

22. Modele matematyczne w biologii

Z określeniem „model matematyczny” zetknęliśmy się już na kilku wykładach.

W aspekcie badań naukowych słowo „model” ma dwa znaczenia.

- Z jednej strony modelem nazywa się hipotetyczną konstrukcję myślową, będącą uproszczonym obrazem badanego fragmentu rzeczywistości stworzoną w celu rozwiązania jakiegoś problemu badawczego.

W tym sensie można użyć określenia model teoretyczny.

- Z drugiej strony model to układ przedmiotów fizycznych (zdarzeń, faktów itp.) dostatecznie podobny do układu badanego,

ale prostszy i łatwiej dostępny dla badaczy, np. mapa, makieta, schemat.

Tworząc model zmniejsza się stopień złożoności rozpatrywanych zjawisk w stopniu umożliwiającym ich poznanie (badanie) lub zmianę (projektowanie).

Modele ułatwiają zrozumienie zjawisk przeszłych oraz umożliwiają przewidywanie zjawisk przyszłych.

Ze względu na uniwersalność języka matematyki szczególne znaczenie dla współczesnej nauki mają modele matematyczne, czyli opisy obiektów w języku matematyki i logiki formalnej.

Trudno sobie wyobrazić rozwój fizyki, chemii, nauk technicznych i ekonomii bez modeli matematycznych.

W biologii ta tendencja jest szczególnie widoczna w ciągu ostatniego półwiecza.

Przejawem tego jest powstanie dyscypliny z pogranicza dwóch dziedzin zwanej matematyczną biologią lub biomatematyką.

Dyscypliny biologii, w których szczególnie intensywnie wykorzystuje się modele matematyczne:

- biologia ewolucyjna,
- ekologia,
- genetyka,
- fizjologia,
- biotechnologia,
- biologia medyczna.

22.1. Co to jest model matematyczny

Spróbujmy sprecyzować pojęcie modelu matematycznego.

Przez **model matematyczny** rozumie się na ogół parę złożoną z określonego fragmentu rzeczywistości (układu rzeczywistego), czyli tego czego dany model dotyczy oraz z pewnej ściśle zdefiniowanej struktury matematycznej, np. układu równań, grafu, funkcji itp.

Musi przy tym być jasno sprecyzowane, które elementy układu rzeczywistego i w jaki sposób odpowiadają poszczególnym elementom struktury matematycznej, tzn. trzeba określić

- zbiór parametrów, których wartości będą wyznaczone na podstawie eksperymentów lub obserwacji,

- zbiór zmiennych (niewiadomych), których wartości są wyznaczone przez model np. jako rozwiązanie równania.

Wartości tych ostatnich służą do porównania przewidywań modelu z wynikami obserwacji lub eksperymentów.

Podstawowy problem przy konstruowaniu modelu matematycznego polega na wyodrębnieniu z bardzo złożonego układu rzeczywistego tylko tych elementów, które wydają się istotne.

Przykład 22.1. Jeśli chcemy wyjaśnić, dlaczego samice słoni żyjące w określonych warunkach mają średnio tyle a tyle potomków, to określając średnie zużycie energii na podtrzymanie procesów życiowych na dobę możemy pominąć wydatki energetyczne związane z tym, że słoń zwykle macha ogonem, aby odgonić muchy.

Modele mają na celu poparcie lub wykluczenie jakiejś hipo-

tezy, której weryfikacja eksperymentalna jest bardzo trudna lub niemożliwa.

W zależności od celu, jaki przyświeca twórcom modelu matematycznego może on

1. opisywać przebieg w czasie pewnych procesów na podstawie znajomości danych początkowych i parametrów charakteryzujących konkretny proces (np. zmienne w czasie zagęszczenia populacji lub stężenia produktów reakcji chemicznych),
2. określać prawdopodobieństwa zdarzeń (np. częstości występowania określonych wzorców zachowań osobników w populacji lub częstości mutacji genetycznych),
3. określać ile jest możliwych różnych struktur złożonych z elementów o określonych cechach (np. istotnie różnych konformacji molekuł złożonych z atomów o znanych własnościach chemicznych),

4. służyć — poprzez użycie pojęć matematycznych — do precyzyjnego opisu różnych cech morfologicznych czy kształtów (np. brzegu liści, schematu rozmieszczenia nasion w koszyku kwiatowym itp.).

