1. Dinamika populacije

Populacija je skupina jedinki iste vrste koje žive na određenom prostoru i u određenom vremenu, te koje aktivno izmjenjuju genetički materijal dajući plodno potomstvo. To može biti skupina ljudi, životinja, biljaka ili nekih drugih organizama.

Ljudi odavno nastoje modelirati rast populacije. Tako je npr. Leonardo od Pise, poznat još kao Fibonacci, u svom radu ,,Liber abaci" iz 1202. g. postavio tzv. problem razmnožavanja zečeva.

Svi matematički modeli rasta populacije mogu se podijeliti u diskretne i kontinuirane.

1.1. Kontinuirani modeli rasta populacije

Veličina populacije, koju označavamo s $N(t)$, je funkcija od vremena t. Promjena veličine populacije od trenutka t do trenutka $t + dt$ iznosi

$$dN = dR - dU + dM, \tag{1.1}$$

gdje su:

- dR - broj rođenih članova te populacije u vremenskom intervalu $[t, t + dt]$,
- dU - broj umrlih članova te populacije u vremenskom intervalu $[t, t + dt]$,
- dM - broj članova migriranih jedinki u vremenskom intervalu $[t, t + dt]$. Ako je $dM > 0$, govorimo o imigraciji, a ako je $dM < 0$ radi se o emigraciji. Glavni razlozi za migracije su hrana, razmnožavanje i nepovoljni uvjeti u okolišu.

Jednadžba (1.1) poznata je pod nazivom *jednadžba konzervacije* ili *sačuvanja* populacije.

U matematičkoj biologiji veličinu

$$\frac{1}{N}\frac{dN}{dt}$$

zovemo *stopa rasta* populacije. Dakle, stopa rasta populacije je prirast te populacije (u jedinici vremena) po ,,glavi". Slično, $\frac{1}{N}\frac{dR}{dt}$ je *stopa rađanja (fekunditeta)*, $\frac{1}{N}\frac{dU}{dt}$ je *stopa smrtnosti (umiranja, mortaliteta)*, a $\frac{1}{N}\frac{dM}{dt}$ je *stopa migracije.*

1.1.1. Malthusov model rasta populacije

U ovoj točki opisat ćemo kontinuirani i diskretni Malthusov model rasta populacije.

(i) Kontinuirani Malthusov model. Thomas Malthus (1766-1834, engleski demograf) je 1798. g. modelirao rast populacije bez migracija ($dM = 0$). On je pretpostavio da su dR i dU proporcionalni trenutnoj veličini populacije N i duljini vremenskog intervala dt:

$$dR = rNdt, \qquad dU = uNdt.$$

Konstante proporcionalnosti r i u su stopa rađanja i stopa smrtnosti, dok je njihova razlika, $k = r - u$, stopa rasta populacije. Uz navedene pretpostavke jednadžbu konzervacije (1.1) možemo zapisati u obliku

$$\frac{dN}{dt} = kN. \tag{1.2}$$

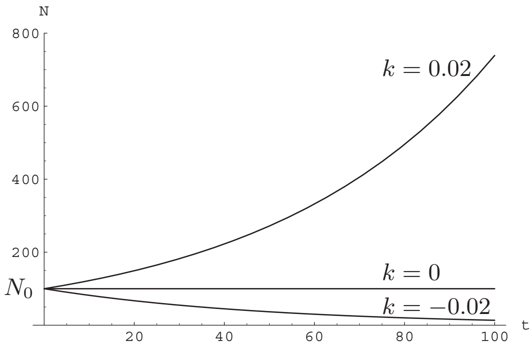
To je diferencijalna jednadžba prvog reda kod koje se mogu separirati varijable:

$$\frac{dN}{N} = kdt.$$

Integriranjem dobivamo

$$N = N_0 e^{kt}, \qquad N_0 = N(0).$$

Dakle, u ovom najednostavnijem matematičkom modelu rast populacije je opisan eksponencijalnom funkcijom. Ako je $k > 0$ radi se o rastu, dok se za $k < 0$ radi o padu populacije. Ako je $k - 0$, populacija se nalazi u ravnotežnom stanju (ne mijenja se). Sve to ilustrirano je na sljedećoj slici.



