



BIOMATEMATYKA

DYNAMIKA ROZWOJU POPULACJI

MODELE Z CZASEM DYSKRETNYM

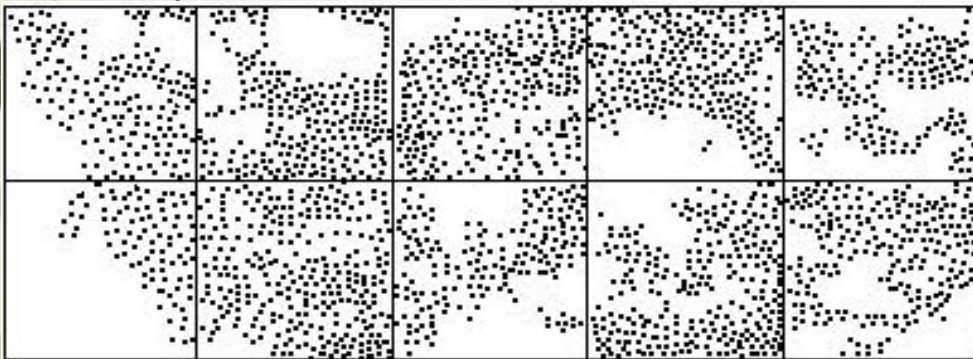
DR WIOLETA DROBIK-CZWARNO
KATEDRA GENETYKI I OCHRONY ZWIERZĄT

Liczebność, zagęszczenie, stan populacji

Zagęszczenie populacji jest to miara liczebności populacji w danym momencie

- Liczba osobników występujących na obszarze jednostkowej powierzchni (np. 1 km^2 , 1 m^2) lub w obszarze jednostkowej objętości (np. 1 m^3 , 1 litr)

Stanem populacji nazywamy zagęszczenie populacji w danej chwili



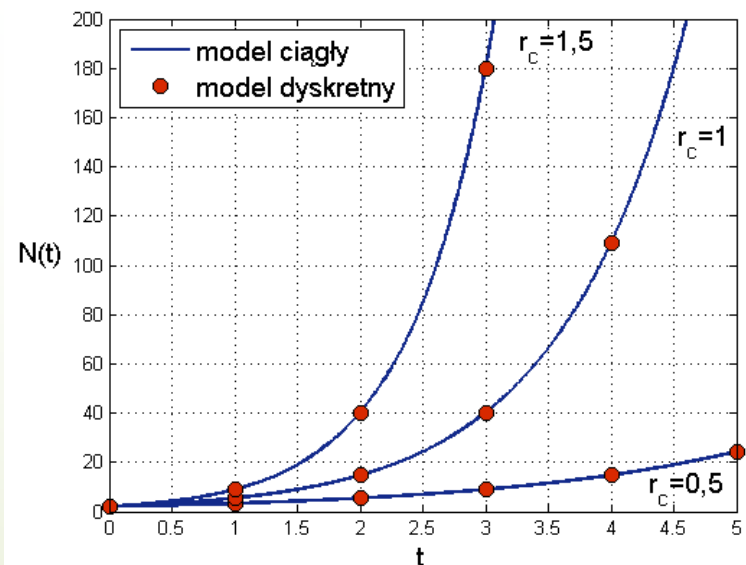
Przykład rozmieszczenia osobników w populacji na danym terytorium

Modelowanie matematyczne a czas

Podział klasycznych modeli w zależności od tego jak uwzględniono upływ czasu:

- z czasem **dyskretnym** – reprezentowane przez ciągi liczbowe i równania **różnicowe**
- z czasem **ciągłym** – reprezentowane przez równania **różniczkowe**

Foryś U., Poleszczuk J.
Modelowanie matematyczne w biologii i medycynie
<http://mst.mimuw.edu.pl/lecture.php?lecture=mbm&part=Ch1>





MODELE Z CZASEM DYSKRETNYM

- Równanie rekurencyjne (**różnicowe**):

$$N_{k+1} = N_k + F(N_k)$$



Funkcja opisująca zmiany stanu populacji

Może uwzględniać szereg czynników takich jak: rozrodczość, śmiertelność, imigrację, emigrację, które zmieniają jej postać

Podstawy matematyczne

Ciągi

- **Ciąg** to dowolna funkcja, której argumentami są liczby naturalne
 - **Wyraz ciągu** – element ciągu, jedna z liczb
 - **Wzór ogólny ciągu** – reguła według której powstaje ciąg, np.

$$a_n = 2n^2 + 1$$

- Ciąg może być:
 - nieskończony – argumentami funkcji są wszystkie liczby naturalne dodatnie
 - skończony – funkcja jest zdefiniowana dla kolejnych liczb mniejszych lub równych pewnej liczbie n
 - liczbowy – ciąg, którego wartościami są liczby rzeczywiste

Podstawy matematyczne

Ciągi

➤ Ciągi zadane rekurencyjnie – równanie różnicowe

Ciągi zadane za pomocą pewnej zależności (funkcji), która określa $(n+1)$ -szy wyraz ciągu, jeżeli znamy n -ty wyraz

$$a_{n+1} = f(a_n)$$

- Funkcja f określa prawo, według którego jakiś układ przechodzi od stanu a_n do stanu a_{n+1} w jednym kroku czasowym

➤ Monotoniczność ciągu:

- Ciąg (a_n) nazywamy ciągiem rosnącym, jeżeli dla każdego $n \in \mathbb{N}^+$ jest spełniona nierówność $a_{n+1} > a_n$
- Ciąg (a_n) nazywamy ciągiem malejącym, jeżeli dla każdego $n \in \mathbb{N}^+$ jest spełniona nierówność $a_{n+1} < a_n$.
- Ciąg (a_n) nazywamy ciągiem stałym, wtedy i tylko wtedy, gdy $a_{n+1} = a_n$.

Podstawy matematyczne

Ciągi

➤ Arytmetyczny

- Zadany rekurencyjnie przez funkcję $f(x)=x+r$

$$a_{n+1} = a_n + r$$

gdzie r nazywamy **różnicą ciągu arytmetycznego**

➤ Geometryczny

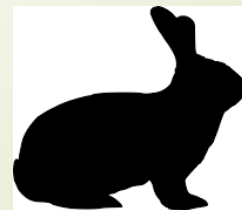
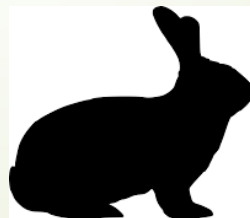
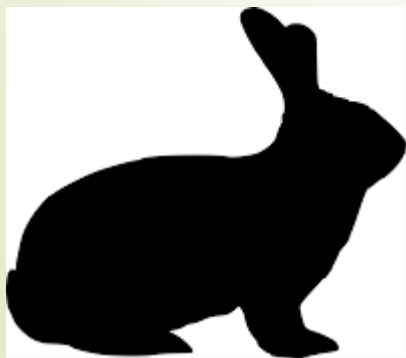
- Zadany rekurencyjnie przez funkcję $f(x)=qx$

$$a_{n+1} = qa_n$$

gdzie q nazywamy **ilorazem ciągu geometrycznego**

WZROST POPULACJI KRÓLIKÓW

- Ile par królików może spłodzić jedna para w ciągu roku, jeśli:
 - Parę nowonarodzonych, samca i samicę zdolnych do reprodukcji, izolujemy i zapewniamy **dostateczną ilość pokarmu** dla wszystkich jej potomków, przyjmując że żaden osobnik **nie ginie**
 - Pierwsza i każda następna para osiąga dojrzałość po jednym miesiącu a po dwóch mają już potomstwo, też samca i samicę
- Problem przybliżony przez Leonardo Fibonaciego (*Leonardo Pisano Bigollo*; ok. 1175-1250)



CIĄG FIBONACCIEGO

- Kolejne liczby są tworzone przez **dodanie do siebie dwóch poprzednich** wyrazów ciągu
- Wzór rekurencyjny:

$$\left\{ \begin{array}{l} F_1 = 1 \\ F_2 = 1 \\ F_{n+2} = F_{n+1} + F_n \end{array} \right.$$

warunek początkowy

równanie różnicowe

Według niektórych matematyków ciąg zaczyna się od 0, wtedy: $F_1=0$, $F_2=1$; $F_3=1$; ...