Upływ czasu można reprezentować:

- **dyskretnie** za pomocą zbioru liczb naturalnych odpowiadających wybranym momentom;
- w sposób **ciągły** za pomocą zbioru liczb rzeczywistych.

Oba typy modeli spotykamy często w ekologii, genetyce populacyjnej czy fizjologii.

Modele te mogą być deterministyczne lub losowe (stochastyczne) w zależności od tego, czy określają stany jakiegoś układu w

czasie, czy też prawdopodobieństwa, że dany układ znajdzie się w danym stanie.

Dobrze sprecyzowany model stanowi przedmiot badań matematycznych.

Dedukcyjnie dowodzi się twierdzenia charakteryzujące jego własności, w szczególności stwierdzić trzeba, czy nie jest wewnętrznie sprzeczny, czy na przykład zbiór rozwiązań użytego równania nie jest pusty.

Niezwykle ważne przy modelowaniu matematycznym jest wykorzystanie komputerów, aby za pomocą odpowiednich algorytmów znajdować przybliżone rozwiązania i odpowiednio je wizualizować.

22.2. Weryfikacja modelu

Ważnym zagadnieniem jest **tzw. weryfikacja modelu**, tzn. porównanie tego co on przewiduje z rzeczywistością.

Jest to o wiele trudniejsze w przypadku modeli biologicznych niż np. w fizyce, ze względu na nieporównywalnie większy stopień złożoności układów biologicznych i ich naturalną zmienność.

Przykład 22.2. Wszystkie kawałki soli kuchennej mają tę samą strukturę w zbliżonych warunkach temperatury i ciśnienia, nie ma natomiast dwóch identycznych osobników tego samego gatunku.

Z tego powodu opisując zjawiska przyrodnicze nie należy liczyć na to, że na podstawie modelu matematycznego można przewi-

dzieć przebieg zdarzeń z dokładnością porównywalną z tą, którą osiąga się w fizyce.

W przypadku modeli biologicznych można być zadowolonym nawet gdy model matematyczny przewiduje tylko część spośród cech układu rzeczywistego, np. pewne cechy jakościowe typu wzrost, spadek, okresowość, ale jest niedokładny pod względem ilościowym.

Albertowi Einsteinowi przypisuje się następujące stwierdzenie:

Model winien być tak prosty, jak to tylko możliwe, ale nie prostszy.

Nie ma idealnego modelu danego fragmentu rzeczywistości.

Modele się poprawia lub nawet odrzuca.

Według rygorystycznych zasad metodologicznych pochodzących od słynnego filozofa Karla Poppera (1902-1994) po zaproponowaniu modelu powinno się skupić uwagę na zaprojektowaniu takiego eksperymentu, który obaliłby przewidywania danego modelu.

Wiąże się to z tak zwaną **zasadą falsyfikowalności**, która głosi, że każdy model lub teoria naukowa w obrębie nauk przyrodniczych winny być tak sformułowane, aby choćby teoretycznie możliwe było ich obalenie, czyli falsyfikacja.

Z drugiej strony — ile by nie wykonano eksperymentów dających wyniki zgodne z przewidywaniami modelu (teorii), nie daje to niezawodnej gwarancji, że model jest poprawny.

Wystarczy jednak by choć raz wyniki eksperymentu były roz-

bieżne z przewidywaniami, by model poddać modyfikacjom lub zgoła odrzucić, co wynika z omawianych wcześniej praw logiki.

Jeśli po wielu próbach przeprowadzonych w różnych ośrodkach naukowych nie udaje się modelu obalić, to dany model jest uznawany w społeczności specjalistów z danej dziedziny jako poprawny ... do momentu, aż nie ulegnie polepszeniu dokładność metod pomiarowych, bądź ktoś nie wymyśli modelu wyjaśniającego o wiele więcej niż poprzedni.

Na gruncie fizyki dobrym przykładem jest wspomniana już wcześniej teoria grawitacji Newtona, która nie uwzględnia efektu zakrzywienia czasoprzestrzeni przez rozmieszczone w niej ciała. Przewidywania ogólnej teorii względności Einsteina uwzględniającej ten efekt pozwoliły na przykład wyjaśnić odchylenia w ruchu planety Merkury lub odchylenia biegu promieni świetlnych przychodzących z odległych gwiazd i przechodzących blisko Słońca.