Slika 1. Graf eksponencijalne funkcije $N(t) = N_0 e^{kt}$ za $N_0 = 100$ i različite vrijednosti od k

Stopa rasta k i vrijeme udvostručenja populacije t_2 povezani su vrlo jednostavnim pravilom. Naime, iz zahtjeva $N_0 e^{kt_2} = 2N_0$ se dobiva

$$kt_2 = \ln 2 \approx 0.7.$$

Još češće se koristi sljedeće pravilo

$$(100k)t_2 \approx 70$$

koje stopu rasta izraženu u postocima $100k$ veže s vremenom udvostručenja t_2. Na primjer, populacija koja raste po stopi od 14% godišnje udvostručuje se svakih 5 godina (jer iz $14t_2 = 70$ slijedi da je $t_2 = 5$); populacija koja raste po stopi od 7% dnevno udvostručuje se svakih 10 dana (jer je $7 \cdot 10 = 70$).

U sljedećoj tablici prikazani su stopa rasta k i vrijeme udvostručenja za neke konkretne populacije.

Vrsta	Opis	k	t_2
T fag	Virus	300	3.3 minute
Escherichia coli	Bakterija	58.7	17 minuta
Paramecium caudatum	Papučica	1.59	10.5 sati
Rattus norvegicus	Sivi štakor	0.0148	46.8 dana
Bos taurus	Europsko kratkonogo govedo	0.001	1.9 godina
Nothofagus fusca	Novozelandska crvena bukva	0.000075	25.3 godina

Vidimo da se prema Malthusovu modelu populacije udvostručuju bitno različitim brzinama. Ipak, i ,,sporo rastuće" populacije će narasti do proizvoljno velike vrijednsoti. Na primjer, stado goveda koje se pri eksponencijalnom rastu udvostručuje svake dvije godine, doseže sljedeće veličine:

Broj proteklih godina	0	2	4	10	50	100	200
Veličina stada	50	100	200	1600	$1.67 \cdot 10^9$	$5.62 \cdot 10^{16}$	$6.33 \cdot 10^{31}$

Dakle, za 200 godina eksponencijalni model predviđa stado od $6.33 \cdot 10^{31}$ goveda. To bi stado bilo teže od cijele Zemlje ($6 \cdot 10^{24}$ kg), pa je očito da model eksponencijalnog rasta u ovom slučaju nije dobar.

Primjer 1.1. *Ljudi mnoge svoje resurse (voda, hrana, energenti, its.) troše eksponencijalnom brzinom, tj. potrošnja tih resursa ima konstantnu ili čak rastuću godišnju stopu rasta. Nažalost, mnogi nisu svjesni ove činjenice. Kao prvo, potrošnja resursa se udvostručuje u konstantnim vremenskim intervalima. Ilustracije radi, pretpostavimo da se potrošnja nekog resursa raste po stopi od 7% godišnje. Tada iz pravila $(100k)t_2 \approx 70$ slijedi da se potrošnja udvostručuje svakih 10 godina. Osim toga, u sljedećih 10 godina potrošit ćemo više resursa nego li tijekom cijele prethodne povijesti. To je lako shvatiti ako se pažljivije pogleda niz*

$$N_0, 2N_0, 4N_0, 8N_0, 16N_0, 32N_0, \ldots$$

i zatim uoči da je svaki član toga niza manji od zbroja svih prethodnih članova niza.

