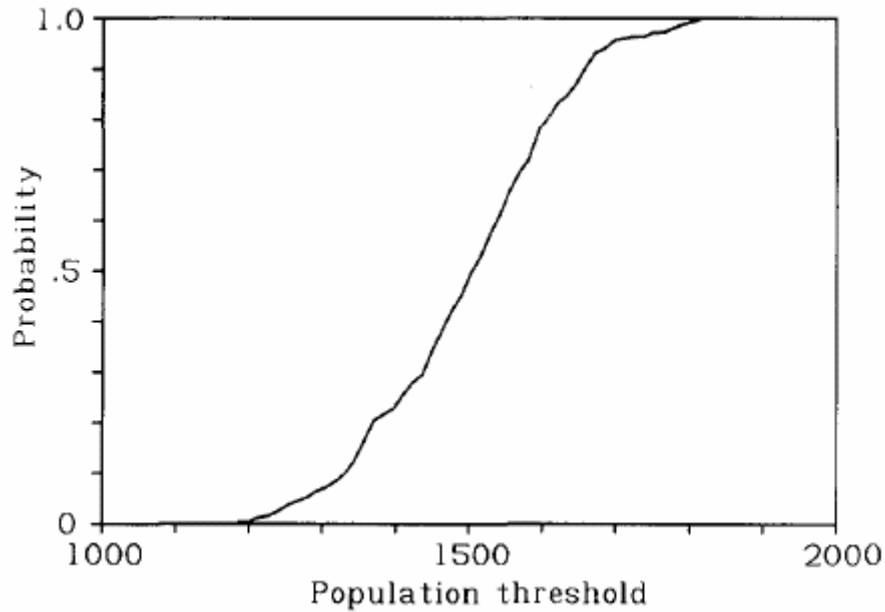
Η ακρίβεια της παραπάνω εκτίμησης μπορεί να μετρηθεί υπολογίζοντας τη διασπορά  $V(r)$  του  $r_t$  (Caswell, 2001). Το 95% διάστημα εμπιστοσύνης για το  $\log \lambda_s$  δίνεται προσεγγιστικά από τη σχέση:

$$\log \lambda_s \pm 1.96 \sqrt{\frac{V(r)}{T}} \quad (11)$$

### ***Καμπύλη κινδύνου ημιεξαφάνισης***

Η καμπύλη ημιεξαφάνισης, που ορίζεται σαν την πιθανότητα που έχει ένας πληθυσμός να πέσει κάτω από ένα προκαθορισμένο μέγεθος τουλάχιστον μια φορά σε ένα δεδομένο χρονικό ορίζοντα (Ginzburg et al., 1982 στο Todd et al., 2001; Akcakaya et al., 1999), είναι μια χρήσιμη σύνοψη της προβλεπόμενης συμπεριφοράς των απειλούμενων πληθυσμών (Ferson et al., 1989; McCarthy et al., 1994). Στο σχήμα 1.4 απεικονίζεται μια τυπική καμπύλη ημιεξαφάνισης

Για την κατασκευή της καμπύλης εξαφάνισης δημιουργείται ένας αριθμός προσομοιωμένων πληθυσμών με βάση το στοχαστικό μοντέλο. Για κάθε τέτοιο πληθυσμό καταγράφεται το ελάχιστο πληθυσμιακό μέγεθος στο οποίο πέφτει στη διάρκεια του προκαθορισμένου χρόνου. Αυτά τα πληθυσμιακά μεγέθη χρησιμοποιούνται για να κατασκευαστεί ένα ιστόγραμμα αθροιστικών συχνοτήτων. Οι συχνότητες μετατρέπονται σε σχετικές συχνότητες μέσω της κανονικοποίησης και όταν απεικονιστούν σε γράφημα σε σχέση με το πληθυσμιακό μέγεθος προκύπτει η καμπύλη ημιεξαφάνισης (Akcakaya et al., 1999).



Σχήμα 1.4 Καμπύλη ημιαφάνισης, η οποία αναπαριστά την (παρατηρούμενη) πιθανότητα ότι ένας πληθυσμός θα πέσει ή θα φτάσει ποτέ το συγκεκριμένο κατώφλι.

#### ***Ενδογενής χρόνος εξαφάνισης.***

Σε προγενέστερες μελέτες πληθυσμών που απειλούνταν, κρινόταν σκόπιμο να βρεθεί ο αριθμητικός μέσος χρόνος ημιαφάνισης ή ο διάμεσος χρόνος εξαφάνισης (Leigh, 1981; Goodman, 1987; Lande, 1987; 1993; Wissel & Stöcker, 1991; Grasman, 1996; Sæther et al., 2000; Engen et al., 2001). Οι δύο αυτοί χρόνοι συμπίπτουν όταν η κατανομή των χρόνων εξαφάνισης είναι συμμετρική. Τα μεγέθη αυτά όμως φαινόταν να εξαρτώνται τόσο από τις αρχικές συνθήκες όσο και από την ίδια τη συμπεριφορά του πληθυσμού και για το λόγο αυτό έχει προταθεί από τους Grimm και Wissel (2004) ως εναλλακτική παράμετρος βιωσιμότητας, ο εγγενής χρόνος εξαφάνισης του πληθυσμού  $T_m$ . Στην περίπτωση όπου μελετάται ένας πληθυσμός που φθίνει ακολουθείται το εξής πρωτόκολλο για να βρεθεί ο εγγενής χρόνος εξαφάνισης.

Ο πληθυσμός προσομοιώνεται για αρκετά χρόνια και για όσες φορές κρίνεται απαραίτητο ξεκινώντας κάθε προσομοίωση με τις ίδιες αρχικές συνθήκες. Για κάθε προσομοίωση καταγράφεται ο χρόνος στον οποίο παρατηρήθηκε εξαφάνιση του πληθυσμού ενώ όσοι πληθυσμοί δεν εξαφανιστούν αγνοούνται. Τότε δημιουργείται ένα ιστόγραμμα όπου απεικονίζεται ο αριθμός των εξαφανισμένων πληθυσμών σε

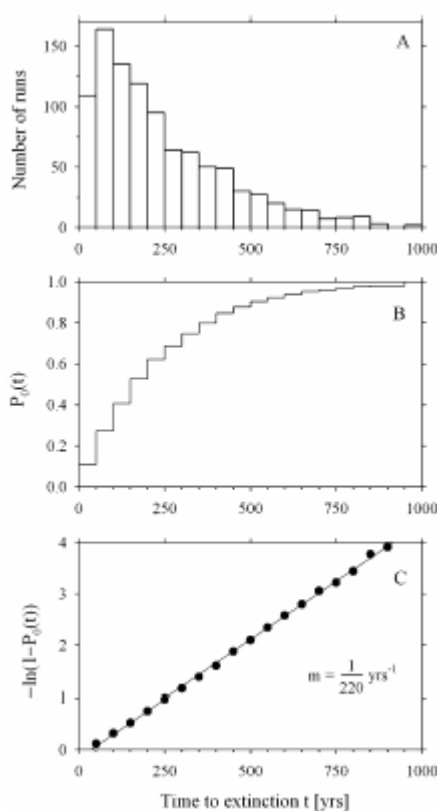
σχέση με το χρόνο εξαφάνισης (σχήμα 1.5A). Στη συνέχεια κατασκευάζεται το πολύγωνο αθροιστικών σχετικών συχνοτήτων που υποδηλώνει την πιθανότητα  $P_0(t)$  να εξαφανιστεί ο πληθυσμός μέσα στο χρονικό διάστημα  $t$  (σχήμα 1.5B).

Ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης  $T_m$  και η πιθανότητα εξαφάνισης μέσα στο χρονικό διάστημα  $t$ ,  $P_0(t)$ , συνδέονται με τη σχέση

$$P_0(t) = 1 - c_1 e^{-t/T_m} \quad (12)$$

όπου  $c_1$  είναι μια σταθερά που αναπαριστά την ποιότητα των αρχικών συνθηκών (Grimm και Wissel, 2004). Πρακτικά ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης υπολογίζεται από τον αντίστροφο της κλίσης της ευθείας παλινδρόμησης των δεδομένων που προκύπτουν από τον μετασχηματισμό  $-\ln(1-P_0(t))$  επί το χρόνο εξαφάνισης  $t$ , από τη σχέση (13).

$$-\ln(1-P_0(t)) = -\ln(c_1) + \frac{t}{T_m} \quad (13)$$



Σχήμα 1.5 Το γενικό πρωτόκολλο για την εκτίμηση του εγγενούς χρόνου εξαφάνισης μικρών πληθυσμών. (A) ιστόγραμμα των ετών που εξαφανίστηκαν οι πληθυσμοί, (B) πιθανότητα εξαφάνισης μέχρι το χρόνο  $t$ ,  $P_0(t)$  και (C) το γράφημα του μεγέθους  $-\ln(1-P_0(t))$  σε σχέση με το χρόνο (σημεία) και η ευθεία παλινδρόμησης με κλίση  $1/220 \text{ έτη}^{-1}$  (στο Grimm και Wissel, 2004).

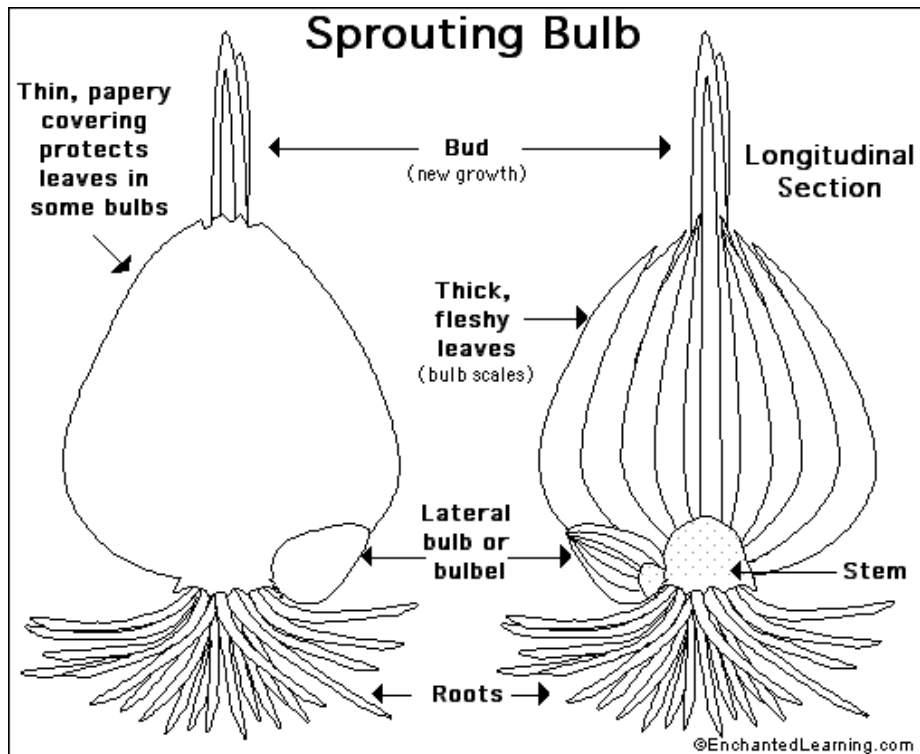


### **1.3 Φυτά με βολβό: μοντέλο οργανισμός**

Στην παρούσα εργασία, χρησιμοποιήθηκαν φυτά με βολβό ως πληθυσμός πρότυπο για τις προσομοιώσεις. Ο λόγος είναι γιατί ο κύκλος ζωής αυτών των οργανισμών μπορεί αφενός να διαιρεθεί σε διάφορα στάδια ανάλογα με το μέγεθός τους, το δυναμικό ανθοφορίας, την προέλευση του θυγατρικού φυτού (από σπόρο ή βλαστητική αναπαραγωγή) και αφετέρου η σχέση μεταξύ αυτών των σταδίων είναι δυνατό να απεικονιστεί με πολλούς τρόπους μετασηματίζοντας το μοντέλο κατάλληλα.

#### **1.3.1 Ο κύκλος ζωής των φυτών με βολβό**

Από έναν βολβό υπάρχει η δυνατότητα σχηματισμού καινούργιων μικρών βολβιδίων. Τα βολβίδια αυτά σχηματίζονται στην βάση των χιτώνων, περιμετρικά της δισκοειδούς βάσης του βολβού. Στη φύση, μετά την άνθηση του φυτού, ο μητρικός βλαστός κατά κανόνα αποσυντίθεται το καλοκαίρι, ενώ τα βολβίδια συνεχίζουν να αυξάνονται και να αναπτύσσονται μέχρι το φθινόπωρο. Με την έλευση των πρώτων κρύων τα βολβίδια περιπίπτουν σε χειμερινό λήθαργο και την επόμενη χρονιά βλαστάνουν δίνοντας ένα νέο φυτό το καθένα. Τα νέα φυτά που παράγονται από τα βολβίδια, την πρώτη χρονιά συνήθως δεν ανθίζουν αλλά δίνουν μόνο βλαστό και φύλλα. Από τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης που παράγονται στα φύλλα κατά την διάρκεια της πρώτης βλαστητικής περιόδου, ένα μέρος χρησιμοποιείται για την αύξηση του φυτού ενώ το υπόλοιπο εναποθηκεύεται στους σαρκώδεις χιτώνες του βολβού με συνέπεια την αύξηση του μεγέθους του. Αργά το φθινόπωρο, δηλαδή μόλις εμφανισθούν τα πρώτα κρύα, το υπέργειο βλαστικό τμήμα του φυτού ξηραίνεται, ενώ ο βολβός διαχειμάζει μέσα στο έδαφος σε κατάσταση λήθαργου. Την άνοιξη, μόλις η θερμοκρασία του εδάφους ανέβει αρκετά, ο βολβός ξαναβλαστάνει και δίνει γέννηση σε ένα νέο υπέργειο βλαστό. Ο υπέργειος αυτός βλαστός σε ορισμένα βοτανικά είδη είναι δυνατόν να ανθίσει μέσα στην δεύτερη αυτή βλαστητική περίοδο. Στις περισσότερες περιπτώσεις όμως, λαμβάνει χώρα μία δεύτερη περίοδος βλαστητικής αύξησης. Κατά την διάρκειά της συνεχίζεται η εναποθήκευση αποθησαυριστικών ουσιών στον βολβό από αυτές που παράγονται με την φωτοσύνθεση στο φύλλωμα, με συνέπεια την περαιτέρω αύξηση του μεγέθους του βολβού. Το φθινόπωρο, το υπέργειο μέρος του φυτού ξηραίνεται και πάλι, ενώ ο βολβός διαχειμάζει κ.ο.κ.



Σχήμα 1.6 Σχηματική αναπαράσταση επιμήκους τομής βολβού. ([http://www.enchantedlearning.com/subjects/plants/gifs/Bulb\\_bw.GIF](http://www.enchantedlearning.com/subjects/plants/gifs/Bulb_bw.GIF))

Τελικά, σε κάποια από τις περιόδους βλαστικής ανάπτυξης που ακολουθούν και εφόσον ο βολβός έχει αποκτήσει κατάλληλο μέγεθος (επαρκής ποσότητα αποθησαυριστικών ουσιών) ο υπέργειος βλαστός μεταπίπτει στην αναπαραγωγική φάση ανάπτυξης σχηματίζοντας ανθικό στέλεχος, οπότε το φυτό ανθίζει, ενώ παράλληλα στη βάση του βολβού σχηματίζονται νέα βολβίδια. (σχήμα 1.6).

Ο αριθμός των βλαστικών περιόδων (δηλαδή των ετών) που απαιτούνται από την χρονιά σχηματισμού των βολβιδίων μέχρι την άνθηση του φυτού που θα προέλθει από αυτά είναι κατά βάση χαρακτηριστικό που διαφοροποιείται ανάλογα με το βοτανικό είδος. Μπορεί όμως μέσα σε κάποια όρια να επηρεαστεί και από τις κλιματικές συνθήκες (μέση θερμοκρασία κατά την διάρκεια των βλαστικών περιόδων), από την θρέψη καθώς και από διάφορους άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες.

### 1.3.2 Προσεγγίσεις ΑΒΠ για φυτά

Οι περισσότερες ΑΒΠ για φυτά, αντίθετα με ο,τι ισχύει για τα ζώα, χρησιμοποιούν μοντέλα πινάκων στα οποία η δομή βασίζεται στο μέγεθος ή το στάδιο του οργανισμού. Πρόκειται για μελέτες μικρής διάρκειας, που αφορούν ένα μόνο είδος και ελάχιστους πληθυσμούς του. Επιπλέον, οι περισσότερες από αυτές τις μελέτες έχουν χρησιμοποιήσει ντετερμινιστικές προσεγγίσεις και έχουν υπολογίσει τον εγγενή ρυθμό αύξησης, λ, το πληθυσμιακό μέγεθος και την πληθυσμιακή δομή και γενικά έχουν εφαρμοστεί ελάχιστα μοντέλα στοχαστικότητας και άλλες πιο πολύπλοκες προσεγγίσεις (Menges, 2000). Υπάρχουν κάποια χαρακτηριστικά του κύκλου ζωής των φυτών που μπορεί να δημιουργούν εμπόδια στην κατασκευή μιας ΑΒΠ. Συνοπτικά αυτά περιλαμβάνουν την διάπαυση των φυτών και των σπόρων, την περιοδική εισροή νέων ατόμων και την ανάπτυξη με βλαστητική αναπαραγωγή (Menges, 2000).

Πιο αναλυτικά, πολλά φυτά επιδεικνύουν παρατεταμένη διάπαυση που παρουσιάζει μια δύσκολη πρόκληση για μελέτες πληθυσμών φυτών (Lesica & Steele, 1994). Πέρα από την μαθηματική πρόκληση να παρακολουθούνται τα άτομα σε διάπαυση, μόνο οι μακροχρόνιες μελέτες αναμένεται να παρέχουν αξιόπιστα στατιστικά δεδομένα πάνω στο συγκεκριμένο φαινόμενο. Οι σύντομες μελέτες πιθανώς να επαυξάνουν τις εκτιμήσεις της θνησιμότητας (Lesica & Steele, 1994). Μια εξεζητημένη αντιμετώπιση στη μοντελοποίηση της διάπαυσης θα ήταν η κατηγοριοποίηση σταδιακών κλάσεων (μιας ή περισσοτέρων) για τα άτομα σε διάπαυση και η προσεκτική συλλογή δεδομένων για εκείνα τα άτομα που εισέρχονται ή εξέρχονται από την κατάσταση διάπαυσης (Menges, 2000).

Σχετικά με την διάπαυση των σπερμάτων, οι τράπεζες σπόρων αποτελούν μια φάση κλειδί στον κύκλο ζωής των φυτών μπορούν να εξομαλύνουν τις περιβαλλοντικές διακυμάνσεις, να μειώσουν το ρίσκο εξαφάνισης (Kalisz & McPeck, 1992) και να διατηρήσουν τη γενετική ποικιλομορφία. Παρόλα αυτά τα δεδομένα πάνω στη διάπαυση είναι αποσπασματικά, ακόμα και για είδη με δεδομένα επιβίωσης πολλών ετών (Menges, 2000).

Η επεισοδιακή εισροή νέων φυτών (seedling) αποτελεί χαρακτηριστικό πολλών ειδών και ενδιατημάτων. Η μεταχείριση των ρυθμών εισροής σαν σταθερές δεν μπορεί να συλλάβει μια τέτοια μεταβολή. Η μοντελοποίηση της περιοδικής εισροής έχει επιχειρηθεί με την κατασκευή πινάκων που εκπροσωπούσαν έτη με ή

χωρίς εισαγωγή νέων ατόμων, υπολογίζοντας το ποσοστό των ετών δίχως εισροή για διάφορες κλάσεις με σκοπό την εκτίμηση της πιθανότητας εξαφάνισης (Menges & Dolan, 1998).

Πολλά πολυετή φυτά εξαπλώνονται με παραβλαστήματα και αποτελούνται από πληθυσμούς με τα λεγόμενα “genets” και “ramets”. Ως “genets” αναφέρονται τα γενετικά άτομα ή το προϊόν ενός ανεξάρτητου γεγονότος αποικισμού και ως “ramets” εννοείται μια μονάδα αύξησης (φυτού ή με παραβλαστήματα) που είναι δυνητικά ικανή για ανεξάρτητη φυσιολογική ύπαρξη (Menges, 2000), είναι δηλαδή μια ανεξάρτητη μονάδα κλώνου. Παρόλο που η γνώση πάνω στη δυναμική τους παρέχει μια πιο ολοκληρωμένη εικόνα, η συλλογή δεδομένων και η μοντελοποίηση είναι πρακτικότερη σε επίπεδο “ramets” διότι τα “genets” δεν είναι πάντοτε εύκολο να εντοπιστούν (Menges, 2000). Επειδή νέες ανεξάρτητες μονάδες κλώνων (ramet) έχουν συχνά διαφορετικές δημογραφικές παραμέτρους από παρόμοιου μεγέθους φυτά που προήλθαν από νεαρά φυτά (seedlings) είναι προτιμότερο να χρησιμοποιούνται ξεχωριστά στάδια για τη μοντελοποίηση της δημογραφίας τους (Guerrant, 1996).

Νέες προσεγγίσεις στο χώρο των φυτών περιλαμβάνουν την περιβαλλοντική στοχαστικότητα και την συσχέτιση των στοιχείων των πινάκων που χρησιμοποιούνται για τη μοντελοποίηση ενός πληθυσμού. Επίσης έχει προταθεί η στοχαστικότητα των ρυθμών αύξησης (όπως η εξεύρεση ενός στοχαστικού  $\lambda$ , έναντι των ντετερμινιστικών), η μοντελοποίηση των κύκλων διαταραχής, της μεταπληθυσμιακής δυναμικής όπως και η παραμετροποίηση χωρικών μοντέλων. Τέλος σημαντική θεωρείται η συσχέτιση της γενετικής με τη δημογραφία ενός πληθυσμού (Menges, 2000).

#### **1.4 Σκοπός της εργασίας**

Σκοπός της εργασίας είναι η ανάπτυξη ενός σύνθετου και πλήρους μοντέλου έτσι ώστε να ελεγχθεί ο τρόπος με τον οποίο οι διαβαθμίσεις της πολυπλοκότητας του μοντέλου, ο τρόπος με τον οποίο υπεισέρχεται η στοχαστικότητα στο μοντέλο και η διάρκεια της δειγματοληψίας επηρεάζουν την αξιοπιστία και την αβεβαιότητα στις παραμέτρους βιωσιμότητας, όπως είναι ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης, η πιθανότητα εξαφάνισης και ημιαφάνισης καθώς και ο χρόνος εξαφάνισης του πληθυσμού.

## 2. ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑ

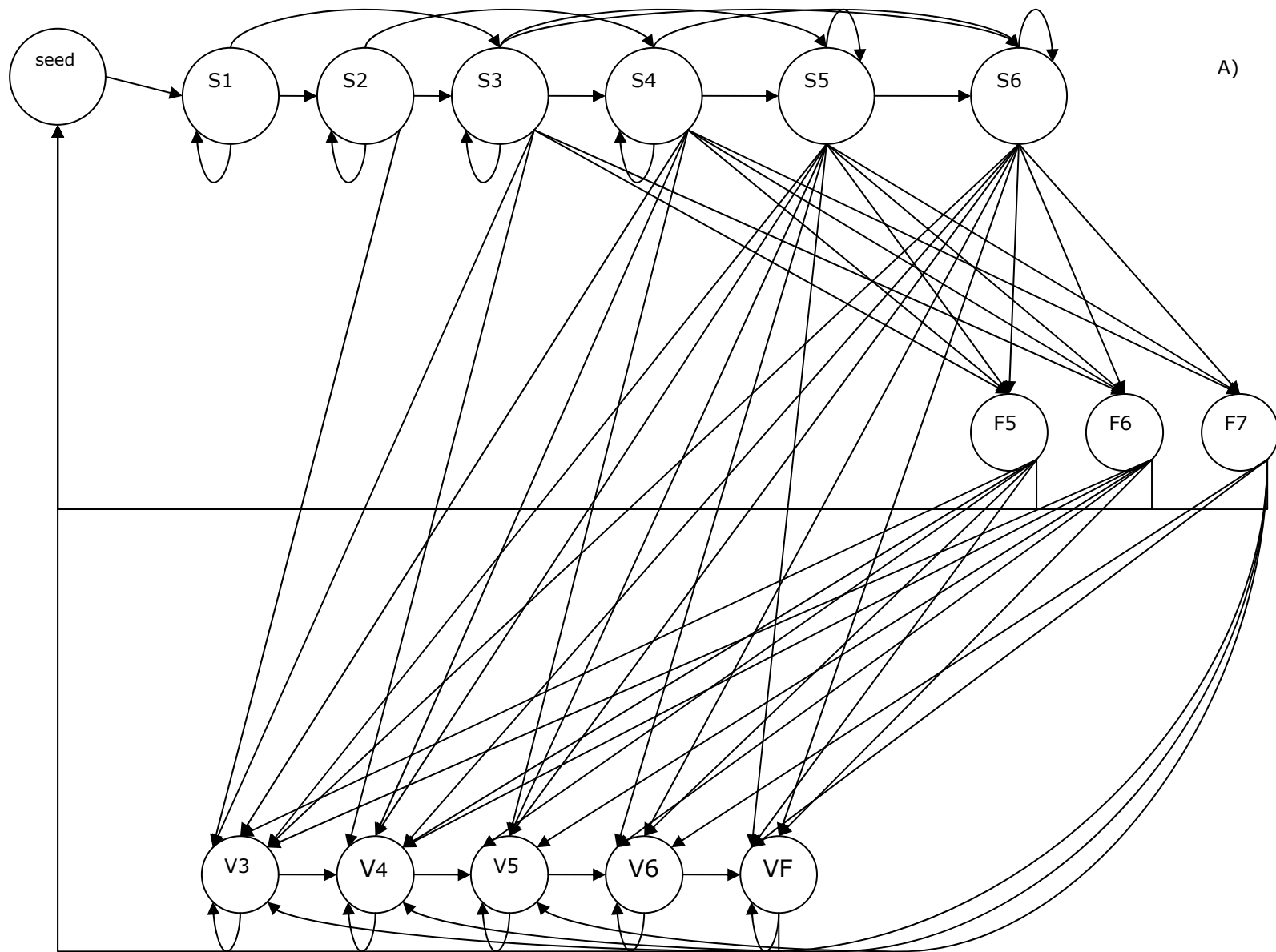
### 2.1 Θεωρητικοί πληθυσμοί

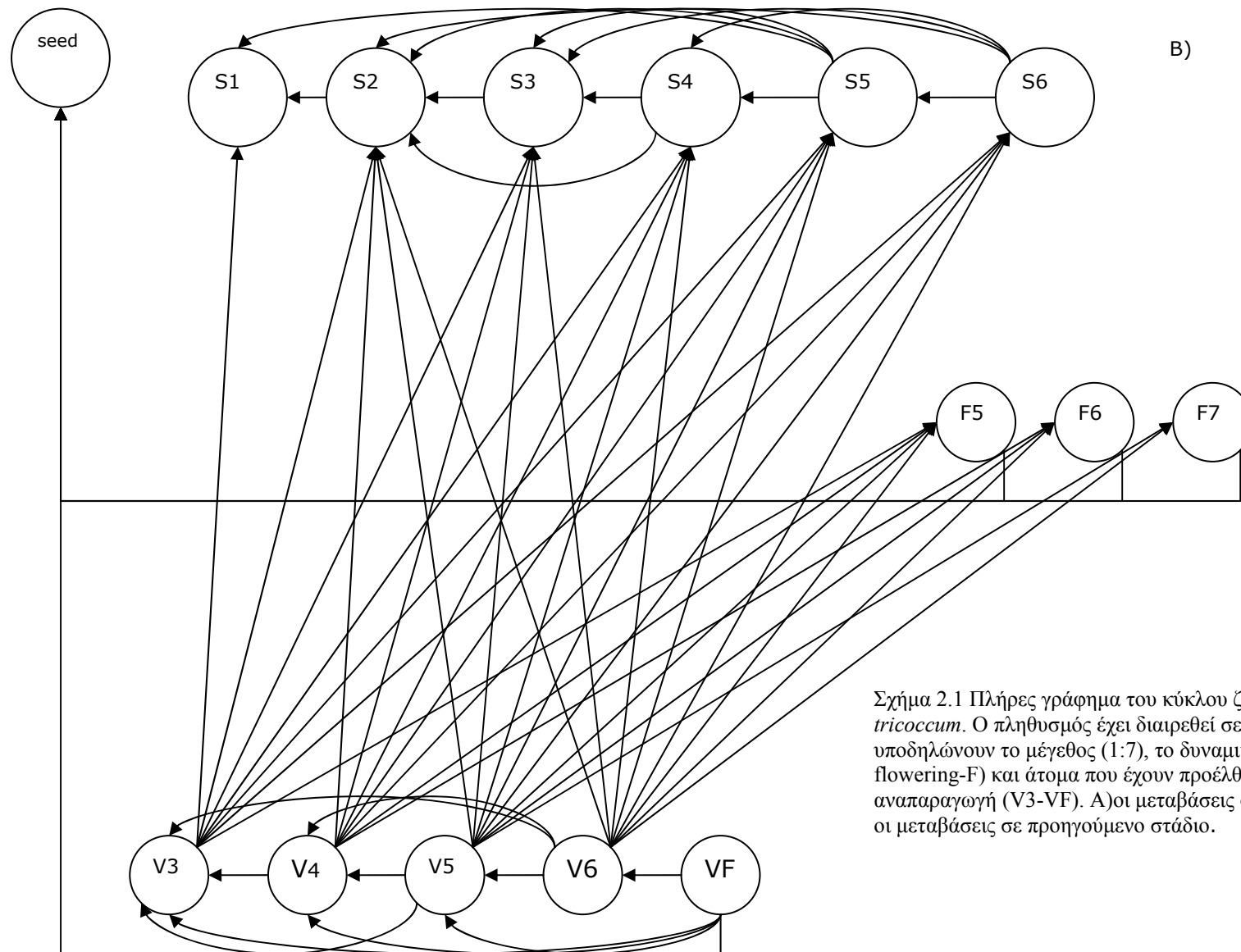
Πίνακας 2.1 Συγκεντρωτικός πίνακας όπου παρουσιάζονται τα στάδια κατηγοριοποίησης των φυτών ανάλογα με το μέγεθός τους (στήλη 1), τη βιολογική τους “ταυτότητα” (στήλη 2), και τη θέση τους στον πίνακα προβολής σαν γραμμή και στήλη (στήλη 3).

Μέγεθος σταδίου (σε cm Σ.Π.Φ.)	Συμβολισμός γραφήματος κύκλου ζωής	Στάδιο πίνακα
-	σπόροι	1
(0, 0.8]	S1	2
(0.8, 2]	S2	3
(2, 3.8]	S3, V3	4 & 11
(3.8, 6.5]	S4, V4	5 & 12
(6.5, 10]	S5, V5, F5, VF	6 & 13 & 8 & 15
(10, 15]	S6, V6, F6, VF	7 & 14 & 9 & 15
>15	F7, VF	10 & 15

Αρχικά χρησιμοποιήθηκε ο κύκλος ζωής του βολβώδους φυτού *Allium tricoccum* έτσι όπως παρουσιάζεται στο άρθρο των Nault και Gagnon (1993). Πρόκειται για ένα πληθυσμό που διακρίνεται σε 15 στάδια με βάση τόσο το μέγεθος όσο και το δυναμικό ανθοφορίας τους, καθώς και την προέλευση του κάθε φυτού, δηλαδή αν έχει προκύψει μετά από διαίρεση βολβού ή αν έχει προέλθει από σπόρο. Έτσι προέκυψαν αρχικά 7 στάδια ανάλογα με το συνολικό πλάτος φύλλων (Σ.Π.Φ.) του φυτού και 1 επιπλέον που αναπαριστά τους σπόρους (πίνακας 2.1).

Στη συνέχεια έγινε κατηγοριοποίηση των φυτών σε σχέση με τη δυνατότητα ανθοφορίας δημιουργώντας έτσι έξι στάδια (S1-S6) από μη γόνιμα φυτά (Sterile) με Σ.Π.Φ. στο 1<sup>ο</sup> και 6<sup>ο</sup> μέγεθος σταδίου και τρία στάδια (F5, F6, F7) από γόνιμα φυτά (Flowering) με Σ.Π.Φ. στο 5<sup>ο</sup> και 6<sup>ο</sup> και 7<sup>ο</sup> μέγεθος σταδίου. Για τη σαφή διάκριση μεταξύ των φυτών που προήλθαν από σπόρο από εκείνα που προήλθαν από διαίρεση βολβού (Vegetative) εισήχθησαν επιπλέον τέσσερα στάδια (V3-V6) με Σ.Π.Φ. στο 3<sup>ο</sup> -6<sup>ο</sup> μέγεθος σταδίου και ένα στάδιο (VF) που συγκεντρώνει τα φυτά όλων των μεγεθών που μπορούν και ανθοφορούν. Στο σχήμα 2.1 φαίνεται το πλήρες γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού αυτού καθώς και οι μεταβάσεις των διάφορων σταδίων. Για λόγους απλοποίησης και κατανόησης του κύκλου ζωής παρουσιάζονται ξεχωριστά οι μεταβάσεις σε επόμενο στάδιο (σχήμα 2.1A) από αυτές σε προηγούμενο στάδιο (σχήμα 2.1B).





Σχήμα 2.1 Πλήρες γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού *Allium tricoccum*. Ο πληθυσμός έχει διαιρεθεί σε 15 στάδια τα οποία υποδηλώνουν το μέγεθος (1:7), το δυναμικό ανθοφορίας (sterile-S, flowering-F) και άτομα που έχουν προέλθει από βλαστητική αναπαραγωγή (V3-VF). Α) οι μεταβάσεις σε επόμενο στάδιο και Β) οι μεταβάσεις σε προηγούμενο στάδιο.

Ο πρώτος θεωρητικός πληθυσμός που δημιουργήθηκε βασίστηκε πάνω σε βιβλιογραφικά δεδομένα της δημογραφίας του είδους (Nault & Gagnon, 1993). Ο γενικός πίνακας προβολής του πληθυσμού είναι ένας 15x15 πίνακας και παρουσιάζεται στον πίνακα 2.2. Το μοντέλο που δημιουργήθηκε περιελάμβανε περιβαλλοντική στοχαστικότητα. Ξεκινώντας με ένα τυχαίο αρχικό πληθυσμιακό διάλυμα έγινε προσομοίωση του πληθυσμού. Σε κάθε χρονικό βήμα χρησιμοποιήθηκε ένας τυχαία επιλεγμένος πίνακας από ένα σύνολο τεσσάρων πινάκων όπως αυτοί προέκυψαν από τη συλλογή δεδομένων πέντε ετών (Nault & Gagnon, 1993). Η επιλογή των πινάκων δηλώνει την εναλλαγή των περιβαλλοντικών συνθηκών, κάτι που εφαρμόζεται γενικά στη βιβλιογραφία αλλά και σε πρακτικά ζητήματα διατήρησης ενός είδους. Το χρονικό βήμα που επιλέχθηκε ήταν το ένα έτος (από Μάιο σε Μάιο) και η προσομοίωση έγινε για 1000 έτη χρησιμοποιώντας τη σχέση (7).

Ένας δεύτερος θεωρητικός πληθυσμός δημιουργήθηκε μειώνοντας τα στοιχεία των πινάκων από τους οποίους προέκυψε ο πρώτος θεωρητικός πληθυσμός κατά 7.7% έτσι ώστε να φθίνει με αργό ρυθμό.

Πίνακας 2.2 Γενικός πίνακας προβολής του πληθυσμού του είδους *Allium tricoccum* όπου φαίνονται οι θέσεις με τις πιθανές μεταβάσεις των σταδίων. Το στοιχείο  $a_{ij}$  υποδηλώνει το ποσοστό των ατόμων του σταδίου  $j$  που μεταβαίνει στο στάδιο  $i$  ή διαφορετικά την πιθανότητα που έχει ένα άτομο του σταδίου  $j$  να πάει σε ένα άλλο στάδιο  $i$  ή να συνεισφέρει άτομα στο στάδιο  $i$ .

$$A_{15} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{18} & a_{19} & a_{1,10} & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{1,15} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & 0 & 0 & a_{26} & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{2,11} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} & a_{34} & a_{35} & a_{36} & a_{37} & 0 & 0 & 0 & a_{3,11} & a_{3,12} & a_{3,13} & a_{3,14} & 0 \\ 0 & a_{42} & a_{43} & a_{44} & a_{45} & a_{46} & a_{47} & 0 & 0 & 0 & a_{4,11} & a_{4,12} & a_{4,13} & a_{4,14} & 0 \\ 0 & 0 & a_{53} & a_{54} & a_{55} & a_{56} & a_{57} & 0 & 0 & 0 & a_{5,11} & a_{5,12} & a_{5,13} & a_{5,14} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a_{64} & a_{65} & a_{66} & a_{67} & 0 & 0 & 0 & a_{6,11} & a_{6,12} & a_{6,13} & a_{6,14} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a_{74} & a_{75} & a_{76} & a_{77} & 0 & 0 & 0 & a_{7,11} & a_{7,12} & a_{7,13} & a_{7,14} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a_{84} & a_{85} & a_{86} & a_{87} & 0 & 0 & 0 & a_{8,11} & a_{8,12} & a_{8,13} & a_{8,14} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a_{94} & a_{95} & a_{96} & a_{97} & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{9,12} & a_{9,13} & a_{9,14} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & a_{10,5} & a_{10,6} & a_{10,7} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{10,13} & a_{10,14} & 0 \\ 0 & 0 & a_{11,3} & a_{11,4} & a_{11,5} & a_{11,6} & a_{11,7} & a_{11,8} & a_{11,9} & a_{11,10} & a_{11,11} & a_{11,12} & a_{11,13} & a_{11,14} & a_{11,15} \\ 0 & 0 & 0 & a_{12,4} & a_{12,5} & a_{12,6} & a_{12,7} & a_{12,8} & a_{12,9} & a_{12,10} & 0 & a_{12,12} & a_{12,13} & a_{12,14} & a_{12,15} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & a_{13,5} & a_{13,6} & a_{13,7} & a_{13,8} & a_{13,9} & a_{13,10} & 0 & 0 & a_{13,13} & a_{13,14} & a_{13,15} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{14,6} & a_{14,7} & a_{14,8} & a_{14,9} & a_{14,10} & 0 & 0 & a_{14,13} & 0 & a_{14,15} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a_{15,6} & a_{15,7} & a_{15,8} & a_{15,9} & a_{15,10} & 0 & 0 & 0 & a_{15,14} & a_{15,15} \end{bmatrix}$$



## 2.2 Πειραματικοί πληθυσμοί

### 2.2.1 “Δειγματοληψίες”

Πίνακας 2.3 Συγκεντρωτικός πίνακας όπου παρουσιάζονται τα στάδια κατηγοριοποίησης των φυτών ανάλογα με το μέγεθός τους (στήλη 1), τη βιολογική τους “ταυτότητα” (στήλη 2), και τη θέση τους στον πίνακα προβολής σαν γραμμή και στήλη (στήλη 3).

