

Model Malthusa uwzględniający ujemny
przyrost naturalny i imigrację stałą w czasie

Kinga Głabińska

Nr albumu: 123513

Kierunek studiów: Matematyka

Wydział Fizyki, Matematyki i Informatyki

1 Wstęp

W modelu zakładamy, że opisywana populacja ma w danym siedlisku **bardzo dobre warunki rozwoju**, wyrażające się głównie w taki sposób, że każdy osobnik ma **nieograniczony dostęp do pożywienia i miejsc lęgowych oraz że obserwujemy jedynie procesy rozmnażania, migracji i śmiertelności**. Będziemy rozważać zarówno model ciągły jak i dyskretny.

Dla populacji P będziemy przyjmować następujące założenia:

1. Populacja jest jednorodna
2. Osobniki są genetycznie identycznie
3. Do rozmnożenia wystarczy jeden osobnik (m. in. Trutnie rozmnażają się w ten sposób)
4. Momenty rozmnażania są rozłożone jednostajnie, niezależnie od przedziału czasowego
5. Współczynnik migracji wynosi α ($\alpha > 0$)
6. Każdy osobnik wydaje na świat potomstwo co τ jednostek czasu, gdzie τ jest ustalone i jednakowe dla wszystkich osobników
7. Każdorazowo jeden rodzic ma λ osobników potomnych
8. Współczynnik śmiertelności wynosi s

2 Proces rozwoju populacji w modelu ciągłym

Na początek będziemy chcieli rozważyć jak zmienia się wielkość populacji (**uwzględniając jedynie rozmnażanie i śmiertelność**) w dowolnym przedziale czasu. Zakładamy, że w pewnej chwili t liczebność populacji wynosi $N(t)$. Wobec tego po Δt czasie liczebność populacji zmieni się o $N(t + \Delta t) - N(t)$. Na podstawie trzech ostatnich informacji podanych we wstępie, możemy wywnioskować, że po Δt czasie liczebność zmieni się o $\frac{\Delta t}{\tau} \lambda N(t) - s \Delta t N(t) = \left(\frac{\lambda}{\tau} - s\right) \Delta t N(t)$. Zauważmy, że $\frac{\lambda}{\tau} - s$ jest współczynnikiem rzeczywistego przyrostu populacji. Możemy zatem przyjąć oznaczenie $r = \frac{\lambda}{\tau} - s$.

Na podstawie powyższych informacji możemy wnioskować, że $N(t + \Delta t) - N(t) = r \Delta t N(t)$, po przekształceniu otrzymujemy $\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = r N(t)$. Jeżeli rozważymy sytuację, gdy $\Delta t \rightarrow 0$ otrzymamy $\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = r N(t)$ czyli $\frac{d}{dt} N(t) = r N(t)$. W ten sposób otrzymaliśmy

model, który uwzględnia rozmnażanie i śmiertelność w populacji.

Będziemy jednak chcieli uwzględnić również imigrację. W modelu zakładamy, że imigracja jest stała w czasie. **Stała imigracja sugeruje niezależność od ilości osobników w populacji.**

Możemy zatem nieco zmodyfikować model, który uwzględnia rozmnażanie i śmiertelność. W tej sytuacji liczebność populacji po Δt czasie zmieni się o $\frac{\Delta t}{\tau}\lambda N(t) - s\Delta tN(t) + \Delta t\alpha$. Wartość ta jest równa $N(t + \Delta t) - N(t)$. W konsekwencji, postępując analogicznie jak poprzednio otrzymujemy $\frac{d}{dt}N(t) = rN(t) + \alpha$. Uzyskaliśmy równanie różniczkowe, które rozwiążemy metodą rozdzielania zmiennych:

$$\frac{dN}{dt} = rN + \alpha \quad \Rightarrow \quad \frac{dN}{rN + \alpha} = dt \quad \Rightarrow \quad \int \frac{dN}{rN + \alpha} = \int dt$$

$$1. \int \frac{dN}{rN + \alpha} = \left| \begin{array}{l} z = Nr + \alpha \\ dz = Nr dN \end{array} \right| = \frac{1}{r} \int \frac{1}{z} dz = \frac{1}{r} \log(z) + C = \frac{1}{r} \log(Nr + \alpha) + C$$

$$2. \int dt = t + C$$

Z powyższego wynika, że

$$\frac{1}{r} \log(Nr + \alpha) = t + C \Rightarrow r(t + C) = \log(Nr + \alpha) \Rightarrow rCe^{rt} = Nr + \alpha$$