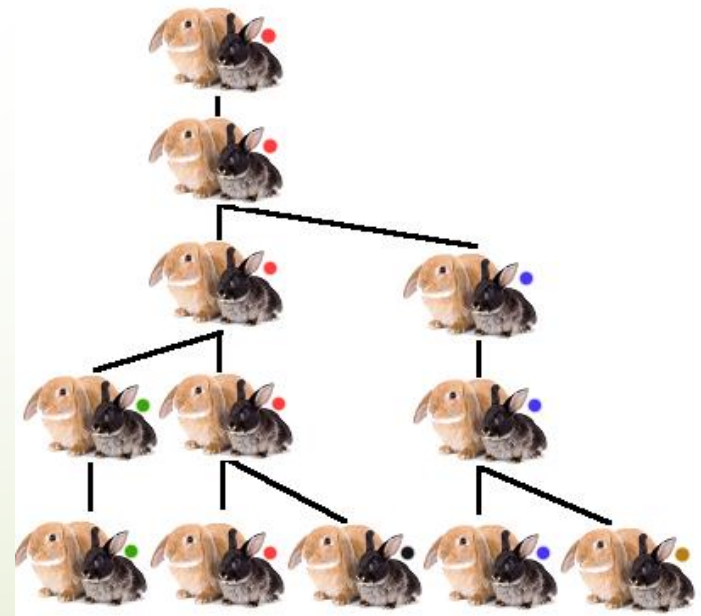
CO MA WSPÓLNEGO CIĄG FIBONACCIEGO Z PARĄ KRÓLIKÓW?

- Ile par królików wyhodujemy po roku?

Miesiące n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
F_n	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	?

Para nowonarodzonych królików

Para dojrzałych płciowo królików



Rozwiązanie

- Rozwiązaniem równania jest ciąg liczb spełniający równanie rekurencyjne z warunkiem początkowym. Równanie to jest równaniem liniowym dla którego rozwiązaniem jest:

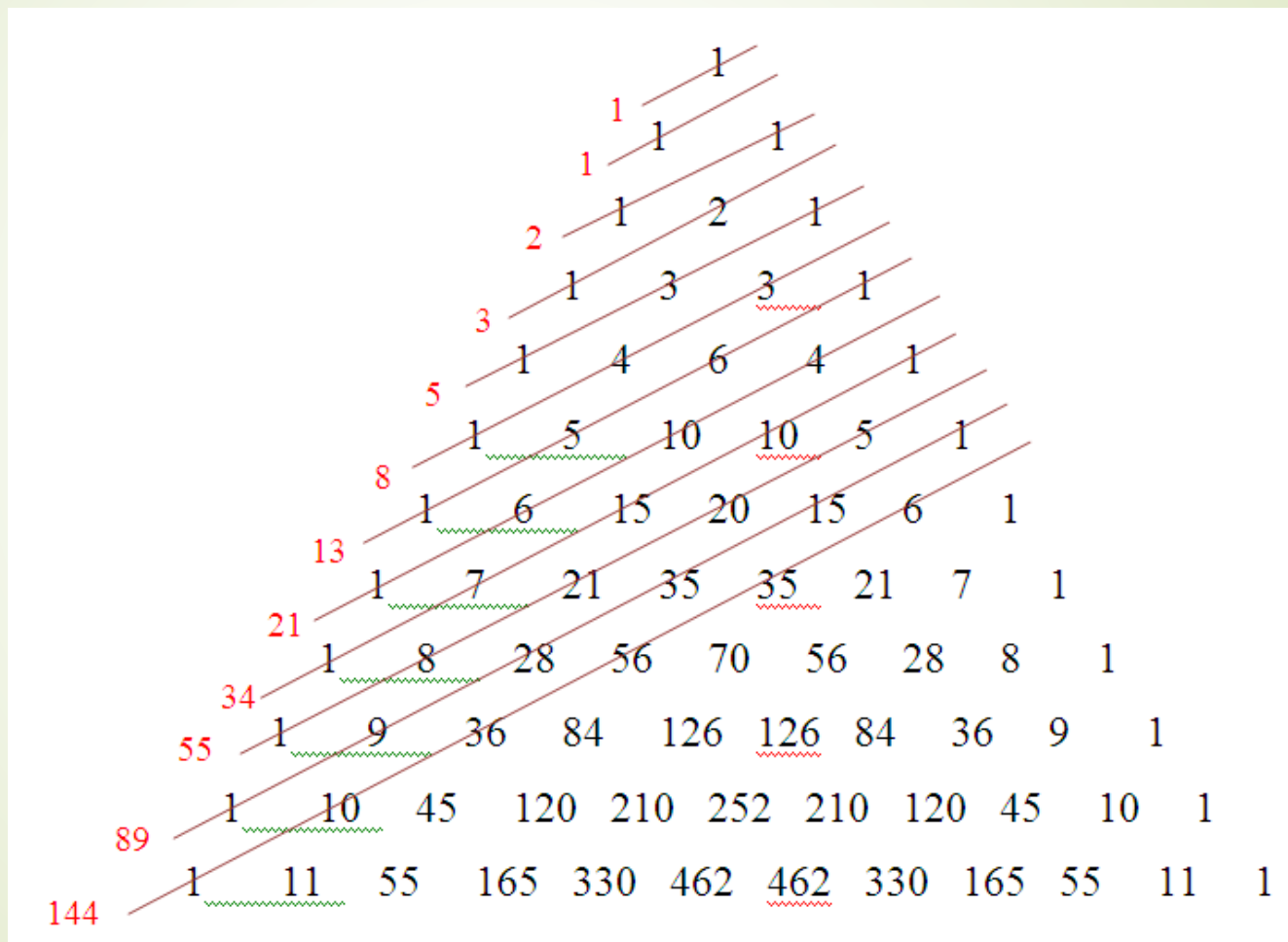
$$f_n = \lambda^n$$

gdzie λ jest parametrem, który trzeba wyznaczyć

Po przekształceniach możemy dojść do następującego rozwiązania analitycznego:

$$F_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

Trójkąt Pascala

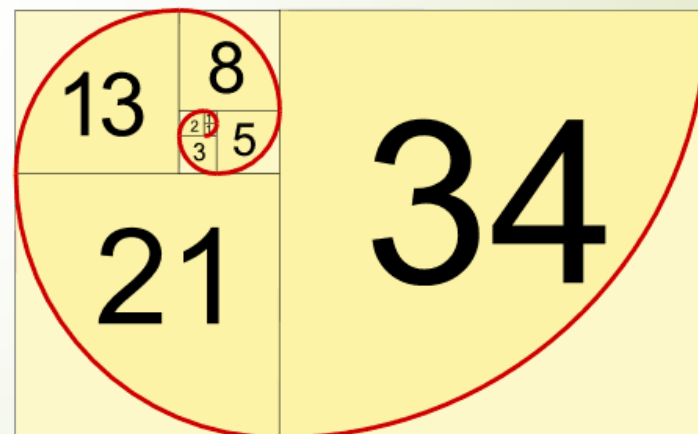


Złota proporcja

- Ciąg ilorazów kolejnych wyrazów ciągu Fibonacciego

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} b_n = \varphi \approx 1,61803 \quad b_n = \frac{f_{n+1}}{f_n}$$