Μέγεθος σταδίου (σε cm Σ.Π.Φ.)	Συμβολισμός γραφήματος κύκλου ζωής	Στάδιο πίνακα
-	σπόροι	1
(0, 0.8]	S1	2
(0.8, 2]	S2	3
(2, 3.8]	SV3	4
(3.8, 6.5]	SV4	5
(6.5, 10]	SV5	6
(10, 15]	SVF	7
>15	VF7	8

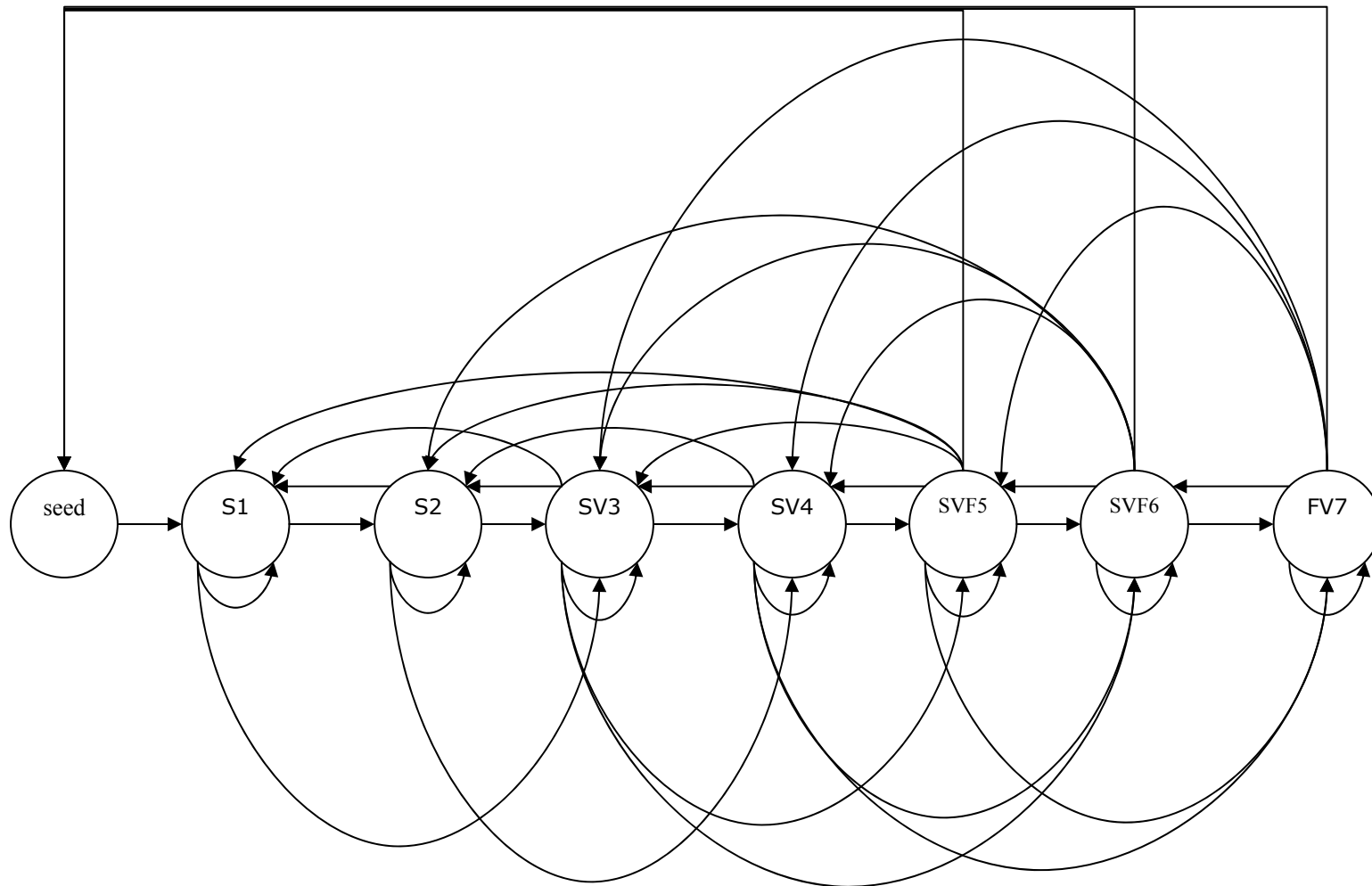
Από την αρχική ακολουθία των πληθυσμιακών μεγεθών που θα συμβολίζεται στο εξής: οργορ, πραγματοποιήθηκε δειγματοληψία με διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών. Αρχικά η δειγματοληψία έγινε και για τα 15 βιολογικά στάδια όπως αυτά περιγράφονται στο σχήμα 2.1. Στη συνέχεια έγινε μείωση της πολυπλοκότητας του μοντέλου με δυο τρόπους. Ο πρώτος τρόπος κάνει την παραδοχή ότι η διάκριση των ατόμων που προέρχονται από βλαστητική αναπαραγωγή και από αναπαραγωγή μέσω διασταύρωσης, είναι δύσκολη και χρονοβόρα, επομένως θεωρήθηκε ότι το μέγεθος (δηλαδή το συνολικό πλάτος φύλλων) είναι αυτό που καθορίζει τον αριθμό των σταδίων και το γράφημα του κύκλου ζωής. Στο σχήμα 2.2 και στον πίνακα 2.3 παρουσιάζονται αντίστοιχα, το γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού και η κατανομή τους με βάση το μέγεθός τους και τη βιολογική τους “ταυτότητα” όπως αυτά προκύπτουν μετά την παραπάνω παραδοχή.

Πρέπει να αναφερθεί ότι τα άτομα των σταδίων 4 έως 8 μπορεί να έχουν προέλθει είτε από διασταύρωση είτε από βλαστητική αναπαραγωγή. Ο αντίστοιχος πίνακας προβολής έχει διαστάσεις 8x8 και παρουσιάζεται στον πίνακα 2.4. Η ένδειξη “ ’ ” στα στοιχεία του πίνακα υποδηλώνει ότι τα στοιχεία αυτά έχουν διαφοροποιηθεί από τα αντίστοιχα στοιχεία του 15x15 πίνακα προβολής  $A_{15}$  (πίνακας 2.2).

Πίνακας 2.4 Γενικός πίνακας προβολής του πληθυσμού του είδους *Allium tricoccum* όπου φαίνονται οι θέσεις με τις πιθανές μεταβάσεις των σταδίων. Το κάθε στοιχείο  $a'_{ij}$  υποδηλώνει το ποσοστό των ατόμων του κάθε σταδίου  $j$  που μεταβαίνει σε ένα άλλο στάδιο  $i$ , και το γεγονός ότι έχει διαφοροποιηθεί από το αντίστοιχο στοιχείο του 15x15 πίνακα προβολής του θεωρητικού πληθυσμού.

$$A_8 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & a'_{16} & a'_{17} & a'_{18} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a'_{24} & 0 & a'_{26} & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} & a'_{34} & a'_{35} & a'_{36} & a'_{37} & 0 \\ 0 & a_{42} & a'_{43} & a'_{44} & a'_{45} & a'_{46} & a'_{47} & a'_{48} \\ 0 & 0 & a_{53} & a'_{54} & a'_{55} & a'_{56} & a'_{57} & a'_{58} \\ 0 & 0 & 0 & a'_{64} & a'_{65} & a'_{66} & a'_{67} & a'_{68} \\ 0 & 0 & 0 & a'_{74} & a'_{75} & a'_{76} & a'_{77} & a'_{78} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & a'_{85} & a'_{86} & a'_{87} & a'_{88} \end{bmatrix}$$

Επειδή στη φύση δεν είναι δυνατό να γίνει μια μετάβαση από ένα στάδιο σε ένα άλλο με απόδοση 100%, διότι υπάρχει κάποια θνησιμότητα από το ένα χρονικό βήμα στο άλλο, πρέπει να υπάρχει η δέσμευση ότι το άθροισμα των στοιχείων μιας στήλης (τα στοιχεία της στήλης  $j$  εκφράζουν το ποσοστό με το οποίο μεταβαίνουν τα άτομα της κλάσης  $j$  στις υπόλοιπες κλάσεις) δεν πρέπει να ξεπερνάει τη μονάδα, με εξαίρεση βέβαια τα στοιχεία του πίνακα που υποδηλώνουν την εισαγωγή νέων ατόμων στον πληθυσμό. Για τον πίνακα προβολής  $A_8$  τέτοια στοιχεία είναι αυτά της πρώτης γραμμής και αυτά που δηλώνουν διαίρεση των βολβών, δηλαδή οι γραμμές 4 έως 8. Τα στοιχεία αυτά μπορούν να ξεπερνούν τη μονάδα δείχνοντας έτσι τη συνεισφορά του κάθε ατόμου στον πληθυσμό, ενώ το άθροισμα των στοιχείων των γραμμών 2 και 3 κάθε στήλης δεν πρέπει να ξεπερνά τη μονάδα.



Σχήμα 2.2 Γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού *Allium tricoccum*. Ο πληθυσμός έχει διαιρεθεί σε 8 στάδια ανάλογα με το μέγεθος, χωρίς να γίνεται διάκριση μεταξύ των φυτών που προέρχονται από βλαστητική αναπαραγωγή και διασταύρωση.

Πίνακας 2.5 Συγκεντρωτικός πίνακας όπου παρουσιάζονται το πώς κατανέμονται τα φυτά ανάλογα με το μέγεθός τους (στήλη 1), τη βιολογική τους “ταυτότητα” (στήλη 2), και τη θέση τους στον πίνακα προβολής σαν γραμμή και στήλη (στήλη 3).

Μέγεθος σταδίου (σε cm Σ.Π.Φ.)	Συμβολισμός γραφήματος κύκλου ζωής	Στάδιο πίνακα
-	σπόροι	1
(0, 2]	Sj = S1-S2	2
(2, 10]	Ssa = S3-S6	3
>6.5	F = F5-F7	4
(2, 10]	V = V3-V6	5
>6.5	VF	6

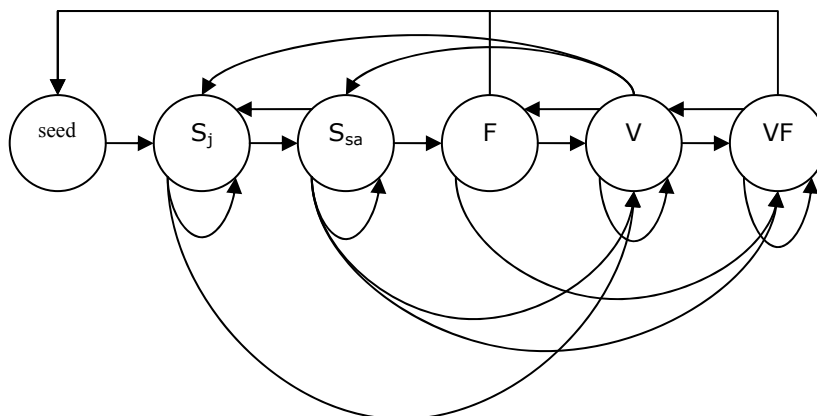
Ο δεύτερος τρόπος που χρησιμοποιήθηκε για τη μείωση της πολυπλοκότητας του μοντέλου κάνει τη διάκριση μεταξύ βλαστητικής αναπαραγωγής και διασταύρωσης αλλά πραγματοποιείται σύμπτυξη σταδίων ανάλογα με το μέγεθος (πίνακας 2.5). Πιο συγκεκριμένα γίνεται ενοποίηση

- α) των μικρών φυτών μεγέθους Σ.Π.Φ.  $\leq 2\text{cm}$ , (ενοποίηση των σταδίων S1 και S2)
- β) των υποενήλικων ατόμων που έχουν προέλθει από διασταύρωση, μεγέθους  $2 < \Sigma.Π.Φ. \leq 10\text{cm}$  (ενοποίηση των σταδίων S3-S6)
- γ) των φυτών που ανθοφορούν (ενοποίηση των σταδίων F5-F7) και τέλος
- δ) των υποενήλικων άτομα που έχουν προέλθει από βλαστητική αναπαραγωγή μεγέθους  $2 < \Sigma.Π.Φ. \leq 10\text{cm}$  (ενοποίηση των σταδίων V3-V6)

Στο σχήμα 2.3 φαίνεται το νέο γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού. Ο αντίστοιχος πίνακας προβολής έχει διαστάσεις 6x6 και παρουσιάζεται στον πίνακα 2.6. Όπως και παραπάνω, υπάρχει η δέσμευση ότι για κάθε στήλη του πίνακα το άθροισμα των γραμμών 2 έως 4 δεν ξεπερνά τη μονάδα.

Πίνακας 2.6 Γενικός πίνακας προβολής 6x6 του πληθυσμού του είδους *Allium tricoccum* όπου φαίνονται οι θέσεις με τις πιθανές μεταβάσεις των σταδίων. Το κάθε στοιχείο  $a''_{ij}$  υποδηλώνει το ποσοστό των ατόμων του κάθε σταδίου j που μεταβαίνει σε ένα άλλο στάδιο i, και το γεγονός ότι έχει διαφοροποιηθεί από το αντίστοιχο στοιχείο του 15x15 πίνακα προβολής του θεωρητικού πληθυσμού.

$$A_6 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & a''_{14} & 0 & a''_{16} \\ a_{21} & a''_{22} & a''_{23} & 0 & a''_{25} & 0 \\ 0 & a''_{32} & a''_{33} & 0 & a''_{35} & 0 \\ 0 & 0 & a''_{43} & 0 & a''_{45} & 0 \\ 0 & a''_{52} & a''_{53} & a''_{54} & a''_{55} & a''_{56} \\ 0 & 0 & a''_{63} & a''_{64} & a''_{65} & a''_{66} \end{bmatrix}$$



Σχήμα 2.3 Γράφημα του κύκλου ζωής του φυτού *Allium tricoccum*. Ο πληθυσμός έχει διαιρεθεί σε 6 στάδια τα οποία προέκυψαν από την σύμπτυξη των κλάσεων ως εξής: **1**:σπόροι, **2**: μικρά φυτά μεγέθους Σ.Π.Φ.  $\leq 2\text{cm}$ , **3**: φυτά διασταύρωσης μεγέθους  $2 < \Sigma.Π.Φ. \leq 10\text{cm}$ , **4**: φυτά διασταύρωσης που ανθοφορούν, **5**: φυτά βλαστητικής αναπαραγωγής μεγέθους  $2 < \Sigma.Π.Φ. \leq 10\text{cm}$ , **6**: φυτά βλαστητικής αναπαραγωγής που ανθοφορούν

### 2.3 Μοντελοποίηση της περιβαλλοντικής στοχαστικότητας

Η περιβαλλοντική στοχαστικότητα μοντελοποιήθηκε με δύο τρόπους: επιλογή στοιχείου και επιλογή πίνακα. Στη μέθοδο επιλογής στοιχείων θεωρήθηκε ότι οι ζωτικοί ρυθμοί του πληθυσμιακού πίνακα ακολουθούν συγκεκριμένες κατανομές. Οι κατανομές που εξετάστηκαν ήταν:

- ο συνδυασμός της γάμμα  $\Gamma(\alpha, \beta)$  κατανομής και βήτα  $B(\gamma, \delta)$  κατανομής. Οι κατανομές αυτές έχουν προταθεί από αρκετούς ερευνητές διότι η βήτα κατανομή παίρνει εξ ορισμού τιμές στο διάστημα  $(0, 1)$  και για το λόγο αυτό καθίσταται κατάλληλη για την περιγραφή πιθανοτήτων μετάβασης από ένα στάδιο σε κάποιο άλλο. Όσο για την γάμμα κατανομή αυτή παίρνει μόνο θετικές τιμές και αρμόζει έτσι σε παραμέτρους γονιμότητας και παραμέτρους που εκφράζουν εισαγωγή νέων ατόμων από διαίρεση βολβού (Tallie et al., 1995 στο Caswell, 2001). Πρόκειται δηλαδή για στοιχεία του πίνακα που παίρνουν μη αρνητικές τιμές χωρίς περιορισμό.
- η κανονική κατανομή  $N(\mu, \sigma)$  που περιορίζεται μεταξύ 0 και 1 για τις πιθανότητες μετάβασης σε κάποιο άλλο στάδιο, ενώ λαμβάνει μόνο θετικές τιμές για παραμέτρους που δηλώνουν συνεισφορά νεαρών ατόμων στον πληθυσμό.

- Η τριγωνική κατανομή έχει προταθεί σε περιπτώσεις όπου τα δεδομένα είναι περιορισμένα και χρησιμοποιείται έτσι μια στοιχειώδης κατανομή. Τα ορίσματα της τριγωνικής κατανομής είναι η ελάχιστη, η μέγιστη και η επικρατούσα τιμή.

Στη μέθοδο επιλογής πινάκων χρησιμοποιήθηκαν αυτούσιοι πίνακες από τις δειγματοληψίες των 5, 10, 20 και 30 ετών για τη διατήρηση κάποιας συσχέτισης μεταξύ των στοιχείων του πίνακα. Η επιλογή των πινάκων έγινε τυχαία και με ίση πιθανότητα.

Σε κάθε χρονικό βήμα ο πίνακας σχηματιζόταν είτε με επιλογή των στοιχείων με βάση την προκαθορισμένη κατανομή είτε με την επιλογή ολόκληρου πίνακα και στη συνέχεια γινόταν ο πολλαπλασιασμός με το πληθυσμιακό διάνυσμα που περιείχε τις αφθονίες των σταδίων για να προκύψει το νέο πληθυσμιακό διάνυσμα της επόμενης χρονικής στιγμής μέσω της σχέσης (7). Η διαδικασία πολλαπλασιασμού συνεχιζόταν μέχρι να συμπληρωθεί περίοδος  $T$  ετών, για  $m$  προσομοιώσεις πληθυσμού.

#### 2.4 Περιορισμοί της επιβίωσης – Οι μέθοδοι “resample” και “rescale”

Η βιολογία του φυτού θέτει κάποιους περιορισμούς που πρέπει να ενσωματωθούν στο μοντέλο έτσι ώστε να συμπεριληφθεί ο αναγκαίος ρεαλισμός. Όταν η περιβαλλοντική στοχαστικότητα εφαρμόζεται μέσω των μεθόδων επιλογής στοιχείων πρέπει να εξεταστεί αν η συνολική επιβίωση του κάθε σταδίου είναι έως και 100%. Πιο αναλυτικά εφαρμόστηκαν δυο μέθοδοι περιορισμού της συνολικής βιωσιμότητας του κάθε σταδίου έως και 100%. Αν υποθεθεί ότι σε ένα στάδιο π.χ. στο στάδιο  $S_2$  υπάρχει ένας αριθμός ατόμων τη χρονική στιγμή  $t$ , τότε στο επόμενο χρονικό βήμα ένα ποσοστό αυτού του σταδίου θα μεταβεί σε άλλο στάδιο ενώ το υπόλοιπο ποσοστό θα πεθάνει. Αν σε κάποια περίπτωση παρατηρηθεί ότι ένα στάδιο έδωσε περισσότερα άτομα από αυτά που είχε, τότε αυτομάτως υποδηλώνεται ότι έγινε εισαγωγή ή παραγωγή νέων ατόμων στον πληθυσμό. Αυτό είναι εφικτό στην περίπτωση που γίνεται αναφορά σε παραμέτρους γονιμότητας, όπου ένα άτομο μπορεί να συνεισφέρει νέα άτομα μέσω της διασταύρωσης και παραγωγής σπόρων,

και στην περίπτωση όπου παρατηρείται διαίρεση του βολβού δίνοντας και πάλι νέα άτομα αλλά μέσω της βλαστητικής αναπαραγωγής.

Εφαρμόστηκαν δυο μέθοδοι περιορισμού της επιβίωσης του κάθε σταδίου έως και 100%, αυτό μαθηματικά γίνεται αν θέσουμε το άθροισμα της κάθε στήλης του πίνακα προβολής μικρότερη ή ίση της μονάδας (από το άθροισμα της στήλης θα εξαιρεθούν προφανώς τα στοιχεία που υποδηλώνουν παραγωγή νέων ατόμων από διασταύρωση ή από διαίρεση του φυτού).

Ο περιορισμός του αθροίσματος της στήλης έως και 1, επιτεύχθηκε μέσω επανεκλογής των στοιχείων της κάθε στήλης έτσι ώστε το άθροισμα να είναι μικρότερο της μονάδας. Αυτή είναι η μέθοδος επαναληπτικής δειγματοληψίας και στην οποία θα γίνεται αναφορά ως μέθοδος “resample”.

Με τη δεύτερη μέθοδο, στις συνιστώσες του αθροίσματος κάθε στήλης προστίθεται θνησιμότητα και έπειτα τα στοιχεία κανονικοποιούνται, έτσι ώστε να αθροίζονται στη μονάδα. Η θνησιμότητα στη συνέχεια παραβλέπεται και η στήλη έχει άθροισμα λιγότερο από 1. Η μέθοδος αυτή ορίζεται στο εξής σαν μέθοδος “rescale” (Kaye & Pyke, 2003).

## 2.5 Αναλύσεις

Τα αποτελέσματα του μοντέλου προέκυψαν από τέσσερις δειγματοληπτικές περιόδους με έναρξη τα έτη 200, 456, 600 και 789. Σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο πραγματοποιήθηκαν δειγματοληψίες διάρκειας πέντε, δέκα, είκοσι και τριάντα ετών. Για κάθε δειγματοληπτική περίοδο υπήρξαν 28 πειραματικές συνθήκες: **4**(διάρκεια) x **[3**(στοχ. μέθ. επιλ.στοιχείου) x **2**(μέθ. περ/σμού επιβ.)] + **1**(στοχ. μέθ. επιλογής πίνακων)]. Επιπλέον για κάθε πειραματική συνθήκη δημιουργήθηκαν 30 προσομοιωμένοι πληθυσμοί.

Στην περίπτωση των μοντέλων με τα μειωμένα στάδια οι πειραματικές συνθήκες για κάθε δειγματοληπτική περίοδο είναι 12: **4**(διάρκεια) x **3**(μέθ. επιλογής. στοιχείου).

Για κάθε δειγματοληπτική περίοδο και για κάθε πειραματική συνθήκη εκτιμήθηκε ο στοχαστικός ρυθμός αύξησης  $\log\lambda_s$  (σχέση 10) και το 95 %διάστημα εμπιστοσύνης (σχέση 11). Επιπλέον για τους πληθυσμούς με αρνητικό  $\log\lambda_s$

υπολογίστηκε ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης και ο μέσος χρόνος εξαφάνισης  $T_{50}$ , (ο χρόνος μέσα στον οποίο εξαφανίζονται οι μισοί προσομοιωμένοι πληθυσμοί).

Για να ελεγχθούν οι σχετικές επιδράσεις των διαφόρων μεθόδων υπολογίστηκαν οι σχετικές διαφορές των  $\lambda_s$  μεταξύ του θεωρητικού αρχικού πληθυσμού και του πειραματικού πληθυσμού από τη σχέση:  $(\lambda_{\text{πειραματικό}} - \lambda_{\text{θεωρητικό}}) / \lambda_{\text{θεωρητικό}}$ . Το μέγεθος αυτό εκφράζει την υπερεκτίμηση ή την υποεκτίμηση των πειραματικών  $\lambda_s$  που προέκυψαν από τις προσομοιώσεις σε σχέση με το θεωρητικό  $\lambda_s$ . Στη συνέχεια υπολογίστηκε η μέση σχετική διαφορά από τους 30 προσομοιωμένους πληθυσμούς.

Θα πρέπει επιπλέον να ελεγχθεί αν οι εκτιμώμενοι ζωτικοί ρυθμοί είναι κοντά στους θεωρητικούς. Επειδή οι ρυθμοί αυτοί είναι στοιχεία ενός πίνακα, απαιτείται ένα μέτρο απόστασης στο χώρο των πινάκων. Αυτό το μέτρο δίνεται από τις νόρμες πινάκων. Στην παρούσα εργασία θα χρησιμοποιηθεί η Frobenius νόρμα που ορίζεται ως εξής:

$$P A P = \sqrt{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n |a_{ij}|^2} \quad (14)$$

όπου  $A$  είναι ένας  $m \times n$  πίνακας.

Για να ελεγχθεί αν η προσαρμογή στα δεδομένα είναι καλή, και κατά συνέπεια τα αποτελέσματα αξιόπιστα, υπολογίστηκαν οι σχετικές αποστάσεις των πινάκων με βάση τη σχέση:

$$\frac{\|\overline{A_0} - \overline{A}\|}{\|\overline{A_0}\|} \quad (15)$$

όπου  $\overline{A_0}$  είναι πίνακας του οποίου τα στοιχεία είναι η μέση τιμή των αντίστοιχων στοιχείων της ακολουθίας των πινάκων που δημιούργησαν τον αρχικό θεωρητικό πληθυσμό και  $\overline{A}$  είναι ο αντίστοιχος πίνακας για τους πειραματικούς πληθυσμούς.

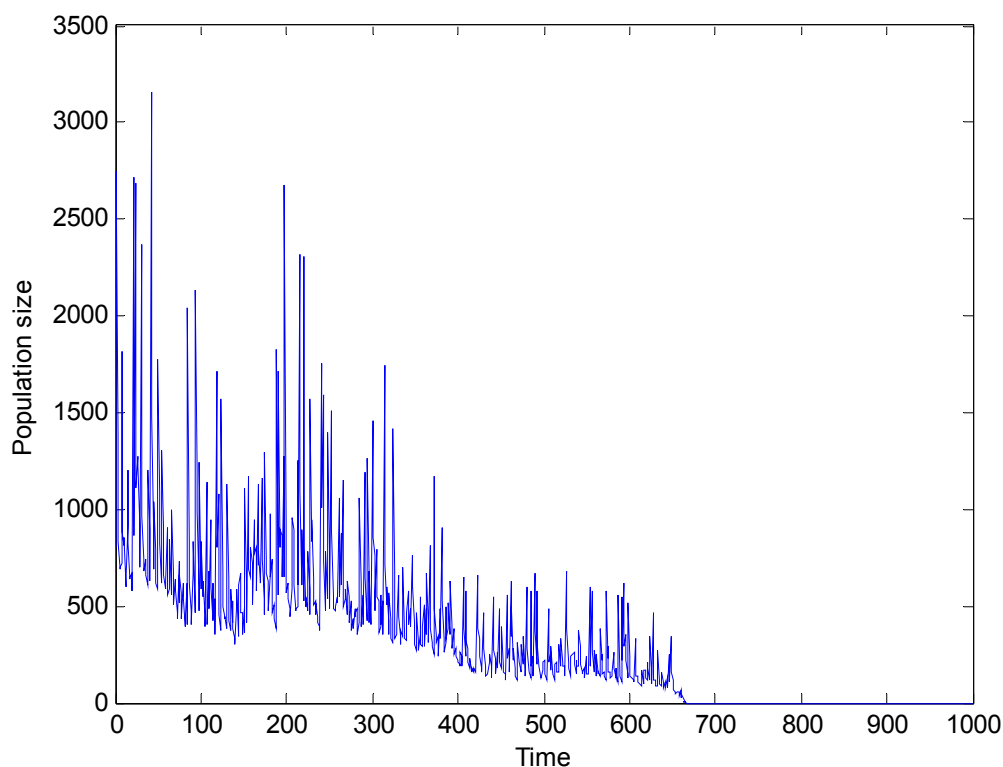


### 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης για τον πρώτο θεωρητικό πληθυσμό (original population – orpop) από τον οποίο θα γίνουν οι δειγματοληψίες και οι μετέπειτα συγκρίσεις πληθυσμών προέκυψε ίσος με  $\log\lambda_s = 0.0798 \pm 0.0345$  ( $\pm 95\%$  Δ.Ε.) ή απολογαριθμοποιώντας  $\lambda_s = 1.083$  με 95% διάστημα εμπιστοσύνης (1.0463 – 1.0868).

Σε επόμενη φάση, τα στοιχεία των πινάκων που έδωσαν τον πρώτο θεωρητικό πληθυσμό (orpop) μειώνονται κατά 7.7% έτσι ώστε ο πληθυσμός που προκύπτει να φθίνει με αργό ρυθμό (decreased original population - dorpop). Ο νέος ρυθμός ανάπτυξης είναι  $\log\lambda_s = -0.0087 \pm 0.0421$  ( $\pm 95\%$  Δ.Ε.) ή απολογαριθμοποιώντας  $\lambda_s = 0,9913$  με 95% διάστημα εμπιστοσύνης (0.9588 - 1.0430). Ο πληθυσμός εξαφανίζεται σε 666 χρόνια.

Η περίπτωση αυτή εξετάζεται για να διαπιστωθεί αν τα αποτελέσματα του μοντέλου δίνουν αισιόδοξες προβλέψεις τη στιγμή που είναι γνωστό εκ των προτέρων ότι ο πληθυσμός τείνει προς εξαφάνιση. Αρχικά παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για τον πληθυσμό που φθίνει (σχήμα 3.1) και στη συνέχεια για τον πληθυσμό που αυξάνεται.



Σχήμα 3.1 Η δυναμική ενός πληθυσμού που φθίνει με  $\log\lambda_s = -0.0087 \pm 0.0421$ .

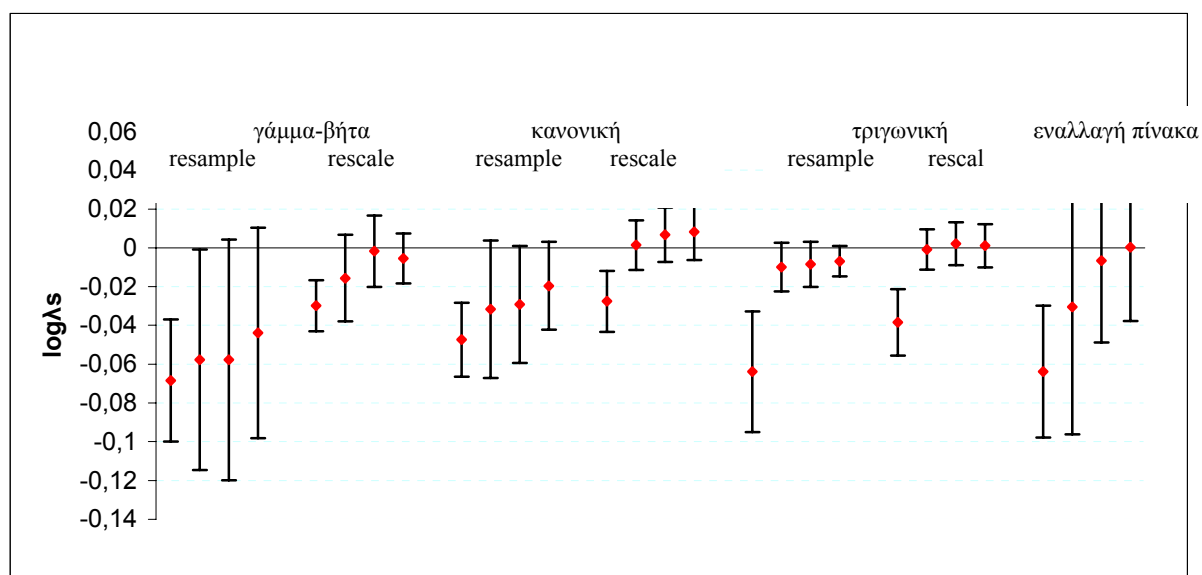
### 3.1 Μελέτη του μοντέλου για έναν πληθυσμό που τείνει προς εξαφάνιση.

#### 3.1.1 Πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων

##### *Διάρκεια δειγματοληψίας*

Για να διερευνηθεί κατά πόσο η διάρκεια δειγματοληψίας επηρεάζει τα αποτελέσματα του μοντέλου συγκρίθηκαν τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης των τιμών  $\log\lambda_s$  που έχουν προκύψει από τις προσομοιώσεις για κάθε συνδυασμό στοχαστικής μεθόδου και μεθόδου περιορισμού της συνολικής επιβίωσης του σταδίου έως και 100% καθώς και για τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα. Δηλαδή όπου παρατηρείται αλληλοεπικάλυψη των διαστημάτων εμπιστοσύνης για την κάθε πειραματική συνθήκη, συμπεραίνεται ότι έχει επιτευχθεί σύγκλιση των τιμών  $\log\lambda_s$ . Χρησιμοποιήθηκαν 3 διαφορετικά έτη έναρξης (έτος 200, έτος 456 και έτος 600).

Ο πίνακας 3.1 δίνει τις εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης  $\log\lambda_s$  για κάθε πειραματική συνθήκη προσομοίωσης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων καθώς και το αντίστοιχο 95% διάστημα εμπιστοσύνης. Ενδεικτικά, στο σχήμα 3.2 παρουσιάζεται γραφικά η περίπτωση της περιόδου δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.



Σχήμα 3.2 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε στοχαστική μέθοδο. Τα αποτελέσματα αφορούν το πλήρες μοντέλο και τον πληθυσμό που φθίνει.

Πίνακας 3.1 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διαρκείες, για τρία διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας, για δυο μεθόδους περιορισμού της συνολικής επιβίωσης σταδίου έως και 100% (resample και rescale) και για τις 4 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής πίνακα, μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική και την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων.

		δειγματοληψία									
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής			
		$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$		
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200											
	γάμμα-βήτα	resample	-0,0684	0,0315	-0,0577	0,0569	-0,0578	0,0621	-0,0439	0,0542	
		rescale	-0,0299	0,0132	-0,0156	0,0223	-0,0017	0,0184	-0,0055	0,0129	
	κανονική	resample	-0,0474	0,0191	-0,0317	0,0354	-0,0292	0,0301	-0,0196	0,0227	
		rescale	-0,0276	0,0157	0,0014	0,0128	0,0068	0,0140	0,0082	0,0144	
	τριγωνική	resample	-0,0639	0,0311	-0,0099	0,0125	-0,0085	0,0116	-0,0069	0,0078	
		rescale	-0,0384	0,0171	-0,0008	0,0104	0,0021	0,0111	0,0011	0,0111	
	επιλογή πίνακα		-0,0638	0,0340	-0,0305	0,0656	-0,0066	0,0423	0,0003	0,0381	
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456											
Στοχαστικές μέθοδοι	γάμμα-βήτα	resample	-0,0593	0,0681	-0,0602	0,0622	-0,0497	0,0649	-0,0492	0,0582	
		rescale	-0,0356	0,0479	0,0017	0,0191	0,004	0,0212	0,0065	0,0196	
	κανονική	resample	-0,0306	0,0389	-0,027	0,0327	-0,0147	0,0201	-0,0182	0,0214	
		rescale	0,0186	0,0155	0,0117	0,0151	0,0147	0,0144	0,0115	0,0150	
	τριγωνική	resample	0,0093	0,0106	-0,0126	0,0144	0,0052	0,0096	0,0072	0,0096	
		rescale	0,0060	0,0109	-0,0011	0,0113	0,0025	0,0095	0,0020	0,0094	
		επιλογή πίνακα		0,0141	0,0427	0,0061	0,0403	0,0095	0,0390	0,0068	0,0404
	Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600										
		γάμμα-βήτα	resample	-0,0506	0,0231	-0,0454	0,0444	-0,0545	0,0498	-0,0306	0,0393
			rescale	-0,0208	0,0119	-0,0118	0,0159	-0,0092	0,0203	0,0020	0,0191
	κανονική	resample	-0,0567	0,0330	-0,0267	0,0279	-0,0314	0,0344	-0,0159	0,0241	
		rescale	-0,0148	0,0108	0,0011	0,0128	0,0037	0,0129	0,0110	0,0134	
	τριγωνική	resample	-0,0417	0,0221	-0,0067	0,0103	0,0048	0,0099	0,0059	0,0087	
		rescale	-0,0418	0,0232	0,0032	0,0113	-0,0001	0,0090	0,0030	0,0095	
	επιλογή πίνακα		-0,0369	0,0381	-0,0142	0,0538	-0,0065	0,0222	0,0059	0,0356	

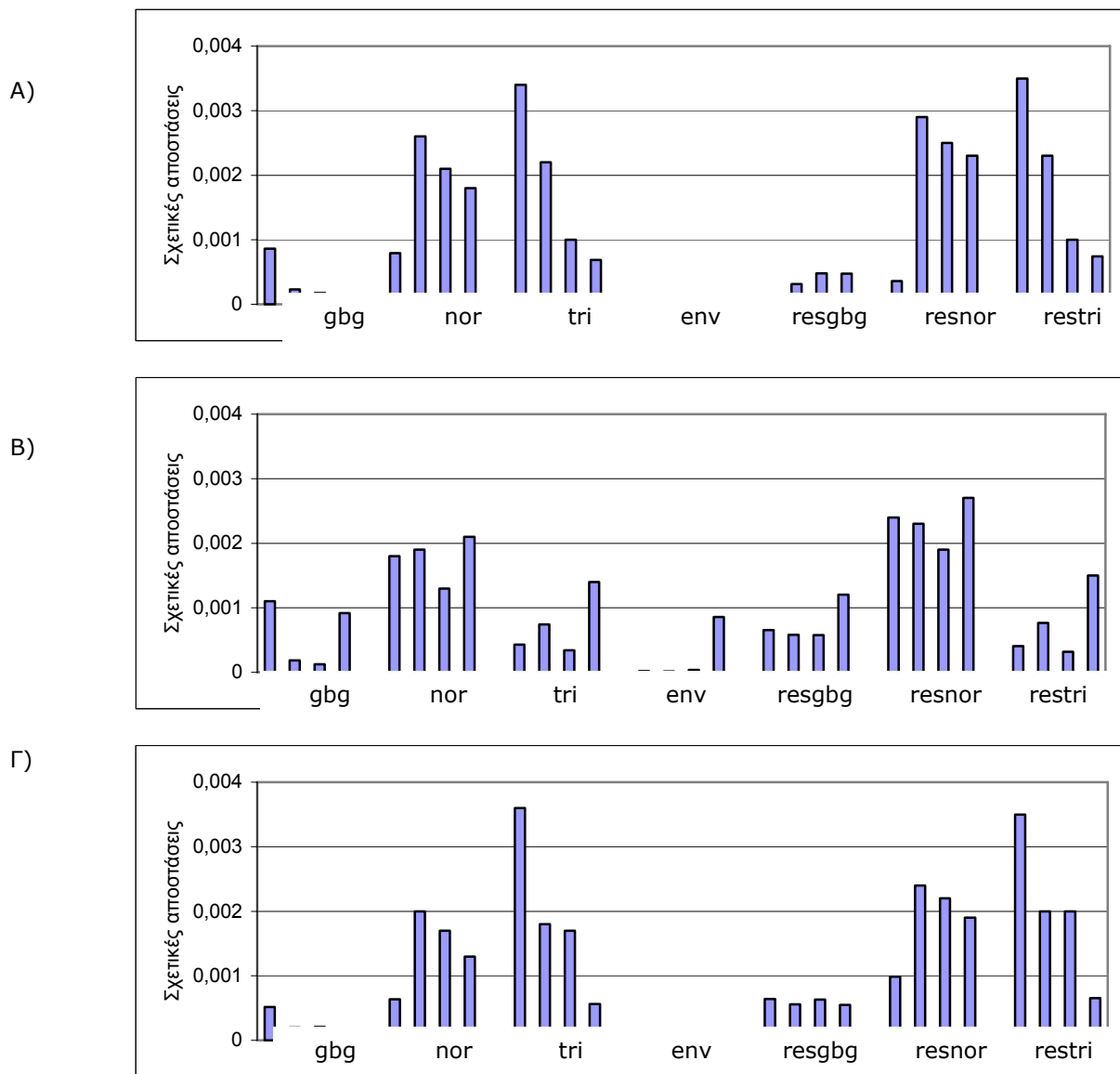
Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι η εκτίμηση του  $\log\lambda_s$  έχει την τάση να αυξάνεται όσο μεγαλώνει η διάρκεια της δειγματοληψίας. Από τα δέκα έτη δειγματοληψίας και άνω, παρατηρείται μείωση του εύρους του διαστήματος εμπιστοσύνης όσο αυξάνεται η διάρκεια δειγματοληψίας και φαίνεται μια επικάλυψη των διαστημάτων εμπιστοσύνης και σε ορισμένες περιπτώσεις το διάστημα εμπιστοσύνης που

προκύπτει από τα 30 έτη δειγματοληψίας εμπεριέχεται σ' αυτό των 10 και 20 ετών. Στις περισσότερες περιπτώσεις τόσο η εκτίμηση όσο και το 95% δ.ε. που προκύπτει από τα 5 χρόνια δειγματοληψίας ανεξάρτητα της μεθόδου που χρησιμοποιείται διαφέρει από τα άλλα (10, 20 και 30 ετών).