Sada ćemo izvesti jedan još alarmantniji zaključak. Pretpostavimo da potrošnja P nekog resursa raste po godišnjoj stopi $k > 0$, tj. da je $P(t) = P_0 e^{kt}$. Tada ukupna potrošnja $U = U(t)$ tog resursa u prvih t godina iznosi

$$U(t) = \int_0^t P(t)dt = \int_0^t P_0 e^{kt} dt = \frac{P_0}{k}(e^{kt} - 1).$$

Odavde lako možemo izračunati koliko će vremena T_p trajati ukupna količina U_0 nekog resursa:

$$T_p = \frac{1}{k}\ln\big(\frac{kU_0}{P_0}+1\big).$$

Uočimo da $T := U_0/P_0$ predstavlja vrijeme trajanja zaliha U_0 bez rasta potrošnje (tj. kada je u svakoj godini potrošnja konstantna i iznosila P_0). Dakle,

$$T_p = \frac{1}{k}\ln(kT_p + 1).$$

Primjera radi, pretpostavimo da uz sadašnju potrošnju nekog resursa imamo zalihe za 1 000 000 godina. Koliko dugo će nam trajati ove zalihe uz godišnji rast potrošnje od 10%? Prvo uočimo da je u ovom problemu $T = 1\,000\,000$ i $k = 0.1$. Pomoću gornje formule dobiva se šokantna vrijednsot:

$$T_p = \frac{1}{0.1}\ln(0.1\cdot 1000000 + 1) = 115 \textit{ godina.}$$

Malthusov model nije dobar iz više razloga, no najvažniji ralog je taj što se pretpostavlja da su stopa rasta r i stopa smrtnosti u konstanntne, odakle slijedi da je i stopa rasta k također konstantna što implicira neograničeni rast populacije. To je moguće samo uz neograničene resurse staništa (neograničen prostor, neograničen izvor hrane, neograničen izvor vode, itd.). Ova ograničenja uzet ćemo u obzir u drugim modelima, a sada ćemo navesti još neke nedostatke eksponencijalnog modela.

Eksponencijalni model predviđa kontinuirani rast populacije. Međutim, mnoge populacije rastu diskretno, npr. tako da se razmnožavaju i umiru samo u određeno doba godine ili tako da se razmnožavaju samo u određeno doba godine, a umiru kontinuirano, itd. Eksponencijalni rast je tada samo prva aproksimacija stvarnog rasta populacije.

(ii) Diskretni oblik Malthusov modela. U ovom modelu pretpostavlja se da populacija raste diskretno u vremenskim trenucima. Neka je $t = 0$ trenutak od koga počinjemo pratiti populaciju čiji se rast dešava u vremenskim trenutcima $t = 1, 2, \ldots$. Nadalje, neka nam N_n, $n = 0, 1, 2, \ldots$, označava broj članova promatrane populacije u n-toj generaciji (tj. u trenutku $t = n$).

Diskretizacijom diferencijalne jednadžbe (1.2) dobivamo

$$N_n - N_{n-1} = kN_{n-1}$$

što uz oznaku $\lambda := 1 + k$ možemo zapisati kao

$$N_n = \lambda N_{n-1}. \tag{1.3}$$

Ova diferencijska jednadžba (rekurzivna relacija) zove se diskretni Malthusov model rasta populacije. Njeno rješenje glasi

$$N_n = \lambda^n N_0, \qquad n = 0, 1, 2, \ldots.$$

Zaista, iteriranjem formule (1.3) dobivamo

$$N_n = \lambda N_{n-1} = \lambda^2 N_{n-2} = \lambda^3 N_{n-3} = \ldots = \lambda^n N_0.$$

Ako je $\lambda > 1$, radi se o neograničenom eksponencijalnom rastu dok se za $0 < \lambda < 1$ radi o eksponencijalnom padu. Jasno, ako je $\lambda = 1$, onda se populacija nalazi u ravnoteži (miruje).

(iii) Neke primjene eksponencijalnog modela.

Za veličinu $N(t)$ koja raste prema zakonu $N(t) = N_0 e^{kt}$, gdje su N_0 i k pozitivne konstante, kažemo da **eksponencijalno raste**.

Za veličinu $N(t)$ koja opada prema zakonu $N(t) = N_0 e^{-kt}$, gdje su N_0 i k pozitivne konstante, kažemo da **eksponencijalno opada**.