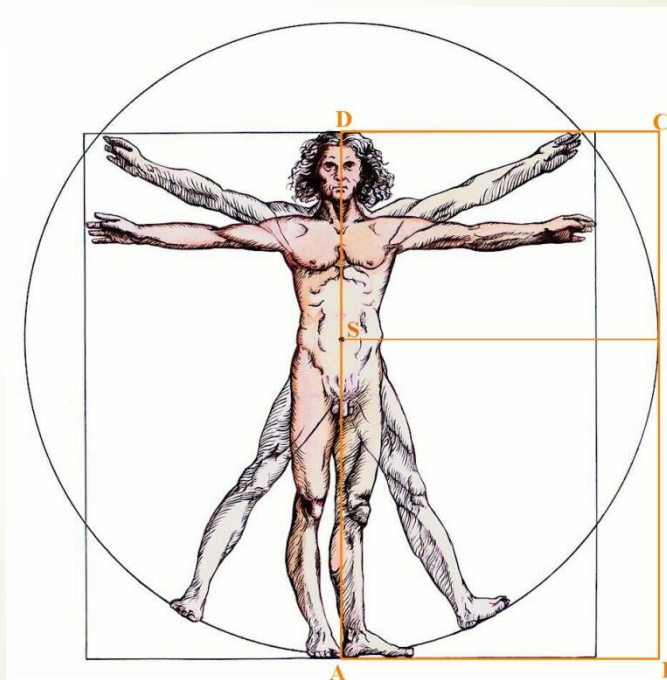
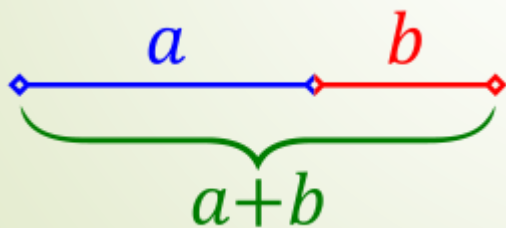
f_n	f_{n+1}	f_{n+1} / f_n
2	3	1,5
3	5	1,666666
5	8	1,6
8	13	1,625
...	...	...
144	233	1.618055
233	377	1.618025
...	...	...



Złota proporcja

- Stała oznaczona przez φ jest zwana też liczbą złotego podziału – stosunek długości odcinków złotego podziału

$$\varphi = \frac{a+b}{a} = \frac{a}{b}$$

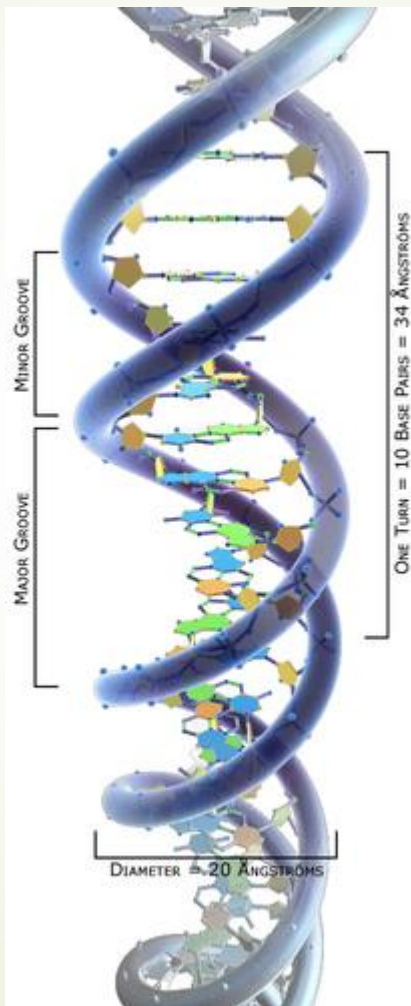


Ciąg Fibonacciego w naturze

Proporcje w odległościach i sposobie ułożenia nasion słonecznika

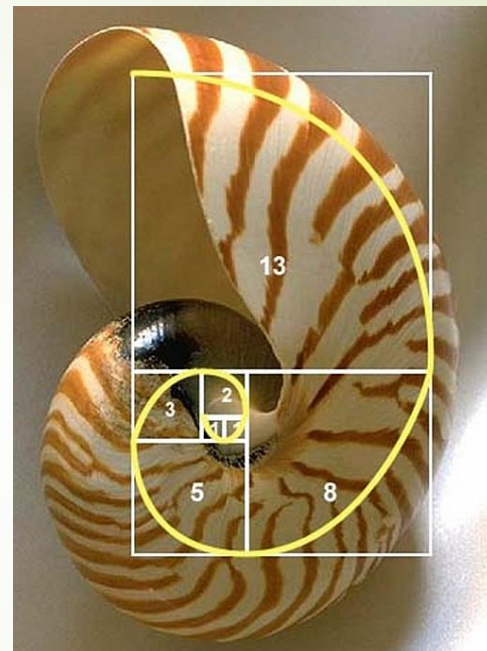


Galaktyka spiralna M51



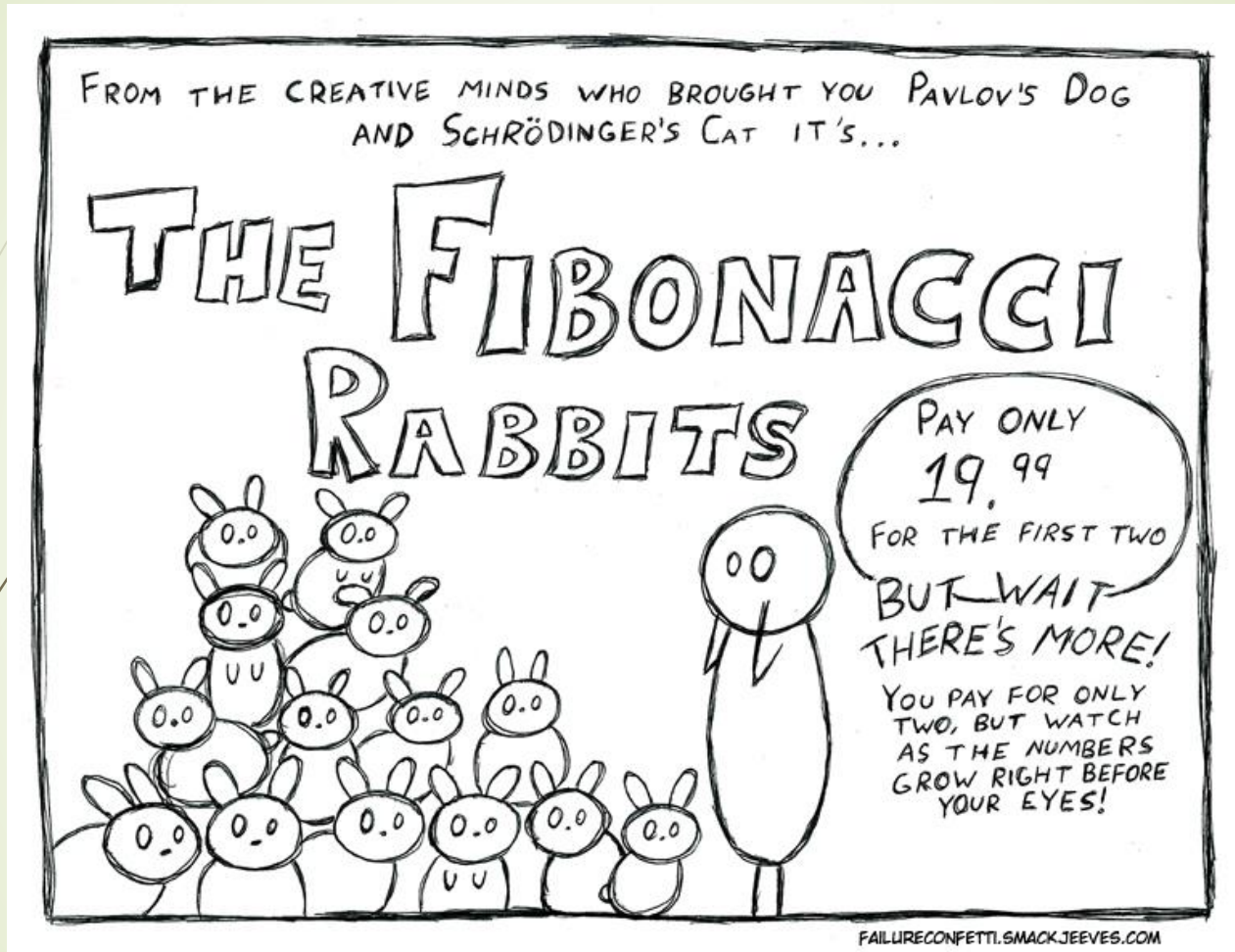
Wymiary cząsteczki DNA
(34 angstromy dł i 21 szer)