Efekty te były niezrozumiałe na gruncie klasycznej teorii Newtona, a wcześniej w XIX w. ze względu na niedokładność pomiarów, w ogóle tych efektów nie dostrzegano.

23. Modele populacyjne: czas ciągły vs czas dyskretny

Zajmiemy się najpierw podstawowymi modelami opisującymi zmiany zagęszczeń populacji.

Przez **zagęszczenie** populacji rozumie się liczbę osobników występujących na obszarze o jednostkowej powierzchni (np. 1 km^2 , 1 m^2) lub w obszarze o jednostkowej objętości (np. 1 m^3 , 1 liter), zależnie od sytuacji.

Zagęszczenie jest miarą liczebności populacji w danym momencie.

Oczywiście zagęszczenie jest dobrą miarą liczebności całej populacji, o ile rozmieszczenie osobników jest względnie równomierne.

Dzieje się tak wtedy, gdy ewentualny lokalny wzrost lub spadek liczebności jest szybko wyrównywany na skutek przemieszczania się osobników.

Przez **stan populacji** w danej chwili rozumiemy jej zagęszczenie w danej chwili.

Jak już wspomnieliśmy — konstruuje się modele z **czasem dyskretnym** lub modele z **czasem ciągłym**. Rozpatrzmy następującą uproszczoną sytuację.

Jeśli

- interesuje nas stan populacji tylko w wyróżnionych momentach (np. co roku pod koniec sezonu lęgowego) $t_0, t_1, t_2, \dots, t_k \dots$ w równych odstępach czasowych wyznaczonych przez **krok czasowy** Δt , tzn. dla dowolnego $k \geq 1$,

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

- pomijamy dla uproszczenia strukturę populacji, np. strukturę wieku, płci etc.,

to oznaczając przez N_k stan populacji w momencie t_k (np. w k . sezonie) i przez N_0 stan początkowy, otrzymujemy zależność postaci

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

zwaną **równaniem różnicowym** lub inaczej **równaniem rekurencyjnym**.

Funkcja $F = F(N)$ opisuje przyrost populacji uwzględniając takie czynniki jak: śmiertelność, reprodukcję, imigrację i emigrację.

Uwzględnienie rozmaitych czynników ekologicznych, takich jak np. wpływ wzrostu zagęszczenia na śmiertelność lub konkurencja wewnątrz i międzygatunkowa, wpływa na postać funkcji F .

Przyjmijmy na początek założenie, że reprodukcja i śmiertelność nie zmieniają się z sezonu na sezon i nie zależą od zagęszczenia populacji w danym sezonie.

Oznaczmy:

- R_b — **współczynnik reprodukcji** określony jako liczba potomków wydanych w ciągu sezonu przez jednego osobnika,

- R_d — **współczynnik śmiertelności** określający liczbę osobników (*per capita*), które nie przeżyły jednego sezonu.

Wtedy $R_b N_k$ określa całe potomstwo po k . sezonie, a $R_d N_k$ — ubytek liczebności związany ze śmiertelnością w trakcie tego sezonu.

Przez R oznaczmy **współczynnik wzrostu populacji per capita** (czyli na jednego osobnika) będący różnicą pomiędzy R_b i śmiertelnością R_d .

W podstawowym modelu liniowym opisującym zmiany liczebności populacji mamy zatem

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

a więc

$$N_{k+1} = (1 + R)N_k. \quad (23.1)$$

Parametry modelu, których wartości ustala się empirycznie, to R_b, R_d, N_0 . Interesuje nas postać wyrazów ciągu $\{N_k\}_{k=0}^{\infty}$ spełniającego równanie (23.1).

Rozwiązaniem po uwzględnieniu warunku początkowego N_0 jest ciąg geometryczny

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

Widać, że jeśli $1 + R > 1$, to liczebność populacji rośnie wykładniczo do nieskończoności, a jeśli $0 < 1 + R < 1$, to liczebność populacji spada do 0.

