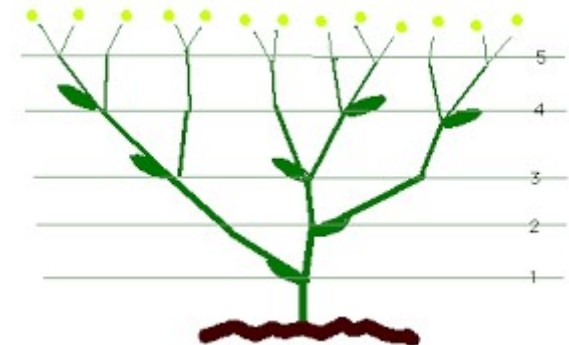
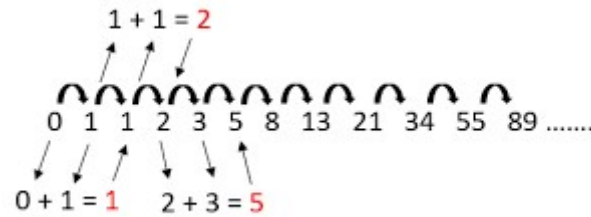
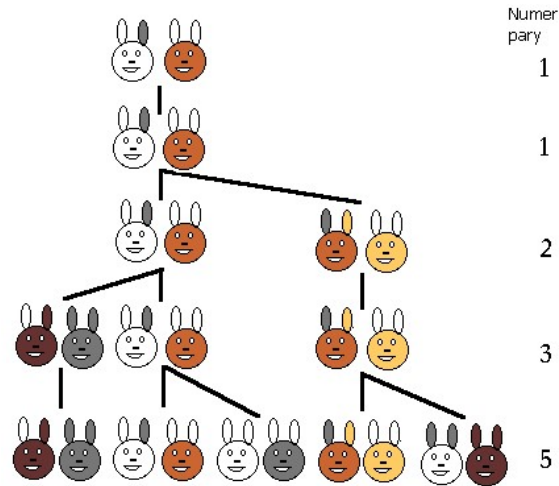


# Proste modele ekologiczne

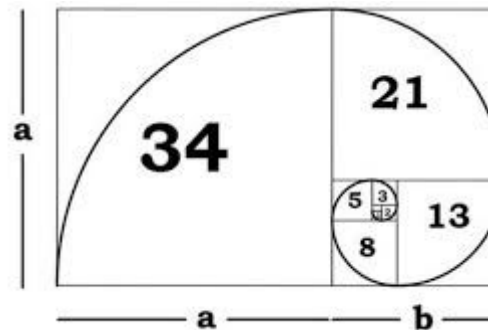
Najstarsze modele matematyczne w biologii:

- **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)  $a_n = a_0 + np$ ,

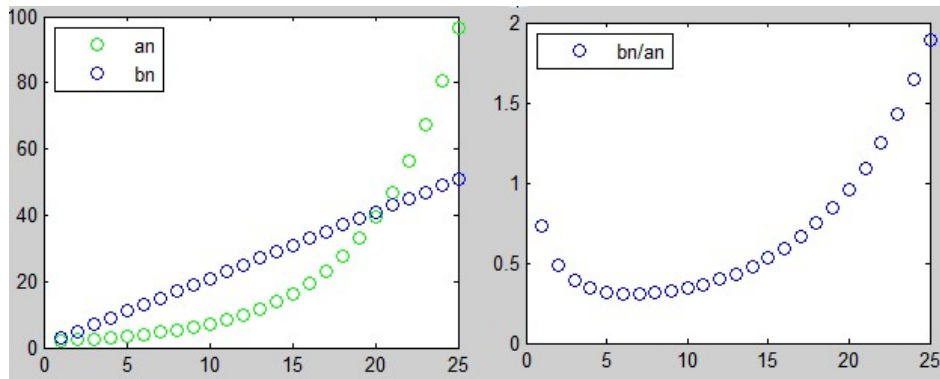
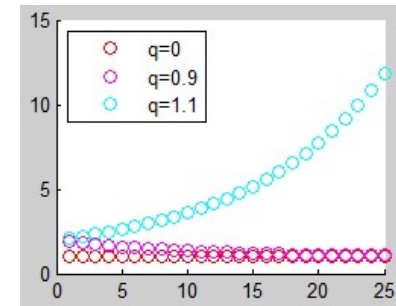
gdzie:  $a_0$  – początkowe zasoby,  $p$  – roczny przyrost zasobów ( $p > 0$ )