Primjer 1.2. *Biolozi su ustanovili da pod idealnim uvjetima broj bakterija u kulturi raste eksponencijalno.*

Ako je u trenutku $t = 0$ u kulturi prisutno 2 000 bakterija, a 20 minuta kasnije 6 000 bakterija, koliko će biti bakterija nakon prvog sata?

Neka je $N(t)$ broj bakterija nakon t minuta. Prema pretpostavci je $N(t) = N_0 e^{kt}$, gdje su $N(0) = N_0$ broj bakterija u početnom trenutku $t = 0$ i k pozitivna konstanta. Trebamo izračunati $N(60)$. Prema uvjetu zadatka je $6\ 000 = 2\ 000 e^{20k}$, odnosno $e^{20k} = 3$.

$$N(60) = 2\ 000 e^{60k} = 2\ 000 \left(e^{20k}\right)^3 = 2\ 000 \cdot 3^3 = 54\ 000.$$

Primjer 1.3. *Pretpostavimo da će neka država za t godina imati približno $N(t) = 4\ 500\ 000 e^{0.02t}$ stanovnika. Procjenimo broj stanovnika za 30 godina.*

Za 30 godina ta država će imati $N(30) = 4\ 500\ 000\, e^{0.02 \cdot 30} \approx 8\ 199\ 535$ stanovnika.

Primjer 1.4. *Broj još neraspadnutih radioaktivnih atoma N nekog radioaktivnog elementa nakon vremenskog intervala t dan je s $N = N(t) = N_0 e^{-\lambda t}$, gdje su N_0 početni broj atoma i $\lambda > 0$ konstanta raspada. Vrijeme poluraspada T jest vrijeme za koje se od ukupnog broja na početku prisutnih atoma N_0 raspadne polovica ($N = N_0/2$). Određuje se eksperimentalnim putem. Uočite da je $0.5 = (e^{-\lambda})^T$, odakle imamo $N(t) = N_0 (0.5)^{t/T}$.*

Kostur živog bića sadrži ugljik 12 (^{12}C), koji nije radioaktivan i radioaktivni ugljik 14 (^{14}C) čije je vrijeme poluraspada T približno 5 730 godina. U trenutku smrti ($t = 0$) ugljik 14 se počinje raspadati. Odredimo starost kostura koji sadrži 12.5% početne vrijednosti ugljika 14 ($\frac{1}{8} N_0$).

Neka je t vremenski interval nakon koga je $N(t) = \frac{1}{8} N_0$. Iz $\frac{1}{8} = \left(\frac{1}{2}\right)^{t/5730}$ dobivamo $2^3 = 2^{t/5730}$, odakle je $t = 17\,190$. Kostur je star 17 190 godina.

Primjer 1.5. *Prema Newtonovom zakonu hlađenja, tijekom vremena temperatura toplog tijela $T = T(t)$ eksponencijalno opada do temperature okoline. Ako je u* *temperatura okoline (u $^\circ C$) i T_0 početna temperatura tijela (u $^\circ C$), onda je* $T(t) = u + (T_0 - u)e^{-kt}$*, gdje je k pozitivna konstanta.*

Tijelo temperature $100^\circ C$ *stavljeno na sobnu temperaturu od* $30^\circ C$ *za* 5 min *ohladi se na* $80^\circ C$*. Odredimo temperaturu tijela nakon* 20 min.

$T_0 = 100$, $u = 30$. $T(5) = 80 = 30 + (100 - 30)e^{-k5}$, *odakle je* $e^{-k5} = \frac{5}{7}$. $T(20) = 30 + (100 - 30)(e^{-k5})^4 = 30 + 70\left(\frac{5}{7}\right)^5 = 43^\circ C$.

1.1.2. Verhulstov model rasta populacije

Populacije ne mogu rasti konstantnom stopom, što bi vodilo u neograničeni rast populacije. Kada populacije postane dovoljno velika, dolazi do takmičenja (kompeticije) za resurse (hrana, prostor, spolni partner, itd.) Zbog toga stopa rađanja s vremenom nužno počinje padati, a stopa umiranja počinje rasti. Jedan model bez migracija ($dM = 0$) koji u obzir uzima te činjenice predložio je 1838. god. danski matematičar Pierre Verhulst (1804 - 1849). Taj njegov model poznat je i pod nazivom *logistički model*.