### *Έλεγχος καλής προσαρμογής*

Όπως φαίνεται από το σχήμα 3.3 οι αποστάσεις μεταξύ των πραγματικών και παρατηρούμενων πινάκων είναι πολύ μεταβλητές για τα 5 χρόνια δειγματοληψίας και για τις τρεις περιόδους δειγματοληψίας. Το έτος έναρξης δειγματοληψίας λοιπόν φαίνεται να επηρεάζει τα αποτελέσματα της πενταετούς δειγματοληψίας κάτι που μπορεί να αποδοθεί στο γεγονός ότι ένα δείγμα 5 ετών δεν είναι αντιπροσωπευτικό του πληθυσμού.

Κάτι άλλο που παρατηρείται είναι ότι όσο αυξάνεται η διάρκεια δειγματοληψίας τόσο μειώνονται οι αποστάσεις με εξαίρεση τα 30 έτη δειγματοληψίας για την περίοδο με έτος έναρξης 456 (σχήμα 3.3B) όπου φαίνεται ότι η τριακονταετής δειγματοληψία επιδρά καταλυτικά στη περίπτωση αυτή οδηγώντας σε μεγάλη απόσταση των εκτιμώμενων από τις θεωρητικές τιμές των πινάκων. Οι μικρότερες σχετικές αποστάσεις αφορούν τη γάμμα-βήτα κατανομή και τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα. Επίσης η τριγωνική κατανομή φαίνεται ότι επηρεάζεται από το πότε ξεκίνησε η συλλογή των δεδομένων.

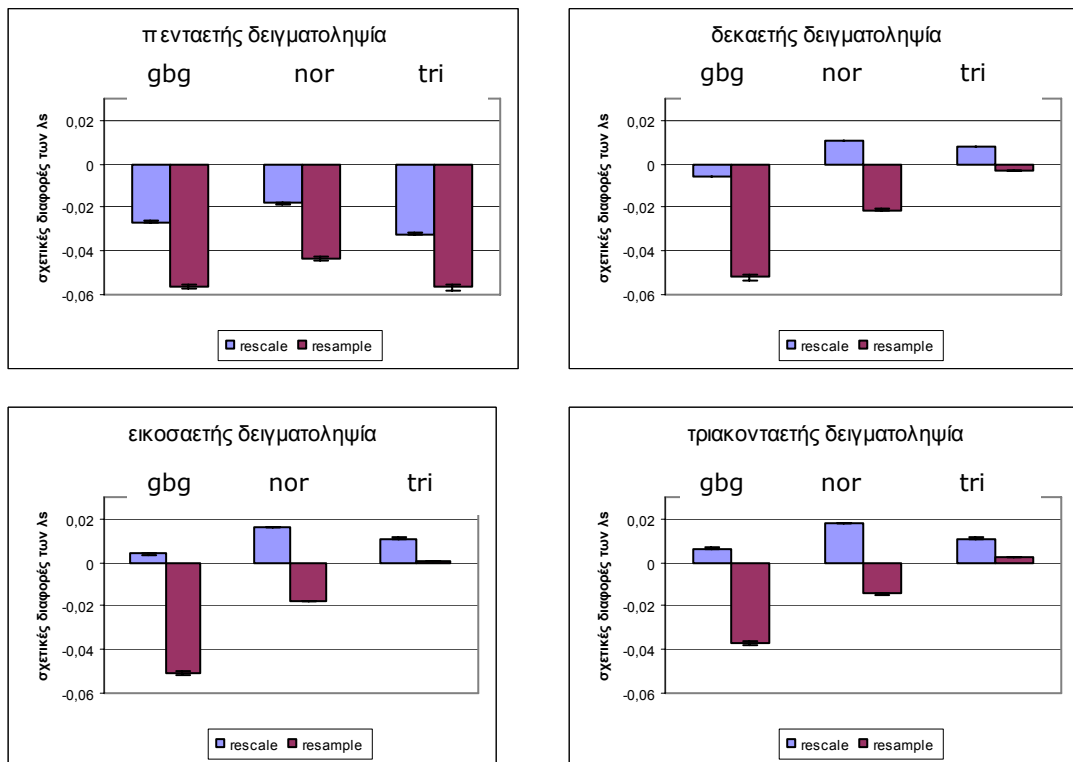


Σχήμα 3.3 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για διάρκειες δειγματοληψίας 5, 10, 20 και 30 ετών για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (rescale), nor: κανονική κατανομή (rescale), tri: τριγωνική κατανομή (rescale), env: επιλογή ολόκληρου πίνακα, resgbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (resample), resnor: κανονική κατανομή (resample) και restri: τριγωνική κατανομή (resample). Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που φθίνει. Α) έτος έναρξης 200, Β) έτος έναρξης 456 και Γ) έτος έναρξης 600.

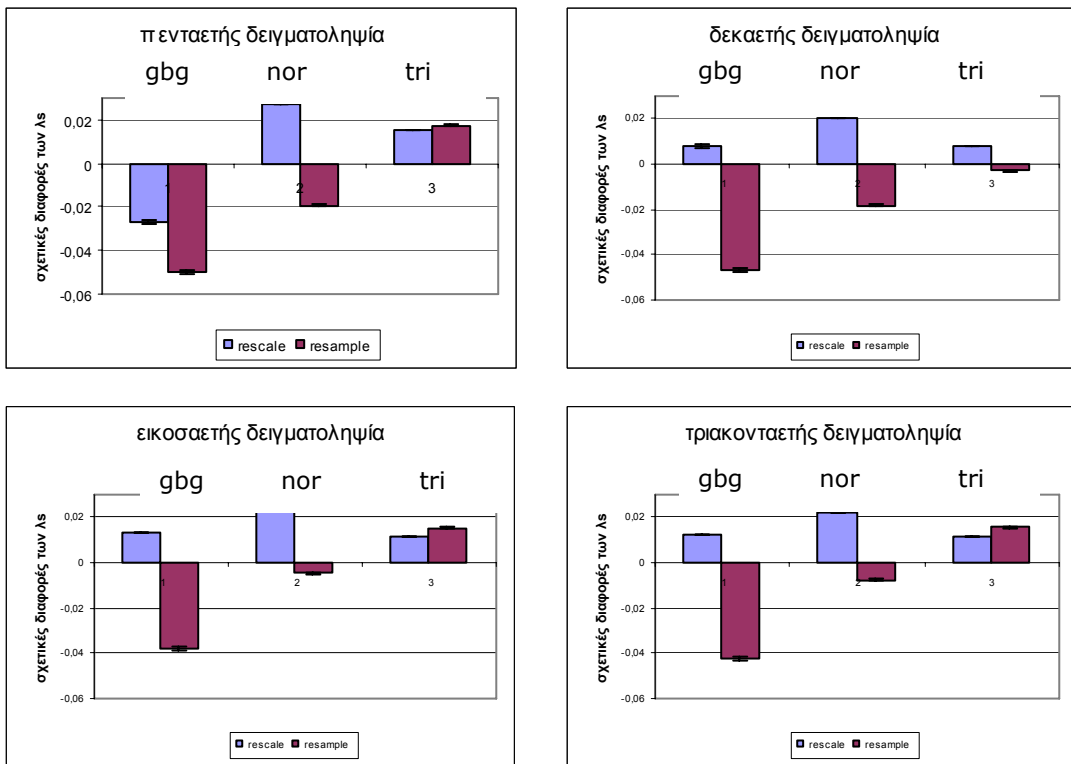
### Μέθοδοι περιορισμού συνολικής επιβίωσης σταδίου *resample* και *rescale*

Από τον πίνακα 3.1 προκύπτει ότι η μέθοδος *resample* δίνει γενικά χαμηλότερες τιμές για το  $\log \lambda_s$  σε σχέση με αυτές της μεθόδου *rescale* για όλα τα έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις στοχαστικές μεθόδους γάμμα-βήτα κατανομής και κανονικής κατανομής. Επιπλέον το 95% διάστημα εμπιστοσύνης φαίνεται να είναι πιο μικρό για τη *rescale* (σχήμα 3.2). Η στοχαστική μέθοδος της τριγωνικής κατανομής φαίνεται να μην επηρεάζεται από τη μέθοδο περιορισμού.

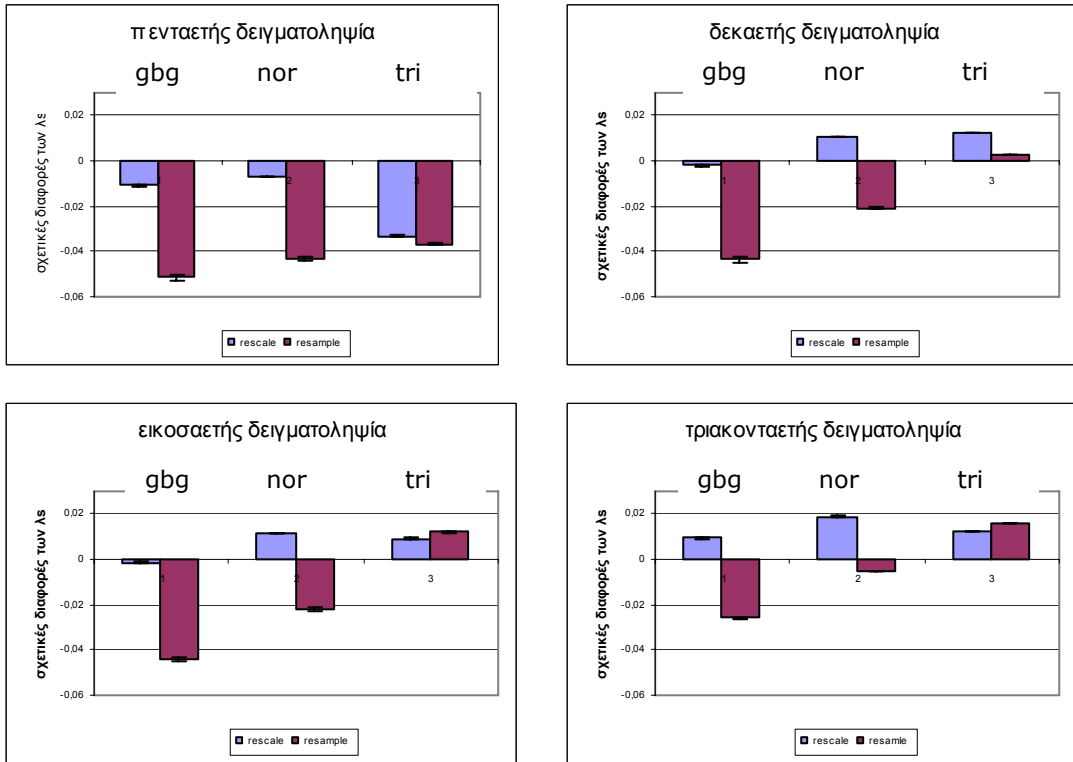
Όπως φαίνεται στο σχήμα 3.4, 3.5 και 3.6 για τις τρεις περιόδους δειγματοληψίας με έτος έναρξης 200, 456 και 600, η μέθοδος *resample* υποεκτιμά το στοχαστικό ρυθμό αύξησης σε όλες τις περιπτώσεις εκτός της τριγωνικής κατανομής ενώ η *rescale* τείνει να τον υπερεκτιμά, όμως οι σχετικές διαφορές της *rescale* είναι μικρότερες.



Σχήμα 3.4 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 200 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που φθίνει.



Σχήμα 3.5 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. επ.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 456 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που φθίνει.



Σχήμα 3.6 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 600 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που φθίνει.

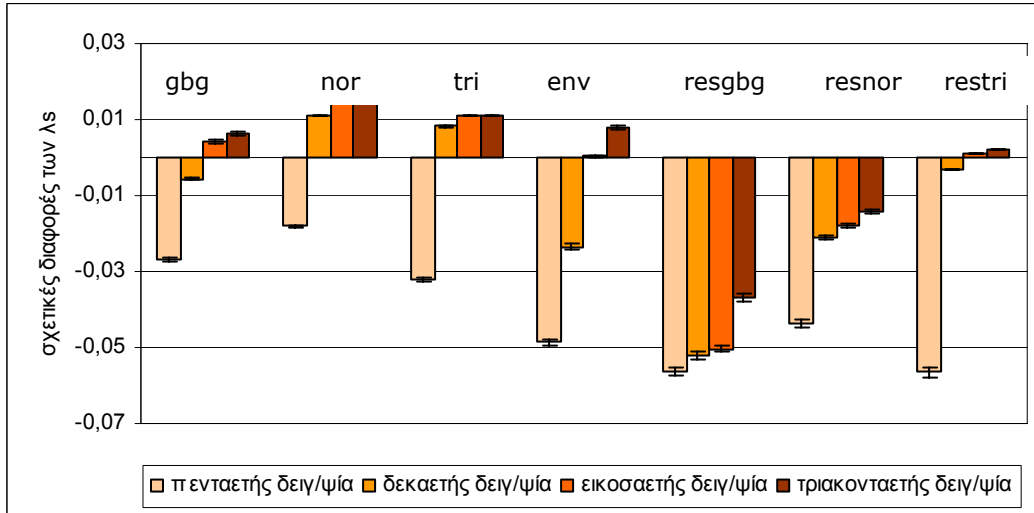


### *Μέθοδοι εισαγωγής στοχαστικότητας*

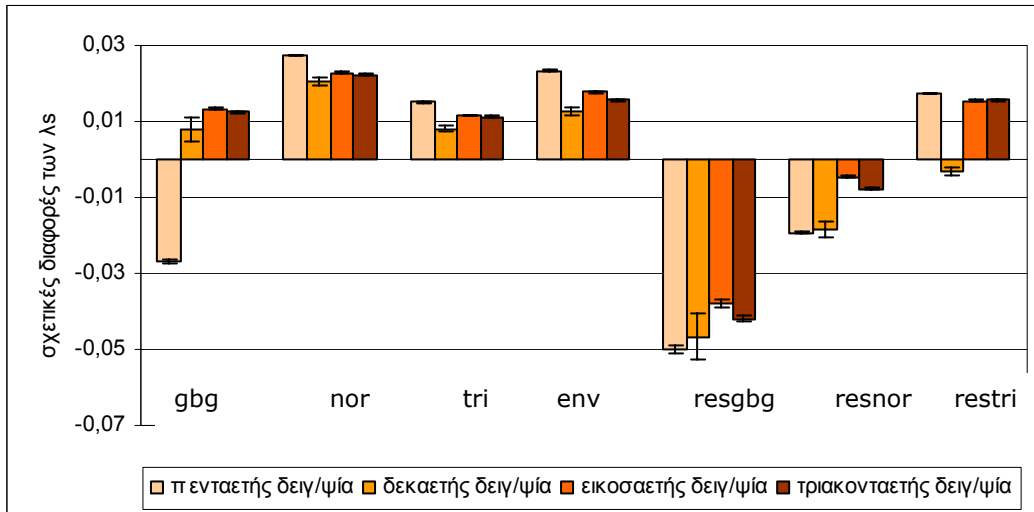
Για να εξεταστεί αν υπάρχουν διαφορές στις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν, υπολογίστηκαν οι μέσες σχετικές διαφορές των  $\lambda_s$  των προσομοιωμένων πληθυσμών σε σχέση με του θεωρητικού. Στο σχήμα 3.7 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα των τριών διαφορετικών περιόδων δειγματοληψίας με έτη έναρξης δειγματοληψίας το 200 (σχήμα 3.7A), το 456 (σχήμα 3.7B) και το 600 (σχήμα 3.7Γ). Αυτό που παρατηρείται είναι ότι η γάμμα-βήτα κατανομή σε συνδυασμό με τη resample δίνει συστηματικά την μεγαλύτερη υποεκτίμηση, ενώ σε συνδυασμό με την rescale δίνει μικρή υπερεκτίμηση. Η μέθοδος της κανονικής κατανομής σε συνδυασμό με τη resample δίνει επίσης υποεκτίμηση ενώ αντίθετα δίνει υπερεκτίμηση όταν χρησιμοποιείται με τη rescale. Η τριγωνική γενικά υπερεκτιμά. Ακανόνιστη συμπεριφορά εκδηλώνει η στοχαστική μέθοδος με επιλογή πίνακα και φαίνεται να επηρεάζεται από το έτος έναρξης της δειγματοληψίας.

Η πενταετής δειγματοληψία εξαιρείται από τις συγκρίσεις γιατί όπως φαίνεται και από τους ελέγχους καλής προσαρμογής (σχήμα 3.3) δίνει την πιο “κακή” προσαρμογή.

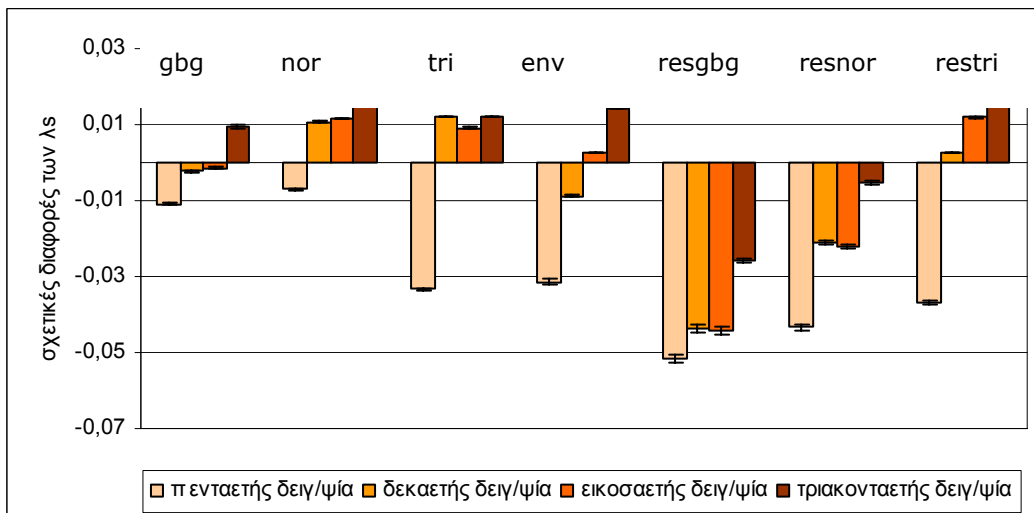
A)



B)



Γ)



Σχήμα 3.7 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (rescale), nor: κανονική κατανομή (rescale), tri: τριγωνική κατανομή (rescale), env: επιλογή ολόκληρου πίνακα, resgbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (resample), resnor: κανονική κατανομή (resample) και restri: τριγωνική κατανομή (resample). Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που φθίνει. A) έτος έναρξης 200, B) έτος έναρξης 456 και Γ) έτος έναρξης 600.

Πίνακας 3.2 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διάρκειες, για τρία διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις 3 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική, την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 6 σταδίων και τον πληθυσμό που φθίνει.

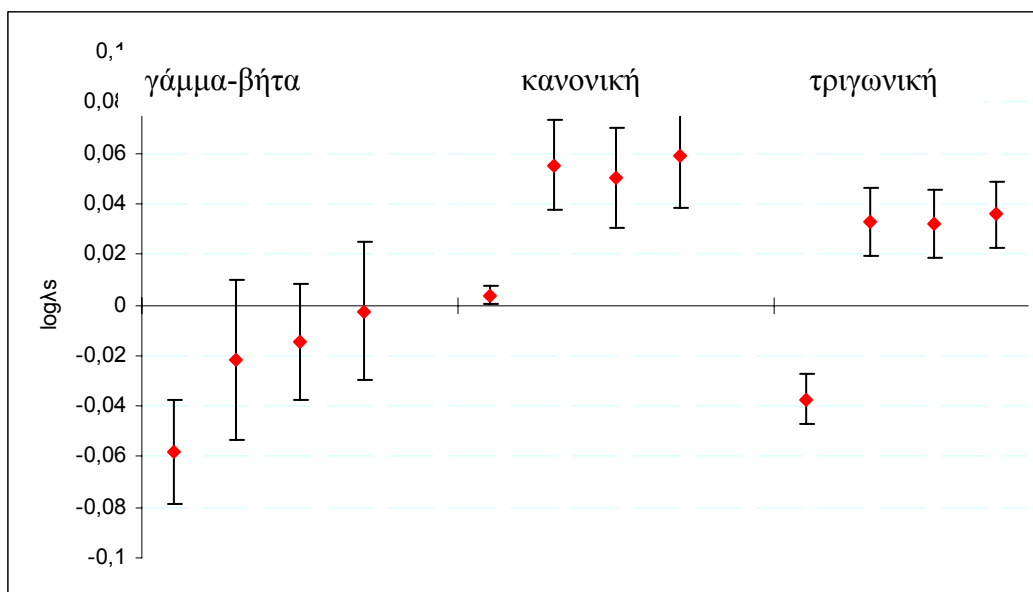
		δειγματοληψία								
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής		
		$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	
<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200</b>										
στοχαστική μέθοδος	γάμμα-βήτα	-0,0581	0,0205	-0,0214	0,0316	-0,0146	0,0228	-0,0024	0,0276	
	κανονική	0,0038	0,0035	0,0553	0,0178	0,0501	0,0198	0,0588	0,0201	
	τριγωνική	-0,0373	0,0099	0,0328	0,0135	0,0322	0,0134	0,0356	0,0134	
	<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456</b>									
	γάμμα-βήτα	-0,0065	0,0103	-0,0208	0,0385	-0,0065	0,0216	0,0012	0,0294	
	κανονική	0,0493	0,0251	0,0379	0,0232	0,0681	0,0226	0,0613	0,0223	
	τριγωνική	0,0270	0,0118	0,0111	0,0120	0,0270	0,0119	0,0351	0,0119	
	<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600</b>									
	γάμμα-βήτα	-0,0343	0,0200	-0,0112	0,0209	-0,0074	0,0183	0,0059	0,0278	
κανονική	0,0040	0,0096	0,0554	0,0184	0,0578	0,0192	0,0741	0,0213		
τριγωνική	-0,0347	0,0167	0,0389	0,0130	0,047	0,0116	0,0527	0,0119		

### 3.1.2 Απλοποιημένα μοντέλα των 6 και 8 σταδίων

#### *Διάρκεια δειγματοληψίας*

Πριν ακολουθήσουν οι έλεγχοι για τα μοντέλα με τα μειωμένα στάδια θα ήταν σωστό να ελεγχθεί αν τα χρόνια δειγματοληψίας επηρεάζουν τα αποτελέσματα των μοντέλων αυτών, έτσι ώστε κάθε περίοδος δειγματοληψίας να εξετάζεται ξεχωριστά στις αναλύσεις που ακολουθούν. Έτσι εφαρμόστηκε και πάλι η σύγκριση των 95% δ. ε. των τιμών του  $\log\lambda_s$  για κάθε στοχαστική μέθοδο, που προέκυψαν από προσομοίωση μετά από δειγματοληψία 5, 10, 20 και 30 ετών από τον θεωρητικό πληθυσμό. Στην ανάλυση των αποτελεσμάτων των μοντέλων με μειωμένα στάδια εξαιρέθηκε η μέθοδος περιορισμού resample γιατί τα πρώτα αποτελέσματα για το πλήρες μοντέλο έδειξαν ότι η μέθοδος αυτή δίνει γενικά μεγάλες αποκλίσεις από το θεωρητικό  $\lambda_s$ .

Παρουσιάζονται οι συγκεντρωτικοί πίνακες 3.2 και 3.3 με τις εκτιμήσεις του  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για το μοντέλο των 6 και 8

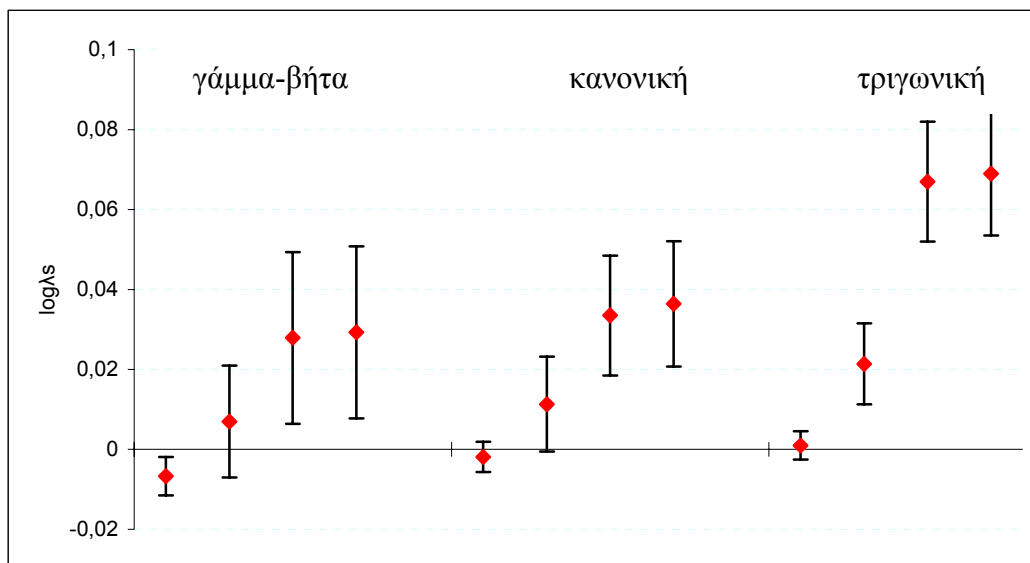


Σχήμα 3.8 Εκτίμηση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε στοχαστική μέθοδο. Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 6 σταδίων και τον πληθυσμό που φθίνει.

σταδίων αντίστοιχα. Ενδεικτικά στα σχήματα 3.8 και 3.9 παρουσιάζονται τα αντίστοιχα αποτελέσματα για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

Πίνακας 3.3 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διάρκειες, για τρία διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις 3 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική, την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 8 σταδίων και τον πληθυσμό που φθίνει.

	δειγματοληψία							
	πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής	
	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200								
γάμμα-βήτα	-0,0067	0,0048	0,0070	0,0140	0,0279	0,0215	0,0293	0,0215
κανονική	-0,0019	0,0038	0,0113	0,0119	0,0335	0,0150	0,0364	0,0157
τριγωνική	0,0010	0,0036	0,0214	0,0101	0,0670	0,0150	0,0690	0,0155
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456								
γάμμα-βήτα	0,0593	0,0313	0,0256	0,0302	0,0354	0,0265	0,0374	0,0265
κανονική	0,0595	0,0191	0,0268	0,0179	0,0383	0,0172	0,0438	0,0174
τριγωνική	0,0735	0,0150	0,0507	0,0158	0,0585	0,0141	0,0632	0,0151
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600								
γάμμα-βήτα	0,0189	0,0049	0,0199	0,0163	0,0232	0,0157	0,0215	0,0209
κανονική	0,0182	0,0044	0,027	0,0131	0,0275	0,0125	0,0295	0,0144
τριγωνική	0,0242	0,0031	0,034	0,0124	0,0443	0,0118	0,0514	0,0149

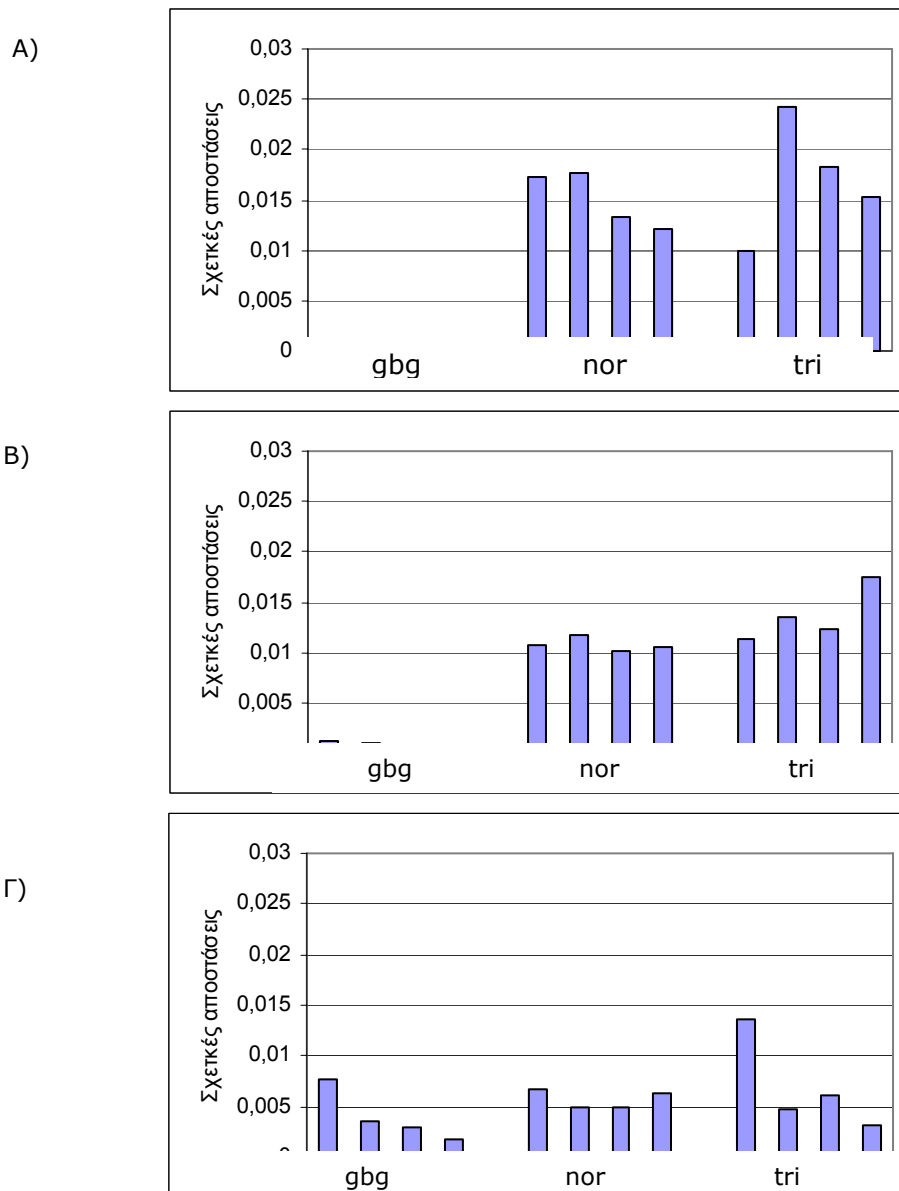


Σχήμα 3.9 Εκτίμηση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε στοχαστική μέθοδο. Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 8 σταδίων και τον πληθυσμό που φθίνει.

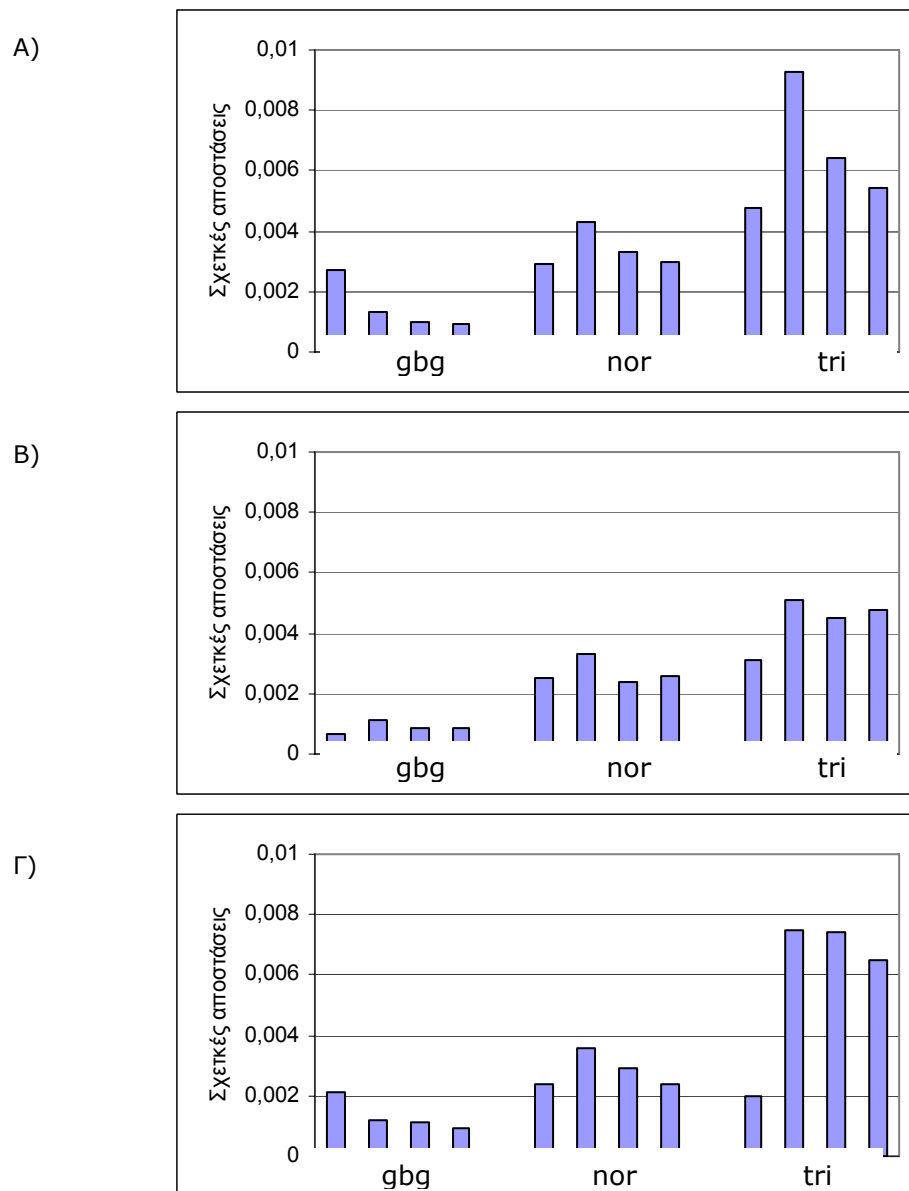
Τα αποτελέσματα που προκύπτουν από τα μοντέλα με μειωμένα στάδια είναι ανάλογα με αυτά του πλήρους μοντέλου των 15 σταδίων. Η εκτίμηση του  $\log\lambda_s$  έχει γενικά την τάση να αυξάνεται όσο αυξάνεται η διάρκεια της δειγματοληψίας. Για το μοντέλο των 6 σταδίων παρατηρείται μια αλληλοεπικάλυψη στα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω (σχήμα 3.8), ενώ για το μοντέλο των 8 σταδίων η σύγκλιση επιτυγχάνεται από τα 20 έτη δειγματοληψίας και πάνω (σχήμα 3.9).