Muszla łodzika



Gałęzie drzew

Magia liczb fibonacciego

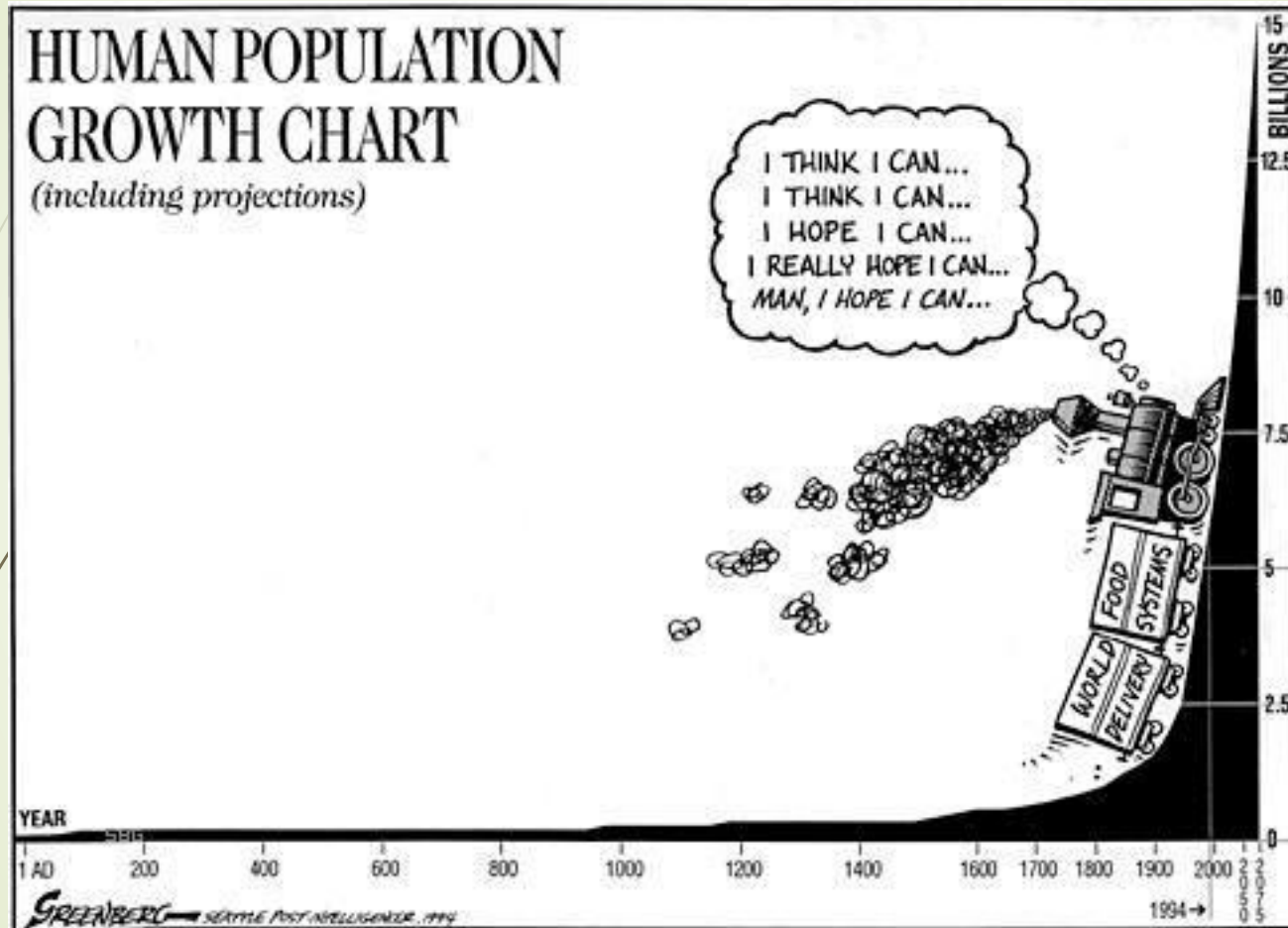


► Polecane filmiki na you tube:

► <https://www.youtube.com/watch?v=SjSHVDfXHQ4>

► <https://www.youtube.com/watch?v=IGJeGOW8TzQ>

Wzrost populacji



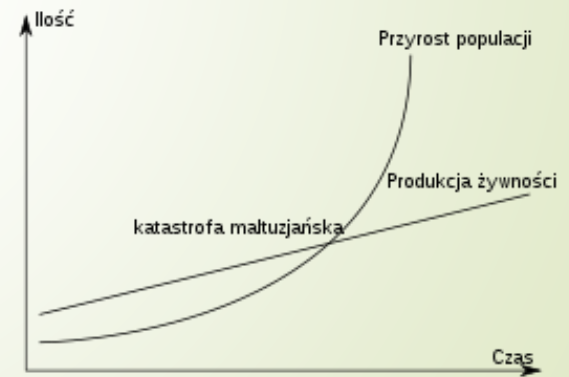
Jak szybki jest przyrost populacji ludzkiej?

Jaki model matematyczny najlepiej oddaje dotychczasowe tempo wzrostu?

Jaki model matematyczny daje najbardziej wiarygodne predykcje?

Teoria przeludnienia

- Thomas Malthus to angielski ekonomista i demograf, który pod koniec XVIII wieku zwrócił uwagę na zbyt szybki przyrost liczebności populacji ludzkiej
- Był twórcą teorii przeludnienia. W pracy zatytułowanej „An Essay on the Principle of Population” sformułował prawo, które mówi, że:
 - liczba ludności wzrasta w **tempie geometrycznym**
 - zasoby żywności wzrastają w **tempie arytmetycznym**



GEOMETRYCZNY WZROST POPULACJI

ZAŁOŻENIA

- W środowisku występuje **jeden gatunek** a jego **zasoby są nieograniczone**
- Populacja jest **jednorodna** - zakładamy brak podziału na klasy wiekowe, równy udział płci – populacja nie ma wyraźnej struktury
- Gatunek rozmnaża się **sezonowo** - jeden raz w roku/sezonie
- Młode są zdolne do rozrodu jeszcze **w tym samym roku/sezonie**
- Na stan populacji w kolejnym sezonie wpływa jedynie **śmiertelność i rozrodczość** w poprzednim sezonie

GEOMETRYCZNY WZROST POPULACJI

ZAŁOŻENIA

- Początkowy stan populacji oznaczamy N_0
- Stan populacji tylko w wyróżnionych momentach (np. latach, miesiącach, sezonach) – $t_0, t_1, t_2, \dots, t_k$
- **Krok czasowy** oznaczamy Δt , gdzie dla dowolnego $k \geq 1$:

$$\Delta t = t_{k+1} - t_k$$

- Stan populacji w danym momencie t_k oznaczamy przez N_k
- Liczby $N_1, N_2, N_3, \dots$ oznaczają liczebności populacji samic w kolejnych latach