Oznacza to, że

$$N(t) = Ce^{rt} - \frac{\alpha}{r}$$

Możemy wyznaczyć stałą C . Przyjmijmy, że $N(t_0) = N_0$

$$\begin{aligned} N_0 &= Ce^{rt_0} - \frac{\alpha}{r} \Rightarrow C = \frac{rN_0 + \alpha}{re^{rt_0}} \\ N(t) &= N_0 e^{r(t-t_0)} - \frac{\alpha}{r} (1 - e^{r(t-t_0)}) \end{aligned} \quad (1)$$

Wykorzystamy to do zobrazowania wyników. Przejdziemy do tego jednak w dalszej części pracy.

3 Proces rozwoju populacji w modelu dyskretnym

W modelu dyskretnym również będziemy wykorzystywać założenia przedstawione we wstępie. Będziemy jednak zakładać, że $\Delta t = 1$. W konsekwencji zamiast rozważać funkcję $N(t)$ skupimy się na ciągu N_t .

Zauważmy, że możemy wykorzystać model ciągły do stworzenia dyskretnego. Skupimy się od razu na modelu uwzględniającym imigrację. Przypomnijmy od czego zaczynaliśmy, gdy chcieliśmy stworzyć tę wersję modelu ciągłego. Zakładaliśmy, że zachodzi równość:

$$N(t + \Delta t) - N(t) = \frac{\Delta t}{\tau} \lambda N(t) - s \Delta t N(t) + \Delta t \alpha$$

przyjmowaliśmy oznaczenie $r = \frac{\lambda}{\tau} - s$, gdzie r jest współczynnikiem rzeczywistego przyrostu populacji, natomiast α jest współczynnikiem migracji. **Powyższa równość wygląda zatem następująco:**

$$N(t + \Delta t) - N(t) = rN(t) + \Delta t \alpha$$

Zastosujmy założenia przyjęte na samym początku tego rozdziału, czyli $\Delta t = 1$ oraz $N(t)$ zapiszemy jako N_t . W konsekwencji

$$N_{t+1} - N_t = rN_t + \alpha \Rightarrow N_{t+1} = (r + 1)N_t + \alpha$$

Uzyskaliśmy ciąg w postaci rekurencyjnej. Spróbujmy wyznaczyć ten ciąg w postaci jawnej. Przyjmijmy, że znamy wartość N_0 , $r + 1$ jest pewną stałą, więc możemy przyjąć $\beta := r + 1$. Wówczas

$$N_1 = \beta N_0 + \alpha$$

$$N_2 = \beta(\beta N_0 + \alpha) + \alpha = \beta^2 N_0 + (\beta + 1)\alpha$$

$$N_3 = \beta(\beta^2 N_0 + (\beta + 1)\alpha) + \alpha = \beta^3 N_0 + (\beta^2 + \beta + 1)\alpha$$

Na podstawie kilku pierwszych wyrazów ciągu możemy wywnioskować, że **wzór w postaci jawnej wygląda następująco:**

$$N_t = \beta^t N_0 + (1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1})\alpha \tag{2}$$

Dla potwierdzenia naszych wniosków możemy przeprowadzić krótki dowód indukcyjny.

1. Baza indukcyjna

Sprawdzam poprawność dla $t = 1$

$$N_1 = \beta N_0 + \alpha = \beta^1 N_0 + \beta^0 \alpha$$

2. Założenie indukcyjne

Zakładam, że dla naturalnego $t \geq 1$ prawdziwy jest wzór

$$N_t = \beta^t N_0 + (1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1})\alpha$$

3. Krok indukcyjny

Korzystam z faktu, że $N_{t+1} = (r + 1)N_t + \alpha$ oraz z założenia indukcyjnego. W konsekwencji otrzymuję $N_{t+1} = (\beta^t N_0 + (1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1})\alpha)\beta + \alpha = \beta^{t+1} N_0 + (\beta + \beta^2 + \dots + \beta^t)\alpha + \alpha = \beta^{t+1} N_0 + (1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1} + \beta^t)\alpha$

Co kończy dowód indukcyjny

⊠

Możemy zatem przyjąć $N_t = \beta^t N_0 + (1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1})\alpha$

