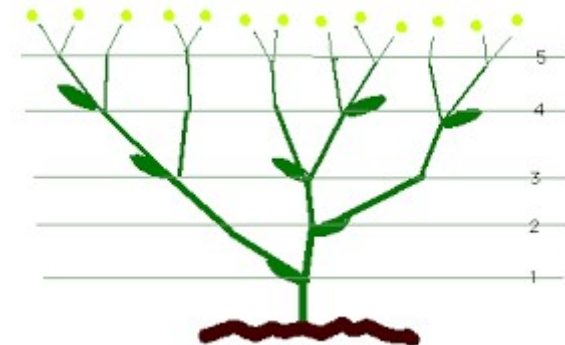
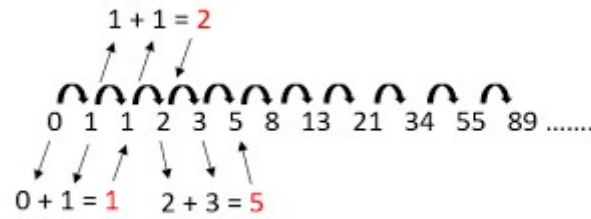
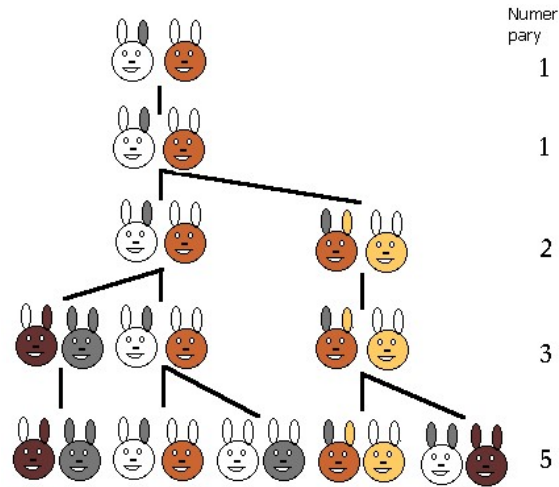


Proste modele ekologiczne

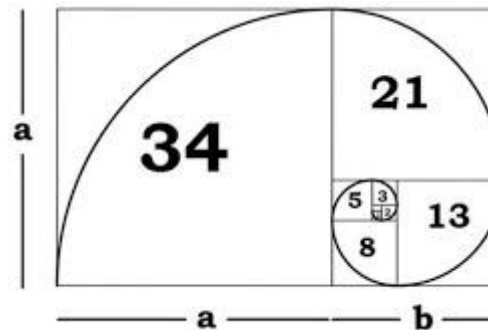
Najstarsze modele matematyczne w biologii:

- **Ciąg Fibonacciego (1225 r.)** – model wzrostu liczebności królików



.... metody empiryczne

- **Model Malthusa (1798 r.)**
- ...
- ...
- **Model logistyczny**
- **Model Lotki-Voltery**
-
- **Eksperyment Calhouna (1968 r.)**



Model Malthusa

Malthus zauważył, że:

1) zasoby żywnościowe rosną w postępie arytmetycznym: $a_{n+1} = a_n + p$, $p = \text{const}$ ($p=r$)

2) liczba ludności wzrasta w postępie geometrycznym: $b_{n+1} = b_n q$, $q = \text{const}$, $q \neq 0$, $b_n \neq 0$

Ogólnie:

1) $a_n = a_0 + np$,

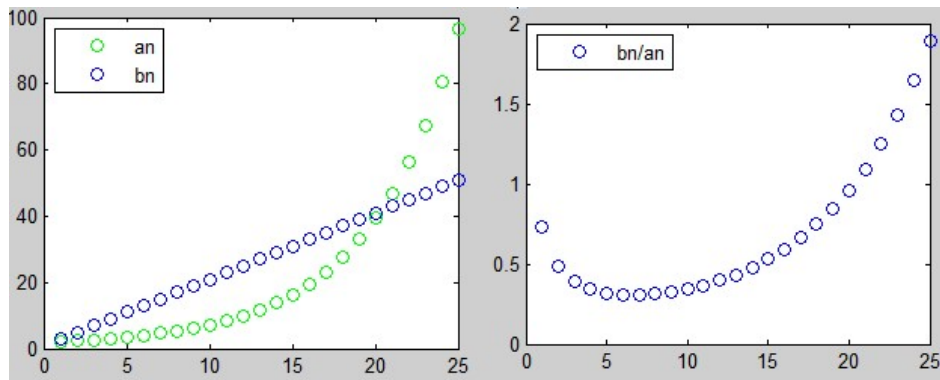
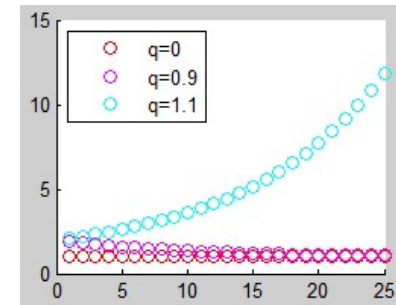
gdzie: a_0 – początkowe zasoby, p – roczny przyrost zasobów ($p > 0$)

