

Janusz Uchmański

Instytut Ekologii PAN

Dziekanów Leśny

05-092 Łomianki

Klasyczne modele pojedynczych populacji

Classic models of single populations

1. Wstęp

Cóż to takiego pojedyncza populacja? Czy wobec bardzo powszechnego przekonania o złożoności otaczającego nas świata ożywionego można podać przykłady istnienia w warunkach naturalnych takiego układu? Sądzę, że nie odpowiadając ani twierdząco, ani przecząco na to ostatnie pytanie można stwierdzić, iż jest parę powodów, które pozwalają, czy wręcz zmuszają, do mówienia o pojedynczej populacji.

Tak naprawdę układ, którego modele będziemy rozważać, w większości przypadków nie jest rzeczywiście pojedynczą populacją, czyli grupą osobników jednego gatunku zajmujących podobne miejsce w przestrzeni i czasie, lecz zwykle układem składającym się z populacji w powyższym znaczeniu i jej zasobów. Te ostatnie w mniej lub bardziej jawnej postaci zawsze będą występowały w interpretacjach omawianych modeli.

To jednak nie wszystko. Oprócz bowiem powyższego pojedyncza populacja to układ, w którym dominują, a przez to i najbardziej nas interesują, mechanizmy i procesy wynikające z tego, co się dzieje wewnątrz populacji, pomiędzy tworzącymi ją osobnikami. Analiza pojedynczych populacji jest więc próbą wyjaśnienia nurtujących ekologię od dawna problemów związanych z wewnętrzną regulacją liczebności.

Ekolog pracujący w terenie spotyka się najczęściej z problemami biocenotycznymi dotyczącymi dużych, wielogatunkowych układów ekologicznych. Pojedyncza populacja, jej teoria i eksperymenty z nią związane są natomiast wynikiem potrzeb i kłopotów narastających wraz z rozwojem teoretycznych rozważań w ekologii. Teoria pojedynczej populacji może mieć różne znaczenie i pełnić różną rolę, zawsze będą to jednak rozważania o najprostszym i, jak niektórzy uważają, także podstawowym układzie ekologicznym.

Matematyczne modele dynamiki pojedynczych populacji mają bardzo długą tradycję. Pierwsze powstały na wiele stuleci przed tym, zanim pojawiło się słowo ekologia (patrz: rozdz. 10). W ciągu ostatnich stu lat uformowała się zwarta, matematyczna teoria pojedynczej populacji, której modele mają jeden wspólny korzeń — praktycznie wszystkie wywodzą się od równania logistycznego lub jego uogólnień. Śmiało dziś można tej gałęzi ekologii matematycznej przypisać przymiotnik klasyczna, przede wszystkim dlatego, żeby podkreślić, że jest to twór już raczej zamknięty i który, jak się to czuje ostatnio coraz powszechniej, swoje zadanie w ekologii już wypełnił. Mimo bowiem wewnętrznej spójności nie wytrzymuje ta teoria konfrontacji z rzeczywistością.

Zanim jednak pójdziemy dalej i zaczniemy budować modele inne, nieklasyczne, warto spojrzeć do tyłu, aby zrozumieć drogę, jaką przeszliśmy.

2. Równanie logistyczne

Zainteresujmy się szybkością zmian liczebności czy też zagęszczenia populacji. Przyjmijmy, że w dwóch sąsiednich chwilach czasu t_1 i t_2 takich, że $t_1 < t_2$, zmierzono zagęszczenie populacji. Równa się ono odpowiednio $N(t_1)$ i $N(t_2)$. Zmiana zagęszczenia jest równa $N(t_2) - N(t_1)$. Natomiast szybkość tej zmiany można oszacować przez iloraz $(N(t_2) - N(t_1))/(t_2 - t_1)$.

