Model růstu populace

Alexandra Olivová

Duben 2020

1 Úvod a motivace

Porozumění populacím a jejich dynamice je klíčovým prvkem v biologii. Důležitost tohoto tématu je zdůrazněna skutečností, že za tímto účelem byl vyvinut nový vědecký obor - demografie.

Důležitost predikce správné rychlosti růstu lidské populace nám úkaže rychlý náhled do nedávné historie. Obava z nadměrné populace se považuje za nebezpečný jev, kterému je se třeba vyhnout, protože to vedlo v průběhu 20. století k různým vládním nařízením jako např. v Číně, nechvalně proslulá politika jednoho dítěte.

2 Modely

Nejdřív uvedu pár základních definic, které poskytují překlad z biologické do matematické sféry.

Jak vyžaduje konvence, čas, který je měřený v letech, se značí t. Populace jednoho druhu je funkce jedné proměnné a časově závislá funkce, je to tedy funkce proměnné t, a značí se $N(t)$. Počáteční populace je hodnota $N(t)$, která se značí N_0. Roční změna populace se pak značí $\frac{\Delta N}{\Delta t}$.

Předpokládejme, že populace, které zmiňuji, jsou izolované. Z toho tedy vyplývá, že

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D, \tag{1}$$

kde B značí počet narozených a D značí počet úmrtí během roku. Rovnice (1) je nejobecnější formule studovaných rovnic. Spojitá verze obecné formule je následující

$$\frac{dN}{dt} = f(N), \tag{2}$$

kde $f(N)$ je obecná funkce a její konkrétní tvar se odvozuje z biologických dat a předpokladů.

Nyní transformujeme problém na diferenciální rovnici, která se řeší za určitých počátečních podmínek. V závislosti na předpokladech pro funkci $f(N)$ získáme rovnice, které tvoří následující modely.

2.1 Malthusiánský model

Předpokládejme, že roční přírustek populace je konstantní, potom můžeme odvodit z rovnice (1), že roční přírustek, který značíme r, je hodnota

$$r = \frac{\Delta N}{N\Delta t} = \frac{B - D}{N}.$$

Z toho vyplývá, že

$$\frac{\Delta N}{\Delta r} = rN. \tag{3}$$

Pokud se r pohybuje v určitých mezích, což je případ většiny populací, můžeme přejít z diskrétního modelu na spojitý. Tím získáme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN. \tag{4}$$

Rovnici (4) můžeme přepsat následovně

$$\frac{dN}{N} = r\mathrm{d}t.$$

Integrací obou stran dostaneme

$$\ln N = rt + K,$$

kde K je integrační konstantou. Aplikací exponenciálního operátoru na obě strany rovnice dostaneme, že

$$N(t) = e^{rt+K} = K'e^{rt},$$

kde K' je konstantou vyjadřující počáteční podmínku N_0. Dosazením $t = 0$ do rovnice, dostaneme, že $K' = N(0)$, tedy konečným řešením je

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

V závislosti na znaménku r je výsledkem buď exponenciální růst ($r > 0$) nebo exponenciální pokles ($r < 0$). Nejvíce nás zajímá chování funkce, když $t \to \infty$. V tomto případě, pokud je tedy r kladné, funkce diverguje k pozitivnímu nekonečnu, což je nerealistický výsledek. Pokud je r záporné, limita se v nekonečnu rovná nule, což znamená, že výsledným stavem je zánik populace.

2.2 Logistický model

Druhý model se od prvního liší v tom, že nepředpokládáme konstantní nárust populace. Tento předpoklad má biologický základ, větší populace mají tendeci vyčerpat zdroje rychleji, což má za následek následný pokles. Tento případ je spíše pro zvířata, než pro lidstvo.

V tomto modelu musíme zavést novou proměnnou C. Značí *kapacitu únosnosti* prostředí, což je průměrná hustota populace nebo velikost druhu populace, pod kterou má jeho počet tendenci se zvětšovat a nad kterou snižovat. V našem případě bude C velikost.