### *Έλεγχος καλής προσαρμογής*

Παρατηρείται ότι για τα 5 χρόνια δειγματοληψίας τόσο η τιμή όσο και το εύρος των τιμών των σχετικών αποστάσεων είναι μεγαλύτερα από αυτά των υπόλοιπων ετών σε όλες τις περιπτώσεις πράγμα που υποδεικνύει ότι οι αποστάσεις μεταξύ των πραγματικών και των παρατηρούμενων είναι μεγαλύτερες. Για λόγους ευκρίνειας παρουσιάζονται οι νόρμες του κάθε μοντέλου ξεχωριστά στα σχήματα 3.10 και 3.11. Αυτό που μπορεί κανείς να διακρίνει είναι ότι η χρήση της γάμμα-βήτα κατανομής δίνει ικανοποιητικές τιμές σε όλες τις περιπτώσεις ανεξάρτητα από το μοντέλο που χρησιμοποιείται.



Σχήμα 3.10 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για το μοντέλο των 6 σταδίων για τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας (5, 10, 20 και 30 έτη) όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομή, nor: κανονική κατανομή, tri: τριγωνική κατανομή. Α) έτος έναρξης δειγματοληψίας 200, Β) έτος έναρξης δειγματοληψίας 456 και Γ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 600. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που φθίνει.



Σχήμα 3.11 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για το μοντέλο των 8 σταδίων για τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας (5, 10, 20 και 30 έτη) όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή, tri: τριγωνική. Α) έτος έναρξης δειγματοληψίας 200, Β) έτος έναρξης δειγματοληψίας 456 και Γ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 600. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που φθίνει.

### 3.1.3 Σύγκριση των μοντέλων

Για τις διάφορες περιόδους δειγματοληψίας δεδομένων από το θεωρητικό πληθυσμό και για τα τρία μοντέλα των 6, 8 και 15 σταδίων, υπολογίστηκε η σχετική διαφορά ( $\lambda_{\text{πειραματικό}} - \lambda_{\text{θεωρητικό}} / \lambda_{\text{θεωρητικό}}$ ) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  υπό τις τρεις στοχαστικές μεθόδους: τον συνδυασμό της γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική κατανομή και την τριγωνική κατανομή. Το μέγεθος αυτό υποδηλώνει την υποεκτίμηση ή την υπερεκτίμηση σε σχέση με το αρχικό  $\lambda_s$ .

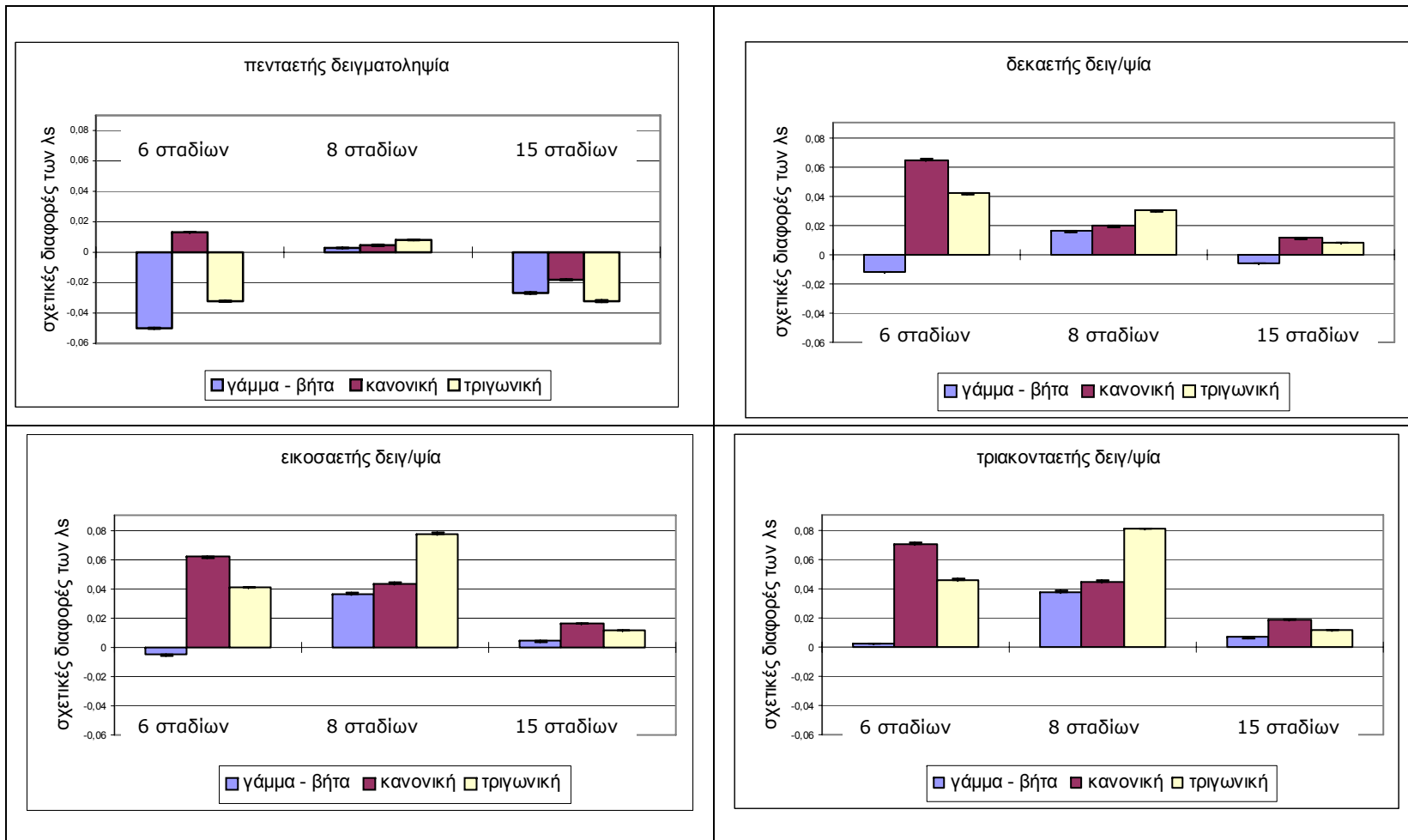
Από τα σχήματα 3.12 και 3.13 και 3.14 προκύπτει ότι το πρότυπο των κατανομών σταθεροποιείται από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω. Τα μοντέλα έδειξαν μια υπερεκτίμηση του  $\lambda_s$ .

Το μοντέλο των 8 σταδίων έδειξε μια καθολική υπερεκτίμηση. Το ίδιο και το μοντέλο των 6 σταδίων με εξαίρεση όμως το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής. Όταν γινόταν χρήση της συγκεκριμένης κατανομής τότε το μοντέλο έδινε αποκλίσεις κοντά στο μηδέν. Παρόμοιες μικρές αποκλίσεις παρείχε το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων.

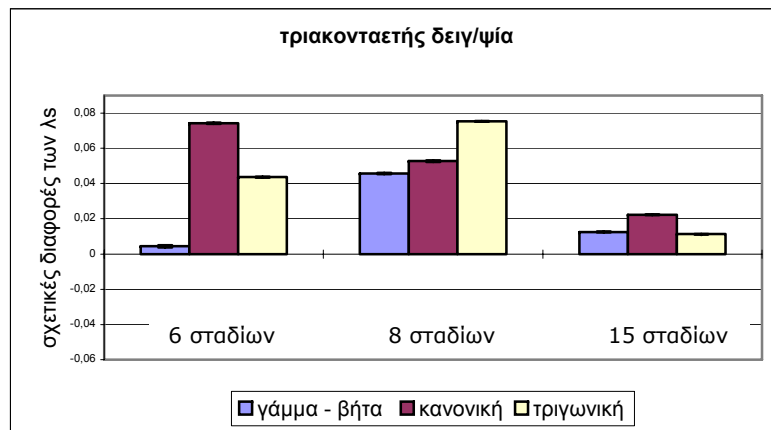
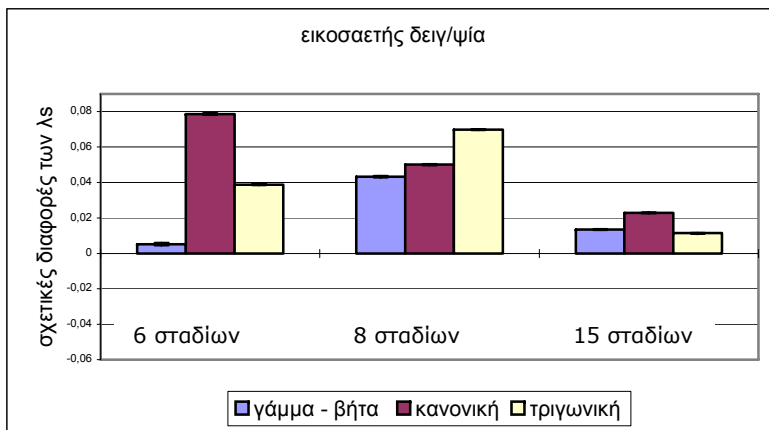
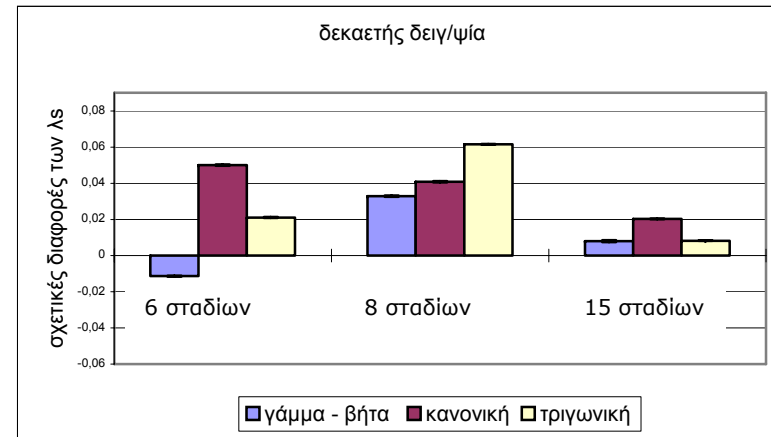
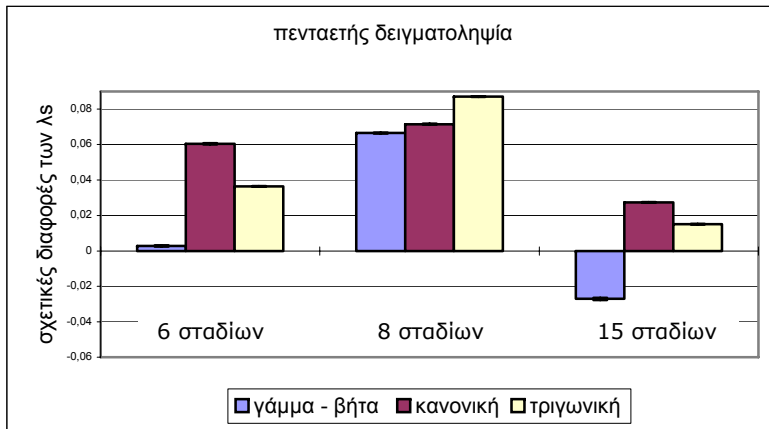
Η στοχαστική μέθοδος της γάμμα-βήτα κατανομής έδινε τις μικρότερες αποκλίσεις από το θεωρητικό  $\lambda_s$  ανεξάρτητα από την πολυπλοκότητα του μοντέλου. Αντίθετα η αντίστοιχη της κανονικής κατανομής έδειχνε μεγαλύτερες σχετικές διαφορές από το θεωρητικό στοχαστικό ρυθμό αύξησης όσο μειωνόταν η πολυπλοκότητα. Τέλος η τριγωνική παρουσίαζε γενικά τις μεγαλύτερες υπερεκτιμήσεις όταν γινόταν χρήση του μοντέλου 8 σταδίων, ενώ στην περίπτωση των άλλων δυο μοντέλων η κανονική κατανομή ήταν αυτή που προκαλούσε τις μεγαλύτερες υπερεκτιμήσεις.

Αυτό που μπορεί να διακρίνει κανείς για το μοντέλο των 6 σταδίων, όπου ο πληθυσμός είναι κατηγοριοποιημένος με βάση τη “λειτουργική ταυτότητα” των ατόμων, είναι ότι το πρότυπο συμπεριφοράς του μοντέλου των 6 σταδίων ακολουθεί το πρότυπο συμπεριφοράς του πλήρους μοντέλου ανεξάρτητα από τις στοχαστικές μεθόδους προσομοίωσης.

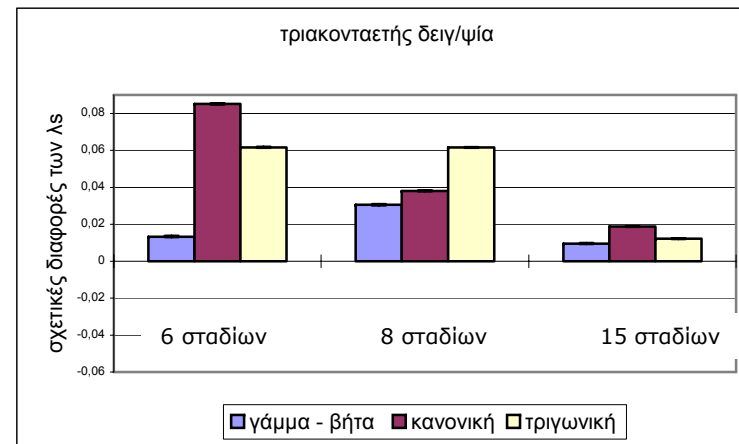
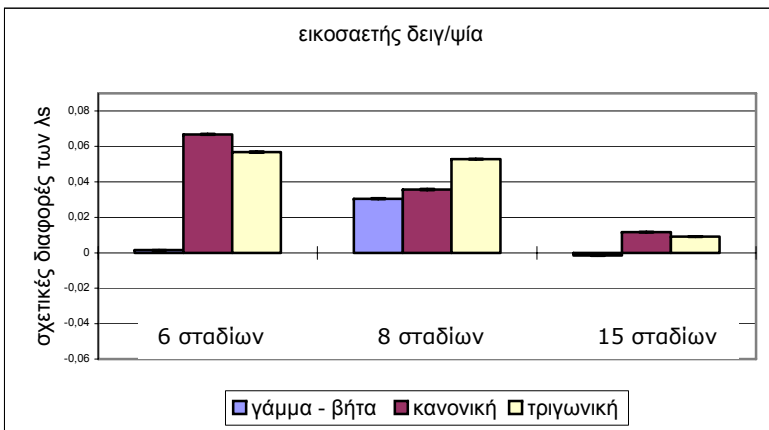
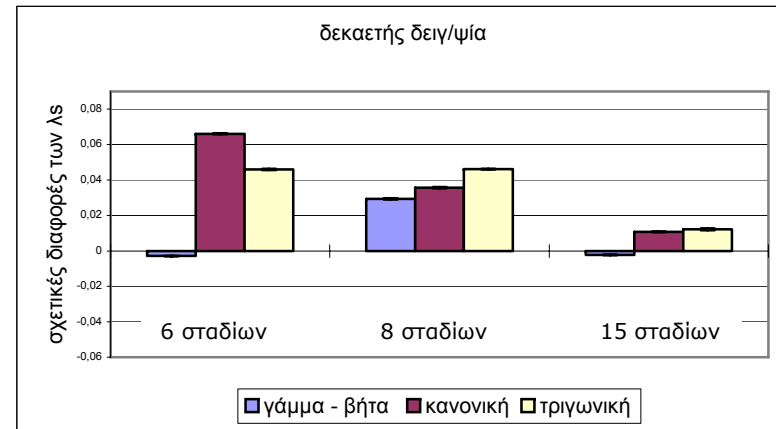
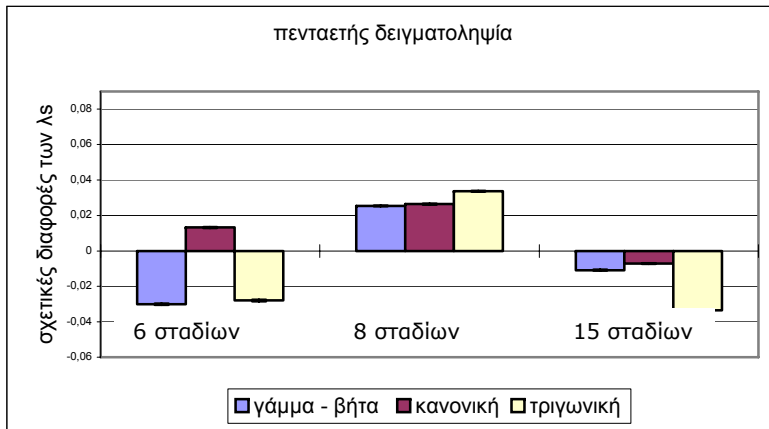




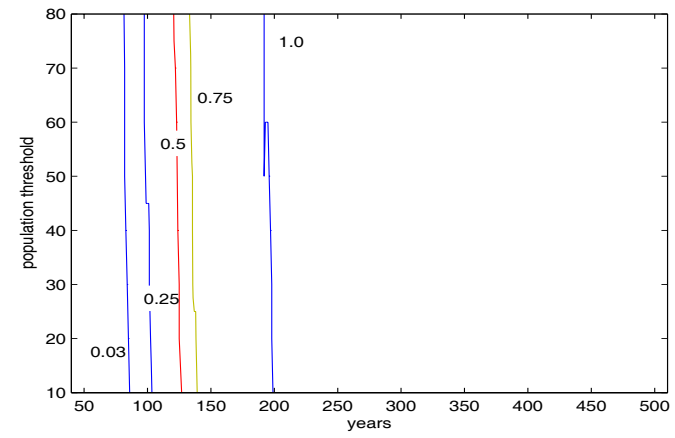
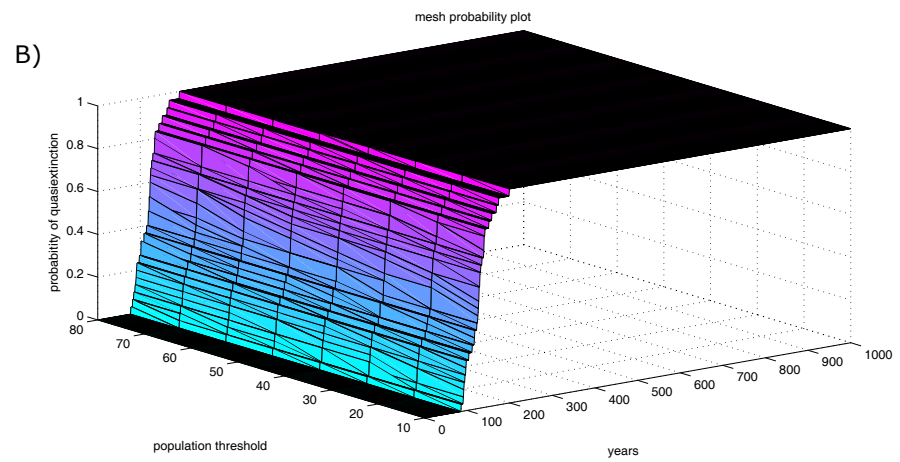
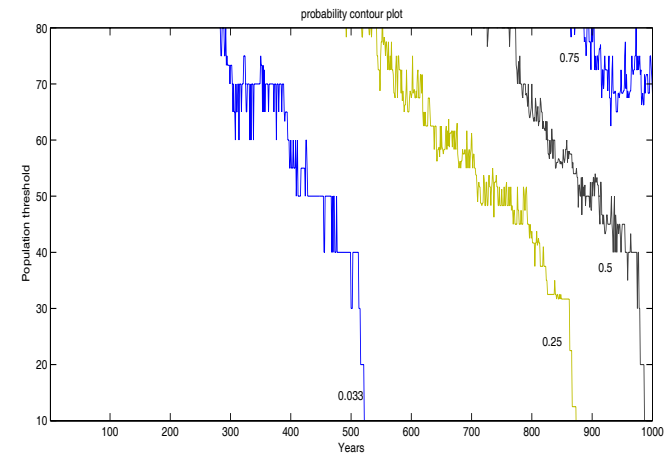
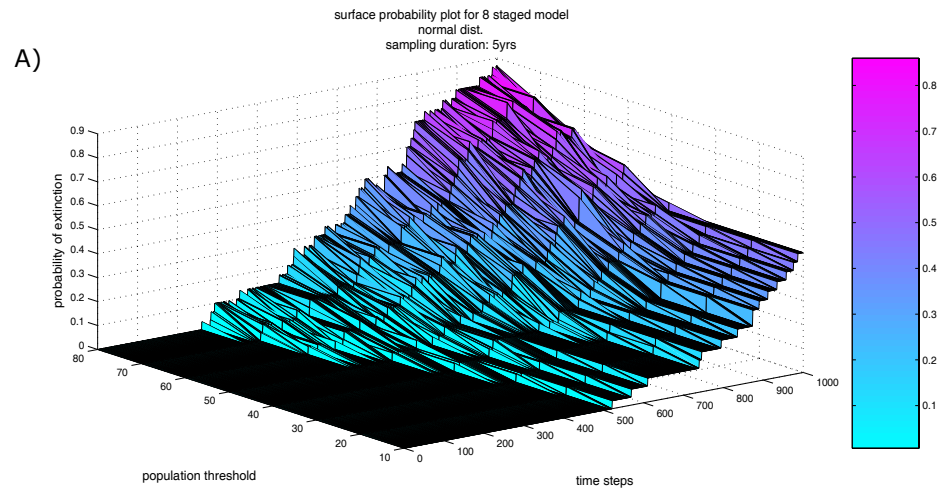
Σχήμα 3.12 Μέση τιμή ( $\pm st.err$ ) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός φθίνει με αργό ρυθμό. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 200.



Σχήμα 3.13 Μέση τιμή ( $\pm st.er$ ) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός φθίνει με αργό ρυθμό. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 456.



Σχήμα 3.14 Μέση τιμή ( $\pm st.er$ ) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός φθίνει με αργό ρυθμό. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 600



Σχήμα 3.15 Τυπικά γραφήματα επιφάνειας που αναπαριστούν την πιθανότητα κινδύνου ημεξαφάνισης και οι αντίστοιχες ισοϋψείς. Α) ήπια μετάβαση προς εξαφάνιση, Β) γοργή μετάβαση προς εξαφάνιση

### 3.1.4 Πιθανότητα εξαφάνισης

Στο σχήμα 3.15 (αριστερή στήλη) παρουσιάζονται τυπικές επιφάνειες κινδύνου ημιεξαφάνισης του πληθυσμού και κάθε σημείο  $(x,y,z)$  πάνω στην επιφάνεια αυτή δίνει την πιθανότητα  $z$  που έχει ο πληθυσμός να πέσει κάτω από το πληθυσμιακό μέγεθος  $y$ , μέσα στο χρονικό ορίζοντα  $x$ .

Οι τομές κάθετα στον άξονα του χρόνου ( $x$ ) δίνουν τις καμπύλες ημιεξαφάνισης, παρέχουν δηλαδή την πιθανότητα να πέσει ο πληθυσμός κάτω από ένα κατώφλι, σε ένα καθορισμένο χρονικό ορίζοντα.

Οι τομές κάθετα στον άξονα του πληθυσμιακού μεγέθους ( $y$ ) δίνουν τις καμπύλες του χρόνου ημιεξαφάνισης, παρέχουν δηλαδή την πιθανότητα για το χρόνο μέσα στον οποίο ο πληθυσμός θα πέσει στο μέγεθος των 20, 10, κ.λ.π. ατόμων.

Οι τομές κάθετα στον άξονα της πιθανότητας ( $z$ ) δίνουν τις ισοϋψείς πιθανότητες, (σχήμα 3.15 δεξιά στήλη) παρέχουν δηλαδή την συγκεκριμένη πιθανότητα ημιεξαφάνισης που παρουσιάζει κάποιος συνδυασμός χρονικού ορίζοντα και πληθυσμιακού κατωφλιού.

Η πλειοψηφία των περιπτώσεων είχαν τη τυπική μορφή του σχήματος 3.15B, με μεταβλητό το χρόνο όπου εμφανιζόταν η πρώτη “κορυφή” πιθανότητας ημιεξαφάνισης.

Ενδεικτικά για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης 200 και το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων παρουσιάζονται οι ισοϋψείς πιθανότητες για τις στοχαστικές μεθόδους επιλογής στοιχείου (σχήματα 3.16-3.18) και επιλογής πίνακα. (σχήμα 3.18). Για τις μεθόδους επιλογής στοιχείου παρουσιάζονται τα αποτελέσματα και από τις δυο μεθόδους περιορισμού επιβίωσης resample και rescale.

Χρησιμοποιώντας τη στοχαστική μέθοδο γάμμα-βήτα κατανομής σε συνδυασμό με τη resample το μοντέλο προέβλεψε εξαφάνιση με γοργό ρυθμό και καθολική εξαφάνιση των πληθυσμών μέσα σε λιγότερο από 80 χρόνια από την πρώτη εξαφάνιση (σχήμα 3.16 πρώτη σειρά), ενώ σε συνδυασμό με τη μέθοδο rescale ο ρυθμός εξαφάνισης γινόταν ηπιότερος όσο αυξάνονταν τα έτη δειγματοληψίας (σχήμα 3.16 δεύτερη σειρά).

Χρησιμοποιώντας την κανονική κατανομή σε συνδυασμό με τη resample το μοντέλο επίσης προέβλεψε ένα πληθυσμό του θα εξαφανιστεί μέσα στα πρώτα 250 έτη προσομοίωσης (σχήμα 3.17 πρώτη σειρά). Όταν η μέθοδος περιορισμού ήταν η

rescale το μοντέλο για δειγματοληψία 10 ετών και άνω προέβλεψε έναν αυξανόμενο πληθυσμό (σχήμα 3.17 δεύτερη σειρά).

Η τριγωνική κατανομή σε συνδυασμό με τη μέθοδο resample έδειξε ότι όσο αυξάνεται η διάρκεια δειγματοληψίας ο πληθυσμός έχει όλο και πιο αργό ρυθμό εξαφάνισης (σχήμα 3.18. πρώτη σειρά). Όταν η μέθοδος περιορισμού ήταν η rescale το μοντέλο για δειγματοληψία 10 ετών και άνω προέβλεψε έναν αυξανόμενο πληθυσμό (σχήμα 3.18 δεύτερη σειρά).

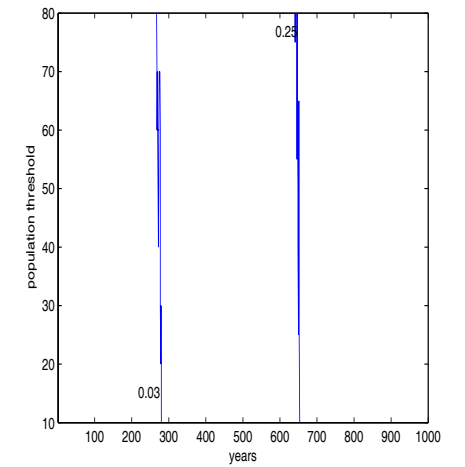
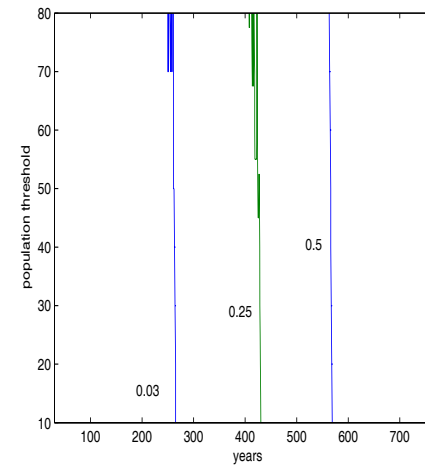
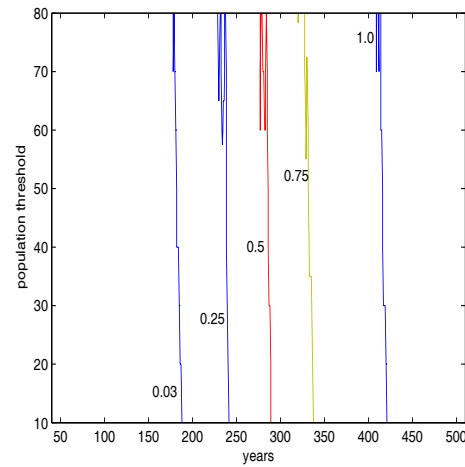
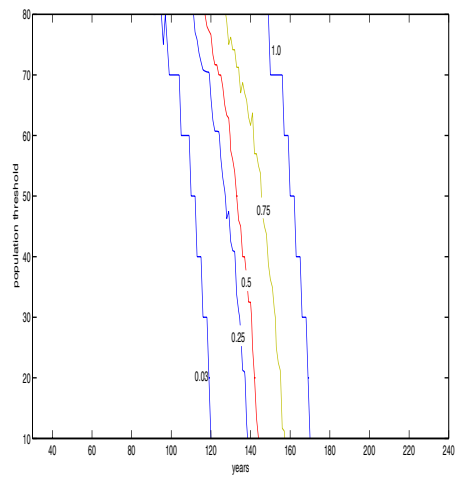
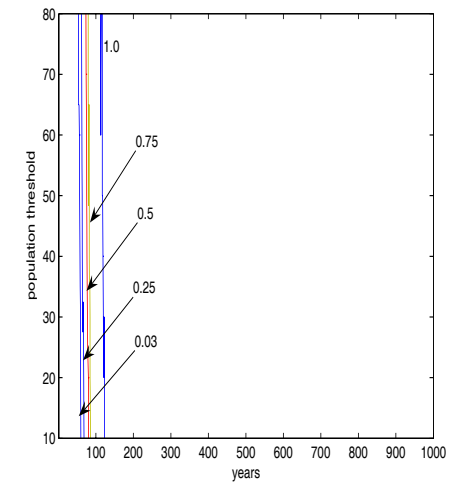
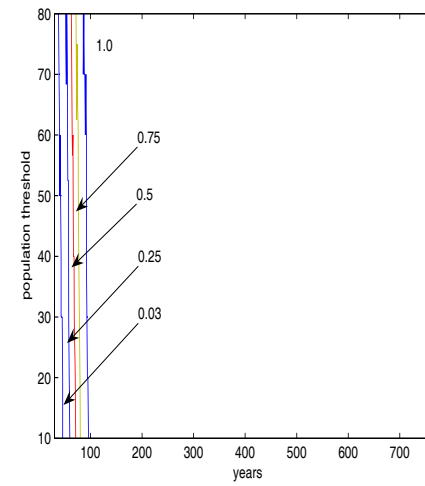
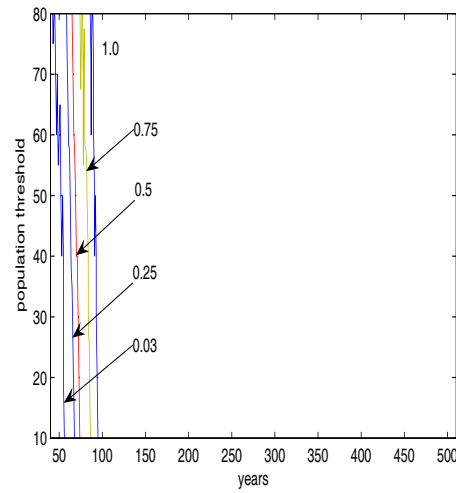
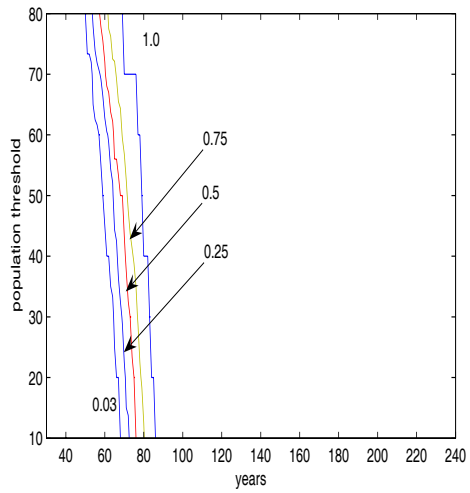
Τέλος για τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα τα αποτελέσματα των προσομοιώσεων δείχνουν ένα πληθυσμό που φθίνει αλλά ο ρυθμός με τον οποίο εξαφανίζεται γίνεται ηπιότερος όσο μεγαλώνει η διάρκεια δειγματοληψίας (σχήμα 3.19).

Πενταετής δειγματοληψία

Δεκαετής δειγματοληψία

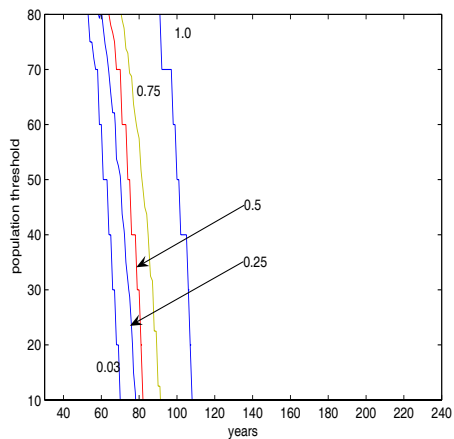
Εικοσαετής δειγματοληψία

Τριακονταετής δειγματοληψία

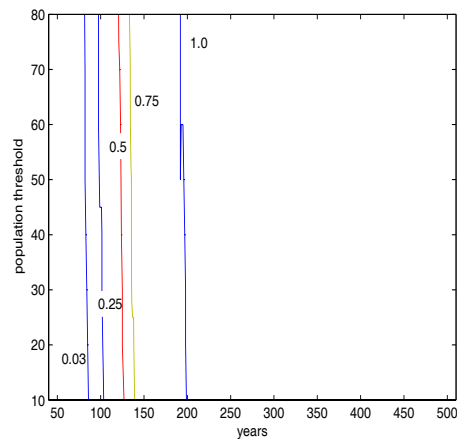


Σχήμα 3.16 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων και τις τέσσερις δειγματοληπτικές διάρκειες. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

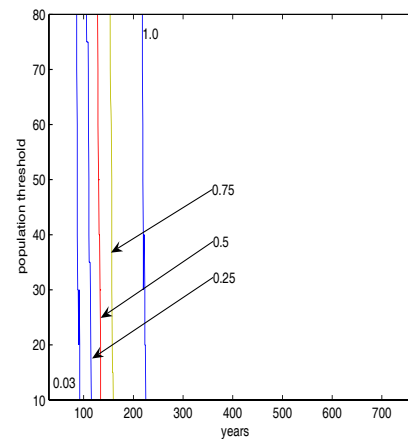
Πενταετής δειγματοληψία



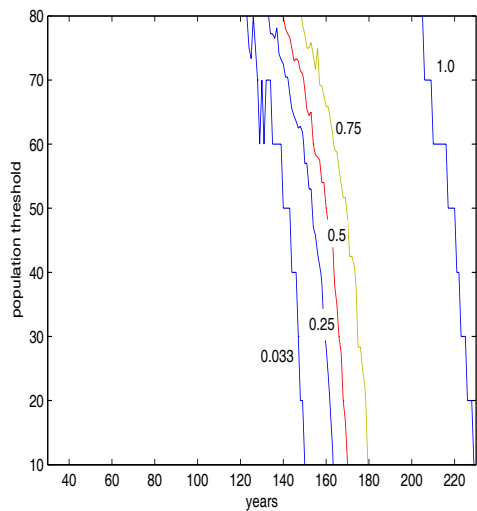
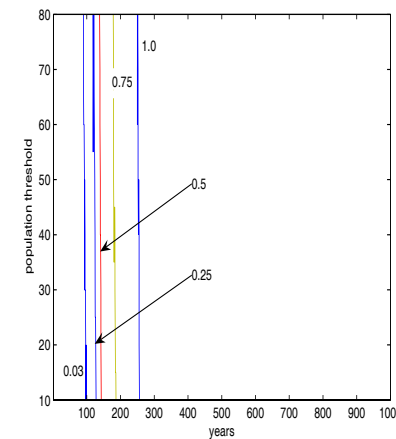
Δεκαετής δειγματοληψία



Εικοσαετής δειγματοληψία



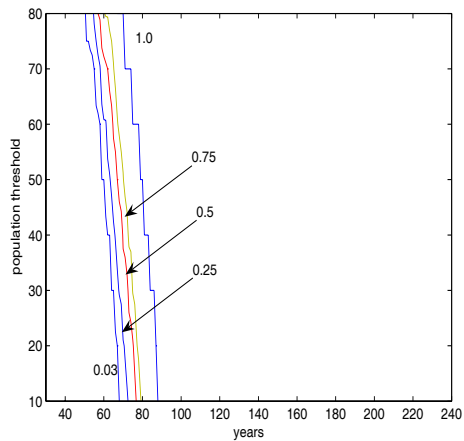
Τριακονταετής δειγματοληψία



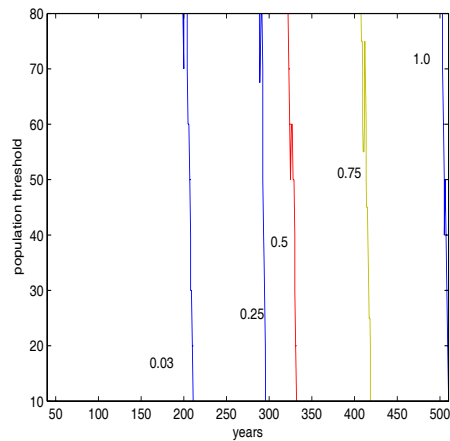
Σχήμα 3.17 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων και τις τέσσερις δειγματοληπτικές διάρκειες. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση την κανονική κατανομή και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.