Zróbmy założenie o ciągłości procesów zachodzących w populacji. Przyjmijmy zatem, że w każdym, nawet najkrótszym, odcinku czasu dzieje się coś, co wpływa na dynamikę jej zagęszczenia. Niech to będzie np. populacja z zachodzącymi na siebie pokoleniami i niech w każdej chwili ktoś się rodzi i ktoś ginie. Przy takim założeniu można prześledzić kolejne oszacowania szybkości zmian zagęszczenia, jeśli chwile czasu t_1 i t_2 zbliżają się coraz bardziej do siebie. W granicy, kiedy t_2 jest nieskończenie blisko t_1 , co zapisujemy

$$t_2 \rightarrow t_1 \tag{2.1}$$

oszacowanie szybkości zmian zagęszczenia zmierza do wielkości dN/dt , którą nazywamy pochodną zagęszczenia po czasie

$$\frac{N(t_2) - N(t_1)}{t_2 - t_1} \rightarrow \frac{dN}{dt} \tag{2.2}$$

Ta ostatnia wielkość nie jest już oszacowaniem szybkości zmian zagęszczenia w pewnym odcinku czasu, co prawie zawsze można policzyć dysponując danymi eksperymentalnymi, ale szybkością zmian zagęszczenia dokładnie w chwili t_1 . Jest to pewna matematyczna idealizacja uzyskana dzięki przetłumaczeniu na język matematyczny założenia o ciągłości procesów w populacji.

Na tym etapie budowy modelu matematyka w sposób istotny wkracza w opis świata. Ta ingerencja zostawia ślad. To, co było intuicyjnie oczywiste — szybkość zmian zagęszczenia — po odbiciu w zwierciadle matematyki nabiera cech wielkości nieskończenie małych, zbiega do granicy i wymaga ciągłości procesów. Idealizacja ta jest ceną, którą płacimy decydując się na wszystkie dobrodziejstwa matematyki. Brnijmy więc dalej.

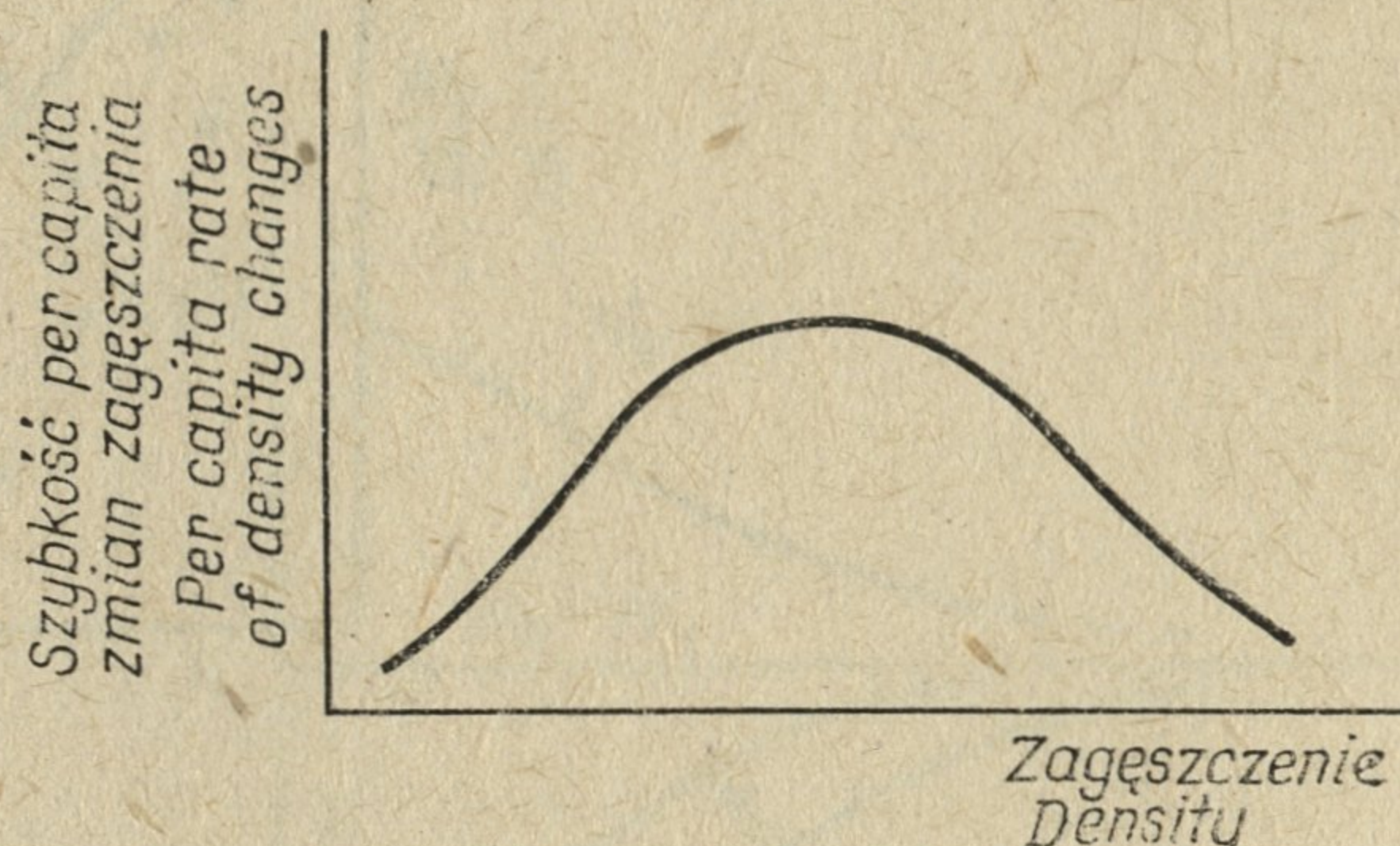
W klasycznej ekologii matematycznej interesuje nas szybkość zmian zagęszczenia populacji przypadająca średnio na jednego osobnika. Oszacowanie jej na podstawie danych o zagęszczeniach w kolejnych chwilach czasu można przedstawić w postaci wyrażenia $((N(t_2) - N(t_1))/(t_2 - t_1))/N(t_1)$. Matematycznym zaś jej odpowiednikiem jest $(dN/dt)/N$.