2) $b_n = b_0 q^n$,

gdzie: $b_0 > 0$ – początkowa liczba ludności, q – roczny przyrost ludności

Gdy:

$q = 0$, to	$\lim_{n \rightarrow \infty} b_n = 0$	ciąg stały
$0 < q < 1$, to	$\lim_{n \rightarrow \infty} b_n = 0$	ciąg malejący
$q > 1$, to	$\lim_{n \rightarrow \infty} b_n = +\infty$	wzrost wykładniczy



Wniosek Malthusa – wzrost liczby ludności jest zbyt szybki (zabraknie żywności)

Czy Ziemia pomieści nas wszystkich? https://lui.lublin.eu/portal/lui_wyklady/ziemia-pomiesci-nas-wszystkich/ (dr. Janicki, prof.UMCS)

Model Malthusa

Precyzyjne sformułowanie modelu Malthusa

Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- osobniki są jednakowe (jednorodna populacja),
- osobniki nie umierają (obserwujemy tylko proces rozmnażania),
- każdy osobnik dzieli się co τ jednostek czasu (τ jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo z jednego rodzica rodzi się n_r nowych osobników w pełni ukształtowanych,
- nieograniczone zasoby środowiska
 - np. laboratoryjna hodowla bakterii, drożdży (do pewnego stopnia rozwoju)

Znamy $N(t)$ – liczba osobników w chwili t (liczba rodziców)

Chcemy przewidzieć $N(t+\Delta t)$ – liczba osobników w następnej chwili.

$$N(t + \Delta t) = N(t) + n \frac{\Delta t}{\tau} N(t) \quad (1.3)$$

gdzie: $\frac{\Delta t}{\tau}$ - ile razy nastąpiło rozmnażanie w czasie Δt ,

$n \frac{\Delta t}{\tau}$ - liczba potomków z jednego osobnika w czasie Δt ,

$\frac{n}{\tau}$ - ile potomków z jednego rodzica w czasie τ

Czas Δt jest na tyle krótki, że nie wzrasta liczba rodziców $N(t)$

$$N(t + \Delta t) = \left(1 + n \frac{\Delta t}{\tau}\right) N(t) = \alpha N(t) \quad (\text{ciąg geometryczny}) \quad (1.4)$$

gdzie: α – współczynnik rozrodczości (reproduktywność populacji), $\alpha > 1$

Model Malthusa

Model dyskretny: $N(t + \Delta t) = N(t) + n \frac{\Delta t}{\tau} N(t)$ $\xrightarrow[\text{(inny zapis)}]{(1)}$ $N(t + \Delta t) = \alpha N(t)$ ($\lambda = n$)

$\alpha = 1 + n \frac{\Delta t}{\tau}$

(2) \downarrow (przejście na m. ciągły)

$N(t + \Delta t) - N(t) = n \frac{\Delta t}{\tau} N(t)$

$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \frac{n}{\tau} N(t)$ (1.5)

Ogólnie: $N(t) = N_0 \alpha^t$
(ciąg geometryczny $b_n = b_0 q^n$)

Model ciągły:
(gdy $\Delta t \rightarrow 0$)

$$\dot{N}(t) = rN(t)$$

Równanie wzrostu wykładniczego
(**równanie Malthusa**)

M(r)

$N(t)$ – zagęszczenie populacji (lub całkowita masa populacji)

$r = \frac{n}{\tau}$ – współczynnik rozrodczości gatunku ($\frac{\text{ilość potomków z rodzica}}{\text{jednostka czasu}}$)