Zauważmy, że $(1 + \beta + \beta^2 + \dots + \beta^{t-1})$ jest sumą ciągu geometrycznego i jest ona równa $\frac{1 - \beta^t}{1 - \beta}$ czyli $N_t = \beta^t N_0 + \frac{1 - \beta^t}{1 - \beta} \alpha$. Przypomnijmy, że $\beta = r + 1$

Uzyskujemy zatem ostateczną wersję ciągu w postaci jawnej:

$$N_t = (1 + r)^t N_0 + \frac{1 - (1 + r)^t}{-r} \alpha$$

4 Model dyskretny, a model ciągły

W nieco bardziej uproszczonej wersji modelu Malthusa, czyli bez uwzględniania migracji otrzymujemy $N(t) = N_0 e^{r_c t}$ dla wersji ciągłej oraz $N_t = N_0 (1 + r_d)^t$. Jesteśmy zatem w stanie bez problemu wyznaczyć zależność między r_c i r_d . W konsekwencji model dyskretny i ciągły pokrywają się.

W naszym modelu nie będzie to jednak takie proste. Przypomnijmy jak wygląda wzór opisujący nasz model w wersji ciągłej i dyskretniej odpowiednio:

$$1. N(t) = N_0 e^{r_c(t-t_0)} - \frac{\alpha}{r_c} (1 - e^{r_c(t-t_0)})$$

$$2. N_t = (1 + r_d)^t N_0 + \frac{1 - (1 + r_d)^{t-1}}{-r_d} \alpha$$

Modele będą się pokrywać tylko w sytuacji, gdy:

$$\begin{cases} e^{r_c(t-t_0)} = (1 + r_d)^t \\ \frac{1 - e^{r_c(t-t_0)}}{r_c} = \frac{1 - (1 + r_d)^{t-1}}{r_d} \end{cases}$$

Będziemy zatem rozważać osobne przykłady dla obydwu modeli.

5 Przykład

W laboratorium, w idealnych warunkach do rozwoju żyją bakterie *Enterococcus faecalis*. Naukowcy codziennie sprawdzają ilość bakterii i zauważają, że połowa z nich wymarła. Dlatego każdego dnia dodają 800 bakterii do aktualnej ilości. Kiedy pierwszy raz sprawdzili ilość, było ich 300.

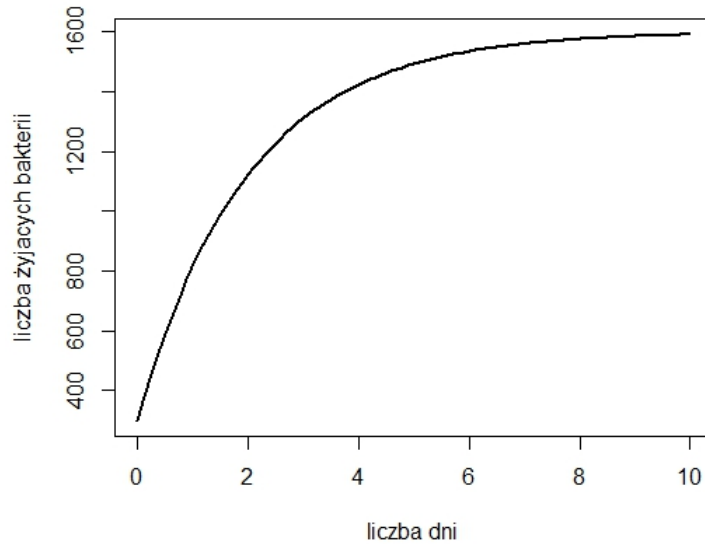


Zauważmy, że:

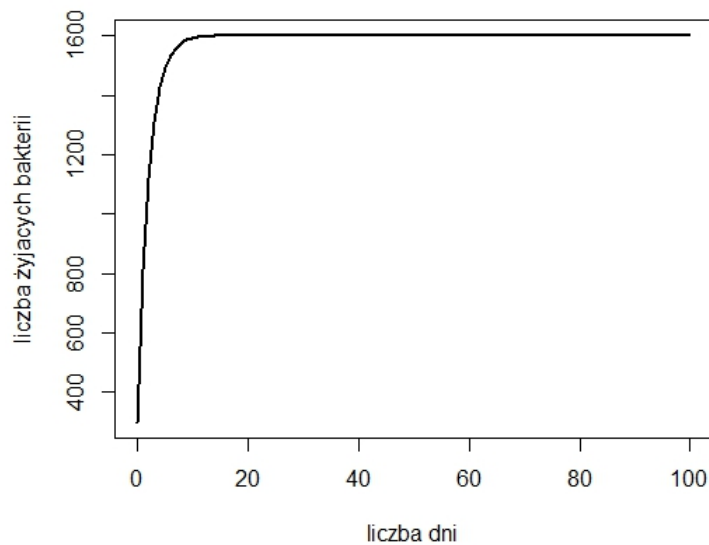
1. współczynnik rozmnażania wynosi $r = -\frac{1}{2}$
2. współczynnik migracji $\alpha = 800$
3. początkowa ilość bakterii $N_0 = 300$
4. za moment początkowy możemy przyjąć $t_0 = 0$

5.1 Zastosowanie modelu ciągłego

Możemy te dane podstawić do wyliczonego wcześniej wzoru $N(t) = N_0 e^{r(t-t_0)} - \frac{\alpha}{r} (1 - e^{r(t-t_0)})$. W efekcie otrzymamy funkcję $N(t) = 1600 - 1300e^{-\frac{t}{2}}$. Rozważmy jak wygląda wykres tej funkcji:



Z uzyskanego rysunku możemy wnioskować, że ilość bakterii nie przekroczy wartości 1600. Dla pewności możemy wybrać większy zakres czasu, aby sprawdzić jak będzie zachowywać się funkcja.



Nasze przypuszczenia zostały potwierdzone. Zauważmy również, że

$$\lim_{t \rightarrow \infty} 1600 - 1300e^{-\frac{t}{2}} = 1600$$

5.2 Zastosowanie modelu dyskretnego

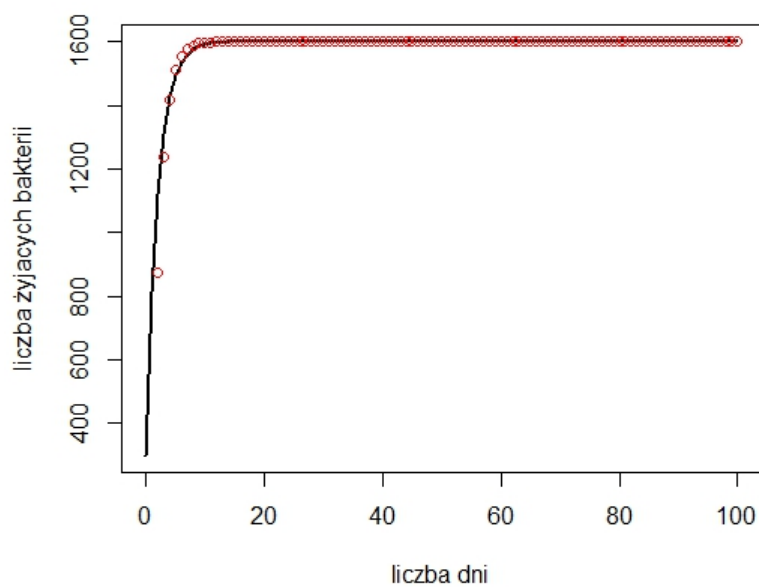
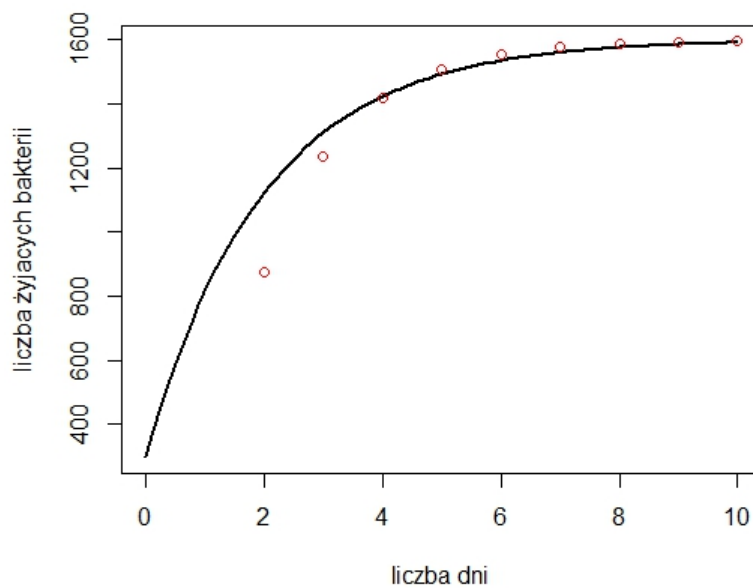
Tym razem podstawimy dane do wyliczonego modelu dyskretnego.