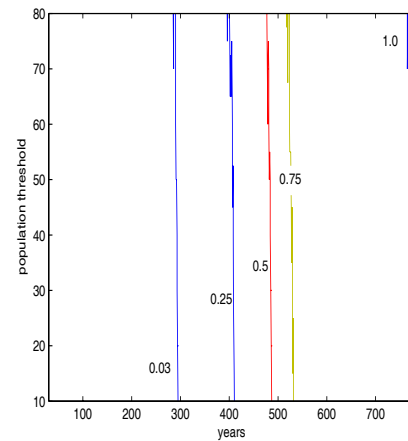
Πενταετής δειγματοληψία



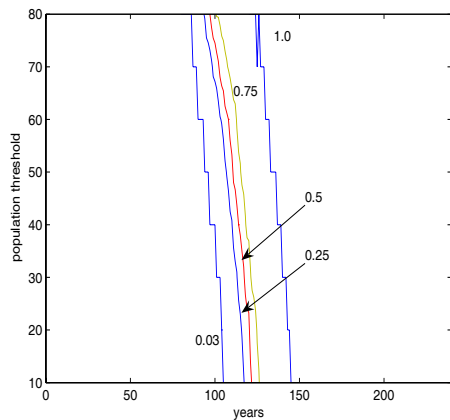
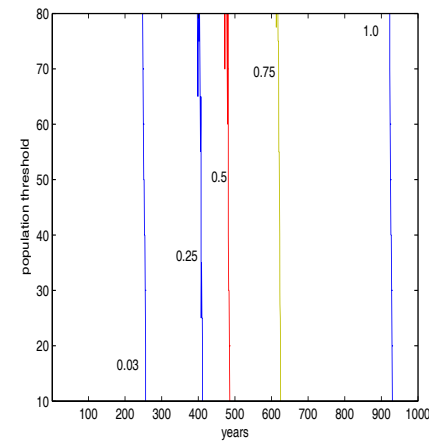
Δεκαετής δειγματοληψία



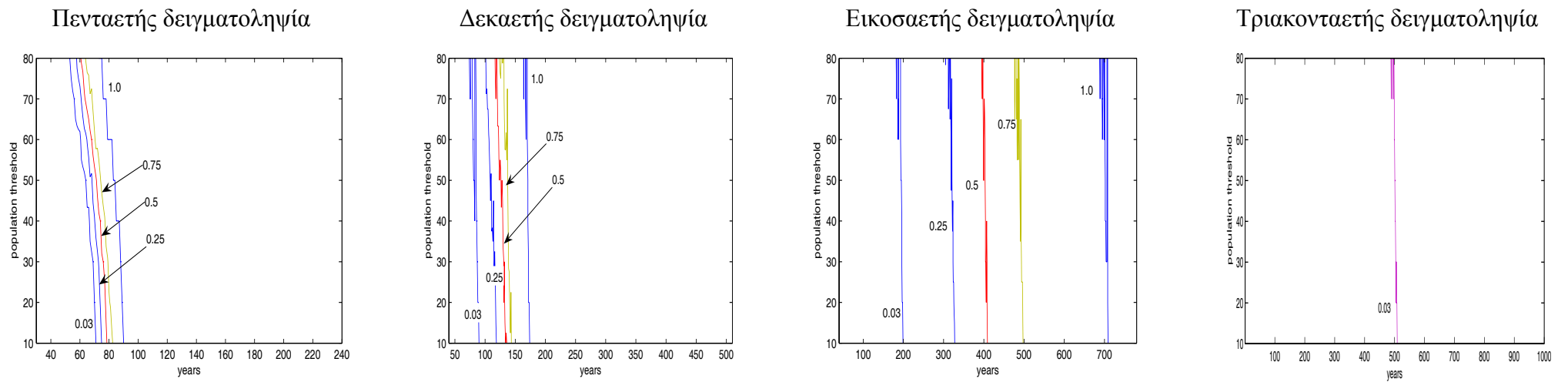
Εικοσαετής δειγματοληψία



Τριακονταετής δειγματοληψία

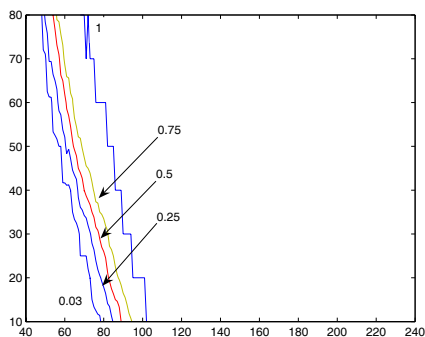


Σχήμα 3.18 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων και τις τέσσερις δειγματοληπτικές διάρκειες. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση την τριγωνική κατανομή και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

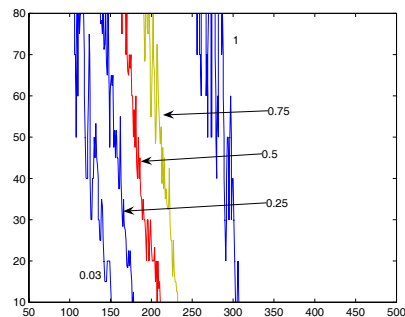


Σχήμα 3.19 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων και τις τέσσερις δειγματοληπτικές διάρκειες. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

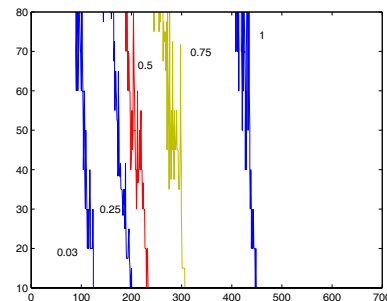
Πενταετής δειγματοληψία



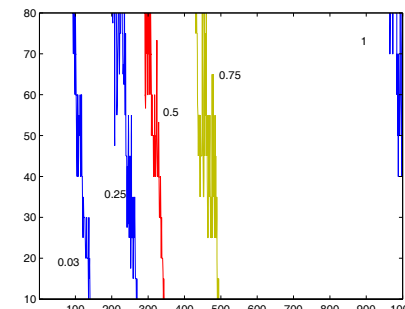
Δεκαετής δειγματοληψία



Εικοσαετής δειγματοληψία

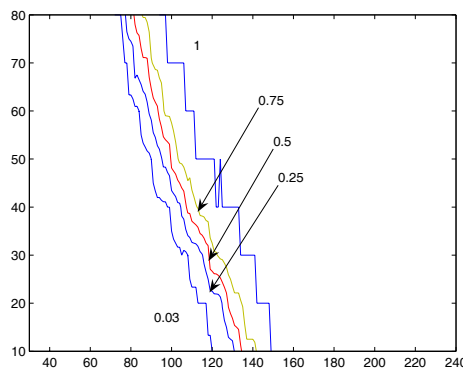


Τριακονταετής δειγματοληψία

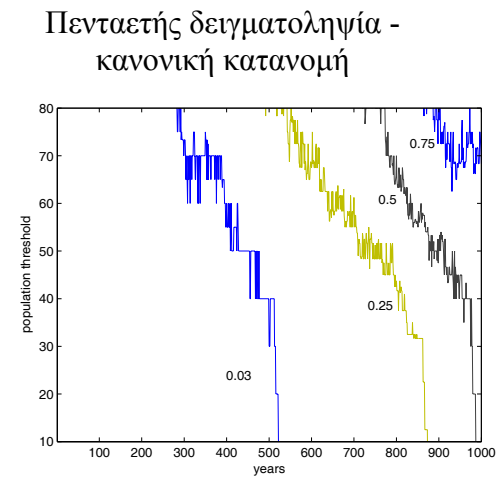
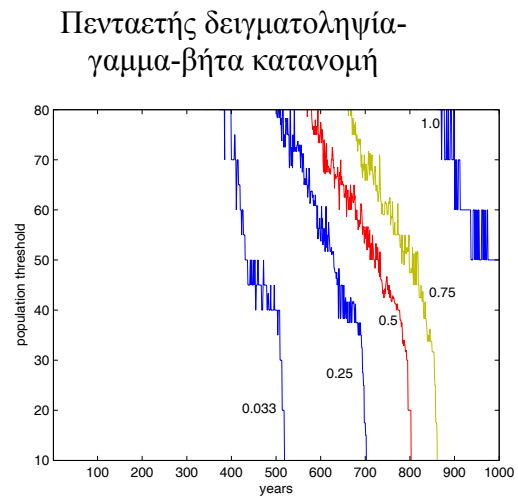


Σχήμα 3 20 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το μοντέλο των 6 σταδίων και τις τέσσερις δειγματοληπτικές διάρκειες. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση το συνδυασμό γαμμα-βήτα κατανομής και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

Πενταετής δειγματοληψία



Σχήμα 3.21 Ισοϋψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το μοντέλο των 6 σταδίων για δειγματοληπτική διάρκεια 5 ετών. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση την τριγωνική κατανομή και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.



Σχήμα 3.22 Ισοψείς πιθανότητες κινδύνου ημεξαφάνισης για το μοντέλο των 8 σταδίων για δειγματοληπτικές διάρκειες 5 ετών. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στη στοχαστική μέθοδο επιλογής στοιχείου με βάση τη γαμμα-βήτα κατανομή και τη κανονική κατανομή και την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.

### 3.1.5 Χρόνος εξαφάνισης

Πίνακας 3.4 Παρατηρούμενος χρόνος εξαφάνισης  $T_{50}$  στον οποίο εξαφανίζεται το 50% των προσομοιωμένων πληθυσμών και ενδογενής χρόνος εξαφάνισης ( $T_m$ ) για το μοντέλο των 15 σταδίων. Το σύμβολο “ \* ” δηλώνει ότι στη διάρκεια του χρόνου προσομοίωσης ένα ποσοστό < 50% των προσομοιωμένων πληθυσμών εξαφανίζεται. Το σύμβολο “ - ” δηλώνει ότι κανείς από τους προσομοιωμένους πληθυσμούς δεν εξαφανίζεται.

		δειγματοληψία							
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής	
		$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200									
γάμμα-βήτα	resample	78	76	76	56	73	34	82	36
	rescale	146	112	294	156	571	625	*	2000
κανονική	resample	85	41	128	54	136	65	145	69
	rescale	172	75	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	resample	78	58	333	200	489	227	490	238
	rescale	124	78	-	-	-	-	-	-
	επιλογή πίνακα	81	57	138	66	421	200	*	5000
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456									
γάμμα-βήτα	resample	71	37	74	38	91	45	81	47
	rescale	103	42	*	5000	-	-	-	-
κανονική	resample	148	75	126	60	230	118	172	77
	rescale	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	resample	-	-	284	128	-	-	-	-
	rescale	-	-	-	-	-	-	-	-
	επιλογή πίνακα	-	-	-	-	-	-	-	-
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600									
γάμμα-βήτα	resample	70	31	78	30	86	43	98	45
	rescale	196	79	292	116	346	179	*	10000
κανονική	resample	87	48	129	51	137	79	264	128
	rescale	281	159	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	resample	105	72	618	250	-	-	-	-
	rescale	131	127	-	-	-	-	-	-
	επιλογή πίνακα	121	86	220	104	454	227	-	-

Στους πίνακες 3.4-3.6 παρουσιάζονται οι τιμές του χρόνου εξαφάνισης  $T_{50}$  (ο χρόνος μέσα στον οποίο εξαφανίζεται το 50% των προσομοιωμένων πληθυσμών) και ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης  $T_m$  που προκύπτει από τον αντίστροφο της ευθείας παλινδρόμησης  $-\ln(1-P_0(t)) = -\ln(c_1) + \alpha \cdot t$ .

Για τα μοντέλα των 6 και 8 σταδίων παρατηρείται ότι, εκτός από λίγες περιπτώσεις, δεν προέκυψαν πειραματικοί πληθυσμοί που να φθίνουν και κατά συνέπεια δεν υπάρχει χρόνος εξαφάνισης που να αντιστοιχεί σε αυτούς.

Πίνακας 3.5 Παρατηρούμενος χρόνος στον οποίο εξαφανίζεται το 50% των προσομοιωμένων πληθυσμών  $T_{50}$  και ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης ( $T_m$ ) για το μοντέλο των 6 σταδίων.

	δειγματοληψία							
	πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής	
	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200								
γάμμα-βήτα	95	86	219	116	236	128	347	213
κανονική	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	141	161	-	-	-	-	-	-
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456								
γάμμα-βήτα	390	370	159	72	943	1250	849	833
κανονική	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	-	-	-	-	-	-	-	-
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600								
γάμμα-βήτα	112	42	278	147	450	204	-	-
κανονική	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	129	64	-	-	-	-	-	-

Πίνακας 3.6 Παρατηρούμενος χρόνος στον οποίο εξαφανίζεται το 50% των προσομοιωμένων πληθυσμών  $T_{50}$  και ο ενδογενής χρόνος εξαφάνισης ( $T_m$ ) για το μοντέλο των 8 σταδίων.

	δειγματοληψία							
	πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής	
	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$	$T_{50}$	$T_m$
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200								
γάμμα-βήτα	817	625	-	-	-	-	-	-
κανονική	991	2000	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	-	-	-	-	-	-	-	-
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456								
γάμμα-βήτα	-	-	-	-	-	-	-	-
κανονική	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	-	-	-	-	-	-	-	-
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600								
γάμμα-βήτα	-	-	-	-	-	-	-	-
κανονική	-	-	-	-	-	-	-	-
τριγωνική	-	-	-	-	-	-	-	-

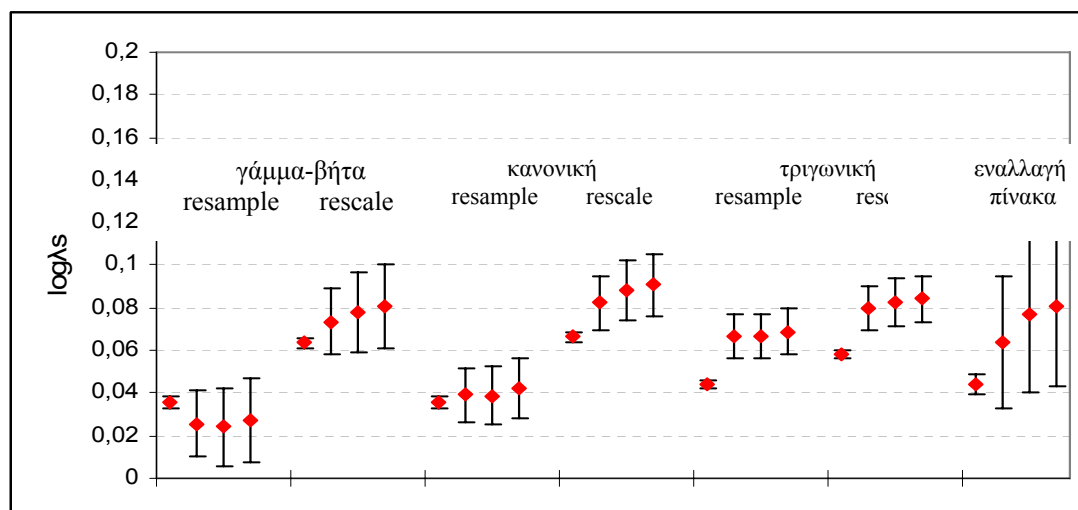
## 3.2 Μελέτη του μοντέλου για έναν πληθυσμό που αυξάνεται

### 3.2.1 Πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων

#### *Διάρκεια δειγματοληψίας*

Για να διερευνηθεί κατά πόσο η διάρκεια δειγματοληψίας επηρεάζει τα αποτελέσματα του μοντέλου συγκρίθηκαν και πάλι τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης των τιμών  $\log_{\lambda_s}$  που έχουν προκύψει από τις προσομοιώσεις για κάθε συνδυασμό στοχαστικής μεθόδου και μεθόδου περιορισμού της συνολικής βιωσιμότητας του σταδίου έως και 100% καθώς και για τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα. Χρησιμοποιήθηκαν 4 διαφορετικά έτη έναρξης (έτος 200, έτος 456, έτος 600 και έτος 789).

Ο πίνακας 3.7 δίνει τις εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης  $\log_{\lambda_s}$  για κάθε πειραματική συνθήκη προσομοίωσης για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων καθώς και το αντίστοιχο 95% διάστημα εμπιστοσύνης. Ενδεικτικά, στο σχήμα 3.23 παρουσιάζεται γραφικά η περίπτωση της περιόδου δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.



Σχήμα 3.23 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης  $\log_{\lambda_s}$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε στοχαστική μέθοδο. Τα αποτελέσματα αφορούν το πλήρες μοντέλο και τον πληθυσμό που αυξάνεται.

Πίνακας 3.7 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διάρκειες, για τέσσερα διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας, για δυο μεθόδους περιορισμού της συνολικής επιβίωσης σταδίου έως και 100% (resample και rescale) και για τις 4 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής πίνακα, μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική και την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων.

		δειγματοληψία									
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής			
		$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$	$\log\lambda_s$	$\pm 95\% \Delta.E.$		
Έτος έναρξης δειγματοληψίας: 200											
Στοχαστικές μέθοδοι	γάμμα-βήτα	resample	0,0357	0,0024	0,0257	0,0158	0,024	0,0187	0,0273	0,0199	
		rescale	0,0634	0,0022	0,0736	0,0157	0,0779	0,0190	0,0808	0,0196	
	κανονική	resample	0,0358	0,0026	0,039	0,0131	0,0389	0,0140	0,0423	0,0143	
		rescale	0,0663	0,0025	0,0824	0,0125	0,0881	0,0140	0,0908	0,0146	
	τριγωνική	resample	0,0445	0,0019	0,0666	0,0107	0,0668	0,0104	0,0689	0,0106	
		rescale	0,0586	0,0019	0,0801	0,0104	0,0825	0,0110	0,0842	0,0105	
		επιλογή πίνακα	0,0443	0,0045	0,0641	0,0312	0,0769	0,0365	0,0809	0,0381	
	Έτος έναρξης δειγματοληψίας: 456										
		γάμμα-βήτα	resample	0,0145	0,0215	0,0249	0,0188	0,0305	0,0202	0,0271	0,0205
			rescale	0,0529	0,0214	0,082	0,0191	0,0854	0,0201	0,0835	0,0204
		κανονική	resample	0,0349	0,0166	0,0335	0,0149	0,0459	0,0148	0,0429	0,0144
			rescale	0,0981	0,0160	0,091	0,0139	0,0929	0,0151	0,0940	0,0150
	τριγωνική	resample	0,0762	0,0104	0,064	0,0111	0,0699	0,0094	0,0716	0,0093	
		rescale	0,0855	0,0109	0,0797	0,0110	0,0824	0,0098	0,0820	0,0093	
	επιλογή πίνακα	0,0946	0,0435	0,084	0,0383	0,0895	0,0395	0,0893	0,0407		
Έτος έναρξης δειγματοληψίας: 600											
	γάμμα-βήτα	resample	0,0232	0,0059	0,0252	0,0156	0,0263	0,0162	0,0340	0,0184	
		rescale	0,0684	0,0056	0,0733	0,0153	0,0730	0,0159	0,0806	0,0196	
	κανονική	resample	0,0281	0,0062	0,0357	0,0125	0,0362	0,0128	0,0464	0,0144	
		rescale	0,0737	0,0063	0,0807	0,0130	0,0836	0,0136	0,0895	0,0144	
	τριγωνική	resample	0,0448	0,0042	0,0672	0,0104	0,0679	0,0090	0,0707	0,0093	
		rescale	0,0594	0,0042	0,0838	0,0103	0,0815	0,0093	0,0826	0,0097	
	επιλογή πίνακα	0,0596	0,0127	0,0723	0,0324	0,0773	0,0328	0,0850	0,0325		
Έτος έναρξης δειγματοληψίας: 789											
	γάμμα-βήτα	resample	0,0203	0,0206	0,0175	0,0205	0,0172	0,0194	0,0173	0,0175	
		rescale	0,0849	0,0196	0,0841	0,0204	0,0854	0,0192	0,0804	0,0176	
	κανονική	resample	0,0359	0,0159	0,0417	0,0152	0,0369	0,0140	0,0337	0,0140	
		rescale	0,0944	0,0162	0,0959	0,0154	0,0912	0,0140	0,0883	0,0130	
	τριγωνική	resample	0,0668	0,0101	0,0723	0,0113	0,062	0,0104	0,0633	0,0103	
		rescale	0,0802	0,0098	0,0870	0,0117	0,0812	0,0110	0,0797	0,0113	
	επιλογή πίνακα	0,0877	0,0390	0,0875	0,0415	0,0854	0,0396	0,0818	0,0368		

Τα αποτελέσματα δείχνουν και πάλι ότι η εκτίμηση του  $\log\lambda_s$  έχει την τάση να αυξάνεται όσο μεγαλώνει η διάρκεια της δειγματοληψίας αν και αυτή η τάση τώρα είναι μικρή. Επίσης από τα 10 έτη και πάνω, παρατηρείται σταθεροποίηση του εύρους του διαστήματος εμπιστοσύνης όσο αυξάνεται η διάρκεια δειγματοληψίας και

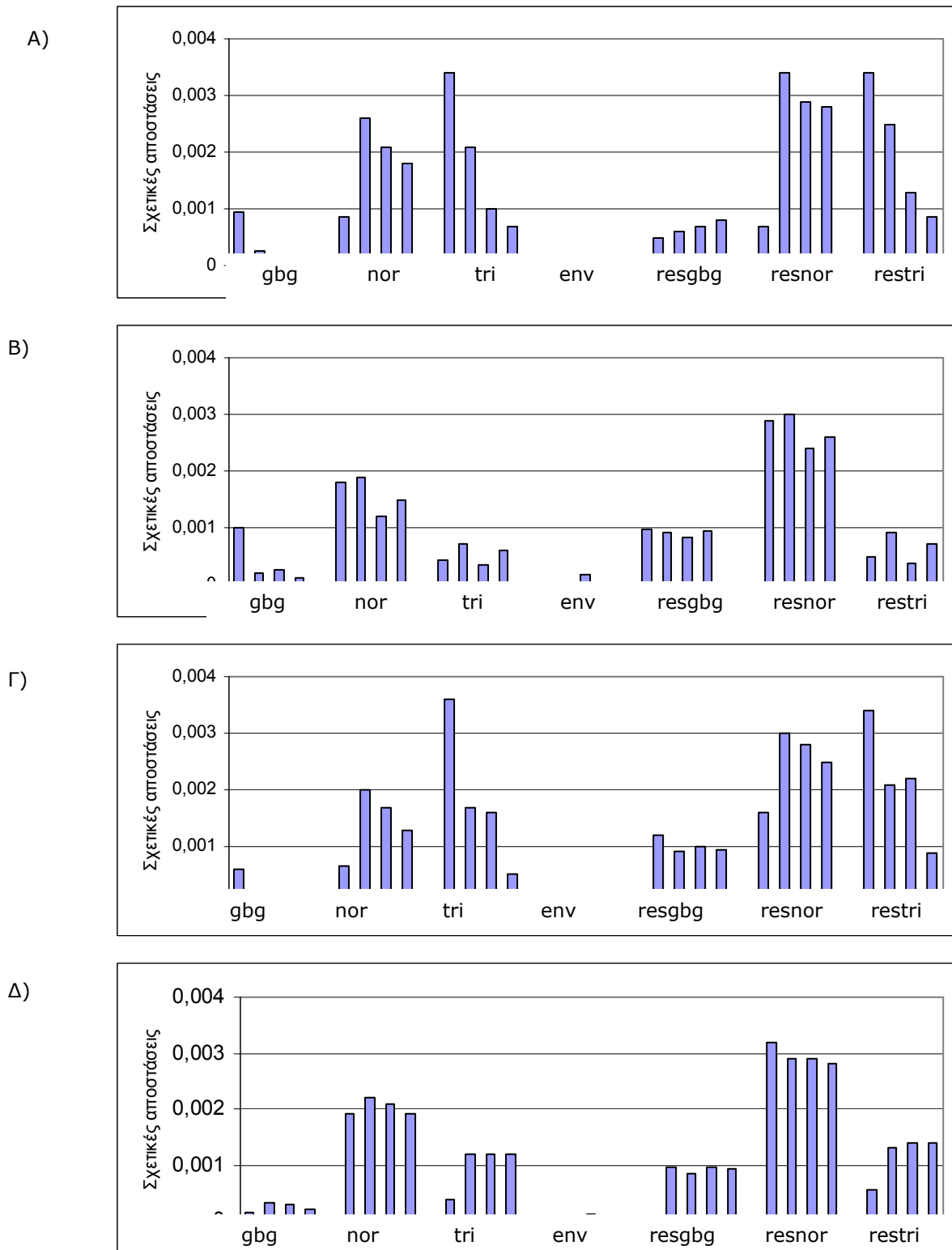


επιπλέον, φαίνεται μια επικάλυψη των διαστημάτων εμπιστοσύνης. Στις περισσότερες περιπτώσεις τόσο η εκτίμηση όσο και το 95% δ.ε. που προκύπτει από τα 5 χρόνια δειγματοληψίας ανεξάρτητα της μεθόδου που χρησιμοποιείται διαφέρει από τα άλλα (10, 20 και 30) ετών.

### *Έλεγχος καλής προσαρμογής*

Όπως φαίνεται από το σχήμα 3.21 οι αποστάσεις μεταξύ των πραγματικών και παρατηρούμενων πινάκων είναι πολύ μεταβλητές για τα 5 χρόνια δειγματοληψίας και για τις τρεις περιόδους δειγματοληψίας. Το έτος έναρξης δειγματοληψίας λοιπόν φαίνεται να επηρεάζει τα αποτελέσματα της πενταετούς δειγματοληψίας κάτι που μπορεί όπως και παραπάνω, να αποδοθεί στο γεγονός ότι ένα δείγμα 5 ετών δεν είναι αντιπροσωπευτικό του πληθυσμού.

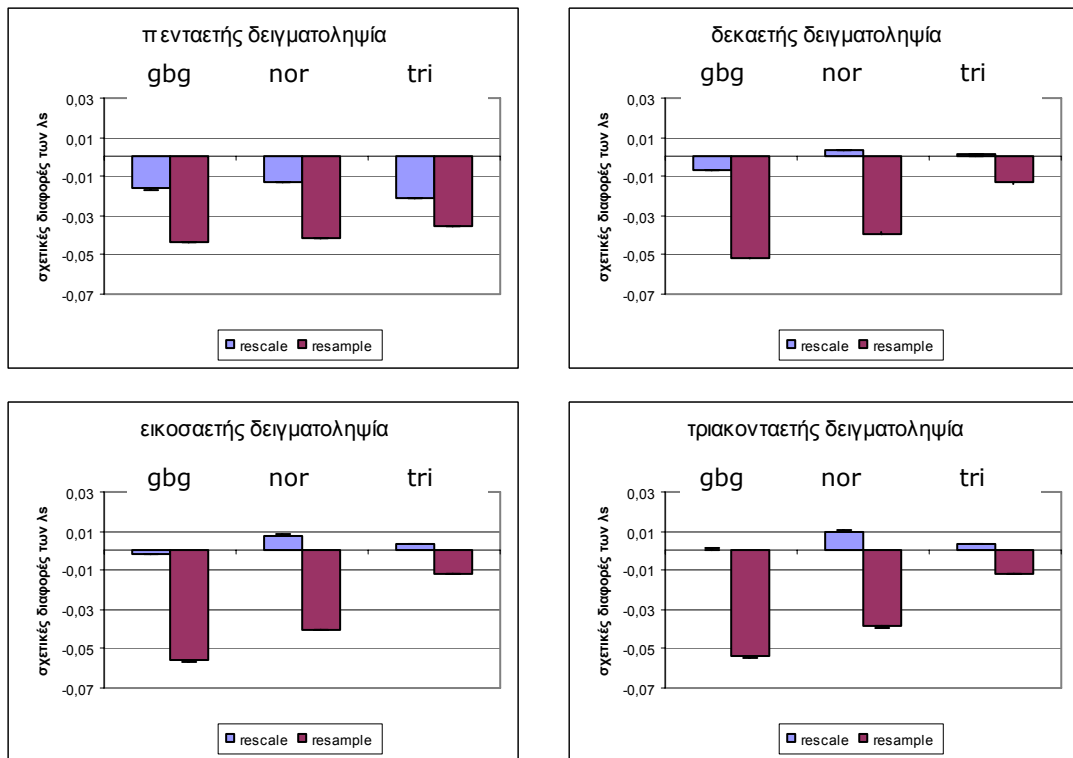
Κάτι άλλο που παρατηρείται είναι ότι όσο αυξάνεται η διάρκεια δειγματοληψίας τόσο μειώνονται οι αποστάσεις με εξαίρεση τα 30 έτη δειγματοληψίας για την περίοδο με έτος έναρξης 456 (σχήμα 3.24B) όπου φαίνεται ότι η τριακονταετής δειγματοληψία επιδρά καταλυτικά στη περίπτωση αυτή οδηγώντας σε μεγάλη απόσταση των εκτιμώμενων από τις θεωρητικές τιμές των πινάκων. Οι μικρότερες σχετικές αποστάσεις αφορούν τη γάμμα-βήτα κατανομή και τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα. Επίσης η τριγωνική κατανομή φαίνεται ότι επηρεάζεται από το πότε ξεκίνησε η συλλογή των δεδομένων.



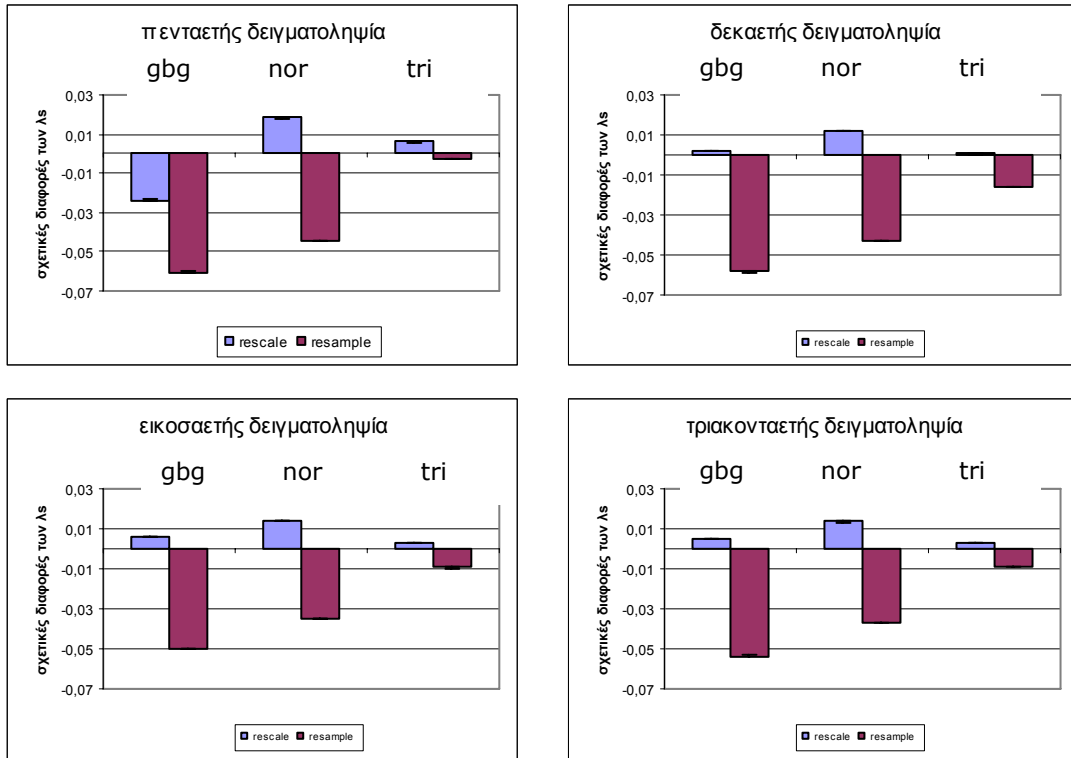
Σχήμα 3.24 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για διάρκειες δειγματοληψίας 5, 10, 20 και 30 ετών για το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (rescale), nor: κανονική κατανομή (rescale), tri: τριγωνική κατανομή (rescale), env: επιλογή ολόκληρου πίνακα, resgbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (resample), resnor: κανονική κατανομή (resample) και restrri: τριγωνική κατανομή (resample). Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που αυξάνεται. Α) έτος έναρξης 200, Β) έτος έναρξης 456, Γ) έτος έναρξης 600 και Δ) έτος έναρξης 789.

### Μέθοδοι περιορισμού συνολικής επιβίωσης σταδίου *resample* και *rescale*

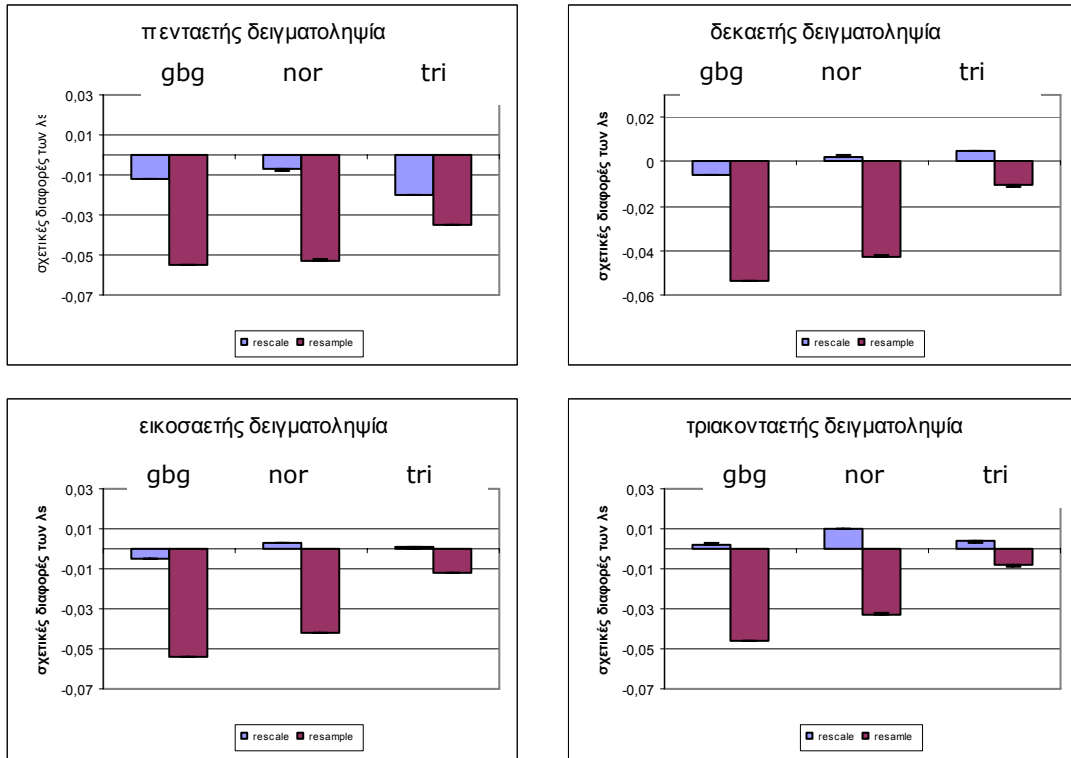
Από τον πίνακα 3.7 προκύπτει ότι η μέθοδος *resample* δίνει γενικά χαμηλότερες τιμές για το  $\log \lambda_s$  σε σχέση με αυτές της μεθόδου *rescale* για όλα τα έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις στοχαστικές μεθόδους γάμμα-βήτα κατανομής και κανονικής κατανομής. Επιπλέον το 95% διάστημα εμπιστοσύνης φαίνεται να είναι παρεμφερές για τις μεθόδους *rescale* και *resample* από τα 10 έτη και πάνω, όταν ο πληθυσμός που μελετάται αυξάνεται (σχήμα 3.24). Η στοχαστική μέθοδος της τριγωνικής κατανομής φαίνεται να μην επηρεάζεται από τη μέθοδο περιορισμού. Όπως φαίνεται στο σχήμα 3.25- 3.28 για τις τέσσερις περιόδους δειγματοληψίας με έτος έναρξης 200, 456, 600 και 789, η μέθοδος *resample* υποεκτιμά το στοχαστικό ρυθμό αύξησης σε όλες τις περιπτώσεις ενώ η *rescale* τείνει να τον υπερεκτιμά όμως, οι σχετικές διαφορές της *rescale* είναι μικρότερες.



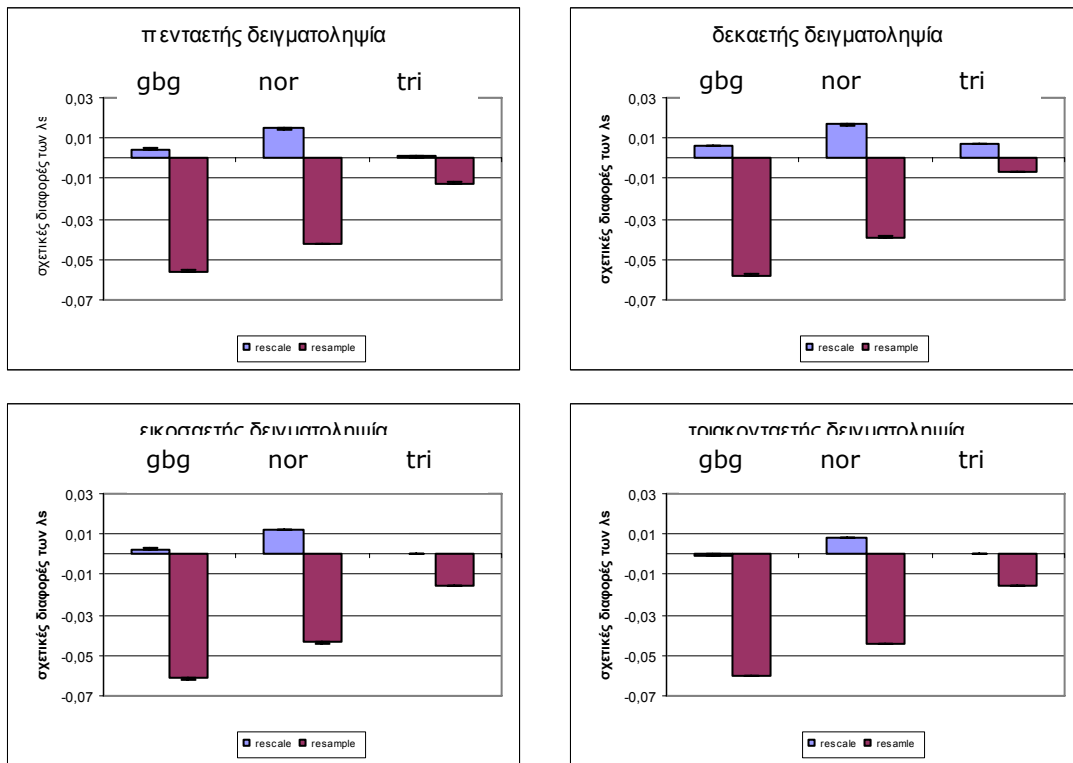
Σχήμα 3.25 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 200 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που αυξάνεται.



Σχήμα 3.26 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 456 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που αυξάνεται.