Bardzo często zestawia się ze sobą zagęszczenie i szybkość per capita jego zmian. Jeślibyśmy analizowali populacje rzeczywiste, to w dużej liczbie przypadków okazałoby się, że dla małych zagęszczeń szybkość per capita zmian zagęszczenia jest dodatnia, ale mała, i początkowo wzrasta przy zwiększaniu się zagęszczenia (rys. 1). Po osiągnięciu maksimum dalszemu wzrostowi zagęszczenia towarzyszy jednak jej spadek. Zestawienia takie robi się zresztą bez żadnego głębszego uzasadnienia,

a obserwowane zależności nie muszą być wyrazem jakiegokolwiek bezpośredniego związku przyczynowego, a jedynie mogą dawać świadectwo statystycznej korelacji między tymi dwiema zmiennymi.

Rys. 1. Hipotetyczna zależność między szybkością per capita zmian zagęszczenia a zagęszczeniem

Hypothetical relation between the per capita rate of density changes and the density



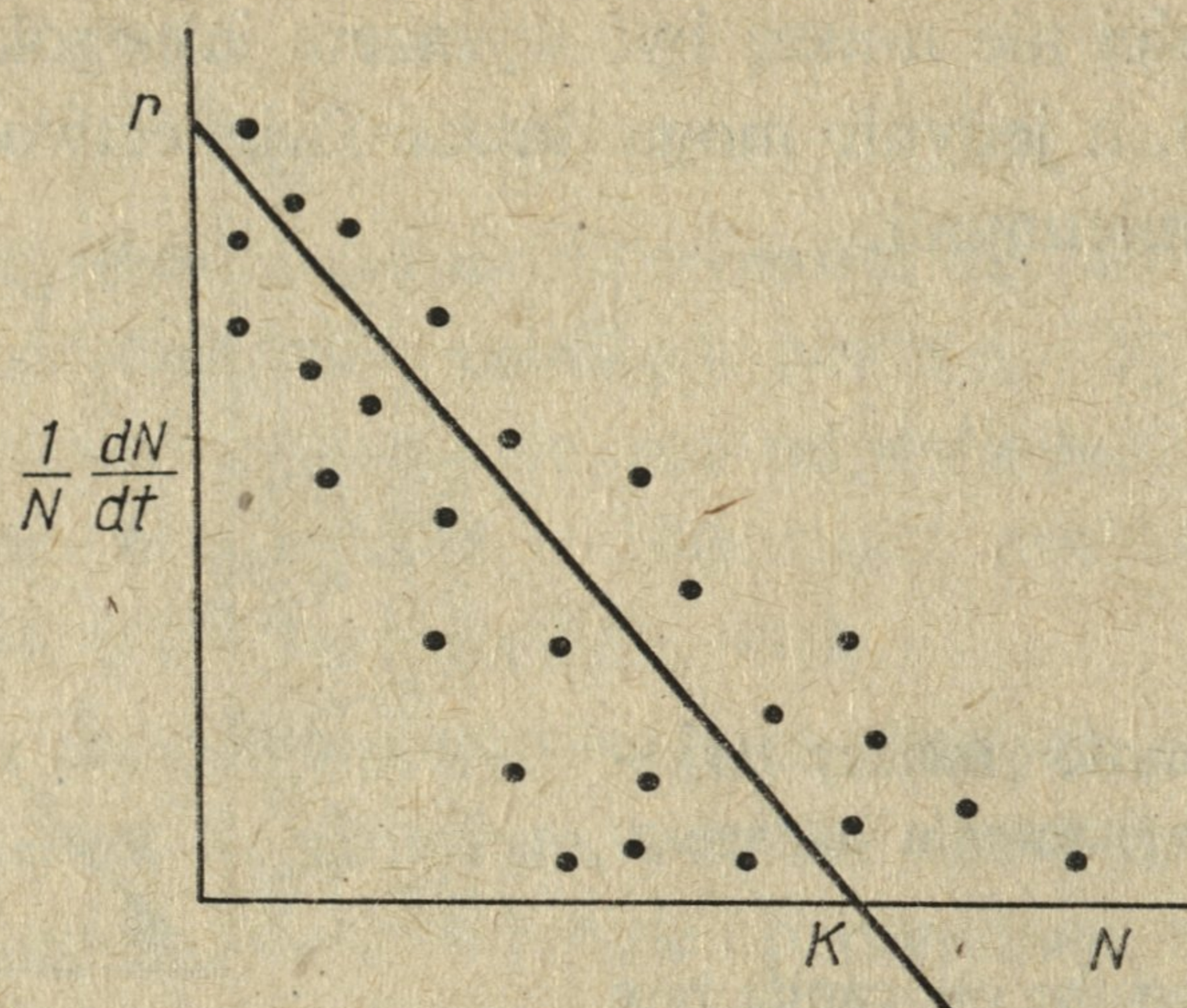
Proces konstrukcji klasycznego modelu dynamiki zagęszczenia pojedynczej populacji sprowadza się do zapisania w postaci wyrażenia matematycznego, od czego zależy szybkość zmian zagęszczenia przypadająca na jednego osobnika. Trzeba więc do następującego niekompletnego równania dopisać prawą stronę

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = ? \quad (2.3)$$

Za takim podejściem do zagadnienia kryje się bardzo istotne ekologiczne założenie. Musimy bowiem w tym momencie przyjąć, że szybkość per capita zmian zagęszczenia dobrze odtwarza to, co się dzieje w populacji, innymi słowy, że całe bogactwo interesujących nas procesów znajduje jednoznaczne odbicie w jej zmianach, a te ostatnie są na tyle łatwo uchwytnie, iż jesteśmy w stanie opisać je matematycznie i umieścić po prawej stronie równania (2.3).

Jeśli ograniczymy się do takiego obszaru, gdzie obserwuje się w s p ó ł w y s t ę p o w a n i e malejących wartości szybkości per capita zmian zagęszczenia i wzrastających wartości zagęszczenia (a dla wielu populacji taką współzmiennność obserwować będziemy w całym zakresie zmian zagęszczenia), to najprostszym założeniem, które możemy zrobić, aby bez głębszego zastanowienia, rzekłbym wręcz bezmyślnie, wypełnić lukę po prawej stronie równania (2.3), jest przyjęcie, że szybkość per capita zmian zagęszczenia z a l e ż y od zagęszczenia i to w taki sposób, iż wzrost zagęszczenia powoduje jej liniowy spadek.