$$N_t = (1+r)^t N_0 + \frac{1 - (1+r)^{t-1}}{-r} \alpha$$

Po podstawieniu danych, wzór wygląda następująco:

$$N_t = 800 \left(\frac{1}{2}\right)^t + 1600 \left(1 - \left(\frac{1}{2}\right)^{t-1}\right)$$

Przedstawmy dane na tym samym wykresie, na którym przedstawialiśmy wykres funkcji $N(t)$.



6 Analiza otrzymanych wyników

Zwróćmy uwagę na **poszczególne własności funkcji** $N(t)$. Rozważymy dla jakich t funkcja nachylona jest bardziej niż $60^\circ, 75^\circ, 45^\circ$ oraz 30° . Wobec tego policzymy pochodną funkcji i porównamy ją do odpowiednich wartości.

$$N'(t) = 650e^{-\frac{t}{2}}$$

$$N'(t) \geq \sqrt{3} \Leftrightarrow e^{-\frac{t}{2}} \geq \frac{\sqrt{3}}{650} \Leftrightarrow -\frac{t}{2} \geq \log \frac{\sqrt{3}}{650} \Leftrightarrow t \leq -2 \log \frac{\sqrt{3}}{650} \Leftrightarrow t \leq 2 \log \frac{650}{\sqrt{3}}$$

$$2 \log \frac{650}{\sqrt{3}} \approx 11.855$$

Wykonując analogiczne obliczenia dla pozostałych przypadków, otrzymujemy:

- $75^\circ - N'(t) \geq \tan(1.309) \Leftrightarrow t \leq 2 \log\left(\frac{162500}{933}\right) \approx 10.32$
- $60^\circ - N'(t) \geq \tan(\sqrt{3}) \Leftrightarrow t \leq 2 \log\left(\frac{650}{\sqrt{3}}\right) \approx 11.855$
- $45^\circ - N'(t) \geq 1 \Leftrightarrow t \leq 2 \log(650) \approx 12.953$
- $30^\circ - N'(t) \geq \frac{\sqrt{3}}{3} \Leftrightarrow t \leq 2 \log(650\sqrt{3}) \approx 14.053$

Zauważmy zatem, że:

1. Nachylenie funkcji jest większe niż 75° dopóki $t \leq 10.32$
2. Nachylenie funkcji w pierwszych dziesięciu dniach maleje o mniej niż 25°
3. Nachylenie funkcji w ciągu kolejnych czterech dni maleje aż o 45°

7 Wnioski i podsumowanie

Pomimo bardzo dużego problemu z dopasowaniem parametrów tak, aby model dyskretny pokrył się z ciągłym, modele niewiele się od siebie różnią. W obydwu przypadkach zarówno dyskretnym, jak i ciągłym ilość bakterii w siedlisku unormuje się na poziomie 1600. Jest to skutek tego, że z czasem nachylenie funkcji dąży do zera.

Model Malthusa opisuje sytuacje kiedy warunki rozwoju są idealne. W praktyce takie warunki możemy uzyskać tylko w laboratorium. Dlatego też zastosowanie powyższego modelu na ludziach, zwierzętach czy też bakteriach żyjących w swoim naturalnym środowisku może się znacznie różnić od wyników obserwacji.

8 Definicje

1. **Populacja** – zespół organizmów jednego gatunku żyjących równocześnie w określonym środowisku, zdolnych do wydawania płodnego potomstwa.
2. **Siedlisko** - miejsce o określonym zespole czynników abiotycznych (klimatycznych, glebowych), w którym występuje dany organizm

9 Bibliografia

1. Urszula Forys, *Modelowanie matematyczne w biologii i medycynie*, UW, 2011.
2. Malthus, T.R. (1798) *An Essay on the Principle of Population*, 1a Ed, J Johnson in St Paul's Churchyard, London.
3. Fred Brauer, Carlos Castillo-Chavez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*