Po przekształceniu (23.1) widzimy, że współczynnik wzrostu populacji można wyrazić za pomocą stanów populacji jako

$$R = \frac{N_{k+1} - N_k}{N_k}, \quad \text{dla każdego } k \geq 1. \quad (23.2)$$

Powyższy model można łatwo rozszerzyć uwzględniając stałe w czasie tempo imigracji, opisywane przez współczynnik R_i oraz tempo emigracji ze współczynnikiem R_e . Wtedy

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

Uwaga 23.1. *Model z czasem dyskretnym może być zastosowany przede wszystkim do opisu populacji organizmów, które rozmnażają się wyłącznie w ciągu krótkiego okresu w ciągu roku (np. w sezonie lęgowym). Wtedy naturalnym jest przyjęcie momentów t_k tuż po sezonie lęgowym, a kroku czasowego $\Delta t = 1$ rok.*

Najczęściej w przyrodzie mamy do czynienia z nakładającymi się na siebie pokoleniami, w związku z tym w danym momencie występują osobniki w różnym wieku i co za tym idzie o różnym potencjale reprodukcyjnym oraz szansie na przeżycie do następnego sezonu.

Powyższe ujęcie nie uwzględnia tego zróżnicowania, bo przyjmuje się średnie wartości R_b i R_d brane na jednego osobnika, bez względu na to w jakim jest wieku.

W wielu przypadkach takie uśrednienie jest uzasadnione i można je traktować jako „pierwsze przybliżenie” dla modeli z uwzględnieniem struktury wieku, które prowadzą do modeli macierzowych i tzw. macierzy Lesliego.

Jeśli reprodukcja przebiega w sposób ciągły, tzn. osobniki młode przychodzą na świat przez cały rok, należy raczej przyjąć model z czasem ciągłym. Prowadzi to do wykorzystania **równań różniczkowych**.

Nie jest to jednak reguła, także wtedy można posłużyć się modelem z czasem dyskretnym, w którym współczynniki R_b i R_d są wielkościami uśrednionymi po całym kroku czasowym Δt .

Nie ma niestety prostej zależności między modelami z czasem ciągłym i modelami z czasem dyskretnym, a niekiedy różnice w przewidywaniach otrzymanych za pomocą obu modeli na długich przedziałach czasu mogą być znaczne.

24. Równanie Malthusa, wykładniczy wzrost populacji

Oznaczmy teraz przez $N(t)$ zagęszczenie populacji w chwili t . Czas reprezentowany jest w takiej sytuacji przez zbiór liczb rzeczywistych dodatnich. Bezwzględny przyrost populacji w chwili t jest opisywany przez pochodną

$$\frac{dN}{dt}(t).$$

Przyrost populacji per capita w chwili t określający zmianę zagęszczenia populacji przypadającą średnio na jednego osobnika równy jest

$$\frac{\frac{dN(t)}{dt}}{N(t)}.$$

Jeżeli przyjmiemy, podobnie do (23.2), że ten stosunek jest stały i równy r , czyli

$$\frac{\frac{dN(t)}{dt}}{N(t)} = r,$$

to otrzymujemy równanie

$$\dot{N}(t) = \frac{dN(t)}{dt} = rN(t). \quad (24.1)$$

Przyjmujemy też, że zagęszczenie populacji w jakiejś ustalonej chwili $t = t_0$ równe jest

$$N(t_0) = N_0. \quad (24.2)$$

Z matematycznego punktu widzenia równanie (24.1) jest przykładem **równania różniczkowego**, a równanie (24.2) zadaje tzw. **warunek początkowy**.

Niewiadomą w równaniu różniczkowym (24.1) z warunkiem początkowym (24.2) jest funkcja określona na odcinku \mathcal{P} zawierającym t_0 , która przyjmuje wartość N_0 dla $t = t_0$ oraz spełnia równanie (24.1) dla każdego $t \in \mathcal{P}$.

Równanie (24.1) jest podstawowym liniowym równaniem różniczkowym opisującym zmiany zagęszczeń populacji w czasie ciągłym.

Równanie to zwane jest równaniem Malthusa (Thomas Malthus (1766-1834)).