Σχήμα 3.27 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 600 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που αυξάνεται.

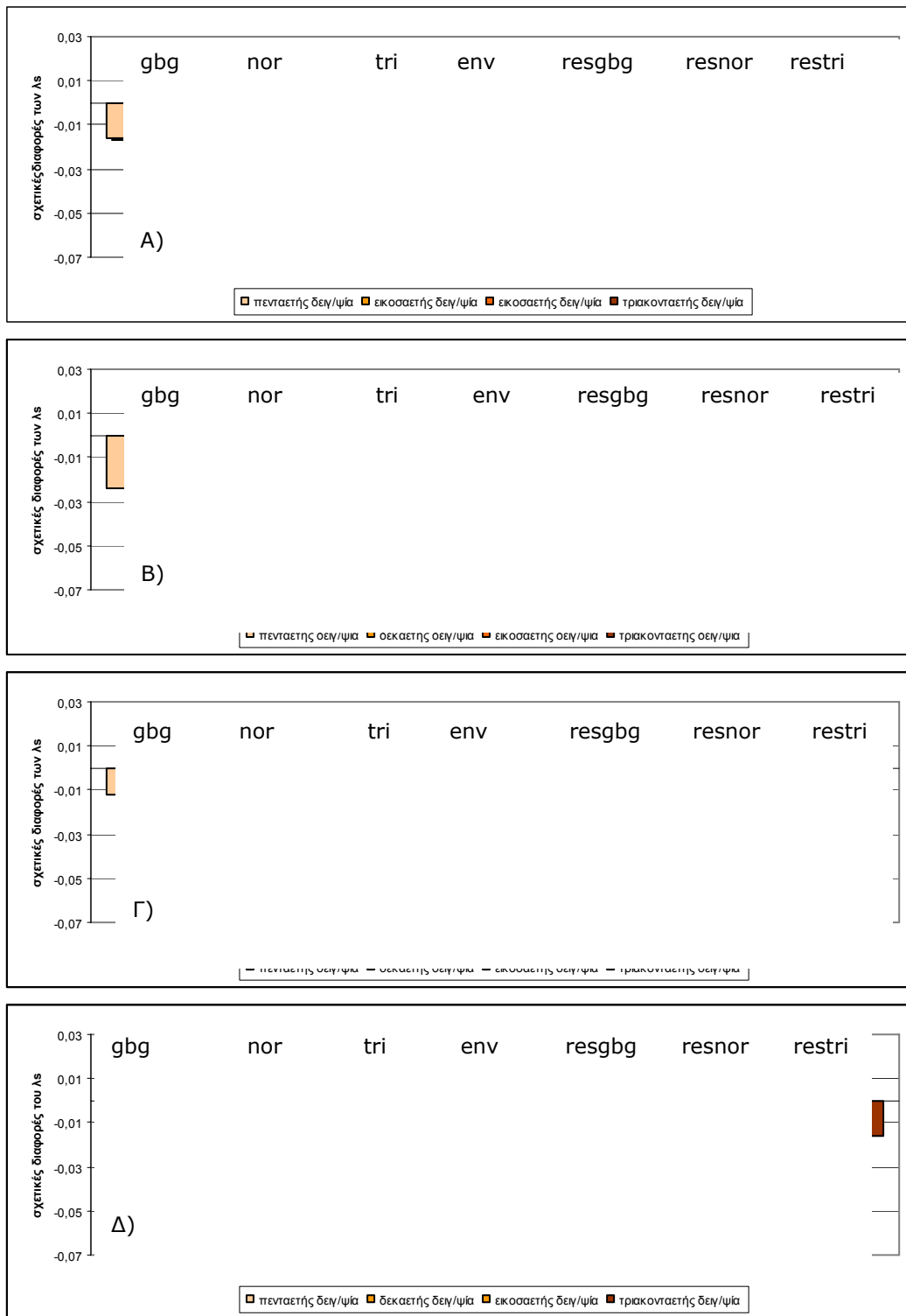


Σχήμα 3.28 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm$ st. err.) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή και tri: τριγωνική κατανομή  $\lambda_s$ . Το έτος έναρξης δειγματοληψίας είναι το 789 και τα αποτελέσματα αναφέρονται σε πληθυσμό που αυξάνεται.

### *Μέθοδοι εισαγωγής στοχαστικότητας*

Για να εξεταστεί αν υπάρχουν διαφορές στις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν υπολογίστηκαν οι μέσες σχετικές διαφορές των  $\lambda_s$  των προσομοιωμένων πληθυσμών σε σχέση με του θεωρητικού. Στο σχήμα 3.29 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα των τεσσάρων διαφορετικών περιόδων δειγματοληψίας με έτη έναρξης δειγματοληψίας το 200 (σχήμα 3.29Α), το 456 (σχήμα 3.29Β), το 600 (σχήμα 3.29Γ) και το 789 (σχήμα 3.29Δ). Αυτό που παρατηρείται είναι ότι η γάμμα-βήτα κατανομή σε συνδυασμό με τη resample δίνει συστηματικά την μεγαλύτερη υποεκτίμηση, ενώ σε συνδυασμό με την rescale δίνει μικρή υπερεκτίμηση κοντά στο μηδέν όμως. Η μέθοδος της κανονικής κατανομής σε συνδυασμό με τη resample δίνει επίσης υποεκτίμηση ενώ αντίθετα δίνει μικρή υπερεκτίμηση όταν χρησιμοποιείται με τη rescale. Ομοίως η τριγωνική κάνει υποεκτιμήσεις σε συνδυασμό με τη resample κάτι που δεν ισχύει όταν ο πληθυσμός που μελετάται τείνει προς εξαφάνιση. Σε συνδυασμό με τη μέθοδο rescale οι σχετικές διαφορές είναι πολύ μικρές Ακανόνιστη συμπεριφορά εκδηλώνει η στοχαστική μέθοδος με επιλογή πίνακα και φαίνεται να επηρεάζεται από το έτος έναρξης της δειγματοληψίας όμως οι σχετικές διαφορές είναι μικρές.

Η πενταετής δειγματοληψία εξαιρείται από τις συγκρίσεις γιατί όπως φαίνεται και από τους ελέγχους καλής προσαρμογής (σχήμα 3.21) δίνει την πιο “κακή” προσαρμογή.



Σχήμα 3.29 Μέσες σχετικές διαφορές ( $\pm st. err.$ ) μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  για τις τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (rescale), nor: κανονική κατανομή (rescale), tri: τριγωνική κατανομή (rescale), env: επιλογή ολόκληρου πίνακα, resgbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής (resample), resnor: κανονική κατανομή (resample) και restri: τριγωνική κατανομή (resample). Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που αυξάνεται. A) έτος έναρξης 200, B) έτος έναρξης 456, Γ) έτος έναρξης 600 και Δ) έτος έναρξης 789.



Πίνακας 3.8 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διάρκειες, για τέσσερα διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις 3 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική, την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 6 σταδίων και τον πληθυσμό που αυξάνεται.

		δειγματοληψία								
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής		
		$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	
<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200</b>										
στοχαστική μέθοδος	γάμμα-βήτα	0,0382	0,0026	0,0628	0,0220	0,0678	0,0250	0,0754	0,0268	
	κανονική	0,0845	0,0035	0,1333	0,0185	0,1304	0,0206	0,1356	0,0215	
	τριγωνική	0,0516	0,0019	0,1098	0,0129	0,1098	0,0134	0,1105	0,0132	
	<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456</b>									
	γάμμα-βήτα	0,0775	0,0301	0,0655	0,0267	0,0790	0,0288	0,0816	0,0289	
	κανονική	0,1316	0,0245	0,1235	0,0228	0,1455	0,0219	0,1419	0,0215	
	τριγωνική	0,1028	0,0123	0,1004	0,0129	0,1120	0,0125	0,1131	0,0126	
	<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600</b>									
	γάμμα-βήτα	0,0485	0,0084	0,0708	0,0227	0,0725	0,0223	0,0815	0,0264	
	κανονική	0,0856	0,0091	0,1337	0,0193	0,1325	0,0189	0,1514	0,0199	
τριγωνική	0,0601	0,0056	0,1136	0,0131	0,1164	0,0120	0,1245	0,0127		
<b>Έτος έναρξης δειγματοληψίας:789</b>										
γάμμα-βήτα	0,0781	0,0284	0,0711	0,0288	0,0717	0,0257	0,0667	0,0238		
κανονική	0,1419	0,0234	0,1278	0,0225	0,1259	0,0209	0,1282	0,0193		
τριγωνική	0,1051	0,0118	0,1210	0,0136	0,1133	0,0138	0,1129	0,0140		

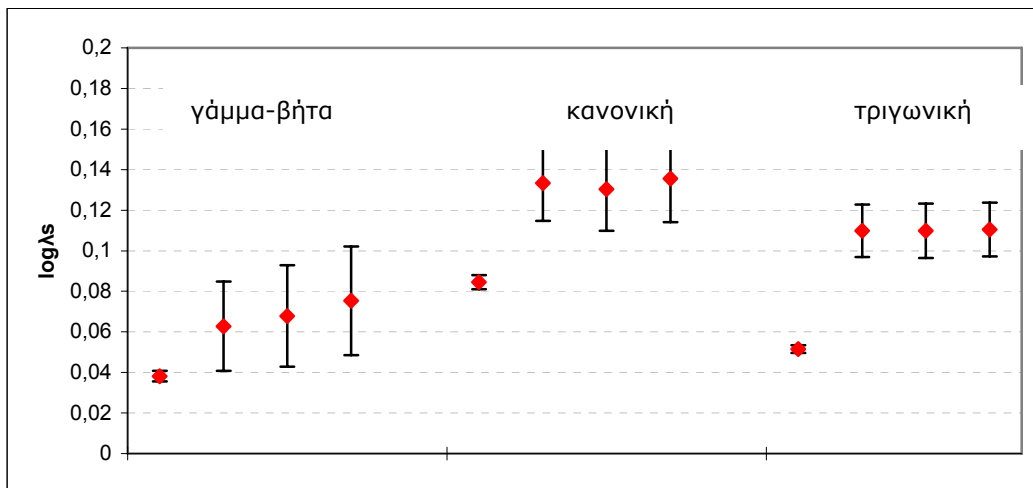
### 3.2.2 Απλοποιημένα μοντέλα των 6 και 8 σταδίων

#### *Διάρκεια δειγματοληψίας*

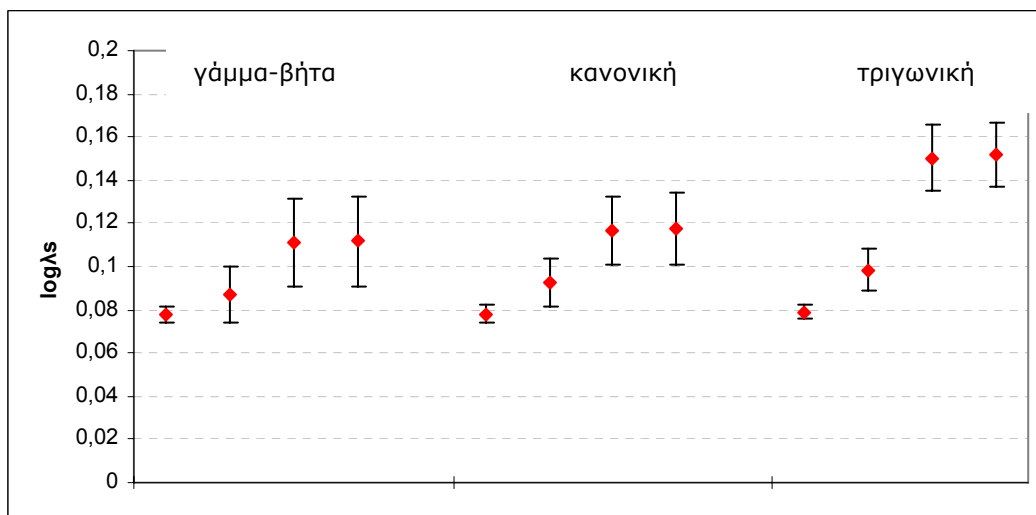
Πριν ακολουθήσουν οι έλεγχοι για τα μοντέλα με τα μειωμένα στάδια θα ήταν σωστό να ελεγχθεί κατά πόσο τα χρόνια δειγματοληψίας επηρεάζουν τα αποτελέσματα των μοντέλων αυτών, έτσι ώστε κάθε περίοδος δειγματοληψίας να εξετάζεται ξεχωριστά στις αναλύσεις που ακολουθούν. Έτσι εφαρμόστηκε και πάλι η σύγκριση των 95% δ.ε. των τιμών του  $\log\lambda_s$  για κάθε στοχαστική μέθοδο, που προέκυψαν από προσομοίωση μετά από δειγματοληψία 5, 10, 20 και 30 ετών από τον θεωρητικό πληθυσμό που αυξάνεται. Στην ανάλυση των αποτελεσμάτων των μοντέλων με μειωμένα στάδια εξαιρέθηκε η μέθοδος περιορισμού resample γιατί τα

πρώτα αποτελέσματα για το πλήρες μοντέλο έδειξαν ότι η μέθοδος αυτή δίνει γενικά μεγάλες αποκλίσεις από το θεωρητικό  $\lambda_s$ .

Παρουσιάζονται οι συγκεντρωτικοί πίνακες 3.8 και 3.9 με τις εκτιμήσεις του  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για το μοντέλο των 6 και 8 σταδίων αντίστοιχα. Ενδεικτικά στα σχήματα 3.30 και 3.31 παρουσιάζονται τα αντίστοιχα αποτελέσματα για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200.



Σχήμα 3.30 Εκτίμηση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε πειραματική συνθήκη. Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 6 σταδίων και τον πληθυσμό που αυξάνει.



Σχήμα 3.31 Εκτίμηση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την περίοδο δειγματοληψίας με έτος έναρξης το 200 και για δειγματοληπτική διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για κάθε πειραματική συνθήκη. Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 8 σταδίων και τον πληθυσμό που αυξάνει.

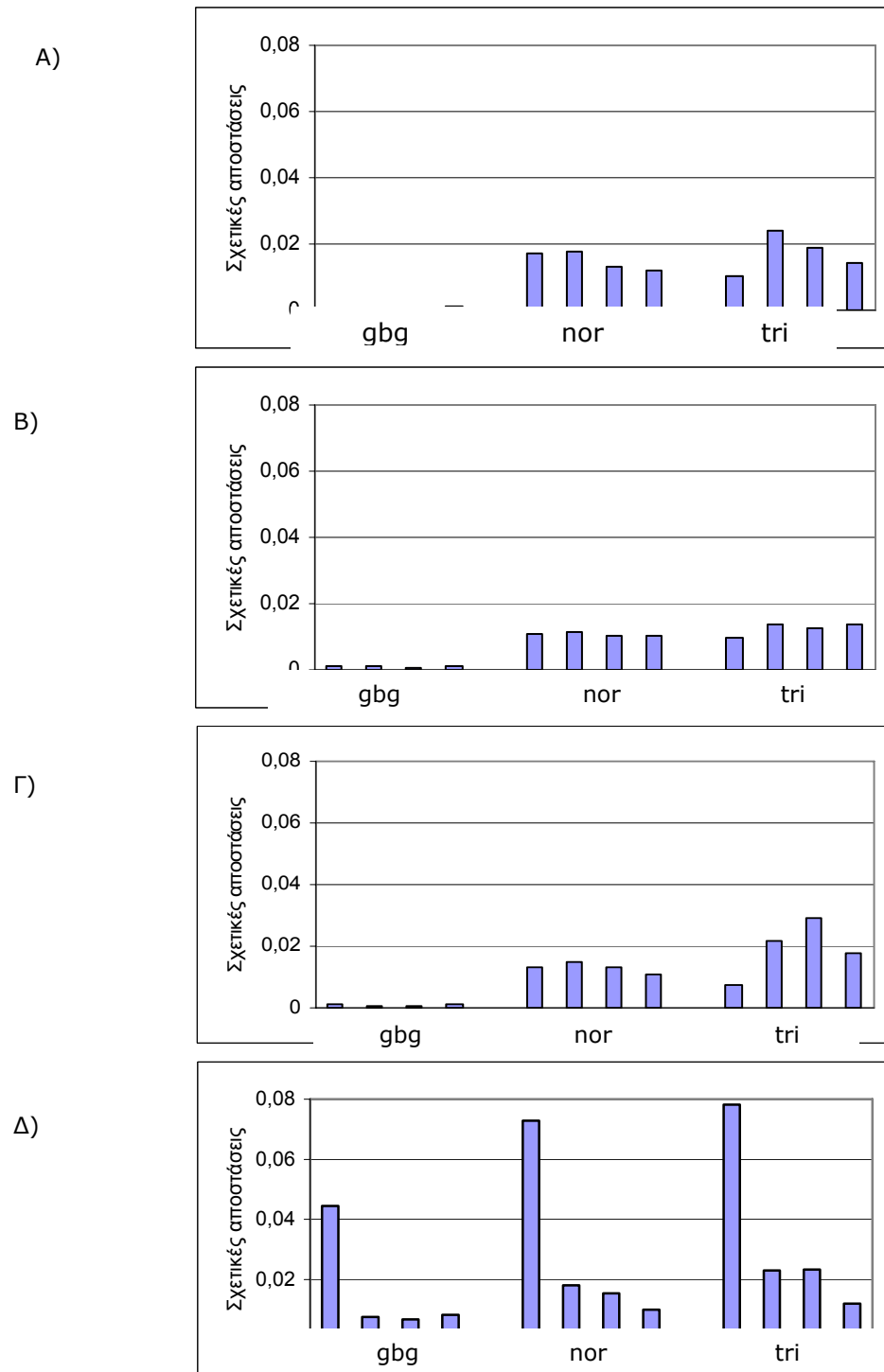
Πίνακας 3.9 Εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  και τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για τις 4 δειγματοληπτικές διάρκειες, για τέσσερα διαφορετικά έτη έναρξης δειγματοληψίας και για τις 3 στοχαστικές μεθόδους (μέθοδος επιλογής στοιχείου του πίνακα με βάση το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική, την τριγωνική κατανομή). Τα αποτελέσματα αφορούν το μοντέλο των 8 σταδίων και τον πληθυσμό που αυξάνεται.

		δειγματοληψία								
		πενταετής		δεκαετής		εικοσαετής		τριακονταετής		
		$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	$\log\lambda_s$	95% Δ.Ε.	
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:200										
στοχαστική μέθοδος	γάμμα-βήτα	0,0776	0,0036	0,0870	0,0131	0,1113	0,0206	0,1117	0,0207	
	κανονική	0,0782	0,0045	0,0923	0,0110	0,1169	0,0157	0,1177	0,0164	
	τριγωνική	0,0791	0,0033	0,0983	0,0097	0,1501	0,0153	0,1517	0,0148	
	Έτος έναρξης δειγματοληψίας:456									
	γάμμα-βήτα	0,1351	0,0313	0,1114	0,0269	0,1160	0,0230	0,1180	0,0231	
	κανονική	0,1371	0,0195	0,1171	0,0171	0,1288	0,0166	0,1255	0,0168	
	τριγωνική	0,1478	0,0148	0,1437	0,0156	0,1492	0,0144	0,1556	0,0144	
	Έτος έναρξης δειγματοληψίας:600									
	γάμμα-βήτα	0,1019	0,0045	0,1033	0,0154	0,1061	0,0143	0,1078	0,0188	
	κανονική	0,1032	0,0053	0,1129	0,0127	0,1051	0,0121	0,1129	0,0150	
τριγωνική	0,1089	0,0033	0,121	0,0112	0,1265	0,0113	0,1479	0,0140		
Έτος έναρξης δειγματοληψίας:789										
γάμμα-βήτα	0,1106	0,0295	0,1303	0,0272	0,1216	0,0236	0,1167	0,0240		
κανονική	0,1179	0,0184	0,1302	0,0177	0,1279	0,0169	0,1205	0,0159		
τριγωνική	0,1336	0,0147	0,1611	0,0148	0,1639	0,0146	0,1623	0,0147		

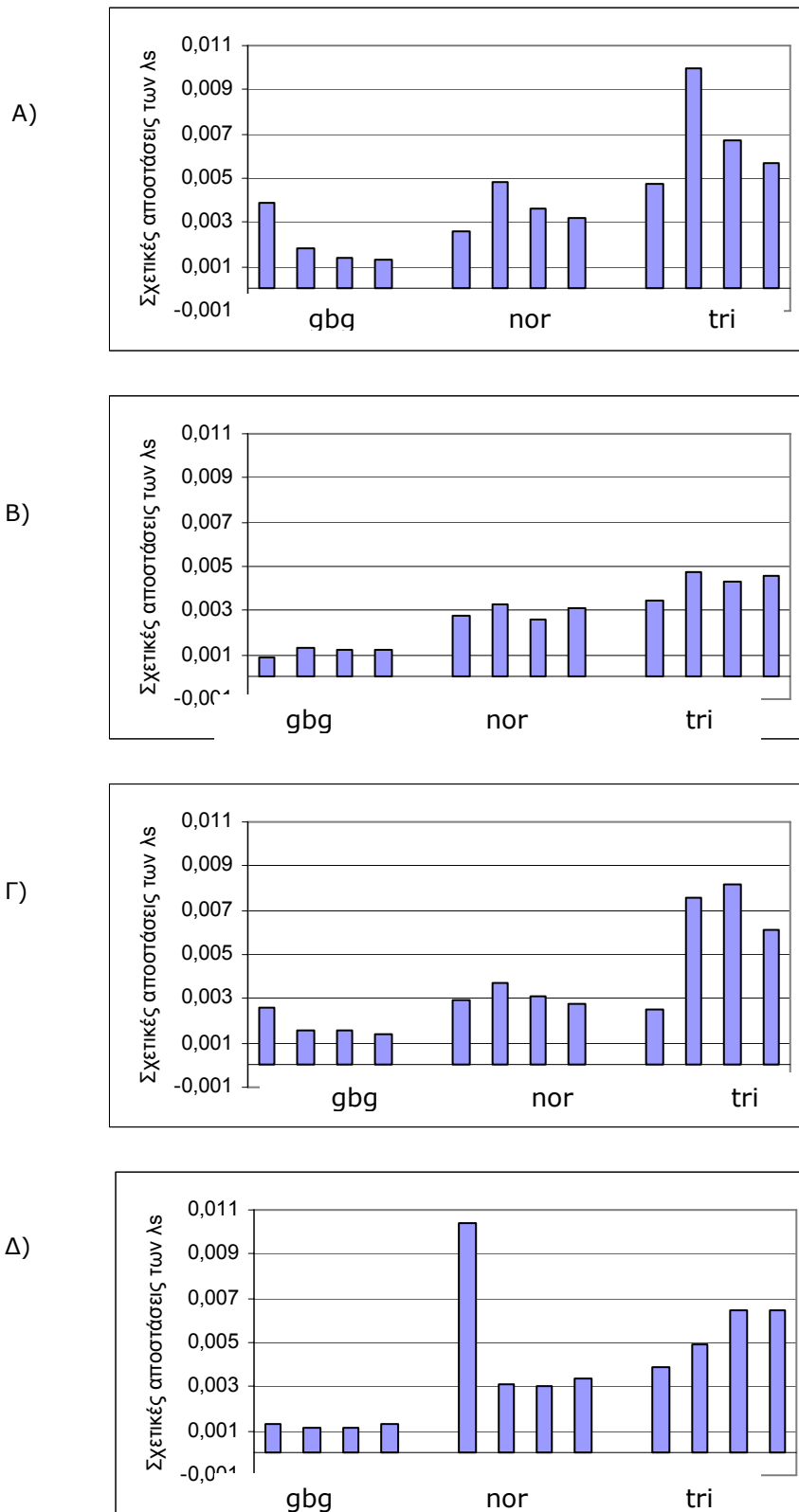
Τα αποτελέσματα που προκύπτουν από τα μοντέλα με μειωμένα στάδια είναι ανάλογα με αυτά του πλήρους μοντέλου των 15 σταδίων. Η εκτίμηση του  $\log\lambda_s$  έχει γενικά την τάση να αυξάνεται όσο αυξάνεται η διάρκεια της δειγματοληψίας. Για το μοντέλο των 6 σταδίων παρατηρείται μια αλληλοεπικάλυψη στα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω (σχήμα 3.27), ενώ για το μοντέλο των 8 σταδίων η σύγκλιση επιτυγχάνεται από τα 20 έτη δειγματοληψίας και πάνω (σχήμα 3.28).

### *Έλεγχος καλής προσαρμογής*

Παρατηρείται ότι για τα 5 χρόνια δειγματοληψίας τόσο η τιμή όσο και το εύρος των τιμών των σχετικών αποστάσεων είναι μεγαλύτερα από αυτά των υπόλοιπων ετών σε όλες τις περιπτώσεις πράγμα που υποδεικνύει ότι οι αποστάσεις μεταξύ των πραγματικών και των παρατηρούμενων είναι μεγαλύτερες. Για λόγους ευκρίνειας παρουσιάζονται οι νόρμες του κάθε μοντέλου ξεχωριστά στα σχήματα 3.32 και 3.33. Αυτό που μπορεί κανείς να διακρίνει είναι ότι η χρήση της γάμμα-βήτα κατανομής δίνει ικανοποιητικές τιμές σε σχεδόν όλες τις περιπτώσεις ανεξάρτητα από το μοντέλο που χρησιμοποιείται.



Σχήμα 3.32 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για το μοντέλο των 6 σταδίων για τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας (5, 10, 20 και 30 έτη) όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής, nor: κανονική κατανομή, tri: τριγωνική κατανομή. Α) έτος έναρξης δειγματοληψίας 200, Β) έτος έναρξης δειγματοληψίας 456, Γ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 600 και Δ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 789. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που αυξάνεται.



Σχήμα 3.33 Σχετικές αποστάσεις πινάκων για το μοντέλο των 8 σταδίων για τέσσερις διάρκειες δειγματοληψίας (5, 10, 20 και 30 έτη) όπου gbg: ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομή, nor: κανονική κατανομή, tri: τριγωνική κατανομή. Α) έτος έναρξης δειγματοληψίας 200, Β) έτος έναρξης δειγματοληψίας 456, Γ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 600 και Δ) έτος έναρξης δειγματοληψίας 789. Τα αποτελέσματα αναφέρονται στον πληθυσμό που αυξάνεται.

### 3.2.3 Σύγκριση των μοντέλων

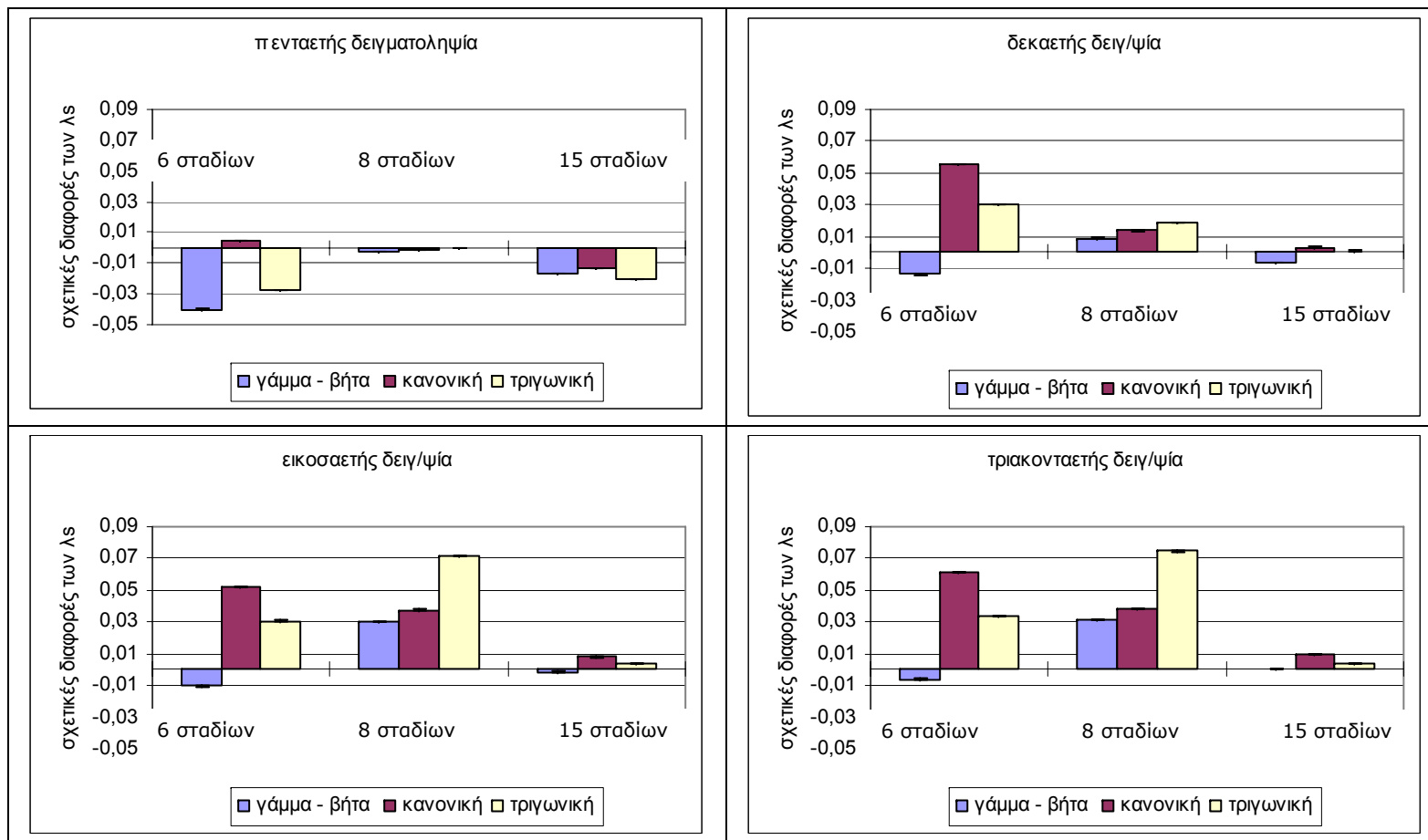
Για τις διάφορες περιόδους δειγματοληψίας δεδομένων από τον θεωρητικό πληθυσμό και για τα τρία μοντέλα των 6, 8 και 15 σταδίων, υπολογίστηκε η σχετική διαφορά  $(\lambda_{\text{πειραματικό}} - \lambda_{\text{θεωρητικό}}) / \lambda_{\text{θεωρητικό}}$  μεταξύ του εκτιμώμενου και θεωρητικού  $\lambda_s$  υπό τις τρεις στοχαστικές μεθόδους: τον συνδυασμό της γάμμα-βήτα κατανομής, την κανονική κατανομή και την τριγωνική κατανομή. Το μέγεθος αυτό υποδηλώνει την υποεκτίμηση ή την υπερεκτίμηση σε σχέση με το αρχικό  $\lambda_s$ .

Από τα σχήματα 3.33 - 3.36 προκύπτει ότι το πρότυπο των κατανομών σταθεροποιείται από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω. Τα μοντέλα έδειξαν μια υπερεκτίμηση του  $\lambda_s$ .

Το μοντέλο των 8 σταδίων έδειξε μια καθολική υπερεκτίμηση. Το ίδιο και το μοντέλο των 6 σταδίων με εξαίρεση όμως το συνδυασμό γάμμα-βήτα κατανομής. Όταν γινόταν χρήση της συγκεκριμένης κατανομής τότε το μοντέλο έδινε αποκλίσεις κοντά στο μηδέν. Παρόμοιες μικρές αποκλίσεις παρείχε το πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων.

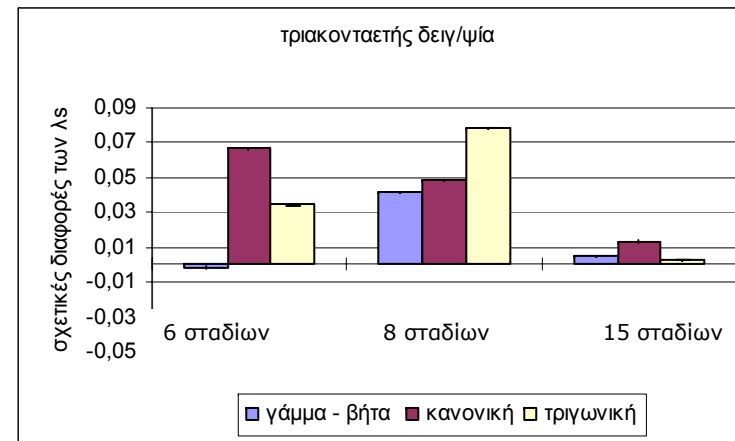
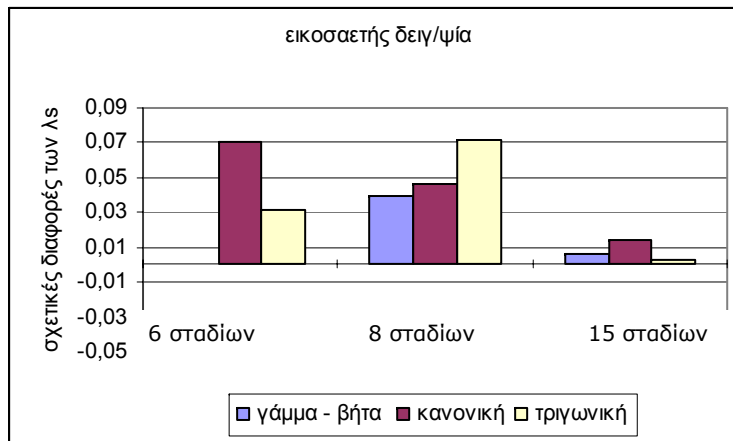
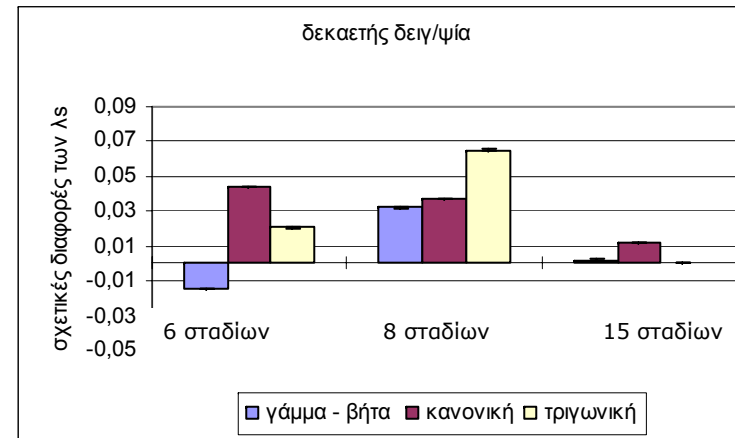
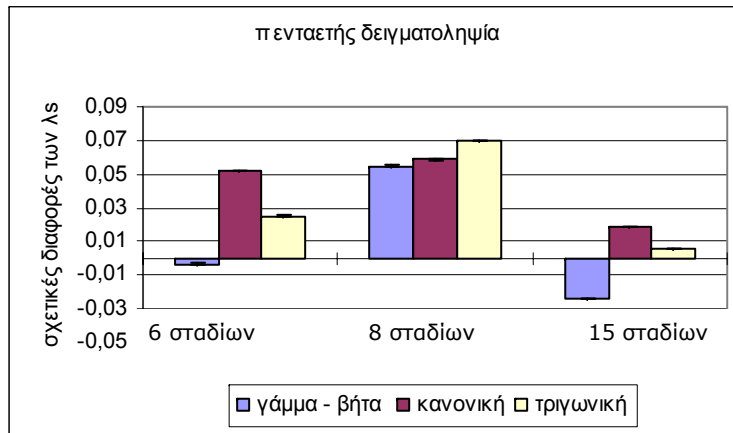
Η στοχαστική μέθοδος της γάμμα-βήτα κατανομής έδινε τις μικρότερες αποκλίσεις από το θεωρητικό  $\lambda_s$  ανεξάρτητα από την πολυπλοκότητα του μοντέλου. Αντίθετα η αντίστοιχη της κανονικής κατανομής έδειχνε μεγαλύτερες σχετικές διαφορές από το θεωρητικό στοχαστικό ρυθμό αύξησης όσο μειωνόταν η πολυπλοκότητα. Τέλος η τριγωνική παρουσίαζε γενικά τις μεγαλύτερες υπερεκτιμήσεις όταν γινόταν χρήση του μοντέλου 8 σταδίων, ενώ στην περίπτωση των άλλων δυο μοντέλων η κανονική κατανομή ήταν αυτή που προκαλούσε τις μεγαλύτερες υπερεκτιμήσεις.

Αυτό που μπορεί να διακρίνει κανείς για το μοντέλο των 6 σταδίων, όπου ο πληθυσμός είναι κατηγοριοποιημένος με βάση τη “λειτουργική ταυτότητα” των ατόμων, είναι ότι το πρότυπο συμπεριφοράς του μοντέλου των 6 σταδίων ακολουθεί το πρότυπο συμπεριφοράς του πλήρους μοντέλου ανεξάρτητα από τις στοχαστικές μεθόδους προσομοίωσης.