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)

# 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  $\tau$  jednostek czasu ( $\tau$  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  $\Delta t$ ,

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

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

Czas  $\Delta t$  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:  $\alpha$  – współczynnik rozrodczości (reproduktywność populacji),  $\alpha > 1$

# Model Malthusa

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

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

(2) ↓ (przejście na m.ciągły)

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

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

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):

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

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

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

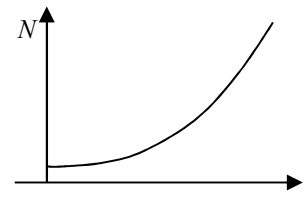
$$N(0) = N_0$$

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

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

**Rozwiązanie równania Malthusa:**

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



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

Model ciągły:  $N(t) = N_0 e^{rt} = N_0 (e^r)^t$

# Model Malthusa

## Proces urodzin i śmierci

### Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- osobniki są jednakowe (jednorodna populacja),
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau_r$  jednostek czasu ( $\tau_r$  jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo z jednego rodzica rodzi się  $n_r$  nowych osobników w pełni ukształtowanych,
- osobniki umierają co  $\tau_s$  jednostek czasu ( $\tau_s$  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  $\tau_r$  jednostek czasu ( $\tau_r$  jest stałe – nie zależy od osobnika i czasu),
- każdorazowo z jednego rodzica rodzi się  $n_r$  nowych osobników w pełni ukształtowanych,
- osobniki umierają co  $\tau_s$  jednostek czasu ( $\tau_s$  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  $\alpha$  osobników,
- nieograniczone zasoby środowiska

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

M(rsm) (1.11)

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

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

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

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

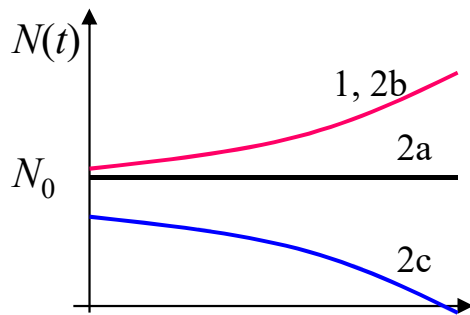
Rozwiązanie dla  $r \neq 0$ :

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

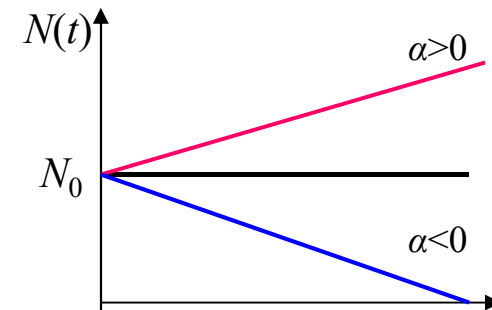
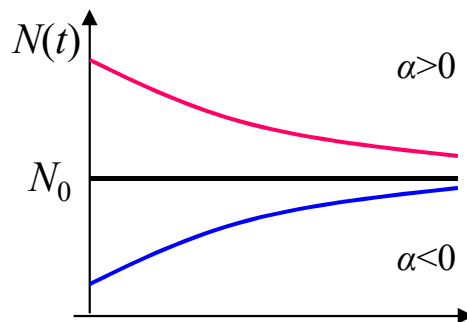
Rozwiązanie dla  $r=0$  (tylko migracja):

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

$r > 0$  (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:

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

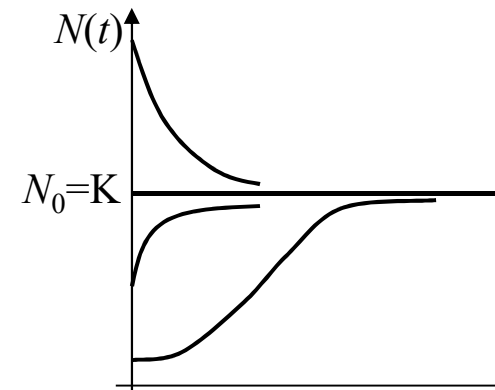
Po podstawieniu  $v(N)$ :