Współczynnik r nazywany jest **współczynnikiem wzrostu populacji** (ang. instantaneous rate of growth per capita) lub **współczynnikiem wewnętrznego tempa wzrostu populacji** (ang. intrinsic rate of growth).

Należy podkreślić, że współczynniki R w modelu z czasem dyskretnym i r w modelu z czasem ciągłym, choć pełnią podobną rolę nie są sobie równe.

Współczynnik r uwzględnia tempo chwilowych zmian zagęsz-

czenia (co znajduje odzwierciedlenie w terminologii angielskiej), podczas gdy współczynnik R określa zmiany, które zachodzą w ciągu kroku czasowego Δt .

Współczynnik r może być dodatni bądź ujemny i podobnie jak w przypadku modelu z czasem dyskretnym przedstawia się jako różnica

$$r = r_b - r_d,$$

gdzie r_b uwzględnia jedynie liczbę potomków przychodzących na świat w jednostce czasu i pochodzących średnio od jednego osobnika (ang. birth rate), a r_d liczbę „zgonów” przypadających w jednostce czasu na jednego osobnika (ang. death rate).

Współczynnik r wyraża się w jednostkach $[1/\text{czas}]$, co wynika z porównania jednostek, w których wyrażone są wielkości po obu stronach równania (24.1).

Jeśli przykładowo zagęszczenie wyrażamy w jednostkach [liczba osobników/(km²)], a czas w godzinach, to po lewej stronie mamy jednostki [liczba osobników/(godz.km²)]. Stąd wynika, że r wyraża się w jednostce [1/(godz.)]

Uwaga 24.1. *Równania różniczkowe pojawiają się we wszystkich naukach przyrodniczych. Służą one do matematycznego zapisu praw, które rządzą przebiegiem różnych procesów przyrodniczych, takich jak np. omawiany wyżej proces zmian zagęszczeń populacji.*

Równanie różniczkowe przedstawia sposób w jaki stan danego procesu w danej chwili wpływa na tempo jego zmian (wyrażone za pomocą pochodnej), np. w równaniu Malthusa tempo zmiany zagęszczenia jest w każdej chwili wprost proporcjonalne do zagęszczenia populacji. Im większa populacja tym, proporcjonalnie, większa (lub tym mniejsza) szybkość zmian jej zagęszczeń.

Jeśli przez $x(t)$ oznaczymy stan jakiegoś procesu, np. zagęszczenie populacji, stężenie związku chemicznego, temperaturę etc. w chwili t , to równanie różniczkowe postaci

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t)),$$

z warunkiem początkowym $x(t_0) = x_0$ określa przebieg tego procesu, jeśli znamy jego stan w chwili t_0 .

Funkcja f charakteryzuje dany proces. Jej postać stanowi w tym przypadku główną część modelu matematycznego opisującego dane zjawisko.

Wróćmy do równania różniczkowego (24.1). Szukamy rozwiązania tego równania określonego na przedziale czasu $[t_0, T)$, czyli funkcji

$$[t_0, T) \ni t \mapsto N(t),$$

która spełnia równanie (24.1) w każdej chwili $t \in (t_0, T)$ oraz spełnia warunek początkowy $N(t_0) = N_0$ dla $t = t_0$.

Równanie (24.1) przy uwzględnieniu warunku początkowego rozwiązuje się wykorzystując całkę oznaczoną.

Dzielimy obie strony równania (24.1) przez N i całkujemy lewą i prawą stronę równania po dt w granicach od t_0 do T .

Litera T oznacza dowolną chwilę i została wprowadzona jedynie w celu uniknięcia kolizji oznaczeń z literą t oznaczającą też dowolną chwilę, ale jako argument funkcji, którą całkujemy.

$$\int_{t_0}^T \frac{1}{N(t)} \dot{N}(t) dt = r \int_{t_0}^T dt = r(T - t_0).$$

Łatwo sprawdzić, że funkcją pierwotną do funkcji $\frac{1}{N}(t)\dot{N}(t)$ jest funkcja złożona $\ln N(t)$.