(i) Kontinuirani Verhulstov model. Neka su r_0 i u_0 početne stope rađanja i umiranja u nekom trenutku t_0, a njihova razlika $k_0 := r_0 - u_0$ početna stopa rasta (koja se još zove i *biotički potencijal*). Verhulst je pretpostavio da stopa rađanja pada proporcionalno napučenosti (tj. veličini populacije) te da stopa umiranja raste proporcionalno napučenosti:

$$r = \frac{1}{N}\frac{dR}{dt} = r_0 - \alpha N, \qquad u = \frac{1}{N}\frac{dU}{dt} = u_0 + \beta N.$$

Konstante $\alpha > 0$ i $\beta > 0$ su stope po kojima stopa rađanja pada, odnosno stopa umiranja raste. Pomoću njih definira se nova konstanta

$$K := \frac{r_0 + u_0}{\alpha + \beta}$$

koju zovemo *nosivi kapacitet*.

Sada iz (1.1) slijedi

$$dN = dR - dU = [(r_0 - \alpha N) - (u_0 + \beta N)]Ndt = (r_0 - u_0)\Big[1 - \Big(\frac{\alpha + \beta}{r_0 + u_0}\Big)N\Big]Ndt,$$

odnosno

$$dN = k_0\Big(1 - \frac{N}{K}\Big)Ndt. \tag{1.4}$$

Jednadžba (1.4) je poznata pod nazivom *Verhulstov* ili *logistički model*.

Lako je zaključiti da nosivi kapacitet K predstavlja maksimalnu veličinu koju populacija može postići. Zaista, pretpostavimo da je $k_0 > 0$. Tada iz (1.4) slijedi da je $dN > 0$ samo za $N < K$. Prema tome, za $N < K$ populacija raste prema K i prestaje rasti tek kada je $dN = 0$, tj. kada je $N = K$. Što je populacija bliža nosivom kapacitetu, to je njezin rast sporiji. Izraz $1 - \frac{N}{K}$ možemo interpretirati kao slobodni dio nosivog kapaciteta.

Diferencijalnu jednadžbu (1.4) možemo riješiti separacijom varijabli:

$$\frac{dN}{\left(1 - \frac{N}{K}\right)N} = k_0 dt.$$

Integriranjem lijeve strane dobivamo (bez konstante interacije)

$$\int \frac{dN}{(1 - \frac{N}{K})N} = \int \Big(\frac{1}{N} + \frac{1}{K-N}\Big)dN = \ln N - \ln(K - N) = \ln\Big(\frac{N}{K-N}\Big),$$

dok integral desne strane glasi:

$$\int k_0 dt = k_0 t - \ln C,$$

gdje je $-\ln C$, $C > 0$, konstanta integracije. Dakle,

$$\ln\Big(\frac{N}{K-N}\Big) = k_0 t - \ln C,$$

odakle antilogaritmiranjem dobivamo

$$\frac{N}{K-N} = \frac{1}{C}e^{k_0 t}.$$

Sada rješavanjem po N dobivamo

$$N = \frac{K}{1 + Ce^{-k_0 t}}.$$

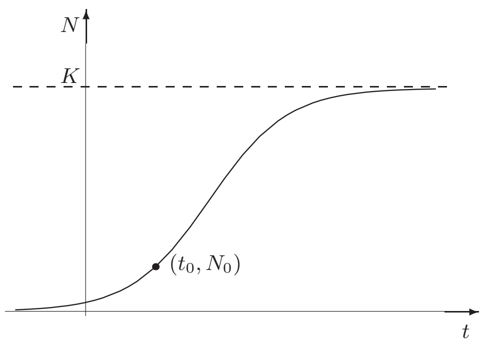
Konstantu C ćemo odrediti iz početnog uvjeta: $N(t_0) = N_0$. Lako je provjeriti da se dobiva

$$C = \Big(\frac{K - N_0}{N_0}\Big)e^{k_0 t_0}.$$

Dakle,

$$N = \frac{K}{1 + \big(\frac{K-N_0}{N_0}\big)e^{-k_0(t-t_0)}}. \tag{1.5}$$

To je dobro znana logistička funkcija.