Rozwiązanie (r.jednorodne):

$$\dot{N}(t) - rN(t) = 0$$

$$\lambda - r = 0 \rightarrow \lambda = r$$

$$N(t) = Ae^{rt}$$

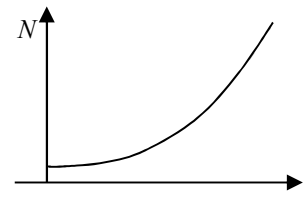
$$N(0) = N_0$$

$$N_0 = Ae^{r \cdot 0} \rightarrow A = N_0$$

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

Rozwiązanie równania Malthusa:

$$N(t) = N_0 e^{rt}, \quad r > 0$$



Model dyskretny: $N(t) = N_0 \alpha^t$

Model ciągły: $N(t) = N_0 e^{rt} = N_0 (e^r)^t$ $\xrightarrow[r > 0]{\alpha > 1}$ $\alpha = e^r$

Model Malthusa

Proces urodzin i śmierci

Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- osobniki są jednakowe (jednorodna populacja),
- każdy osobnik dzieli się co τ_r jednostek czasu (τ_r jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo z jednego rodzica rodzi się n_r nowych osobników w pełni ukształtowanych,
- osobniki umierają co τ_s jednostek czasu (τ_s jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo umiera część n_s ogólnej liczby osobników
- nieograniczone zasoby środowiska

$$N(t + \Delta t) = N(t) + n_r \frac{\Delta t}{\tau_r} N(t) - n_s \frac{\Delta t}{\tau_s} N(t) = \left(1 + n_r \frac{\Delta t}{\tau_r} - n_s \frac{\Delta t}{\tau_s} \right) N(t) \quad (1.7)$$

$$N(t + \Delta t) = \alpha N(t) \quad \xrightarrow{\text{(przejście na m.ciągły)}} \quad \boxed{\dot{N}(t) = (r_r - r_s) N(t)} \quad \text{M(rs)} \quad (1.9)$$

$$\dot{N}(t) = r_{rs} N(t)$$

$r_{rs} = r_r - r_s$ – współczynnik rozrodczości netto

$r_r = \frac{n_r}{\tau_r}$ – współczynnik rozrodczości

$r_s = \frac{n_s}{\tau_s}$ – współczynnik śmiertelności

Rozwiązanie:

$$\boxed{N(t) = N_0 e^{(r_r - r_s)t}}$$

Jeśli:

- 1) $r_r - r_s > 0$ (rozrodczość przewyższa śmiertelność) – wykładniczy wzrost populacji
- 2) $r_r - r_s = 0$ (rozrodczość równoważy śmiertelność) – populacja stała
- 3) $r_r - r_s < 0$ (śmiertelność przewyższa rozrodczość) – populacja wymiera

Model Lesliego

Proces urodzin i śmierci oraz struktura wieku

$M(rsw)$

Model Malthusa z migracjami

Proces urodzin i śmierci z migracjami (inaczej z odławianiem/zarybianiem)

Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- osobniki są jednakowe (jednorodna populacja),
- każdy osobnik dzieli się co τ_r jednostek czasu (τ_r jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo z jednego rodzica rodzi się n_r nowych osobników w pełni ukształtowanych,
- osobniki umierają co τ_s jednostek czasu (τ_s jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo umiera część n_s ogólnej liczby osobników,
- osobniki mogą zmieniać środowisko (emigrować lub imigrować),
- emigracja/imigracja jest stała – w każdej jednostce czasu ubywa/przybywa α osobników,
- nieograniczone zasoby środowiska

$$\dot{N}(t) = rN(t) + \alpha$$

M(rsm) (1.11)

r – współczynnik rozrodczości netto, $r \in \mathbb{R}$

α – współczynnik migracji netto, $\alpha \in \mathbb{R}$

$$\left(r = r_r - r_s = \frac{n_r}{\tau_r} - \frac{n_s}{\tau_s} \right)$$

Rozwiązanie (r.jednorodne):

$$\dot{N}(t) - rN(t) = 0$$

$$N(t) = Ae^{rt}$$

Rozwiązanie (r.wymuszone):

$$0 = rN(t) + \alpha$$

$$N(t) = -\alpha / r$$

Rozwiązanie ogólne:

$$N(t) = Ae^{rt} - \alpha / r$$

$$N(0) = N_0 \rightarrow A = N_0 + \frac{\alpha}{r}$$

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

Rozwiązanie:

dla $r \neq 0$

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

dla $r = 0$

$$N(t) = N_0 + \alpha t$$

Model Malthusa z migracjami

Proces urodzin i śmierci z migracjami: $\dot{N}(t) = rN(t) + \alpha$

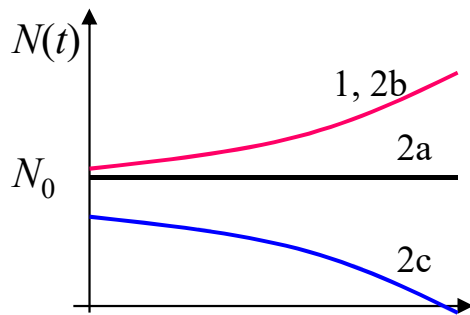
Rozwiązanie dla $r \neq 0$:

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

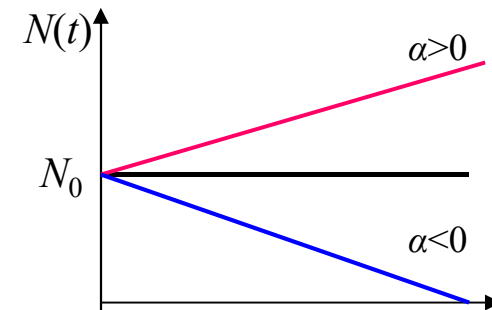
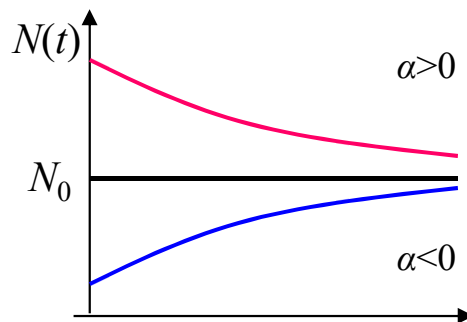
Rozwiązanie dla $r=0$ (tylko migracja):

$$N(t) = N_0 + \alpha t$$

$r > 0$ (środowisko sprzyja)



$r < 0$ (środowisko nie sprzyja)



1) $r > 0, \alpha > 0$ – środowisko sprzyja gatunkowi – przeważają narodziny ($r > 0$) i przeważa napływ ($\alpha > 0$)
- **populacja rośnie** do nieskończoności

2) $r > 0, \alpha < 0$ – środowisko sprzyja, ale osobniki odpływają (np. zbyt dużo ich w środowisku) – **wynik zależy od N_0**

$$N(t) = \left(N_0 - \frac{|\alpha|}{r} \right) e^{rt} + \frac{|\alpha|}{r}$$

(dodanie/ujemne)

- a) $N_0 = |\alpha| / r$ - $N(t)$ stałe
- b) $N_0 > |\alpha| / r$ - $N(t)$ populacja rośnie do nieskończoności
- c) $N_0 < |\alpha| / r$ - $N(t)$ populacja wymiera w skończonym czasie
np. rozpoczęcie odławiania gdy populacja za mała

3) $r < 0, \alpha < 0$ – środowisko nie sprzyja gatunkowi – **populacja wymiera** (x_s maleje, $x_w < 0$)

4) $r < 0, \alpha > 0$ – środowisko nie sprzyja, ale osobniki napływają (np. gdzie indziej gorzej) – populacja ustala się ($x_w > 0$)

$e^{rt} \uparrow$

$e^{rt} \downarrow$

Model logistyczny

Proces urodzin i śmierci z migracjami:

$$\dot{N}(t) = rN(t) + \alpha$$

Proces urodzin i śmierci z migracjami i ograniczenie zasobów (konkurencja o zasoby):

$$\dot{N}(t) = rN(t) - v(N)$$

(równanie Verhulsta)

r – współczynnik rozrodczości netto; zakładamy $r > 0$

$v(N)$ – funkcja konkurencji wewnątrz gatunku (o zasoby środowiska)

- zależy od liczebności populacji - **od liczby** spotkań osobników (najprostsza wersja):

$$v(N) = aN^2$$

N^2 – analogicznie jak ilość zderzeń cząsteczek gazu

a – współczynnik konkurencji:

$$a = \frac{r}{K}, \text{ gdzie } K \text{ – pojemność środowiska}$$

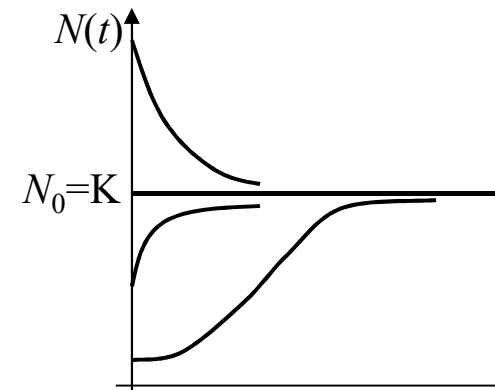
Po podstawieniu $v(N)$:

$$\dot{N}(t) = rN(t) + \frac{r}{K} N^2(t)$$

$$\dot{N}(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$

Równanie logistyczne

(1.13)