Skoro całka po lewej stronie równa jest $\ln N(T) - \ln N_0$, to z definicji całki oznaczonej dostajemy

$$\ln N(T) = \ln N_0 + r(T - t_0). \quad (24.3)$$

Działając na obie strony funkcją wykładniczą pozbywamy się logarytmów

$$e^{\ln N(T)} = e^{(\ln N_0 + r(T - t_0))},$$

czyli ostatecznie otrzymujemy konkretną postać poszukiwanej funkcji

$$N(T) = N_0 e^{r(T - t_0)}.$$

Ta formuła opisuje wykładniczy wzrost populacji.

Warto sprawdzić licząc pochodną po T funkcji $N(T) = N_0 e^{r(T - t_0)}$, że $\frac{dN}{dT} = r N_0 e^{r(T - t_0)}$, zatem po podstawieniu funkcji $N(t)$ do równania (24.1) otrzymujemy tożsamość.

Widać, że powyższe rachunki można nieco uprościć i skrócić całkując od razu lewą stronę równania (24.1), po podzieleniu przez N , po dN , a prawą po dt . Wtedy otrzymujemy

$$\int_{N_0}^{N(T)} \frac{1}{N} dN = r \int_0^T dt = r(T - t_0) = r(T - t_0),$$

a stąd natychmiast wynika wzór (24.3).

Można zadać naturalne pytanie:

Jakie zagęszczenia populacji przewiduje ten prosty model w dalekiej przyszłości?

Matematycznie „stan dalekiej przyszłości” realizuje się przechodząc do granicy $t \rightarrow +\infty$, co oczywiście jest kolejnym idealizują-

cym uproszczeniem.

$$\text{Jeśli } r > 0, \quad \text{to } \lim_{T \rightarrow +\infty} N(T) = N_0 e^{r(T-t_0)} = +\infty,$$

$$\text{jeśli } r < 0, \quad \text{to } \lim_{T \rightarrow +\infty} N(T) = N_0 e^{r(T-t_0)} = 0.$$

W pierwszym przypadku tempo reprodukcji przeważa nad śmiertelnością i zagęszczenie populacji wzrasta wykładniczo. W drugim przypadku dominuje śmiertelność i liczebność populacji spada do zera.

Takie są konsekwencje przyjętego modelu. Czy taki model dobrze opisuje rzeczywistość, a jeśli tak to w jakim zakresie?

Kończąc rozważania o modelu Malthusa zwróćmy uwagę, że we współrzędnych półlogarytmicznych zagęszczenie populacji wzrastającej wykładniczo zależy liniowo od czasu, dlatego dane eksperymentalne dotyczące stanu populacji w poszczególnych momen-

tach najwygodniej jest przedstawiać na wykresie półlogarytmicznym.

Na podstawie danych empirycznych, za pomocą metody najmniejszych kwadratów, można oszacować współczynnik kierunkowy tej prostej równy współczynnikowi r .

Zauważmy, że formuła $N(T) = N_0 e^{r(T-t_0)}$ jest określona w naturalny sposób także dla $T < t_0$ i spełnia dla $T < t_0$ równanie (24.1).

Stąd wniosek, że formuła ta zadaje rozwiązanie zarówno dla $T > t_0$ („przyszłość”), jak i dla $T < t_0$ („przeszłość”).

Związek między R w modelu z czasem dyskretnym i r w modelu z czasem ciągłym:

Przyjmujemy $T = t_k$, $k = 1, 2, 3 \dots$ i pamiętamy, że krok czasowy w modelu dyskretnym wynosi $t_{k+1} - t_k = \Delta t$.

Przyrównując stosunki liczebności w kolejnych krokach w przypadku modelu ciągłego i dyskretnego dostajemy

$$\frac{N(k+1)}{N(k)} = \frac{e^{r(t_k + \Delta t)}}{e^{rt_k}} = e^{r\Delta t} = \frac{N_{k+1}}{N_k} = 1 + R,$$

czyli po zlogarytmowaniu

$$r\Delta t = \ln(1 + R) = \ln \frac{N(k+1)}{N(k)} = \ln N(k+1) - \ln N(k).$$

Uwaga 24.2. Obliczanie współczynnika wzrostu populacji. *Jeżeli znamy zagęszczenie populacji N_1 w chwili t i jej zagęszczenie N_2 w chwili $t + \Delta t$ i jeśli przyjmujemy, że równanie Malthusa dobrze opisuje zmiany zagęszczeń populacji, to na podstawie tych danych możemy wyliczyć współczynnik wzrostu populacji r*

$$r = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{\Delta t} = \frac{\ln(N_2/N_1)}{\Delta t}, \quad (24.4)$$

co wynika z równania $\frac{N_2}{N_1} = \frac{e^{r(t+\Delta t)}}{e^{rt}} = e^{r\Delta t}$.