Zakładamy więc, że istnieje zależność, bardzo istotna dla modelu pojedynczej populacji, między zmiennymi, które w istocie mogą nie być związane bezpośrednim związkiem przyczynowym. Mało tego. Jeśli wyobrazimy sobie wykres, na którego osi pionowej odłożona będzie szybkość per capita zmian zagęszczenia, na poziomej zaś zagęszczenie, to punkty doświadczalne tworzyć będą na nim rodzaj chmury (rys. 2). Nie jest takie pewne, czy zależność liniowa najlepiej do takiego wykresu pasuje. Jest to kolejne ustępstwo na rzecz pewnych kanonów postępowania w matematyce. Jeżeli nie znamy rzeczywistej zależności, to używamy najprostszej, czyli liniowej.



Rys. 2. Malejąca, liniowa zależność między szybkością per capita zmian zagęszczenia a zagęszczeniem używana w równaniu logistycznym. Można ten rysunek traktować jak ilustrację dopasowania funkcji liniowej do prawej strony wykresu przedstawionego na rys. 1. Punkty odpowiadają hipotetycznym danym doświadczalnym. Punkty przecięcia linii prostej z osią pionową i poziomą zostały nazwane zgodnie z tradycyjnymi oznaczeniami używanymi w równaniu logistycznym

The decreasing linear relation between the per capita rate of density changes and the density used in logistic equation. This figure can be treated as an illustration of fitting the linear function to the right side of curve in Figure 1. The points correspond to hypothetical experimental data. Intersection points of straight line with vertical and horizontal axes were named according to traditional symbols used in logistic equation

Stosując tradycyjne oznaczenia przyjęte na rys. 2 można teraz równanie opisujące szybkość per capita zmian zagęszczenia napisać w postaci