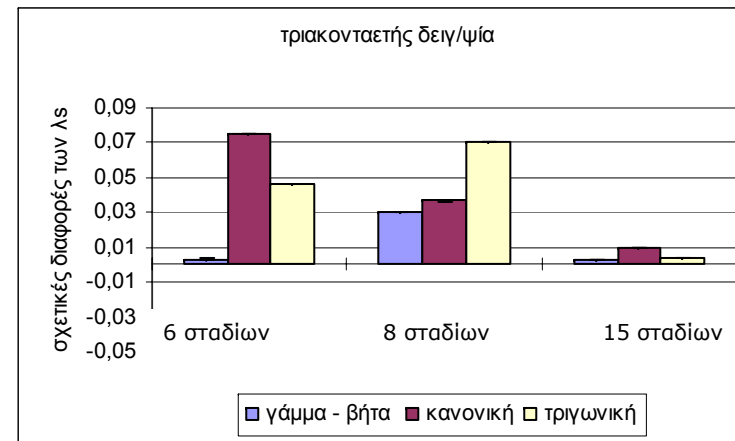
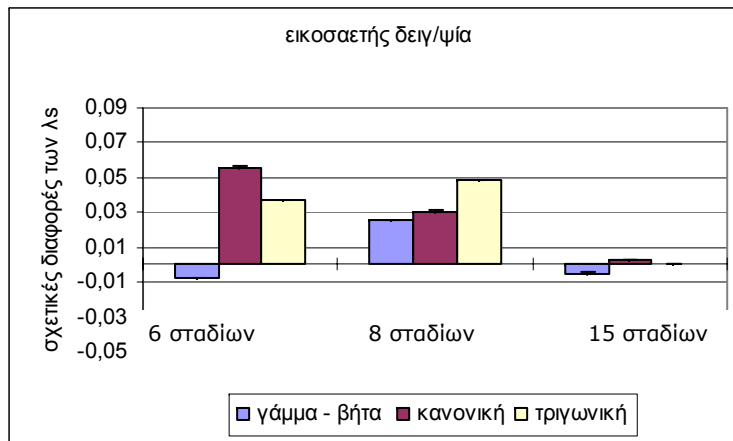
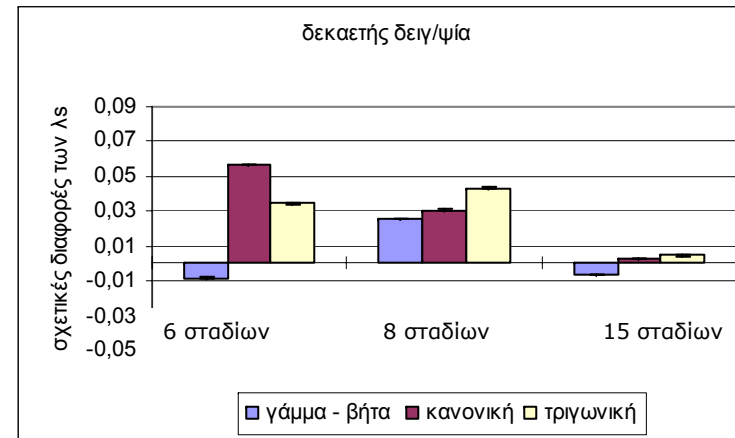
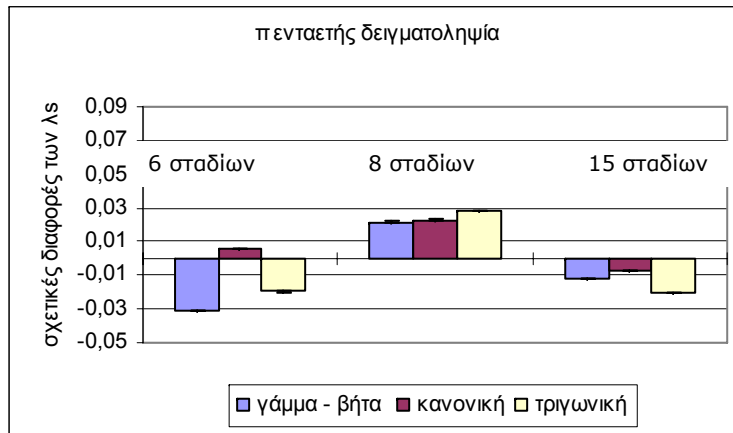


Σχήμα 3.33 Μέση τιμή ( $\pm$ st.err.) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός αυξάνεται. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 200.

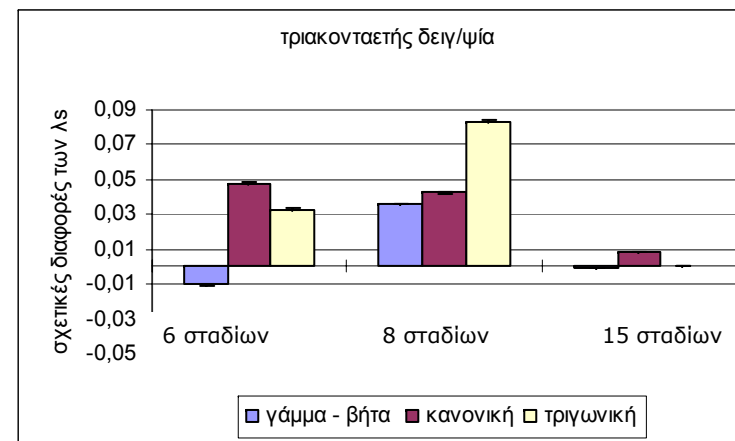
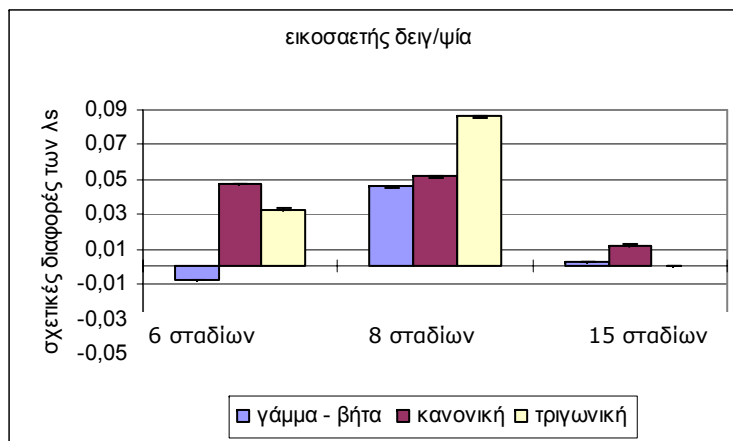
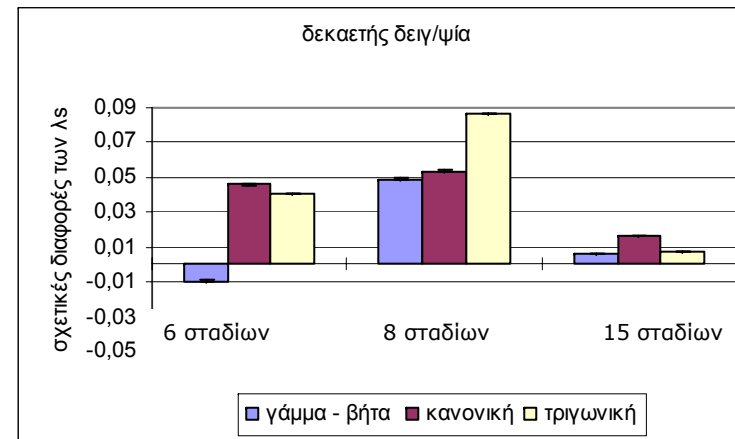
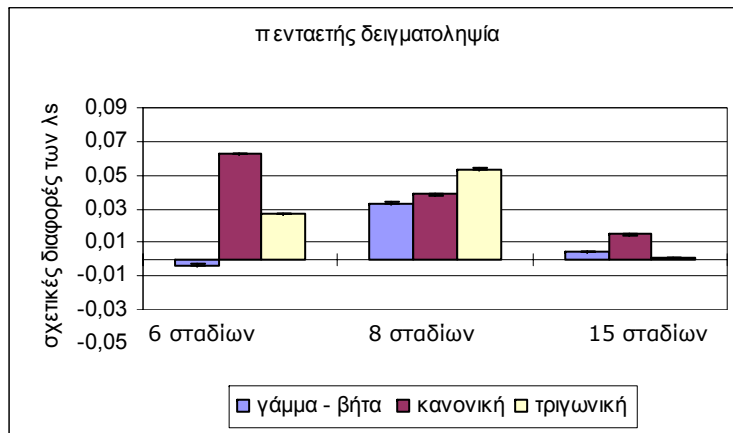




Σχήμα 3.34 Μέση τιμή ( $\pm$ st.err.) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός αυξάνεται. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 456.



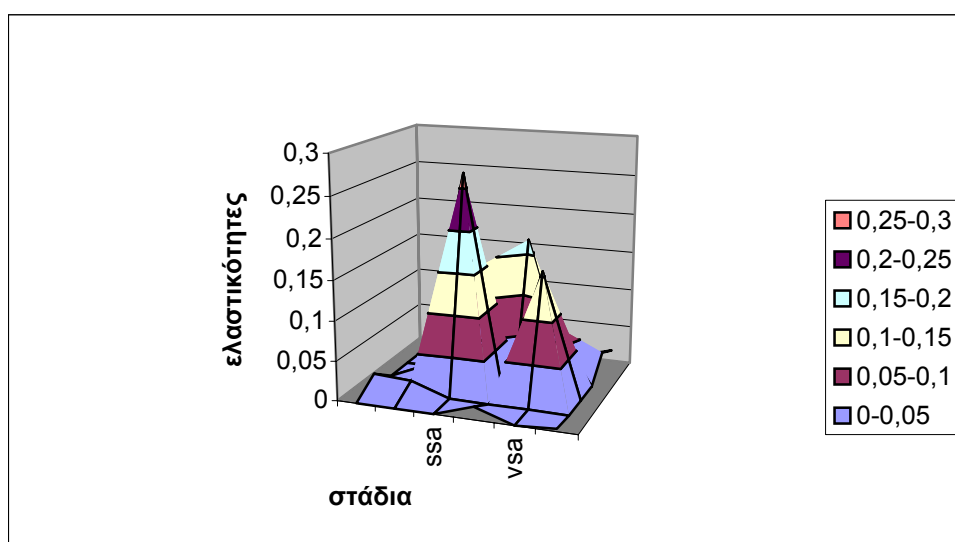
Σχήμα 3.35 Μέση τιμή ( $\pm$ st.err.) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός αυξάνεται. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 600.



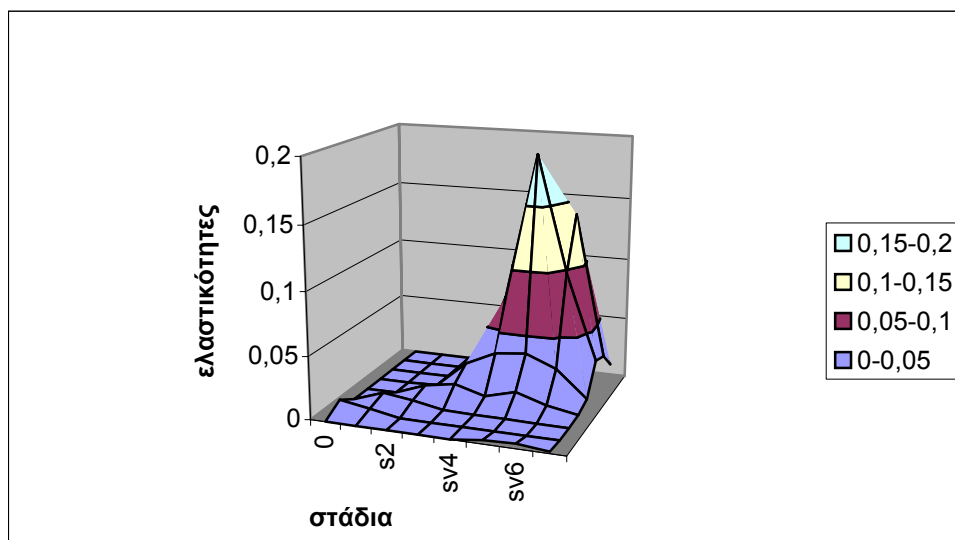
Σχήμα 3.36 Μέση τιμή ( $\pm$ st.err.) της σχετικής διαφοράς του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\lambda_s$  για τα τρία μοντέλα (μοντέλο 6, 8 και 15 σταδίων) και τις τρεις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιήθηκαν. Η διάρκεια δειγματοληψίας είναι 5, 10 20 και 30 έτη και ο αρχικός θεωρητικός πληθυσμός αυξάνεται. Το έτος έναρξης δειγ/ψίας είναι το 789.

### 3.3 Ελαστικότητα σταδίων

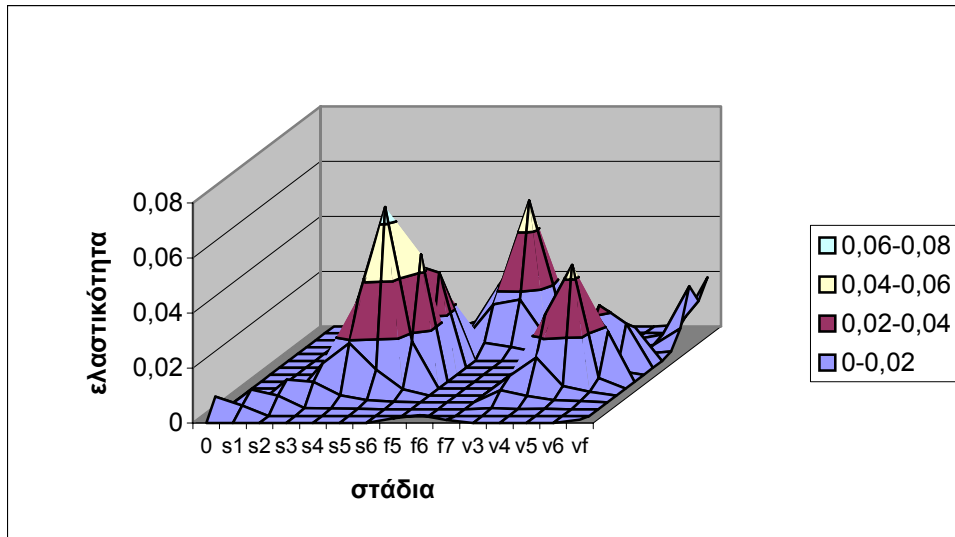
Από την ανάλυση διαταραχής που πραγματοποιήθηκε για τα τρία μοντέλα προέκυψαν τα σχήματα 3.37, 3.38 και 3.39. Αυτό που διακρίνεται είναι ότι τα άτομα που συνεισφέρουν περισσότερο στη διαμόρφωση του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης  $\lambda$  του πληθυσμού είναι τα φυτά με Σ.Π.Φ.στο 5<sup>ο</sup> μέγεθος σταδίου και αυτά που ανθοφορούν. Ανεξαρτήτως του μοντέλου που χρησιμοποιείται αναδεικνύεται τελικά ότι τα άτομα αυτά έχουν τις μεγαλύτερες ελαστικότητες.



Σχήμα 3.37 Απεικόνιση τιμών ελαστικότητας για το μοντέλο των 6 σταδίων



Σχήμα 3.38 Απεικόνιση τιμών ελαστικότητας για το μοντέλο των 8 σταδίων



Σχήμα 3.39 Απεικόνιση τιμών ελαστικότητας για το μοντέλο των 15 σταδίων

#### 4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

##### *Επιδράσεις των στοχαστικών μεθόδων και των περιορισμών επιβίωσης.*

Οι διαφορετικές μέθοδοι για την ενσωμάτωση της στοχαστικότητας στο πλήρες μοντέλα των 15 σταδίων οδήγησαν σε αντικειμενική διακύμανση στις εκτιμήσεις των παραμέτρων βιωσιμότητας τόσο για τον πληθυσμό που αυξάνει όσο και για τον πληθυσμό που φθίνει.

Η διαφορετική διάρκεια δειγματοληψίας επηρέασε τα αποτελέσματα και όπως φάνηκε από τις νόρμες η πενταετής διάρκεια δειγματοληψίας δεν παρείχε αξιόπιστες προβλέψεις αφού κυμαινόταν ακανόνιστα λόγω μεγάλου βαθμού τυχαιότητας. Από την δεκαετία και έπειτα υπήρχε μια αυξανόμενη τάση για καλή προσαρμογή των δεδομένων, δηλαδή για καλύτερη αντιπροσώπευση του θεωρητικού πληθυσμού από τις δειγματοληψίες. Το πρότυπο αυτό ήταν εμφανές σε όλες τις περιπτώσεις και προτείνεται ότι ισχύει γενικά τουλάχιστον για τα πολυετή γεώφυτα.

Κατά την τυχαία επιλογή στοιχείων, το σχήμα των κατανομών για τις πιθανότητες μετάβασης είχε σημαντικές επιδράσεις στο στοχαστικό ρυθμό  $\log \lambda_s$  αλλά το εύρος και η τάση αυτής της επίδρασης εξαρτιόνταν από το ποια μέθοδος χρησιμοποιούταν για να περιορίσει την επιβίωση του σταδίου έως και 100%. Για παράδειγμα όταν γινόταν χρήση της μεθόδου resample για τον περιορισμό της επιβίωσης, η κανονική κατανομή και ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής έδινε σημαντικά χαμηλότερες τιμές για το  $\lambda_s$  από αυτές που προέκυψαν από τη τριγωνική κατανομή ή την επιλογή ολόκληρου πίνακα. Αλλά όταν γινόταν χρήση της μεθόδου rescale όλες οι κατανομές κυμαίνονταν ικανοποιητικά κοντά στις τιμές του  $\lambda_s$  του αρχικού θεωρητικού πληθυσμού (σχήματα 3.4-3.6 και 3.22-3.25). Συνοπτικά ο συνδυασμός της γάμμα-βήτα κατανομής με τη μέθοδο resample έδωσε τις χαμηλότερες εκτιμήσεις για το  $\lambda_s$  (έως και 6% κάτω από το  $\lambda_s$  του θεωρητικού πληθυσμού), ενώ η κανονική κατανομή σε σχέση με τη μέθοδο rescale έδωσε τις μεγαλύτερες (έως και 2,3 % πάνω από το  $\lambda_s$  του θεωρητικού πληθυσμού).σε ανάλογα συμπεράσματα καταλήγουν και οι Kaye και Pyke (1993) για τις παραπάνω κατανομές.

Προβληματισμοί ότι η επιλογή της στοχαστικής μεθόδου μπορεί να επηρεάσει τα αποτελέσματα των μοντέλων έχουν αναφερθεί και στο παρελθόν (Bukowski et al., 1995, Nakoaka 1996, Hamed και Bedient 1997, Menges 2000, Caswell 2001). Παλαιότερες συγκρίσεις που εμπλέκουν επιλογή στοιχείου και πίνακα φανέρωσαν μεγάλες αλλά και μικρές διαφορές στην εκτίμηση της βιωσιμότητας ενός πληθυσμού. Για παράδειγμα η σύγκριση από το *Harplograppus radiatus* έδειξε ότι η επιλογή στοιχείου από μια κανονική κατανομή οδήγησε σε πολύ χαμηλότερες τιμές ρίσκου εξαφάνισης απ' ό τι με τη διαδικασία επιλογής πίνακα (Greenlee και Kaye, 1997 στο Kaye και Pyke, 2003). Σε μια άλλη έρευνα οι Kaye et al. (2001), βρήκαν ότι οι εκτιμήσεις του  $\lambda_s$  από τον πληθυσμό του *Lomatium bradshawii* από την επιλογή στοιχείου (κανονική κατανομή) δεν διαφοροποιούνται, η είναι ελαφρώς μεγαλύτερες από τις εκτιμήσεις από την επιλογή πίνακα. Οι πιθανότητες εξαφάνισης ήταν ταυτόσημες ή ελαφρά χαμηλότερες από αυτές της επιλογής πίνακα. Στην παρούσα εργασία αυτό επαληθεύεται για την κανονική κατανομή, δηλαδή όταν η κανονική κατανομή συνοδεύεται από τη μέθοδο περιορισμού επιβίωσης rescale, αλλά όχι σε συνδυασμό με την resample. Παρόλο που ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης έχει προταθεί σαν ένα μέτρο της βιωσιμότητας ενός πληθυσμού κατάλληλο για συγκρίσεις μεταξύ των μελετών (Menges, 2000), οι διαφορές ανάμεσα στις στοχαστικές μεθόδους που χρησιμοποιούνται μπορεί να καταστήσουν τις συγκρίσεις αυτές επικίνδυνες. Το πρόβλημα αυτό μπορεί να ξεπεραστεί αν χρησιμοποιούνται οι ίδιες μέθοδοι μεταξύ των μελετών, κάτι που σπάνια γίνεται ή αν οι εκτιμήσεις του στοχαστικού ρυθμού ανάπτυξης σταθμιστούν αναλογικά με το σφάλμα της μεθόδου περιορισμού επιβίωσης η\και της στοχαστικής μεθόδου. Γενικά συγκρίσεις μεταξύ των μελετών βιωσιμότητας θα έπρεπε να προσανατολίζεται προς την τυποποίηση όσο γίνεται περισσότερων υποθέσεων του μοντέλου (Brook et al., 2000).

Μεταξύ των μεθόδων επιλογής στοιχείου, η λοξότητα έχει αναγνωριστεί σαν μια σημαντική πτυχή της κατανομής με δυναμικές επιδράσεις στην εκτίμηση του πληθυσμιακού ρυθμού ανάπτυξης (Slade και Levinson 1984) και η επιλογή μιας στατιστικής κατανομής μπορεί θεωρητικά να μεταβάλλει τα αποτελέσματα μιας μελέτης ρίσκου καθοριστικά (Bukowski 1995).

Οι επιδράσεις των διαφορετικών κατανομών έχουν μελετηθεί διεξοδικά για παραμέτρους γονιμότητας που μεταβάλλονται τυχαία (Tallie et al., 1995) και λιγότερο για πιθανότητες μετάβασης πινάκων (Kaye και Pyke, 2003). Στη μελέτη του Nakoaka (1997), για παράδειγμα, εκτιμήθηκε το  $\lambda_s$  για δυο πληθυσμούς

οστρακοειδούς επιτρέποντας στις παραμέτρους γονιμότητας να μεταβάλλονται με βάση την λογαριθμοκανονική και την κανονική κατανομή (η κανονική κατανομή περιορίστηκε έτσι ώστε να συμπεριλαμβάνει μόνο τις θετικές τιμές διότι οι παράμετροι γονιμότητας είναι θετικές και μπορούν να ξεπερνούν τη μονάδα). Συγκριτικά με την περιορισμένη κανονική κατανομή η λογαριθμοκανονική μείωνε την τιμή του  $\lambda_s$  από τη μια “ουρά” της κατανομής ενώ την αύξανε προς την άλλη. Στην παρούσα μελέτη μεταβάλλονταν στοχαστικά όλα τα στοιχεία του πίνακα.

Η χρήση της μεθόδου περιορισμού επιβίωσης έως και 100%, resample, πάντα επέφερε μικρότερες τιμές για το  $\lambda_s$  απ’ ότι η μέθοδος rescale υπερεκτιμώντας τη θνησιμότητα του σταδίου. Η μέθοδος rescale δεν εισήγαγε θνησιμότητα ανεξέλεγκτα. Οι τιμές θνησιμότητας λαμβάνονταν από κατανομή που ήταν βασισμένη στα βιβλιογραφικά δεδομένα. Παρόλο που οι ερευνητές έχουν χρησιμοποιήσει ποικίλες τεχνικές για να περιορίσουν την επιβίωση του σταδίου έως και 100%, ή έχουν αγνοήσει το ζήτημα, βρέθηκε ότι η μέθοδος που θα επιλεγεί για το σκοπό αυτό έχει μεγάλη επίδραση στα αποτελέσματα σε βαθμό που να προβλέπει ότι ένας πληθυσμός προς εξαφάνιση δεν αντιμετωπίζει κίνδυνο διότι η μελλοντική τάση φαίνεται να είναι αυξητική. Τα αποτελέσματα της μεθόδου rescale προέκυψαν σχετικά συνεπή ανάμεσα στις στοχαστικές μεθόδους με επιλογή στοιχείου από κατανομή ενώ οι διαφορές ανάμεσα στα αποτελέσματα από τη μέθοδο resample ήταν ευδιάκριτες με τη γάμμα-βήτα να παρουσιάζει τη μεγαλύτερη υποεκτίμηση και η τριγωνική ικανοποιητικά τη μικρότερη, ενώ η κανονική κατανομή βρισκόταν κάπου ανάμεσα. Άλλες μέθοδοι που χρησιμοποιήθηκαν από προηγούμενους συγγραφείς των στοχαστικών σταδιακών μοντέλων περιλαμβάνουν ένα διαφορετικό τύπο μεθόδου rescale όταν το άθροισμα της επιβίωσης του σταδίου ξεπερνά το 100% (χωρίς να λαμβάνεται υπ’ όψιν η θνησιμότητα, (όπως στο Kaye et al., 2001) και καθιστώντας τις μεταβάσεις εξαρτημένες από τις υποκείμενες ζωτικές διεργασίες (όπως στο Gross et al.1998).

Ένας λόγος ομοιότητας των αποτελεσμάτων της μεθόδου rescale που έχει αναφερθεί είναι ότι μερικές σημαντικές διαφορές των κατανομών που χρησιμοποιούνται έγκεινται στις “ουρές” τους (ή διαφορετικά στην πιθανότητα να συμβούν ακραία γεγονότα) για τις πιθανότητες μετάβασης, αυτές οι ουρές είτε ήταν εξ ορισμού στο διάστημα μεταξύ 0 και 1, είτε περιορίστηκαν κατάλληλα για να ικανοποιούν την παραπάνω συνθήκη. Σε μια διερεύνηση της συμπεριφοράς των “ουρών” της λογαριθμικής, της Weibull, της γάμμα κατανομής και αντίστροφης



κατανομής του Gauss, μέσω προσομοιώσεων Monte Carlo, ο ερευνητής Haas (1997), βρήκε ότι ακόμα και σε σχετικά υψηλές τιμές τυπικής απόκλισης οι σημαντικές διαφορές εντοπίζονταν στις άνω “ουρές” των κατανομών. Στην παρούσα εργασία η κατανομή που περιορίστηκε ήταν η κανονική κατανομή (μεταξύ 0 και 1, για τις πιθανότητες μετάβασης και  $>0$  για τις παραμέτρους γονιμότητας) και για το λόγο αυτό πιστεύεται ότι οι διαφορές μεταξύ των κατανομών σε συνδυασμό με τη μέθοδο rescale είναι μικρές. Για παράδειγμα η τριγωνική και η περιορισμένη κανονική κατανομή παρουσιάζουν το ίδιο μέγιστο σημείο, αλλά από την κανονική κατανομή αποκόπτονται σημαντικά τμήματα και από τις δυο “ουρές” της κατανομής και έτσι αυξάνεται η ομοιότητα των δυο κατανομών. Επιπλέον σύμφωνα με τον Haas (1997), ο καθορισμός της κατάλληλης κατανομής από λίγα δεδομένα μπορεί να είναι δύσκολος ή και αδύνατος. Στη παρούσα εργασία οι δειγματοληψίες έγιναν για διάρκεια 5, 10, 20 και 30 ετών για να διερευνηθεί ακριβώς αυτό. Απ’ ότι έδειξαν οι αναλύσεις η πενταετής δειγματοληψία δεν επαρκεί για να δώσει αξιόπιστα αποτελέσματα μιας και εμπεριέχει μεγάλο βαθμό τυχαιότητας.

Παρόλο που ο περιορισμός των κατανομών μπορεί να βοηθήσει στην κατανόηση των ομοιοτήτων που παρουσιάστηκαν μεταξύ των στοχαστικών μεθόδων επιλογής στοιχείου δεν είναι απαραίτητα μια πρακτική που προτείνεται. Ειδικά σε περιπτώσεις όπου μόνο μια “ουρά” κόβεται, αποκλείοντας τυχαία γεγονότα τότε η μέση τιμή θα αλλάξει και η τυπική απόκλιση θα μειωθεί (Kaye & Pyke, 2003). Για παράδειγμα ο αποκλεισμός των τιμών πάνω από τη μονάδα όταν γινόταν τυχαία επιλογή στοιχείου με βάση την κανονική κατανομή, μείωσε τη μέση τιμή και αύξησε την πιθανότητα εξαφάνισης σε μοντέλα για το ψάρι *Totoaba macdonaldi* (Cisneros-Mata et al., 1997). Στην περίπτωση της μελέτης του οστρακοειδούς, ο Nakoaka (1997) απέκοψε την “ουρά” των χαμηλότερων τιμών προκειμένου να δημιουργήσει τυχαίους αριθμούς για τη μοντελοποίηση των παραμέτρων γονιμότητας. Το γεγονός αυτό προκάλεσε αύξηση κατά 25% στη μέση τιμή και μείωση κατά 35% στη τυπική απόκλιση σε μια περιοχή, καταστρέφοντας την προσαρμογή της κατανομής στα δεδομένα. Γίνεται σαφές ότι το φαινόμενο της αποκοπής των ακραίων τιμών της κατανομής θα είναι τόσο πιο ισχυρό όσο η μέση τιμή της παραμέτρου που μελετάται βρίσκεται κοντά στο μηδέν ή το ένα (ανάλογα με τη κατανομή) διότι θα εξαιρεθεί ένα μεγάλο τμήμα της συνάρτησης πυκνότητας πιθανότητας. Για παράδειγμα αν μια κανονική κατανομή προσαρμοστεί σε ένα σύνολο παρατηρούμενων πιθανοτήτων μεταβάσεων κοντά στο ένα, τότε οι μεγάλες ακραίες τιμές που ξεπερνούν τη μονάδα

θα αφαιρεθούν και κατά συνέπεια ένα μεγάλο τμήμα της συνάρτησης πυκνότητας πιθανότητας θα απορριφθεί. Για την αποφυγή του προβλήματος αυτού, έχει προταθεί από τους Burgman και Gerald (1990), ο μετασχηματισμός των παρατηρούμενων πιθανοτήτων ( $p$ ) σε  $q=1-p$ , έπειτα να προσαρμοστεί μια κατανομή, να επιλεγεί ένα τυχαίο δείγμα και να μετασχηματιστούν ξανά οι τιμές σε  $1-q$ .

Προτείνεται πάντως η επιλογή κάποιας κατανομής που δεν απαιτεί περιορισμό. Αναφορικά με την τριγωνική κατανομή τα τελικά σημεία καθορίζονται από τα παρατηρούμενα δεδομένα, έτσι ποτέ δε πέφτουν εκτός του διαστήματος  $[0,1]$ . Παρόλα αυτά το σχήμα της είναι απλό και η προσέγγιση της είναι καλή όταν τα διαθέσιμα δεδομένα είναι λίγα. Για παράδειγμα η τριγωνική κατανομή μπορεί να είναι ένα ικανοποιητικό υποκατάστατο της βήτα κατανομής (McGrimon & Ryavec, 1964). Στη παρούσα εργασία κάτι τέτοιο φαίνεται να ισχύει ανεξάρτητα της μεθόδου περιορισμού επιβίωσης που χρησιμοποιήθηκε και ίσως να οφείλεται στο γεγονός ότι ο θεωρητικός πληθυσμός δημιουργήθηκε από τυχαία επιλογή τεσσάρων πινάκων της βιβλιογραφίας. Αντίθετα η βήτα κατανομή έχει σαν πεδίο ορισμού το  $[0,1]$  και έχει ένα ευέλικτο σχήμα μεταξύ αυτών των ορίων που την καθιστά μια χρήσιμη κατανομή για τη μοντελοποίηση πιθανοτήτων μετάβασης. Αποτελεί ίσως την πρώτη κατανομή που θα έπρεπε να διερευνηθεί όταν αναπτύσσεται ένα στοχαστικό μοντέλο πινάκων με επιλογή στοιχείων (Kaye & Pyke, 2003).

Άλλες κατανομές που δεν έχουν λάβει προσοχής αλλά που θα έπρεπε να εξεταστούν για τους σκοπούς μοντελοποίησης στοχαστικών μοντέλων πινάκων είναι η  $S$  κατανομή που βασίζεται σε διαφορικές εξισώσεις και είναι κατάλληλη για πιθανότητες (Voit και Schwake, 2000) και η βήτα διωνυμική που είναι κατάλληλη για πιθανότητες που προέκυψαν από καταμετρήσεις (Griffiths 1973; Tamura και Young 1987; Kahn και Raftery 1996). Η βήτα διωνυμική μπορεί να είναι ιδιαίτερα χρήσιμη και κατάλληλη για στοχαστικά μοντέλα πινάκων επειδή μπορεί να διαχωρίσει τη δημογραφική διασπορά από εκτιμήσεις της περιβαλλοντικής στοχαστικότητας (Kentall 1998).

### ***Περιβαλλοντική στοχαστικότητα μέσω επιλογής πίνακα και επιλογής στοιχείου***

Οι δυο προσεγγίσεις εισαγωγής στοχαστικότητας: η επιλογή πίνακα και η επιλογή των στοιχείων του πίνακα, έχουν πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα σαν

τεχνικές μοντελοποίησης. Για παράδειγμα, επειδή η επιλογή στοιχείου μπορεί να γίνει από παραμετρικές κατανομές πιθανοτήτων μετάβασης, οι πιθανές εκβάσεις των προσομοιώσεων του πληθυσμού επηρεάζονται από το σχήμα της κατανομής. Αντίθετα η επιλογή πίνακα περιορίζει τον αριθμό των κατευθύνσεων που μπορεί να πάρει ένας πληθυσμός σε μια προσομοίωση, διότι σε κάθε χρονικό βήμα μπορεί να επιλεγθεί ένας μόνο πίνακας από ένα καθορισμένο σύνολο πινάκων. Μέσω της επιλογής παραμετρικών στοιχείων, μπορεί να διερευνηθεί ένας μεγαλύτερος αριθμός πιθανών εκβάσεων, ειδικά αυτών που πραγματοποιούνται με χαμηλή συχνότητα (οι “ουρές” σε μια κατανομή). Αυτά τα σπάνια γεγονότα μπορεί να είναι σημαντικά για την εκτίμηση τυχαίων γεγονότων όπως η εξαφάνιση (Burgman et al., 1993). Η μέθοδος της επιλογής στοιχείου μπορεί να διευθετήσει το ζήτημα των ελλিপών δεδομένων πιο ικανοποιητικά από την μέθοδο της επιλογής ολόκληρου πίνακα, μέσω της προσαρμογής μιας κατανομής στους ζωτικούς ρυθμούς για τους οποίους υπάρχουν δεδομένα. Στην επιλογή πίνακα, κάθε παράμετρος πρέπει να εκτιμηθεί ή να αντικατασταθεί από αντίστοιχα στοιχεία άλλων πινάκων. Παρόλα αυτά, η επιλογή πίνακα, αντίθετα με την επιλογή στοιχείου στα σταδιακά δομημένα μοντέλα, είναι απαλλαγμένη από το πρόβλημα του περιορισμού της συνολικής επιβίωσης έως και 100%. Τελικά η επιλογή στοιχείου μπορεί να είναι καλύτερη λύση όταν η στοχαστικότητα πρέπει να εφαρμοστεί σε κάθε ζωτικό ρυθμό μέσω μιας λειτουργικής σχέσης με έναν περιβαλλοντικό παράγοντα, όπως η βροχόπτωση (Gross et al., 1998). Μια αδυναμία των τυπικών μεθόδων επιλογής στοιχείου είναι ότι οι πιθανότητες μετάβασης μπορεί να μην είναι συσχετισμένες μεταξύ τους. Δηλαδή ένα “καλό” έτος για ένα ζωτικό ρυθμό, όπως είναι η επιβίωση των αναπαραγωγικών φυτών, είναι συνήθως ένα καλό έτος για κάποιον άλλο, όπως η γονιμότητα. Έτσι ένας πίνακας θα μπορούσε να κατασκευαστεί από τυχαία γεγονότα που αποτελούν τελικά ένα μείγμα από “καλούς” και “κακούς” ζωτικούς ρυθμούς, συνθήκη που είναι απίθανη στη φύση. Η μέθοδος επιλογής πίνακα δεν αντιμετωπίζει συχνά αυτό το πρόβλημα, εφόσον όλα τα στοιχεία ενός πίνακα συχνά προέρχονται από την ίδια χρόνια και αποτελούν τους παρατηρούμενους ζωτικούς ρυθμούς. Πιστεύεται ότι η συσχέτιση μεταξύ των ζωτικών ρυθμών είναι ευρέως διαδεδομένη (Horvitz & Schemske 1995; Oostermaijer et al., 1996; Horvitz et al., 1997; Gross et al., 1998, Caswell 2000, 2001; Menges, 2000) και μπορεί να έχει την τάση για την μείωση της βιωσιμότητας ενός πληθυσμού (Ferson & Burgman 1995; Cisneros-Mata et al., 1997; Pfab & Witkowski, 2000; Fieberg & Ellner 2001). Στη παρούσα εργασία φάνηκε ότι τα αποτελέσματα

του  $\lambda_s$  για τη στοχαστική μέθοδο επιλογής πίνακα δεν είχε την τάση μείωσης της βιωσιμότητας του πληθυσμού και τα αποτελέσματα έδειξαν ότι κυμαίνονταν κοντά στις τιμές της μεθόδου rescale. Δυστυχώς τα εργαλεία για την δημιουργία τυχαίων πολυμεταβλητών δεν είναι ευρέως διαθέσιμα (Caswell, 2001) για κατανομές εκτός της κανονικής, αλλά πρόσφατες εξελίξεις στις στατιστικές μεθόδους (Ferson & Burgman, 1999; Haas, 1999; Fieberg & Ellner, 2001; Kaye, 2001) μπορούν να καταστήσουν την εφαρμογή τους πιο προσιτή στα στοχαστικά μοντέλα πινάκων.

Για πολλά παρατηρούμενα σύνολα δεδομένων, μπορεί να είναι δύσκολο να ελεγχθεί η προσαρμογή μιας συγκεκριμένης κατανομής, εν μέρει λόγω των περιορισμένων δειγμάτων (Karrian & Dudewicz, 2000, pp: 90-96). Οι Sorribas et al. (2000) χρησιμοποιώντας έναν αλγόριθμο αναγνώρισης καλής προσαρμογής, έδειξαν ότι ακόμα και με 160 τυχαία δείγματα από γνωστές κατανομές, δεν ήταν δυνατό να ταυτοποιήσουν την θεμελιώδη κατανομή από την οποία προέρχονταν τα δείγματα στην πλειοψηφία των περιπτώσεων. Παρά την αβεβαιότητα αυτή, οι περισσότεροι κατασκευαστές στοχαστικών μοντέλων επιλέγουν μια κατανομή που φαίνεται λογική, την προσαρμόζουν στα διαθέσιμα στοιχεία και εκτελούν το μοντέλο. Στην παρούσα εργασία φάνηκε ότι η επιλογή κατανομής για τους ζωτικούς ρυθμούς μπορεί να επηρεάσει ή όχι, τα αποτελέσματα των σταδιακά δομημένων μοντέλων πινάκων, ανάλογα με τη μέθοδο περιορισμού επιβίωσης σταδίου έως και 100% που χρησιμοποιείται. Επιπλέον αυτό είναι σύμφωνο με μια ποικιλία πολυετών φυτών (Kaye & Pyke, 2003) ανεξάρτητα αν ο πληθυσμός τείνει προς εξαφάνιση ή όχι. Παρόλο που τα σχήματα διάφορων κατανομών μπορούν να προκαλέσουν διαφορές στις εκτιμήσεις επιβίωσης, τα αποτελέσματα τους αλληλεπιδρούν με τις 2 μεθόδους περιορισμού επιβίωσης που χρησιμοποιήθηκαν κάτι που αποδίδεται σε σφάλμα λόγω της υπερεκτίμησης και υποεκτίμησης της θνησιμότητας του κάθε σταδίου.