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

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

**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

# Modele ekologiczne - weryfikacja

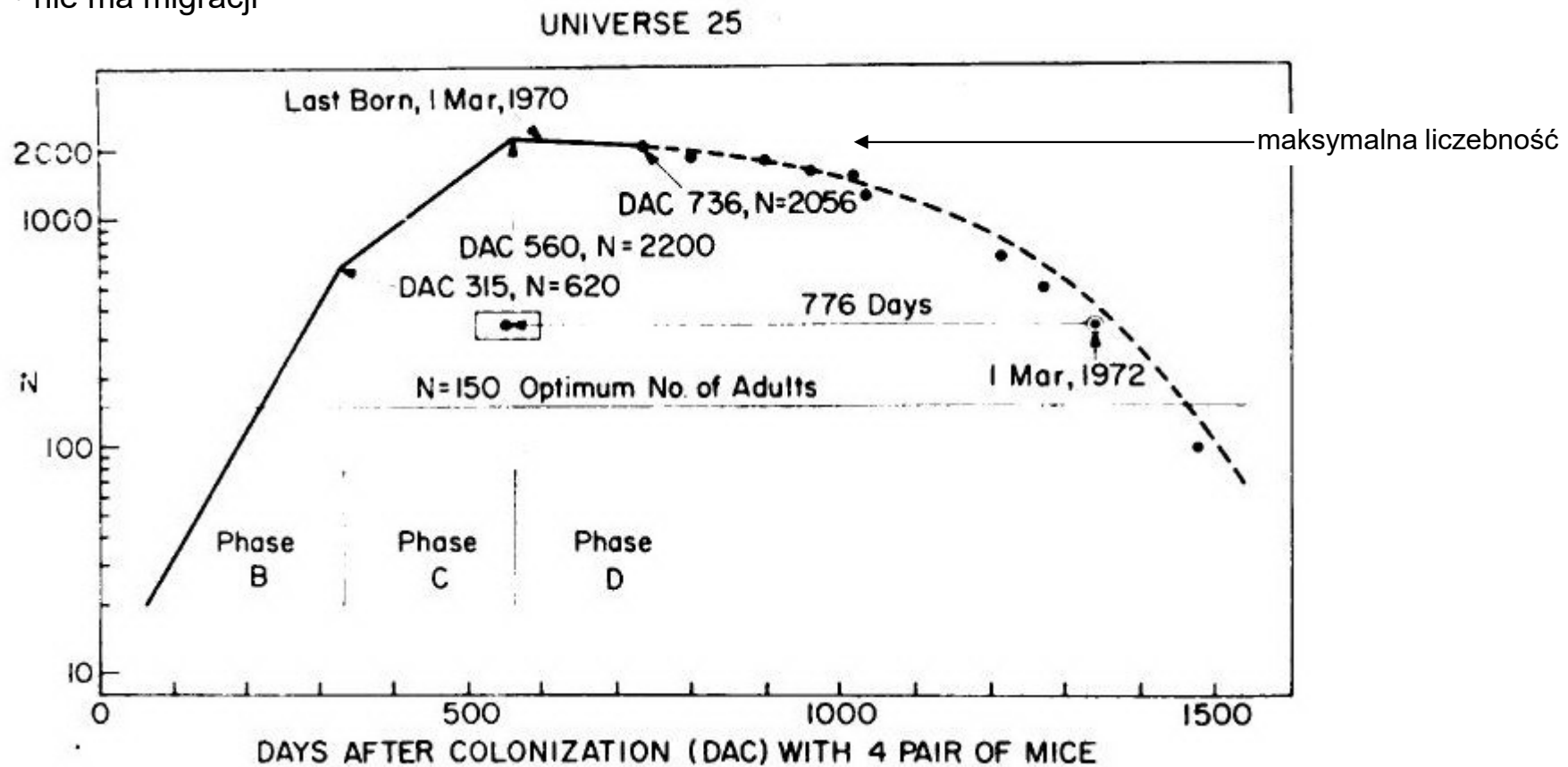
(John B. Calhoun - amerykański etnolog)

## 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