REPRODUKCJA I ŚMIERTELNOŚĆ

- R_b – współczynnik reprodukcji – liczba potomków w ciągu sezonu, przypadających średnio na jednego osobnika
- R_d – współczynnik śmiertelności – liczba osobników, które nie przeżyły jednego sezonu i są wykluczane z populacji
- W najprostszym modelu zakładamy, że R_b oraz R_d są **stałe**
 - Nie są zależne od zagęszczenia
 - Nie zmieniają się w kolejnych krokach czasowych
- Przez R oznaczmy **współczynnik wzrostu populacji** oznaczający różnicę pomiędzy współczynnikiem reprodukcji i śmiertelności

$$R = R_b - R_d$$

ZMIANY ZAGĘSZCZENIA POPULACJI

- Podstawowy model liniowy:

$$F(N) = RN = (R_b - R_d) N$$

a więc

$$N_{k+1} = (1+R) N_k$$

- Parametry modelu, których wartości ustala się empirycznie to R_b oraz R_d
- Jest to ciąg nieskończony, w którym zaczynamy od elementu zerowego ($k=0$), a k dąży do nieskończoności

$$\{N_k\}_{k=0}^{\infty}$$

ZMIANY ZAGĘSZCZENIA POPULACJI

- Rozwiązaniem jest ciąg geometryczny o następującym równaniu:

$$N_k = N_0(1+R)^k$$

- Jeżeli $1 + R > 1$
 - Stan populacji rośnie wykładniczo do nieskończoności
- Jeżeli $0 < 1 + R < 1$
 - Stan populacji spada do zera
- Współczynnik wzrostu populacji per capita (na jednego osobnika) można wyrazić za pomocą różnicy w stanach populacji w kolejnych krokach czasowych jako:

$$R = \frac{N_{k+1} - N_k}{N_k}$$

RÓWNANIE MALTHUSA

- Wykładniczy wzrost populacji – model z czasem ciągłym

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

- Geometryczny wzrost populacji – model z czasem dyskretnym

$$N_k = N_0 \lambda^k$$

gdzie λ to **geometryczne tempo wzrostu** - średnia liczba potomstwa pozostawiona przez jednego osobnika w jednym kroku czasowym

$\lambda = 1+R$ jeżeli uwzględniamy rozród i śmiertelność

$\lambda = 1+R_b$ w uproszczonym modelu jeżeli uwzględniamy wyłącznie rozród

ZMIANY ZAGĘSZCZENIA POPULACJI

- Rozszerzony model uwzględniający migracje

$$R = R_b - R_d + R_i - R_e$$

gdzie:

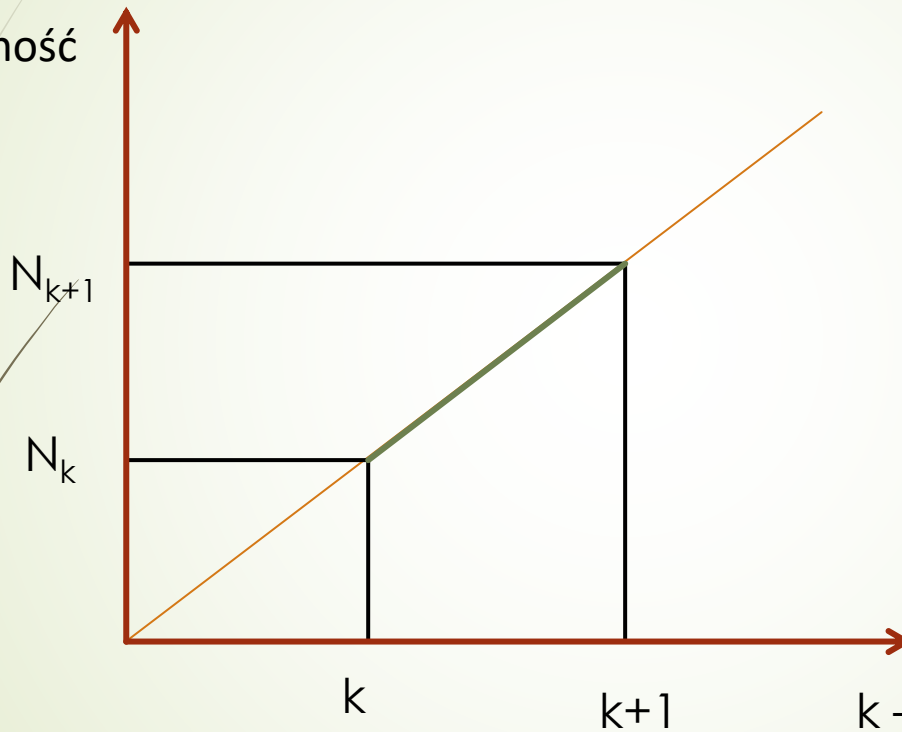
- R_i – stałe w czasie tempo imigracji
- R_e – stałe w czasie tempo emigracji

$$\lambda = 1 + R = 1 + (R_b - R_d + R_i - R_e)$$

- Model nie uwzględnia nakładających się pokoleń
 - Stosowane są średnie wartości $R_b - R_d$, niezależnie od wieku osobnika
 - Uwzględnienie struktury wieku wymaga zastosowania **modeli macierzowych**

WZROST GEOMETRYCZNY

N –liczebność
populacji

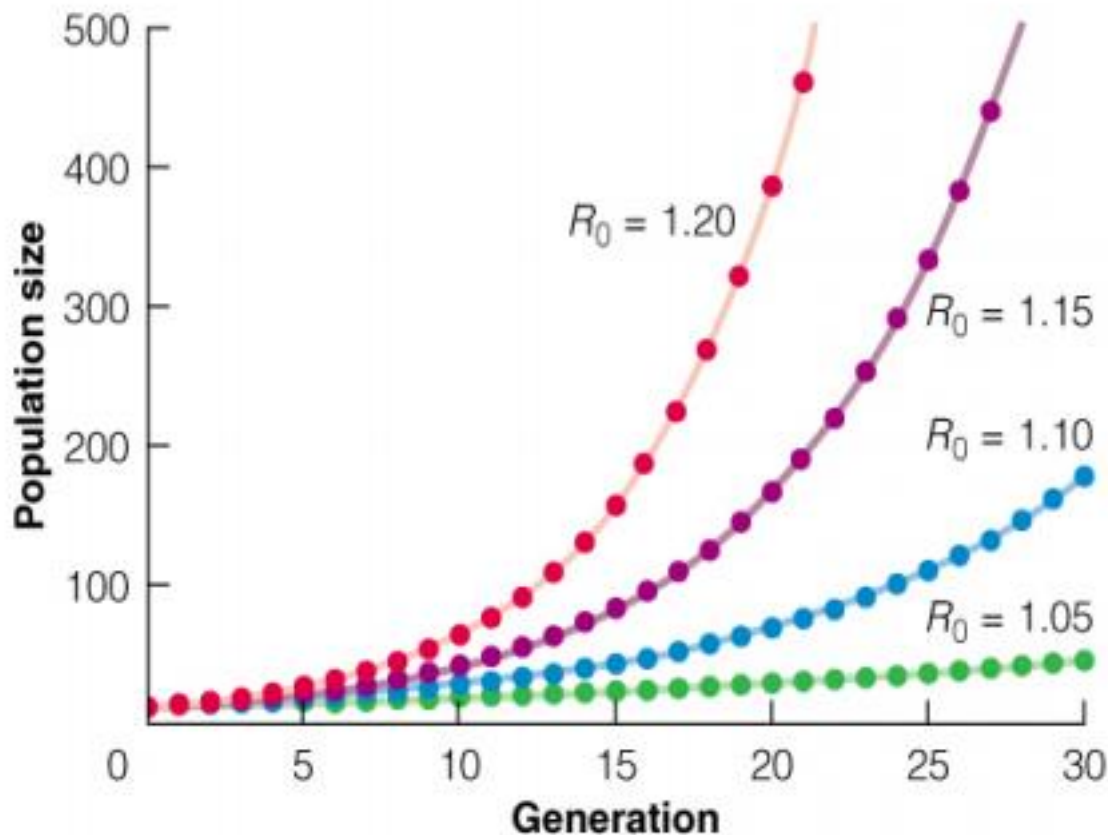


Geometryczne tempo
wzrostu

$$\lambda = \frac{N_{k+1}}{N_k}$$

k – krok czasowy

RÓWNANIE MALTHUSA – MODEL Z CZASEM DYSKRETNYM



Wyższe wartości λ
prowadzą do szybszego
wzrostu populacji

Oznaczenia na wykresie:
 $R_0 = \lambda$

(Krebs, 2001)