Oba rozważane modele liniowe nie uwzględniają bardzo wielu istotnych czynników, np. różnicowania osobniczego (czyli także wieku osobników), wyczerpywania się zasobów pokarmowych, czy wpływu zmian zagęszczenia na tempa reprodukcji i śmiertelności.

Nie uwzględniają także przestrzennego rozmieszczenia osobników i ich migracji.

Zwróćmy uwagę, że w warunkach naturalnych praktycznie nie występują populacje izolowane i należałoby uwzględnić powszechne w ekologii oddziaływania międzygatunkowe.

Dodajmy też, że powyższe ujęcie nie uwzględnia ewolucyjnej zmienności, adaptacji etc. oraz występowania nieprzewidywalnych czynników losowych.

Wszystkie powyższe efekty można uwzględnić (lub próbować uwzględnić) przy tworzeniu modelu matematycznego — znane są znacznie bardziej skomplikowane modele uwzględniające takie efekty.

Do tej pory stan populacji określany był poprzez jej zagęszczenie. Przeważnie jednak określamy stan populacji podając liczbę wszystkich osobników.

Posługując się rachunkiem różniczkowym przy konstrukcji i analizie modelu przyjmujemy, że **liczebność $N(t)$ jest reprezentowana przez liczby rzeczywiste, a nie całkowite.**

Jest to dopuszczalne przybliżenie, jeśli liczebności populacji są dostatecznie duże. Na przykład podając liczebność populacji $N = 1423,37$ przyjąć można, że odpowiada to liczbie osobników 1423.

Błąd względny $\frac{0,37}{1423}$, jaki się wtedy popełnia, jest mniejszy niż 0,00003.

Im mniejsza liczebność populacji, tym większy błąd przy reprezentacji liczebności poprzez liczby rzeczywiste.

Przykład 24.1. Szacowanie liczby mieszkańców Polski i USA wg. równania Malthusa.

Dokonyamy szacunkowych prognoz liczebności populacji USA i Polski w roku 2050.

W tym celu posłużymy się oficjalnymi danymi demograficznymi (dane Agencji Wywiadowczej Rządu USA; www.cia.gov).

Liczebność populacji (w mln) USA i Polski przedstawia następująca tabela

	USA	Polska
r. 2005	295,7	38,64
r. 2006	298,4	38,54

Na tej podstawie obliczymy współczynniki wzrostu populacji r_{PL} i r_{USA} .

Skorzystamy ze wzoru (24.4) uwzględniając, że $\Delta t = 1$ rok.

Otrzymujemy

$$r_{USA} = \ln \frac{298,4}{295,7} \approx 0,009 [1/rok],$$

$$r_{PL} = \ln \frac{38,54}{38,64} \approx -0,003 [1/rok].$$

Współczynnik r bywa nazywany **współczynnikiem przyrostu**

naturalnego i często podawany jest w procentach, np. w przypadku USA wynosi on obecnie 0,09%.

Oznaczając liczebność populacji w chwili t przez $L(t)$ i biorąc $t_0 = 2005$ otrzymujemy kolejno dla USA i Polski:

$$\begin{aligned}L(2050) &= L(t_0)e^{r_{USA}(20050-2005)} = 295,7e^{(0,009)(45)} \approx 443,3 \text{ [mln]}, \\L(2050) &= L(t_0)e^{r_{PL}(20050-2005)} = 38,64e^{-(0,003)(45)} \approx 33,76 \text{ [mln]}.\end{aligned}$$

Trzeba podkreślić, że prognozy oparte o te obliczenia zakładają stałość współczynnika r w przyszłości, więc nie uwzględniają rozmaitych czynników demograficznych, które mogą spowolnić lub zmniejszyć tempo przyrostu albo spadku populacji.

Prognozy demograficzne oparte na równaniu Malthusa można jednak traktować jako pierwsze przybliżenie stanu populacji w przyszłości.