Έχει δοθεί μικρή προσοχή στο ζήτημα περιορισμού της επιβίωσης, το οποίο βρίσκει εφαρμογή μόνο στα σταδιακά δομημένα μοντέλα όπου τα άτομα μπορούν να πραγματοποιήσουν περισσότερες από μια μετάβαση. Παρόλα αυτά η επιλογή της διαδικασίας μπορεί να είναι το ίδιο καθοριστική όσο και η τεχνική επιλογής στοιχείου και οι δημιουργοί οικολογικών μοντέλων οφείλουν να λαμβάνουν υπ' όψιν ότι ο τρόπος με τον οποίο αντιμετωπίζουν αυτό το πρόβλημα έχει σημαντικό αντίκτυπο στα αποτελέσματα τους και θα πρέπει να παίρνονται μέτρα για τον έλεγχο του σφάλματος στις προσομοιώσεις τους. Αν χρησιμοποιηθεί μια μέθοδος περιορισμού της επιβίωσης που ενέχει αρνητικό σφάλμα ο ερευνητής θα πρέπει να περιμένει

σχετικά χαμηλές τιμές στο  $\lambda_s$  και ουσιαστικές διαφορές στα αποτελέσματα του μοντέλου όταν χρησιμοποιούνται διαφορετικές στατιστικές κατανομές για μοντέλα επιλογής στοιχείου πίνακα. Εν τούτοις όταν το σφάλμα ελαχιστοποιείται οι εκτιμήσεις του  $\lambda_s$  από διαφορετικές μεθόδους επιλογής στοιχείου τείνουν να συγκλίνουν. Προτείνεται λοιπόν η χρήση μιας μεθόδου επιλογής στοιχείου συνδυασμένη με τη μέθοδο περιορισμού επιβίωσης rescale ή στοχαστικότητα με επιλογή ολόκληρου πίνακα (Kaye & Pyke, 2003). Πρέπει να σημειωθεί όμως ότι η παραπάνω πρόταση βρίσκει εφαρμογή μόνο σε οργανισμούς με σύνθετο κύκλο ζωής που οδηγεί σε πολλαπλές πιθανές μεταβάσεις από οποιοδήποτε στάδιο σε κάποιο άλλο. Οι περιορισμοί επιβίωσης δεν είναι απαραίτητοι σε ηλικιακά δομημένα μοντέλα ή άλλους κύκλους ζωής στους οποίους τα άτομα έχουν μόνο ένα πιθανό μονοπάτι επιβίωσης. Τα αποτελέσματα της μελέτης αυτής και άλλων (Fieberg & Ellner, 2001; Kaye & Pyke, 2003) προτείνουν ότι απουσίας του προβλήματος του περιορισμού επιβίωσης η αν δεν συμπεριληφθεί το σφάλμα, προκύπτουν παρόμοια αποτελέσματα στις ΑΒΠ ανεξάρτητα των κατανομών που χρησιμοποιούνται. Οι μέθοδοι επιλογής στοιχείου είναι συχνά χρήσιμες, ειδικότερα όταν ο αριθμός ολόκληρων πινάκων είναι ανεπαρκής για να γίνει επιλογή και επιλογή πινάκων, εάν ο μέσες τιμές και οι τυπικές αποκλίσεις των στοιχείων πρέπει να εκτιμηθούν από τη βιβλιογραφία ή κάποια άλλη μελέτη και όταν απαιτείται μια ειδική συσχέτιση μεταξύ των στοιχείων και κάποιου περιβαλλοντικού παράγοντα. Όπως και σε προηγούμενη μελέτη (Kaye & Pyke, 2003), η μέθοδος περιορισμού επιβίωσης rescale ελαχιστοποιεί το σφάλμα και οδηγεί σε εκτιμήσεις του  $\lambda_s$  από μεθόδους επιλογής στοιχείου που είναι παρόμοιες με εκείνες από την επιλογή πίνακα (αν και λίγο υψηλότερες πιθανώς λόγω της έλλειψης συσχέτισης μεταξύ των δεδομένων).

Το μεγάλο εύρος των εκτιμήσεων της βιωσιμότητας του πληθυσμού από μια μοναδική ομάδα δεδομένων το οποίο αναλύεται από ελαφρώς διαφοροποιημένες μεθόδους είναι ένα ζήτημα προς διερεύνηση. Μια τεχνική μπορεί να υποδεικνύει έναν εύρωστο πληθυσμό ενώ κάποια άλλη να προβλέπει μια γοργή μείωση. Είναι αποδεκτή η άποψη των Beissinger και Westphal (1998), του Menges (2000) και των Fieberg και Ellner (2001) ότι η σημαντικότητα της ανάλυσης βιωσιμότητας έγκειται στη χρήση της σαν ένα συγκριτικό εργαλείο παρά σαν μέσο για την εκτίμηση της υγείας ενός πληθυσμού. Τα πειράματα απόκρισης πινάκων ζωής (Life-table response experiments) (όπως στον Caswell 1989, 2001), στα οποία οι ζωτικοί ρυθμοί ενός πληθυσμού δημιουργούν την μεταβλητή απόκρισης σε ένα πειραματικό σχεδιασμό,

αποτελούν ένα ισχυρό εργαλείο για τη σύγκριση πληθυσμών που υπόκεινται σε διαφορετική μεταχείριση. Ειδικότερα απέναντι στην αβεβαιότητα που προκαλείται λόγω σφάλματος στη καταμέτρηση, το οποίο μπορεί να προκαλέσει πολύ μεγάλα διαστήματα εμπιστοσύνης στις πιθανότητες εξαφάνισης (Ludwig, 1999; Fieberg & Ellner, 2000), θα πρέπει να δίνεται έμφαση στη χρήση της ανάλυσης βιωσιμότητας για την διερεύνηση του σχετικού σφρίγγου ενός συνόλου πληθυσμών ή τον σχετικό αντίκτυπο της αλλοίωσης του ενδιαιτήματος, περισσότερο απ' ό,τι στις ποσοτικές εκτιμήσεις της βιωσιμότητας. Μπορεί επίσης να είναι πρακτικής σημασίας να γίνεται σύγκριση των διαφόρων μεθόδων ΑΒΠ όταν αναπτύσσονται συστάσεις διαχείρισης για τα κινδυνεύοντα είδη και να μην επιδιώκεται η δημιουργία ενός μοντέλου-πανάκειας (όπως στο Pascual et al., 1997; Fisher et al., 2000).

Παρόλο που ο στοχαστικός ρυθμός ανάπτυξης έχει αναγνωριστεί σαν ένα μέτρο βιωσιμότητας πληθυσμού κατάλληλο για συγκρίσεις μεταξύ των πληθυσμών (Menges 2000), οι διαφορές μεταξύ των στοχαστικών μεθόδων καθιστούν τέτοιου είδους συγκρίσεις επικίνδυνες. Ωστόσο το πρόβλημα αυτό μπορεί να ξεπεραστεί αν χρησιμοποιούνται οι ίδιες μέθοδοι στις διάφορες μελέτες (κάτι που σπάνια γίνεται) ή αν οι εκτιμήσεις του ρυθμού ανάπτυξης ρυθμίζονται μέσω του σφάλματος της κάθε μεθόδου περιορισμού της επιβίωσης και των κατανομών πιθανοτήτων (Kaye & Pyke, 2003).

### ***Επιδράσεις της δομής του μοντέλου***

Οι μελέτες βιωσιμότητας επηρεάζονται δραματικά από τις λεπτομέρειες της δομής του μοντέλου. Αυτό είναι εύλογο αν σκεφτεί κανείς ότι οι μελέτες αυτές έγκεινται στην περιγραφή της πιθανοθεωρητικής συμπεριφοράς του πληθυσμού με ιδιαίτερη έμφαση στις ακραίες συμπεριφορές. Έχει προταθεί ότι η κατηγοριοποίηση ενός πληθυσμού του πολυετούς γεώφυτου *Trillium grandifolium* είναι καλύτερη μέσω της κατηγοριοποίησης του σε στάδια και όχι σε ηλικιακές κλάσεις (Hanzwa & Kalisz, 1993). Για τη μελέτη των φυτών με βολβό αλλά και άλλων πολυετών φυτών έχουν διαμορφωθεί μοντέλα πινάκων με διαφορετικό αριθμό σταδίων, επιχειρώντας την καλύτερη περιγραφή των πληθυσμών. Η επιλογή του αριθμού των σταδίων συχνά γίνεται είτε με βάση τη λειτουργική οργάνωση του πληθυσμού, είτε με τις διαβαθμίσεις του μεγέθους του, είτε και με τα δυο. Στην παρούσα εργασία βρέθηκε

ότι μοντέλα διαφορετικής δομής όχι μόνο διέφεραν σημαντικά ως προς την απόδοση του ρίσκου εξαφάνισης αλλά επιπλέον παρείχαν αντιφατικά αποτελέσματα προβλέποντας ένα πληθυσμό που αυξάνεται ενώ στην πραγματικότητα αυτός οδηγείται προς εξαφάνιση με αργό ρυθμό.

Με την αξιολόγηση των μοντέλων έγινε δυνατός ο καθορισμός εκείνων των αποφάσεων που είναι κρίσιμες για την μελέτη του *Allium tricoccum* που χρησιμοποιήθηκε σαν οργανισμός πρότυπο για τα φυτά με βολβό. Προέκυψε ότι μειώνοντας τα στάδια προκύπτουν αυξημένες τιμές για το  $\lambda_s$  σε όλες τις περιπτώσεις με συνοδευόμενη βελτίωση στον αναμενόμενο χρόνο εξαφάνισης και τις καμπύλες ημιαφάνισης. Κατά τη σύμπτυξη που πραγματοποιήθηκε θεωρήθηκε ότι τα άτομα από διασταύρωση έχουν τις ίδιες ιδιότητες με τα άτομα βλαστητικής και άρα όχι περιορισμούς. Το στάδιο αυτό λοιπόν στο μοντέλο θεωρήθηκε ότι έπρεπε να συμπεριφέρεται σαν όλα τα άτομά του να έχουν τη δυνατότητα παραγωγής βολβού. Το γεγονός αυτό προσέδωσε στον πληθυσμό κάποια επιπλέον άτομα που το πλήρες μοντέλο δεν έδινε και για το λόγο αυτό παρουσιάζεται η συγκεκριμένη υπερεκτίμηση. Τέθηκε το ερώτημα τι θα γινόταν αν έμπαιναν οι βιολογικοί περιορισμοί και στερούνταν έτσι τα άτομα που δίνουν βολβό τη δυνατότητα διαίρεσής τους. Σε αυτή τη περίπτωση τα άτομα αυτά υιοθετούν τις ιδιότητες των ατόμων που δεν παράγουν βολβό και κατά συνέπεια υιοθετούν τους μαθηματικούς περιορισμούς στο μοντέλο δημιουργώντας αυτή τη φορά μεγάλη υποεκτίμηση. Ο λόγος για τον οποίο δεν εισήχθησαν περιορισμοί στα ομαδοποιημένα στάδια των μοντέλων είναι διότι θεωρήθηκε ότι η υιοθέτηση ιδιοτήτων των φυτών που μπορούν να δώσουν βολβό είναι καταλληλότερη διότι από τη βιβλιογραφία είναι γνωστό ότι τα άτομα του είδους αυτού έχουν μεγαλύτερες πιθανότητες επιτυχούς φύτευσης απ' ό,τι οι σπόροι και ότι οι δημογραφικές διεργασίες κυριαρχούνται από την ανάπτυξη κλώνων ή εγκαθιδρυμένων φυτών (Nault & Gagnon, 1993).

Επιπλέον εσωκλείοντας στο μοντέλο τη λειτουργική δομή και μόνο (μοντέλο 6 σταδίων), τα αποτελέσματα του μοντέλου ακολουθούν το πρότυπο συμπεριφοράς του πλήρους μοντέλου κάτι που δεν ισχύει για το μοντέλο όπου τα στάδια καθορίζονται από το μέγεθός τους μόνο (μοντέλο 8 σταδίων). Δηλαδή αυτό που παρατηρείται είναι ότι ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής δίνει τις μικρότερες αποκλίσεις από τον αρχικό θεωρητικό πληθυσμό σε αντίθεση με την κανονική κατανομή που δίνει τις μεγαλύτερες υπερεκτιμήσεις αναφορικά με τα δυο μοντέλα. Ίσως αυτό υποδηλώνει ότι είναι μεγαλύτερης σημασίας η λειτουργική απεικόνιση

ενός πληθυσμού σε ένα μαθηματικό μοντέλο. Κάτι ανάλογο έχει αναφερθεί από τους Pascual et al. (1997), όπου η δομή του μοντέλου για την ανάλυση βιωσιμότητας του *Connochaetes taurinus* ήταν καθοριστικής σημασίας για τα αποτελέσματα του μοντέλου. Αναφέρουν ότι ακόμα και όταν τα δεδομένα είναι ελλιπή αλλά υπάρχουν βιολογικές ενδείξεις που υποδεικνύουν ορισμένες διεργασίες στη συμπεριφορά του πληθυσμού, τότε ίσως αυτές είναι σημαντικές και θα πρέπει να ενσωματωθούν στο μοντέλο. Το γεγονός αυτό θέτει ένα νέο ζήτημα στην επιλογή του κατάλληλου μοντέλου που τελικά θα αντιπροσωπεύσει την πληθυσμιακή δυναμική μιας και ανεξαρτήτως των διαθέσιμων δομένων που συλλέγονται, όταν κανείς ασχολείται με τους φυσικούς πληθυσμούς πάντα θα βρίσκει κάποιο όριο στην ικανότητά του να αποφασίσει όχι μόνο για τη σημασία ορισμένων διαδικασιών ή το πλαίσιο λειτουργίας τους αλλά επίσης και να θέσει τις τιμές των κρίσιμων πληθυσμιακών παραμέτρων (Pascual et al., 1997).

Κατά την ανάλυση διαταραχής μέσω της εκτίμησης ελαστικότητας των πινάκων βρέθηκε ότι τα τρία κύρια στάδια που συνεισφέρουν στη διαμόρφωση του στοχαστικού ρυθμού  $\lambda_s$  στο πλήρες μοντέλο των 15 σταδίων (άτομα μεγέθους 6.5-10cm και τα αναπαραγωγικά φυτά) εντοπίζονται και στα μοντέλα με τα μειωμένα στάδια κάτι που αποτελεί ένδειξη ότι ανεξάρτητα από τη δομή του μοντέλου που χρησιμοποιείται πάντα διακρίνονται τα σημαντικότερα στάδια της πληθυσμιακής δυναμικής.

Η διαδικασία που χρησιμοποιήθηκε σε αυτή την εργασία παρέχει ένα σχετικά ακριβές μέσο για την μεταχείριση μέρους της αβεβαιότητας της συμπεριφοράς του συστήματος όταν πρόκειται να ληφθούν διαχειριστικά μέτρα.

Σύμφωνα με τον Ludwig (1996) μια αδυναμία αυτής της προσέγγισης είναι ότι δεν υπάρχουν περιορισμοί στα σενάρια που μπορεί να συλλάβει ο ανθρώπινος νους. Η επιλογή μπορεί να καταλήξει να εξαρτάται από το πόσο συντηρητικός ή ριψοκίνδυνος είναι κανείς όταν εγκρίνει το ρίσκο κατάρρευσης ενός πληθυσμού. Πιστεύεται πάντως ότι η προσέγγιση της παρούσας μελέτης αποτελεί μια ουσιαστική βελτίωση σε σχέση με την εφαρμογή ενός μόνο μοντέλου και προτείνεται οι ερευνητές να περιορίζουν τον αριθμό των σεναρίων τους σε έναν ικανοποιητικό αριθμό (Pascual et al., 1997).

Παρόλο που εξετάστηκαν διάφορα εναλλακτικά σενάρια εισαγωγής στοχαστικότητας, αριθμού σταδίων, έτη δειγματοληψίας, μεθόδων περιορισμού της επιβίωσης, πρέπει να γίνει κατανοητό ότι όλα τα μοντέλα που εξετάστηκαν



απλοποιούν πολύπλοκες διεργασίες. Μπορεί να υπάρχουν άλλα σχετικά χαρακτηριστικά της δυναμικής του πληθυσμού που δεν περιλαμβάνονται στο μοντέλο. Τέτοια χαρακτηριστικά μπορεί να είναι η βόσκηση, η πυκνοεξάρτηση η και η εισαγωγή νέων σπόρων από γειτονικές περιοχές. Αγνοώντας αυτούς τους παράγοντες, δεν σημαίνει ότι είναι ασήμαντοι αλλά ότι μπορούν να επιδρούν με αργό ρυθμό στην επιβίωση και γεννητικότητα του πληθυσμού αν πρόκειται για βραχυχρόνια προσομοίωση. Στη μελέτη αυτή επιχειρείται να εξεταστεί πως θα κατευθύνονταν το πληθυσμιακό μέγεθος αν ο συνθήκες, έτσι όπως αντικατοπτρίζονται από τις τιμές των στοιχείων του πίνακα, δεν άλλαζαν στο χρόνο. Τελικά, η καταλληλότητα και οι περιορισμοί ενός δεδομένου μοντέλου είναι στενά συνυφασμένα με το διαχειριστικό ερώτημα το οποίο τίθεται καθώς και το σχετικό χωρικό και χρονικό πλαίσιο.

## 5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Στην παρούσα εργασία δημιουργήθηκε ένα πλήρες μοντέλο με πίνακα 15 σταδίων για το είδος *Allium tricoccum* που ενσωμάτωνε πληροφορία τόσο για το μέγεθος του κάθε ατόμου όσο και για το τρόπο προέλευσης του φυτού (από σπόρο μέσω προηγούμενης διασταύρωσης ή από διαίρεση βολβού μέσω βλαστητικής αναπαραγωγής). Στη συνέχεια πραγματοποιήθηκε μείωση της πολυπλοκότητας του μοντέλου με δυο τρόπους. Από τον πρώτο τρόπο, λαμβάνοντας υπ' όψιν μόνο το μέγεθος του φυτού, προέκυψε ένα μοντέλο 8 σταδίων. Από τον δεύτερο τρόπο λαμβάνοντας υπ' όψιν μόνο τη προέλευση του φυτού (αναφορικά με τον τρόπο της αναπαραγωγής του) προέκυψε ένα μοντέλο 6 σταδίων. Σε αντίστοιχες μελέτες εφαρμόζεται συνήθως μια δομή μοντέλου που φαίνεται βιολογικά “κατάλληλη” σε συνδυασμό με μια στοχαστική μέθοδο. Ο πρωταρχικός όμως στόχος της παρούσας εργασίας είναι να αναδείξει τελικά πώς επηρεάζονται οι παράμετροι βιωσιμότητας όταν τα διαφορετικά μοντέλα που διερευνήθηκαν συνδυάζονται με διάφορες στοχαστικές μεθόδους. Από τη μελέτη προκύπτουν τα παρακάτω συμπεράσματα.

- Γενικά ο στοχαστικός ρυθμός αύξησης του πληθυσμού  $\log\lambda_s$  σύγκλινε από τη δεκαετή δειγματοληψία και πάνω για το μοντέλο των 15 σταδίων και των 6 σταδίων, ενώ όταν γινόταν χρήση του μοντέλου των 8 σταδίων οι εκτιμήσεις χρειάζονταν περισσότερα έτη δειγματοληψίας προκειμένου να σταθεροποιηθούν.

- Για το πλήρες μοντέλο τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης για την ακρίβεια της εκτίμησης του στοχαστικού ρυθμού αύξησης  $\log\lambda_s$  αλληλεπικαλύπτονταν από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω και για τους δυο θεωρητικούς πληθυσμούς που μελετήθηκαν. Στην περίπτωση όμως του πληθυσμού που φθίνει συχνά τα 95% δ.ε. από τη δειγματοληψία των 30 ετών εμπεριέχονταν στα προηγούμενα δ.ε. δηλώνοντας έτσι μια αύξηση της ακρίβειας της εκτίμησης του  $\log\lambda_s$  όσο αυξανόταν η διάρκεια δειγματοληψίας. Σταθεροποίηση παρατηρήθηκε και για το μοντέλο των 6 σταδίων από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω. Όταν γινόταν χρήση του μοντέλου των 8 σταδίων τα διαστήματα εμπιστοσύνης χρειάζονταν περισσότερα έτη δειγματοληψίας προκειμένου να σταθεροποιηθούν.

- Επίσης φάνηκε μια τάση για αύξηση του  $\log\lambda_s$  όσο αυξανόταν τα χρόνια δειγματοληψίας για όλες τις στοχαστικές μεθόδους και για όλα τα μοντέλα, κάτι που είχε αντίκτυπο στο χρόνο εξαφάνισης που σταδιακά μετατοπιζόταν όλο και πιο αργά στο χρόνο των προσομοιώσεων, αλλά και στην πιθανότητα ημιεξαφάνισης γιατί με

την αύξηση στο  $\lambda_s$  οι προσομοιωμένοι πληθυσμοί εξέφραζαν έναν ηπιότερο ρυθμό εξαφάνισης, διευρύνοντας παράλληλα το “χρονικό παράθυρο” στο οποίο εξαφανιζόταν το 100% των προσομοιωμένων πληθυσμών.

- Από τους ελέγχους καλής προσαρμογής φάνηκε ότι οι σχετικές αποστάσεις των παρατηρούμενων και θεωρητικών πινάκων για πενταετή δειγματοληψία ήταν οι περισσότερες μεταβλητές που σημαίνει ότι τα 5 έτη δειγματοληψίας δε παρείχαν αξιόπιστα αποτελέσματα και επιπλέον υπερεκτιμούσαν τη θνησιμότητα.

- Από τα 10 έτη δειγματοληψίας και πάνω οι σχετικές αποστάσεις των θεωρητικών και των παρατηρούμενων πινάκων γενικά είχαν μια τάση για μείωση

- Η στοχαστική μέθοδος της γάμμα-βήτα κατανομής σε συνδυασμό με τη rescale μέθοδο περιορισμού επιβίωσης είχε την καλύτερη προσαρμογή όπως και η στοχαστική μέθοδος επιλογής πίνακα για το πλήρες μοντέλο. Αυτό που φάνηκε πάντως είναι ότι η χρήση της γάμμα-βήτα κατανομής δίνει τις πιο αξιόπιστες προβλέψεις για το  $\log \lambda_s$  αφού οι αποκλίσεις που προκύπτουν είναι οι μικρότερες ανεξαρτήτως της πολυπλοκότητας του μοντέλου.

- Την υψηλότερη συστηματική απόκλιση παρουσίασε η στοχαστική μέθοδος της κανονικής κατανομής σε συνδυασμό με τη μέθοδο περιορισμού resample. Αυτό που παρατηρήθηκε είναι ότι τα αποτελέσματα της κανονικής κατανομής σε σχέση με την μέθοδο rescale παρουσίαζαν μεγαλύτερες αποκλίσεις όσο μειωνόταν η πολυπλοκότητα του μοντέλου.

- Τόσο για τον πληθυσμό που αυξανόταν όσο και για τον πληθυσμό που μειωνόταν φάνηκε ότι η μέθοδος περιορισμού rescale είχε τις μικρότερες σχετικές αποκλίσεις από το θεωρητικό  $\lambda_s$  με μικρή τάση για υπερεκτίμηση.

- Η μέθοδος περιορισμού resample έδινε υποεκτιμήσεις του  $\lambda_s$ .

- Η τριγωνική κατανομή φαινόταν να μην επηρεάζεται από τη μέθοδο περιορισμού της επιβίωσης του σταδίου.

- Τη μεγαλύτερη υποεκτίμηση έδωσε ο συνδυασμός γάμμα-βήτα κατανομής σε συνδυασμό όμως με τη μέθοδο resample. Όμως σε συνδυασμό με τη rescale φάνηκε ότι είχε τις πιο μικρές αποκλίσεις ανεξαρτήτως της πολυπλοκότητας του μοντέλου που χρησιμοποιούταν.

- Γενικά η μείωση της πολυπλοκότητας έδινε υπερεκτιμήσεις για τον στοχαστικό ρυθμό αύξησης και αυτό που αξίζει να σημειωθεί είναι ότι όταν ο

πληθυσμός υπό μελέτη είχε τάση προς εξαφάνιση συχνά τα μοντέλα των μειωμένων σταδίων δε κατάφεραν να το αποτυπώσουν στις προσομοιώσεις και προέβλεπαν αντίθετα έναν πληθυσμό που αυξανόταν.

- Τέλος από την ανάλυση ελαστικότητας προέκυψε ότι ανεξάρτητα από το μοντέλο και την πολυπλοκότητα του, αναδεικνύονται πάντα τα στάδια εκείνα που συνεισφέρουν περισσότερο στη διαμόρφωση του στοχαστικού ρυθμού αύξησης και που στη παρούσα εργασία ήταν τα φυτά με Σ.Φ.Π. στο 5<sup>ο</sup> μέγεθος σταδίου και τα φυτά που ανθοφορούν.

## 6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Ackakaya, H.R., Burgman, M.A., Ginzburg, L.R. (1999), *Applied Population Ecology, Principles and Computer Exercises, using Rammas Ecolab*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Beissinger, S.R., Westphal, M.I., (1998), *On the use of demographic models of population viability in endangered species management*, Journal of wildlife management 62, pp: 821-841
- Beissinger, S.R., Westphal, M.I., (1998), *On the use of demographic models of population viability in endangered species management*, Journal of Wildlife Management 62, pp:821–841.
- Boyce, M.S., (1992), *Population Viability Analysis*, Annu. Rev. Ecol. Syst. 23, pp: 481-506
- Brook, B. W., (1997), *Does population Viability analysis software predict the behavior of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater)*, Biological Conservation 82, pp:119-128
- Brook, B.W., O’Grandy, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R., Frankhman, R. (2000), *Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology*, Nature 404, pp: 385 – 387
- Bukowski, I., Korn, L., Wantenberg, D., (1995), *Correlated inputs in quantitative risk assessment: the effect of distributional shape*, Risk Analysis 15, pp: 215-219
- Burgman, M.A., Ferson, S., Ackakaya, H.R., (1993), *Risk assessment in conservation biology*, Chapman and Hall, London
- Burgman, M.A., Ferson, S., Akcakaya, H.R., (1993),. *Risk assessment in conservation biology*, Chapman and Hall, London, UK.
- Burgman, M.A., Gerard, V.A., (1990), *A stage-structured stochastic population model for the giant kelp *Macrocystis pyrifera**, Marine Biology 105, pp:15–23.
- Caswell, H,(2001), *Matrix Population Models*, 2nd edition, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA

- Caswell, H. (1989), *The analysis of life-table response experiments. Decomposition of effects on population growth rate*, Ecological Modelling 46, pp:221–237.
- Caswell, H. (2000), *Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology*, Ecology 81, pp: 619–627.
- Caswell, H., Kaye T.N., (2001), *Stochastic demography and conservation of an endangered perennial plant (Lomatium bradshawii) in a dynamic fire regime*, Advances in Ecological Research 32, pp:1–51.
- Caughley, G., (1994), *Directions in conservation biology*, Journal of Animal Ecology 63, pp: 215-244
- Chesson, P.L., (1978), *Predator-prey theory and variability*, Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, pp: 323-347
- Cisneros-Mata, M.A., Botsford, L.W., Quinn, J. F. (1997), *Projecting viability of Totoaba macdonaldi, a population with unknown age-dependent variability*, Ecological Applications 7, pp:968–980.
- Cohen, J.E., Christensen, S.W., Goodyear, C.P., (1983), *A stochastic age structured population model of stripped bass (Monore saxatilis) in the Potomac River*, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 40, pp:2170-2183
- Cohen, J.E.,(1986a), *Populations forecasts and confidence intervals for Sweden: a comparison of model based and empirical approaches*, Demography 23, pp: 105-126
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. Caswell, H. (1986), *Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate*. Ecology 67 p:1427-1431
- Engen S., Sæther, B., E., Møller, A.,P.,(2001), *Stochastic population dynamics and time to extinction of a declining population of barn swallows*, J.Anim. Ecol. 70, pp:789-799
- Ferson, S., Burgman, M.A., (1995), *Correlations, dependency bounds and extinction risks*, Biological Conservation 73, pp:101–105.
- Ferson, S., Ginzburg, L., Silvers, A., (1989), *Extreme risk analysis for age-structured populations*, Ecological Modelling 47, pp: 175-187

- Fieberg, J., Ellner, S.P., (2000), *When is it meaningful to estimate an extinction probability?*, Ecology 81, pp:2040–2047.
- Fieberg, J., Ellner, S.P., (2001) *Stochastic models for conservation and management: a comparative review of methods*, Ecology Letters 4, pp:244–266.
- Fisher, D.O., Hoyle, S.D., Bloomberg, S.P., (2000), *Population dynamics and survival of an endangered wallaby: a comparison of four methods*, Ecological Applications 10, pp:901–910.
- Giplin, M., Soulé, M.E., (1986), *Minimum viable populations: processes of species extinction*, M. Soulé ed. Conservation Biology, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, pp: 19-14
- Goodman, D., (1987), *Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves*, Nat. Resource Modeling 1, pp:205-234
- Goodman, D., (1987), *The demography of chance extinction*, In Viable populations for conservation, ed. M.E. Soulé, (1987), New York: Cambridge University Press, pp:11-34 & 59-6
- Grasman, J., (1996), *The expected extinction time of population within a system of interacting biological populations*, Bul. Math. Biol. 58 pp: 555-568
- Griffiths, D.A., (1973), *Maximum likelihood estimation for the beta-binomial distribution and an application to the household distribution of the total number of cases of disease*, Biometrics 29, pp:637–648.
- Grimm, V., Wissel, C.,(2004), *The intrinsic mean time to extinction: unifying approach to analyzing persistence and viability of populations*, OIKOS 105, pp: 501-511
- Groom M.J., Pascual M.A., (1998), *The analysis of population persistence: an outlook on the practice of viability analysis*. In Conservation Biology: For the coming decade, second ed., (Eds.) Feidler, P.L., Kareiva, P.M., Chapman & Hall, New York, pp: 4-27
- Gross, K., Lockwood III, J.R., Frost, C.C., Morris W.F., (1998), *Modeling controlled burning and trampling reduction for conservation of Hudsonia Montana*, Conservation Biology 12, pp:1291–1301.

- Guerrant, E., O., Jr, (1996), *Comparative demography of Erythronium elegans in two populations: one thought to be in decline (lost prairie) and one presumably healthy (Mt Hebo)*: Interim report on four transitions, or five years of data, Bureau of land management, Salem, Oregon
- Haas, C.N., (1997), *Importance of distributional form in characterizing inputs to Monte Carlo risk assessments*, Risk Analysis 17, pp:107–113.
- Haas, C.N., (1999), *On modeling correlated random variables in risk assessment*, Risk Analysis 19, pp:1205–1214.
- Hamed, M.M., Bedient, P.D., (1997), *On the effect of probability distributions of input variables in public risk assessment*, Risk Analysis 17, pp:1205-1214
- Hanselman, D., Littlefield, B., (1998), *Mastering Matlab®5, A Comprehensive Tutorial and Reference*, Prentice Hall, New Jersey
- Hanzawa, F.M., Kalisz, S., (1993), *The relationship between age, size and reproduction in Trillium grandiflorum (Liliaceae)*, American Journal of Botany 80(4), pp:405-410
- Heyde, C.C., Cohen, J.E.,(1985), *Confidence intervals for demographic projections based on products of random matrices*, Theoretical Population Biology 27, pp:120-153
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W., (1995). *Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis*, Ecological Monographs 65, pp:155–192.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W., Caswell, H., (1997.), *The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective studies*. Pages 248–271 in S. Tuljapurkar and H. Caswell, editors. Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Kahn, M.J., Raftery A.E., (1996), *Discharge rates of Medicare stroke patients to skilled nursing facilities: Bayesian logistic regression with observed heterogeneity*, Journal of the American Statistical Association—Applications and Case Studies 91, pp:29–41.
- Kalisz, S., McPeck, M., (1992), *Demography of an age structured annual: resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects*, Ecology 73, pp: 1082-1093



- Karian, Z.A., Dudewicz, E.J., (2000), *Fitting statistical distributions*, CRC, Boca Raton, Florida, USA.
- Kaye, T., N., Pyke, D. A., (2003), *The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models*, Ecology, 84 (6), pp: 1464-1476
- Kaye, T.N., Pendergrass, K.L., Finley, K., Kauffman, J.B., (2001), *The effect of fire on the population viability of an endangered prairie plant*, Ecological Applications, 11, pp:1366-1380
- Kendall, B.E., (1998), *Estimating the magnitude of environmental stochasticity in survivorship data*, Ecological Applications 8, pp:184–193.
- Lande, R., (1987), *Extinction thresholds in demographic models of territorial populations*, Am. Nat.130, pp:624-635
- Lande, R., (1993), *Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes*, Am. Nat. 142, pp:911-927
- Leigh, E.,G., jr, (1981),*The average lifetime of a population in a varying environment*, J. Theoretical Biology 90, pp:213-239
- Lesica, P., Steele, B.M., (1994), *Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies*, Nat. Areas J. 14, pp: 209-212
- Ludwig, D., (1999), *Is it meaningful to estimate a probability of extinction?* Ecology 80, pp:298–310.
- Ludwig, D., (1999), *Is it meaningful to estimate a probability of extinction?*, Ecology 80, pp: 298-310
- Ludwig, D., Walters, C.J, (1985), *Are age structured models appropriate for catch effort data?* Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42, pp:1066-1072
- Maynard S.J., (1974), *Models in Ecology*. Cambridge, England: Cambridge University Press
- McCarthy, M.A., Franklin, D.C., Burgman M.A., (1994), *The importance of demographic uncertainty: an example from the Helmeted Honeyeater, Lichenostomus melanops cassidix*, Biological Conservation 67, pp: 135-142
- McCrimmon, K.R., Ryavec, C.A., (1964), *An analytical study of PERT assumptions*. Operations Research 12, pp:113–124.

- Menges, E.S., (2000), *Population viability analyses in plants: challenges and opportunities*, Tree 15, pp: 51-56
- Moloney, K.A., (1986), *A generalized algorithm for determining category size*, Oecologia 69, pp: 176-180
- Morgan, B.J.T., (1984), *Elements of Simulation*, London: Chapman & Hall
- Nakoaka, M., (1996), *Dynamics of age- and size structured populations in fluctuating environments: applications of stochastic matrix models to natural populations*, Researches in Population Ecology 38: pp141-152
- Nault, A., Gaugnon, D. (1993), *Ramet demography of Allium tricoccum, a spring ephemeral, perennial forest herb*, The Journal of Ecology, 81, 1 pp: 101-119
- Oostermeijer, G., Brugman, M.L., de Boer, E.R., den Nijs H.C.M., (1996), *Temporal and spatial variation in the demography of Gentiana pneumonanthe, a rare perennial herb*, Journal of Ecology 84, pp:153–166.
- Pascual, M.A., Kareiva, P., and Hilborn, R., (1997), *The influence of model structure on conclusions about the viability of harvesting of Serengeti wildebeest*, Conservation Biology 11, pp:966–976.
- Pfab, M.F., Witkowski, E.T.F., Dyer, R. A., (2000), *A simple population viability analysis of the critically endangered Euphorbia clivicola under four management scenarios*, Biological Conservation 96, pp:263–270.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., (2002), *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*, Cambridge University Press, Cambridge
- Sæther, B., E., Engen, S., Lande, R., et al., (2000), *Estimating the time to extinction in an island population of song sparrows*, Proc. R. Soc. Lond. B267,pp:621-626
- Samson, F. B., Perez-Trejo, Salwasser, R., Ruggiero, L.F., Shaffer, M.L., (1985), *On determining and managing minimum population size*, Wildlife Soc. Bull. 13, pp: 425-433
- Shaffer, M.L., (1981), *Minimum population size for species conservation*, Bioscience 31, pp: 131-134
- Shaffer, M.L., (1987), *Minimum viable populations: coping with uncertainty*, M. Soulé ed. Viable populations for conservation, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp: 69-86

- Slade, N.A., Levinson, H., (1984) *The effects of skewed distributions of vital statistics on growth of age structured populations*, Theoretical Population Biology 26, pp:361-366
- Sokal, R., R., Rohlf, F.,J., (1969), *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*, W.H. Freeman and Company, San Francisco
- Sorribas, A., March, J., Voit, E.O., (2000), *Estimating age related trends in cross-sectional studies using S-distributions*, Statistics in Medicine 19, pp:697–713.
- Soulé, M. E., (1987), *Viable populations for conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Tallie, C., Patil, G.P., Hennemuth, R.C., (1995), *Modelling and analysis of recruitment distributions*, Environmental and Ecological Statistics 2, pp:315-329
- Tamura, R.N., Young, S.S., (1987), *A stabilized moment estimator for the beta-binomial distribution*, Biometrics 43, pp: 813–824.
- Todd, C.R., Inchausti, P., Jenkins, S., Burgman, M.A., Meei Pyng Ng, (2001), *Structural Uncertainty in stochastic population models: delayed development in the eastern barred bandicoot, (Perameles gunnii)*, Ecological Modelling 136, pp:237-254
- Vandermeer, J., (1979), *Choosing category size in stage projection matrix*, Oecologia 32, pp: 199-225
- Voit, E.O., Schwake, L.H., (2000), *Random number generation from right-skewed, symmetric, and left-skewed distributions*, Risk Analysis 20, pp:59–71.
- Wissel, C., Stöcker, S., (1991), *Extinction of populations by random influences*, Theor. Popul. Biol. 39, pp:67-103