Rozwiązanie zależy
od wartości początkowej

Dwuwymiarowe modele ekologiczne

Proces urodzin i śmierci z migracjami:

$$\dot{N}(t) = rN(t) + \alpha$$

Model logistyczny (konkurencja o zasoby):

$$\dot{N}(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$

Układ gatunków konkurujących o zasoby

$$\begin{cases} \dot{N}_1(t) = r_1 N_1(t) \left(1 - \frac{N_1(t)}{K_1} - a_{12} \frac{N_2(t)}{K_2} \right) \\ \dot{N}_2(t) = r_2 N_2(t) \left(1 - \frac{N_2(t)}{K_2} - a_{21} \frac{N_1(t)}{K_1} \right) \end{cases}$$

r_1, r_2 – współczynniki rozrodczości netto gatunków
 K_1, K_2 – pojemność środowiska dla gatunków
 a_{12}, a_{21} – ubytek „energii” w wyniku spotkania z osobnikiem drugiego gatunku, zależnie od strategii atak czy ucieczka (strategia jastrzębia i gołębia)

Modele drapieżnik-ofiara (ang. Lotka–Volterra equations, predator-prey equations),

$$\begin{cases} \dot{V}(t) = r_{rV} V(t) - aV(t)P(t) \\ \dot{P}(t) = baV(t)P(t) - r_{sP} P(t) \end{cases}$$

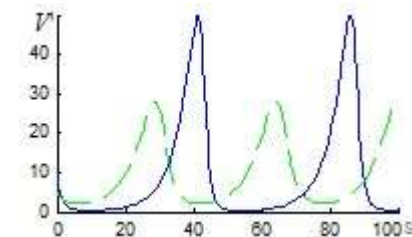
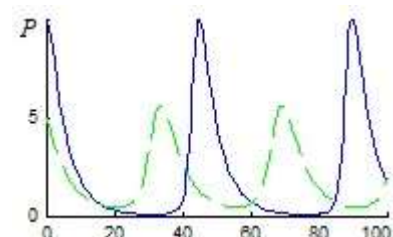
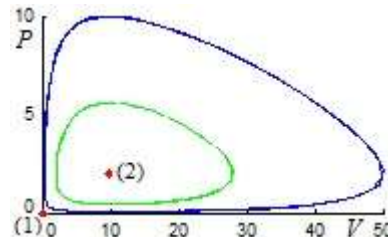
r_{rV} – współczynnik rozrodczości ofiar,
 a – współczynnik skuteczności polowań
 jaka część spotkań (iloczyn V i P) kończy się sukcesem,
 b – przelicznik upolowanych ofiar (aVP) na rozrodczość drapieżników
 r_{sP} – współczynnik śmiertelności drapieżników.

V (ang. victim) ofiary

P (ang. predator) drapieżniki

Dwa punkty równowagi:

- 1) $V = 0, P = 0$;
- 2) $V = r_{sP}/(ab), P = r_{rV}/a$



Modele ekologiczne - weryfikacja

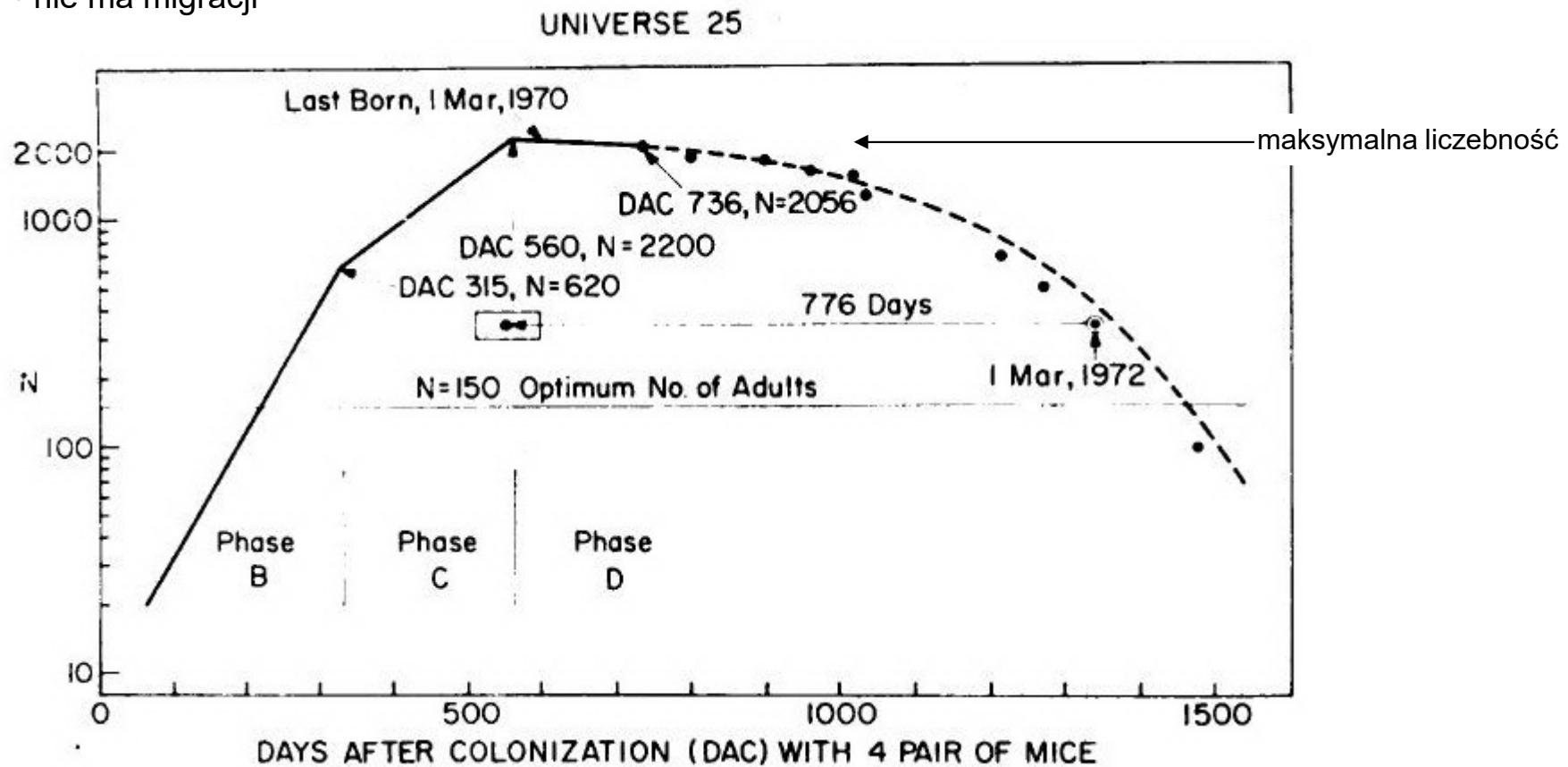
(John B. Calhoun - amerykański etnolog)

Eksperyment Calhouna zwany *mysią utopią*

– doświadczenie prowadzone przez 1588 dni (od lipca 1968)

Założenia:

- populacja początkowa 8 osobników
- nieograniczony dostęp do pokarmu, brak drapieżników, opieka medyczna
- jedyne ograniczenie – powierzchnia na 3840 osobników
- nie ma migracji



Wynik końcowy: Populacja wyginęła, choć nie wypełniła całej dostępnej przestrzeni.

Modele w epidemiologiczne

Model SI

$$\begin{cases} \dot{S}(t) = r_r (S(t) + I(t)) - aS(t)I(t) + bI(t) - r_s S(t) \\ \dot{I}(t) = aS(t)I(t) - bI(t) - r_s I(t) \end{cases}$$

S (ang. susceptible) zdrowi poddatni na infekcję
 I (ang. infected) zainfekowani

r_r, r_s – współ.rozrodczości i śmoertelności
 a – współczynnik zakażenia
jaka część kontaktów ($S * I$) kończy się infekcją,
 b – współczynnik wyzdrowień.

Model SIR

$$\begin{cases} \dot{S}(t) = r_r (S(t) + I(t) + R(t)) - aS(t)I(t) - r_s S(t) \\ \dot{I}(t) = aS(t)I(t) - bI(t) - r_s I(t) \\ \dot{R}(t) = bI(t) - r_s R(t) \end{cases}$$

R (ang. resistant) odporni

Modele immunologiczne

<https://www.maa.org/press/periodicals/loci/joma/the-sir-model-for-spread-of-disease-introduction>

Modele wzrostu nowotworu