Chceme-li převést předpoklad na konkrétní matematický výraz, přidáme kvadratickou podmínku, zahrnující C k funkci $f(N)$, což má za následek následující

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{C}\right).$$

Výraz $1 - \frac{N}{C}$ je kladný, když $N < C$, a záporný, když $N > C$. Máme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{C}\right). \tag{5}$$

Rovnice (5) můžeme přepsat následovně

$$\frac{dN}{N\left(1 - \frac{N}{C}\right)} = r\mathrm{d}t,$$

můžeme zintegrovat obě strany. K integraci léve strany rovnice využijeme rozklad na parciální zlomky. Získáme tedy

$$\int \left(\frac{1}{N} + \frac{\frac{1}{C}}{1 - \frac{N}{C}}\right)\mathrm{d}N = \int \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{C - N}\right)\mathrm{d}N = \int r\mathrm{d}t.$$

Po zintegrování dostaneme, že

$$\ln \frac{N}{C - N} = rt + K.$$

Proto

$$\frac{N}{C - N} = K'e^{rt}. \tag{6}$$

K explicitnímu vyjádření $N(t)$ přeskupíme podmínky v rovnici a dostaneme, že

$$N(t) = \frac{CK'e^{rt}}{1 + K'e^{rt}}.$$

K vyjádření K' z hlediska N_0 a C, dosadíme $t = 0$ do rovnice (6) a získáme, že

$$K' = \frac{N_0}{C - N_0}.$$

Proto

$$N(t) = \frac{C\frac{N_0}{C-N_0}e^{rt}}{1 + \frac{N_0}{C-N_0}e^{rt}} = \frac{N_0Ce^{rt}}{C - N_0 + N_0e^{rt}}.$$

Vynásobením čitatele i jmenovatele e^{-rt}, dostaneme konečný tvar řešení, který je následující

$$N(t) = \frac{N_0C}{N_0 + (C - N_0)e^{-rt}}.$$

Ve srovnání s Malthusiánským modelem, toto řešení tvoří *stabilní stavy* pro pozitivní hodnoty r. Stabilní stav chápeme jako pozitivní hodnotu $N(t)$, kdy $t \to \infty$, což znamená, že populace je schopná přežít za současných podmínek. Pro záporná r se limita, kdy $t \to \infty$, rovná nule. Speciálním případem je, když je počáteční podmínka $C = N_0$, což má za následek stabilní stav pro libovolné r. Dosazením počáteční podmínky do řešení zjistíme, že populace není závislá na čase, je tedy konstantní.

2.3 Alleeho efekt

V posledním modelu předpokládáme, že nějaká velikost populace je optimální pro reprodukci. To vyžaduje novou proměnnou. Tuto optimální populaci budeme značit A. Rychlost reprodukce se zvyšuje, dokud populace nedosáhne A, potom reprodukce pomalu klesá. Postupujeme tedy tak, že přidáme do funkce $f(N)$ podmínku zahrnující A. Jednou z možností a také nejjednodušší variantou je podmínka $N - A$. Pro měřítko vydělíme podmínku C. Dostaneme tedy

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{C}\right)\frac{N - A}{C}.$$

Proto

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{C}\right)\frac{N - A}{C}, \tag{7}$$

což je nejjednodušší verze *Alleeho efektu.*

Řešení této rovnice je komplikované. Navíc je závislé na třech proměnných, na r, A a C a není dobré jej prezentovat v širokém rozsahu, kterého dosáhneme úpravou konstant.

Pole populační dynamiky nábízí mnohem víc než tři zmíněné rovnice. Populace jsou komplikované a mají tendenci být ovlivňovány mnohem více faktory, než těmi, které jsou uvedeny v předešlých modelech. Hlavním předpokladem těchto rovnic je, že jsou populace izolované. Bez tohoto předpokladu by musela být základní rovnice $\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$ upravena tak, aby zahrnovala imigraci a emigraci.

Chovaní populací je ovlivňováno jinými druhy a prostředím. Lidská populace je také ovlivňována složitými sociálními interakcemi. Biologická evoluce populace je stochastický proces, tedy žádný deterministický model, který vytvoříme není schopen kompletně zachytit její chování.