Slika 2. Graf logističke funkcije $N(t) = \frac{K}{1+\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right)e^{-k_0(t-t_0)}}$

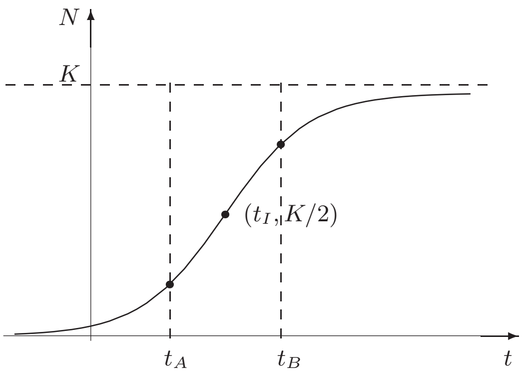
Logistička funkcija (1.5) ima točku infleksije

$$t_I = \frac{\ln\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right)}{k_0}$$

u kojojoj postiže vrijednost $N(t_I) = \frac{K}{2}$. Za $t \leq t_I$ funkcija je konveksna i u tom intervalu rast je progresivan. Za $t \geq t_I$ funkcija je konkavna i na tom intervalu rast je degresivan. Zato je interesantno u intervalu progresivnog rasta pronaći točku maksimuma t_A, a u intervalu degresivnog rasta točku minimuma t_B druge derivacije $N''(t)$:

$$t_A = \frac{\ln\left[(2-\sqrt{3})\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right)\right]}{k_0}, \qquad t_B = \frac{\ln\left[(2+\sqrt{3})\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right)\right]}{k_0}.$$

Interval $(-\infty, t_A]$ predstavlja fazu formiranja rasta, u intervalu $[t_A, t_B]$ je prisutan intenzivni rast, a interval $[t_B, \infty)$ predstavlja fazu usporenog rasta.



Slika 3. Faze rasta logističke funkcije

Primjer 1.6. *Brzina v kojom se mijenja broj štuka u Dravi zadana je sa:*

$$v = rN(1 - N/K)$$

gdje su r i K dvije konstante, a N je broj štuka. Konstanta r se zove biotički potencijal, a K je nosivi kapacitet Drave za štuke (K je maksimalan broj štuka koje podržavaju izvori hrane u Dravi).

a) Koliki mora biti broj štuka u Dravi (N =?) da bi populacija štuka najbrže rasla, odnosno da v bude najveći? Koliki je taj v ?

b) Ako je brzina v promjene populacije štuke jednaka nuli kažemo da je broj štuka u ravnoteži. Nađite sve ravnotežne vrijednosti broja štuka u Dravi.

Primjedba 1.7. *Gompertz je predložio slijedeći model za brzinu rasta populacije:*

$$\frac{dN}{dt} = rN\big(1 - \frac{\ln N}{K}\big).$$

Opće rješenje te diferencijalne jednadžbe glasi

$$N = e^{K - CKe^{-\frac{r}{K}t}},$$

gdje je $C > 0$ konstanta integracije. Ta funkcija poznata pod nazivom Gompertzova funkcija *četo se koristi za modeliranje rasta tumora.*

(ii) Diskretni oblik Verhulstova modela. Diskretizacijom jednadžbe (1.4) dobiva se diferencijska jednadžba

$$N_n = N_{n-1}\big[1 + k_0\big(1 - \frac{N_{n-1}}{K}\big)\big]$$

za koju se kaže da je diskretni oblik Verhulstova modela.

Primjedba 1.8. *Za populaciju bakalara kanadski znanstvenik William Ricker (1958) našao je da vrijedi diskretni oblik Verhulstova zakona*