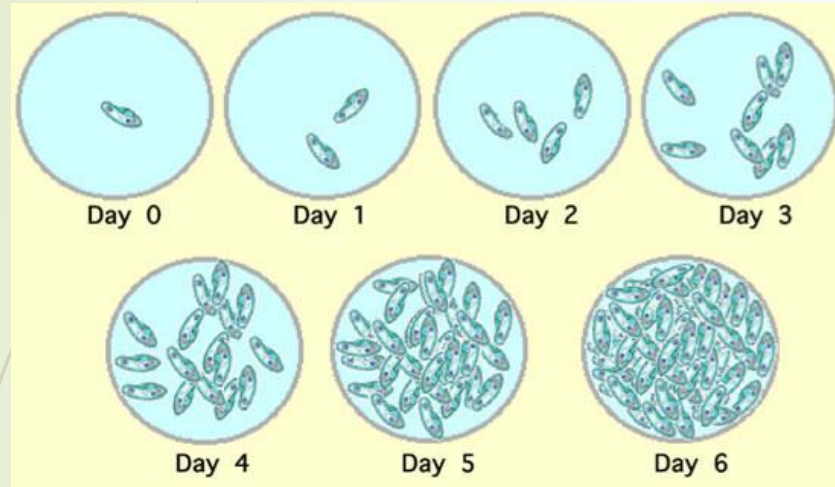
STAN POPULACJI

- Stan populacji (N) w kroku czasowym (k) może być oszacowany ze wzoru ogólnego $N_k = N_0 \lambda^k$ lub wzoru rekurencyjnego $N_k = \lambda N_{k-1}$
- Uwagi techniczne do oszacowań modelu:
 - Stan populacji jest wyrażany jako liczebność wszystkich osobników w populacji
 - Dla uproszczenia przyjmujemy, że liczebność reprezentowana jest przez liczby rzeczywiste, a nie całkowite
 - Przybliżenie jest dopuszczalne jeżeli liczebności populacji są dużymi liczbami
 - Czym mniejsze liczebności tym większy błąd oszacowania

WZROST GEOMETRYCZNY

przykład 1

Przykładowa kultura bakterii w laboratorium:



Źródło grafiki: Vandermeer, J., 2010

1. Obserwujemy następującą liczbę komórek w hodowli w kolejnych dniach:
 $N_0=1, N_1=2, N_2=4, N_3=8, N_4=16, N_5=32, N_6=64$

2. Założenia modelu i warunki początkowe:
Bakterie dzielą się raz dziennie
Zaczynamy od jednej komórki: $N_0 = 1$

3. Szacujemy współczynnik wzrostu geometrycznego lambda (λ):

$$\lambda = N_k / N_{k-1} = N_6 / N_5 = 64 / 32 = 2$$

4. Predykcja

Ile komórek w dniu 7 ($k=7$) wg wzoru rekurencyjnego:

$$N_k = \lambda N_{k-1} = 2 * 64 = 128$$

Ile komórek w dniu 7 wg wzoru ogólnego:

$$N_k = N_0 \lambda^k = 1 * 2^7 = 128$$

Wzrost Geometryczny

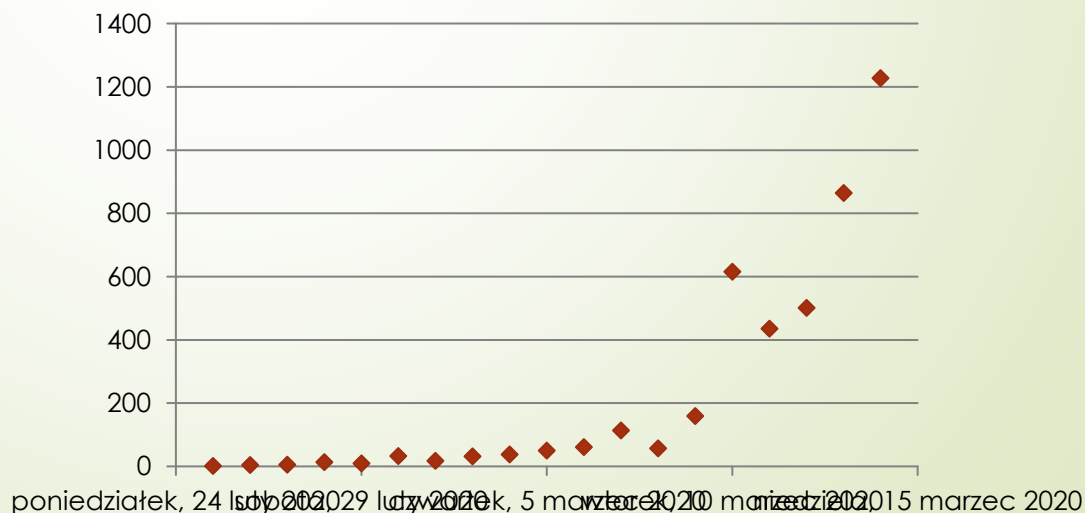
przykład 2

- Poniższa tabela przedstawia liczbę potwierdzonych przypadków (N) zakażenia wirusem SARS-CoV-2 w Hiszpanii

Lp	Dzień	N
1	25 luty 2020	1
2	26 luty 2020	4
3	27 luty 2020	5
4	28 luty 2020	13
5	29 luty 2020	9
6	1 marzec 2020	32
7	2 marzec 2020	17
8	3 marzec 2020	31
9	4 marzec 2020	37
10	5 marzec 2020	49
11	6 marzec 2020	61
12	7 marzec 2020	113
13	8 marzec 2020	56
14	9 marzec 2020	159
15	10 marzec 2020	615
16	11 marzec 2020	435
17	12 marzec 2020	501
18	13 marzec 2020	864
19	14 marzec 2020	1227

1. Zbieramy dane. Wykres poniżej wskazuje na to, że liczba przypadków rośnie wykładniczo

2. Spróbujemy dopasować model z czasem dyskretnym, przyjmując jeden dzień jako krok czasowy k . Warunek początkowy $N_0 = 1$ czy liczba przypadków 25 lutego.



Wzrost Geometryczny

przykład 2

3. Szacujemy współczynnik wzrostu geometrycznego λ na podstawie danych z ostatnich dni:

$$\lambda \approx N_{17}/N_{16} + N_{18}/N_{17} + N_{19}/N_{18} = (1227/846 + 846/501 + 501/435)/3 = (1,42 + 1,72 + 1,15)/3 = \mathbf{1,43}$$

$$\lambda = \frac{N_{k+1}}{N_k}$$

4. Predykcja

Ilu zarażonych spodziewamy się 15 marca wg wzoru rekurencyjnego?

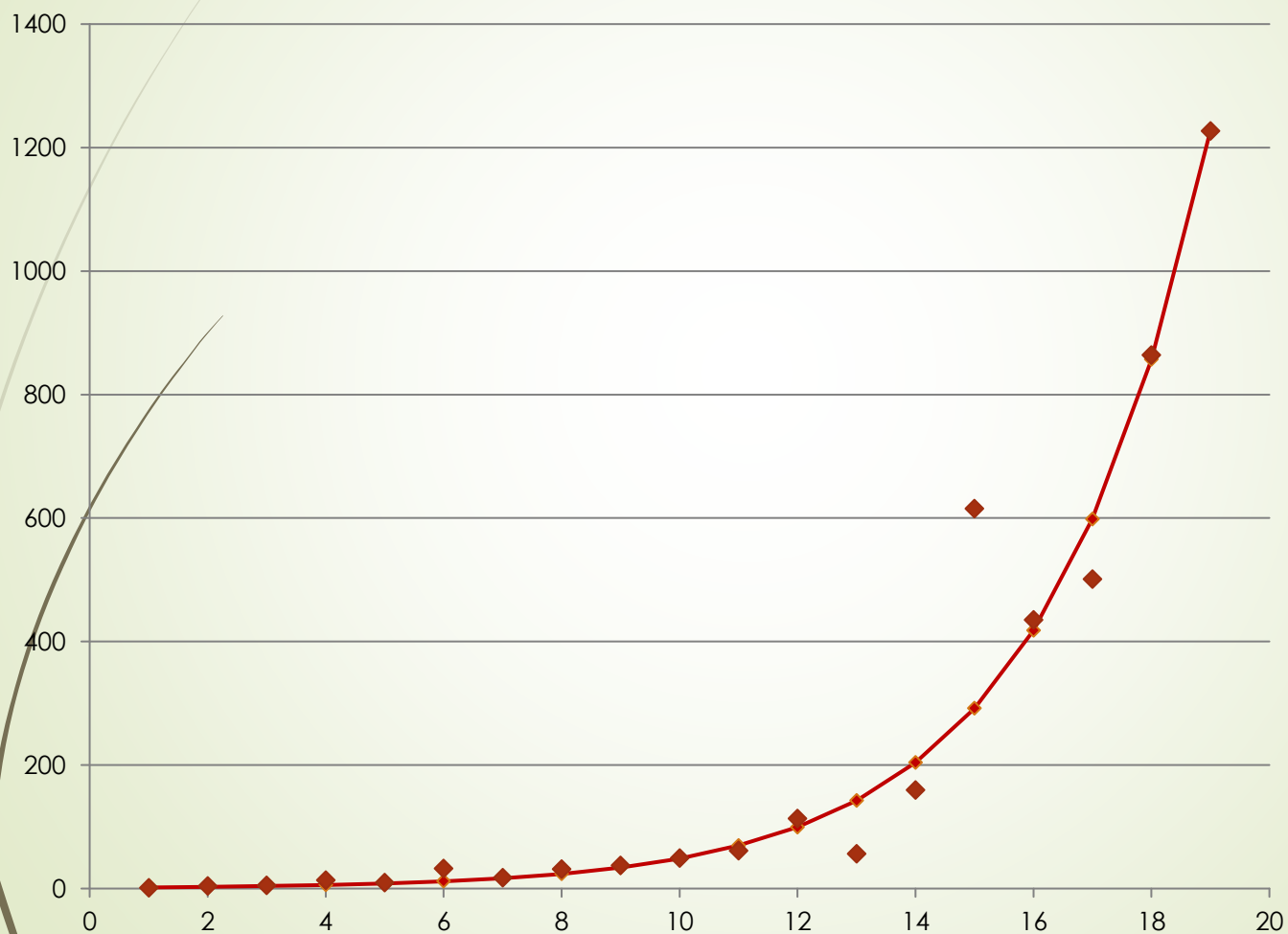
$$N_k = \lambda N_{k-1} = 1,43 * 1227 \approx 1757$$

Ilu zarażonych spodziewamy się 15 marca wg wzoru ogólnego szacując na trzy dni wprzód?

$$N_k = N_0 \lambda^k = 501 * 1,43^3 \approx 1465$$

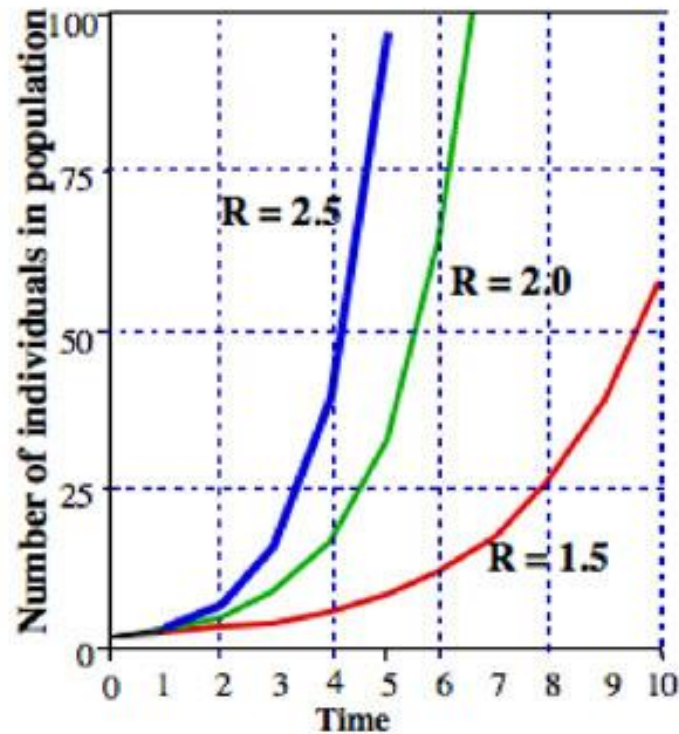
Umownie przyjmujemy liczebność początkową z 17 dnia ($N_0 = 501$) ponieważ wtedy zaczęliśmy szacowanie λ

Predykcja a rzeczywistość

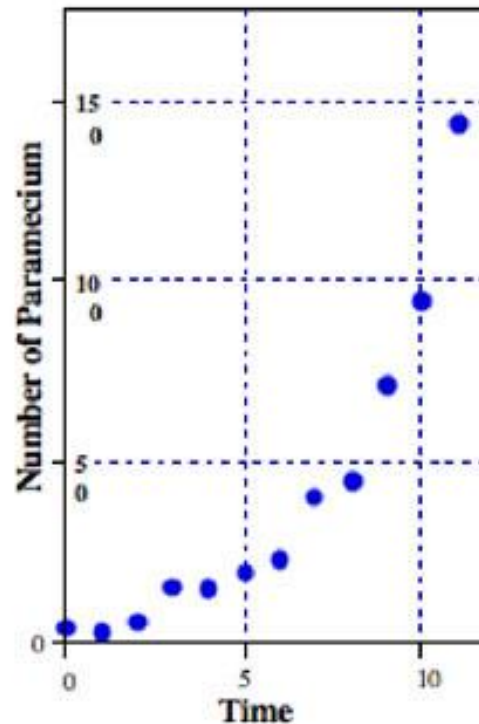


Wzrost Geometryczny

Modele zakładające różne tempo wzrostu:



Dane rzeczywiste:



Vandermeer, J., 2010

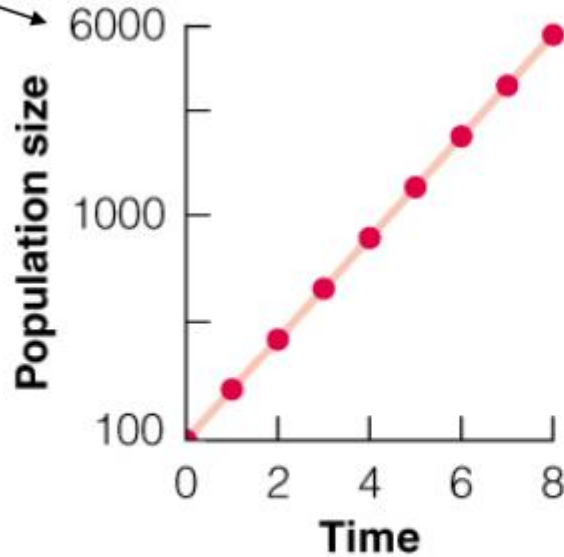
Oznaczenia na wykresie:

$R = \lambda$

Wzrost geometryczny

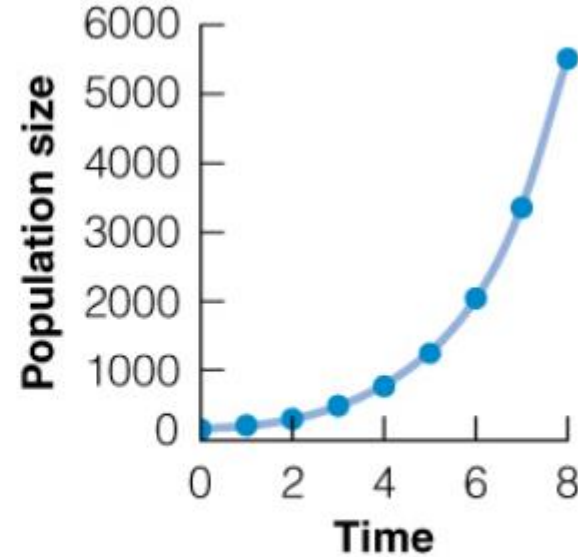
Skala logarytmiczna

Logarithmic
scale



(a) Logarithmic scale

Linear (arithmetic) scale

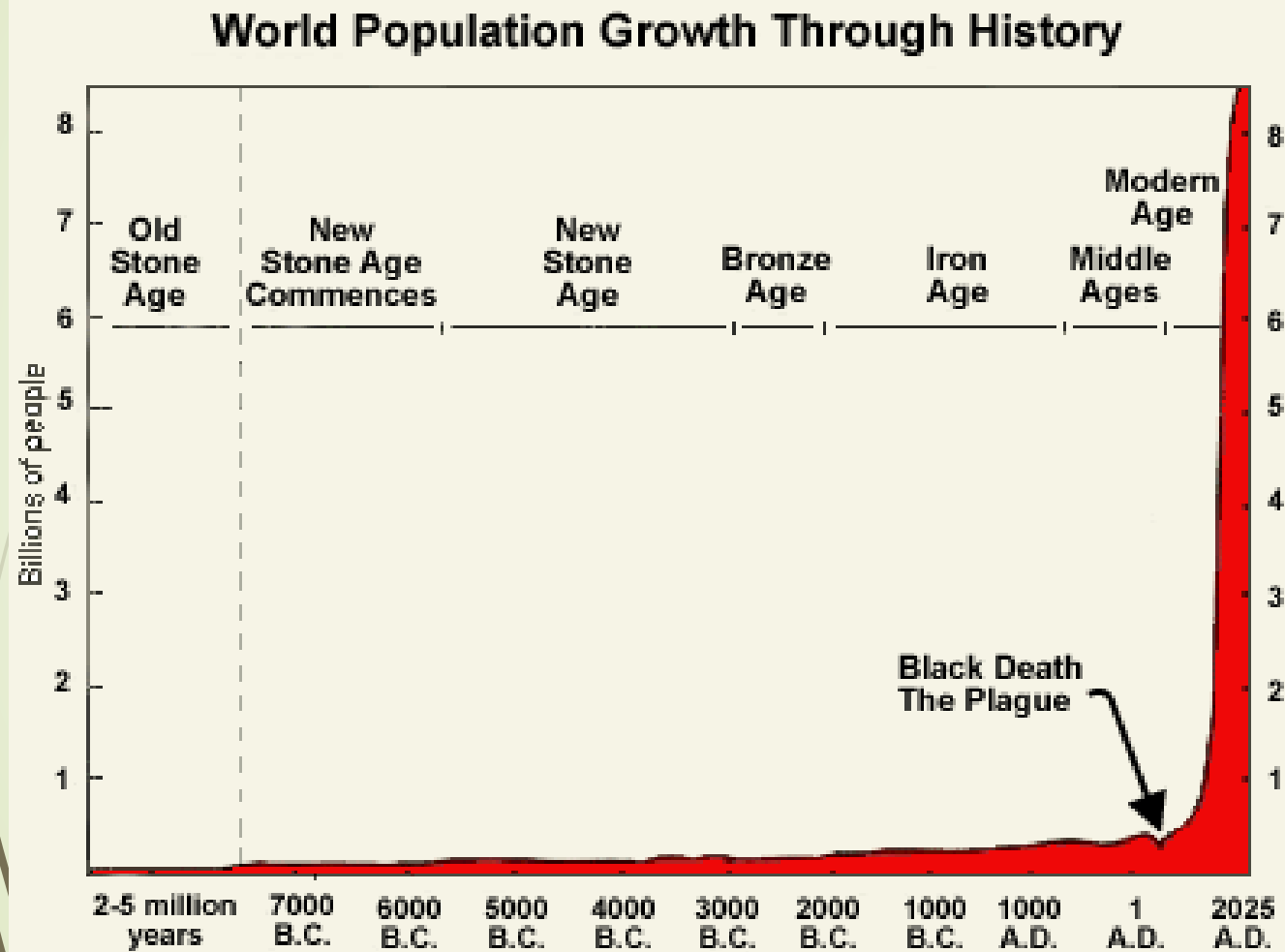


(b) Arithmetic scale

© Copyright 2001 by Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman.

Źródło: Krebs, 2001

Model z czasem ciągłym czy czasem dyskretnym?



Źródło: Krebs, 2001

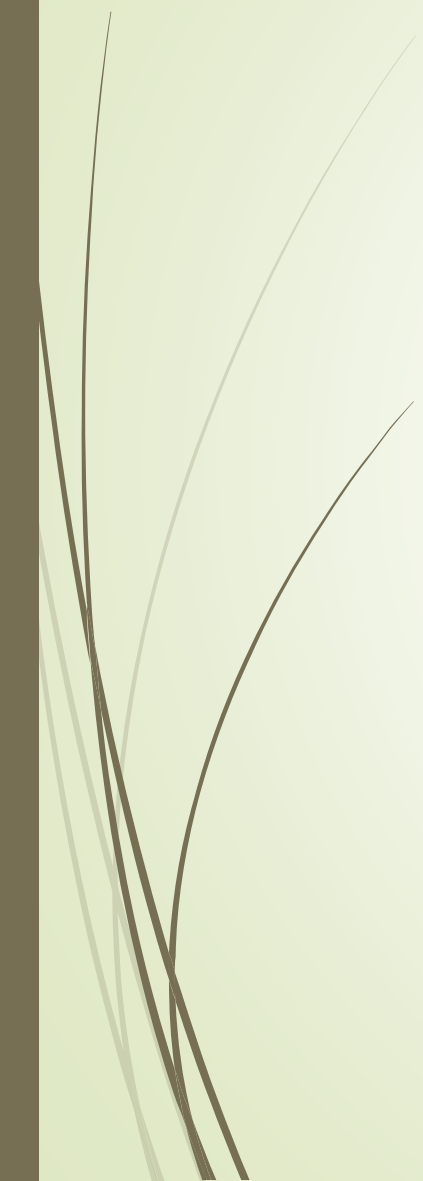
Tempo wzrostu populacji ludzkiej było szybsze niż wykładnicze, obecnie spowalnia

MODEL Z CZASEM DYSKRETNYM

- Kiedy powinniśmy stosować model z czasem dyskretnym?
 - Opis populacji organizmów rozmnażających się sezonowo, w ciągu krótkiego czasu w ciągu roku
- Jeżeli reprodukcja przebiega w sposób ciągły, należy:
 - przyjąć **model z czasem ciągłym** – wykorzystanie równań różniczkowych
 - Uśredniamy współczynniki R_b i R_d po całym kroku czasowym Δt
 - Uwaga! zmniejszamy dokładność przewidywania!



Literatura



- **Vandermeer J 2010. How Populations Grow: The Exponential and Logistic Equations. Nature Education Knowledge 3(10): 15.**

link:

<https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/how-populations-grow-the-exponential-and-logistic-13240157>

- Wrzosek D 2010. Matematyka dla biologów.
- Foryś U. 2011. Modelowanie w biologii i medycynie.
- Katyal i wsp. 2019 A Compendium of Fibonacci Ratio
- The Biology Project: <http://www.biology.arizona.edu/>



Dziękuję za uwagę