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (2.4)$$

lub po prostych przekształceniach w innych równoważnych formach

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N \quad (2.5)$$

lub

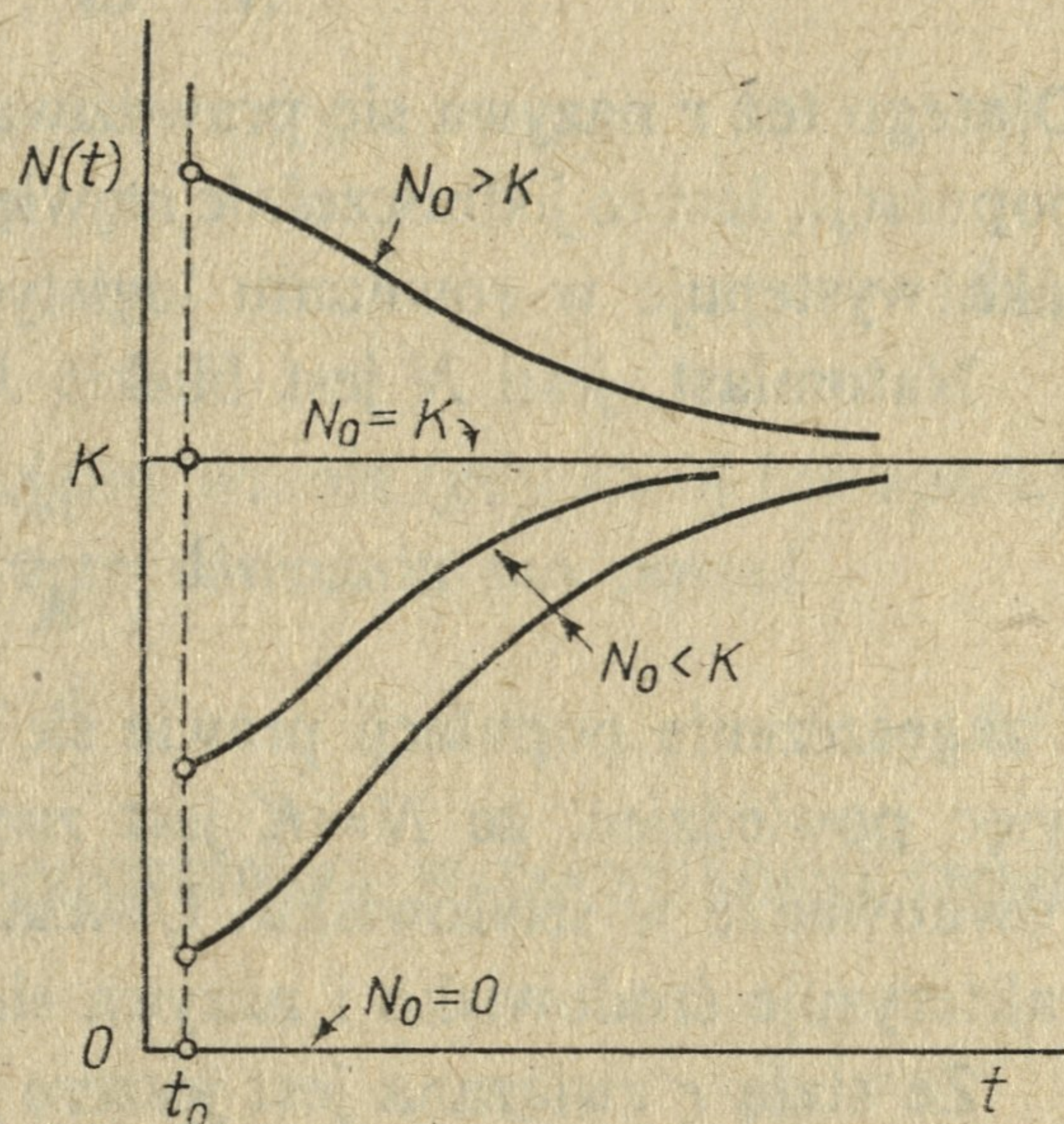
$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{r}{K} N^2 \quad (2.6)$$

gdzie r i K są pewnymi stałymi. Trzy ostatnie równania są trzema postaciami równania logistycznego opisującego zmiany zagęszczenia lub liczebności pojedynczej populacji.

Jakie wnioski wynikają z takiej postaci modelu? Zagęszczenie populacji nie zmienia się, gdy szybkość zmian zagęszczenia równa się zeru, to znaczy gdy $dN/dt=0$. Przyrównując prawą stronę równania (2.5) do zera uzyskujemy równanie

$$r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N = 0 \quad (2.7)$$

którego rozwiązaniami względem N są $N=0$ i $N=K$. Oznacza to, że jeśli w chwili początkowej zagęszczenie jest równe zero lub K , to we wszystkich chwilach późniejszych pozostaje równe odpowiednio 0 i K (rys. 3). Wartości 0 i K są to tzw. punkty osobliwe równania logistycznego.



Rys. 3. Ilustracja tego, jak wyglądają rozwiązania $N(t)$ równania logistycznego w zależności od początkowej wartości zagęszczenia N_0 w początkowej chwili t_0

An illustration of $N(t)$ solutions of logistic equation depending on initial density N_0 at initial instant t_0

Co się jednak dzieje, jeśli zagęszczenie w chwili początkowej nie jest równe zero ani K ? Żeby odpowiedzieć na to pytanie, trzeba rozwiązać równanie logistyczne, które z matematycznego punktu widzenia jest równaniem różniczkowym zwyczajnym rzędu pierwszego (patrz: rozdz. 11). Rozwiązaniem równania logistycznego jest następująca funkcja opisująca zagęszczenie w zależności od czasu

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{K - N_0}{N_0} e^{-r(t-t_0)}} \quad (2.8)$$

gdzie N_0 jest początkowym zagęszczeniem w początkowej chwili czasu t_0 .

Łatwo sprawdzić, że rzeczywiście $N(t_0) = N_0$, ale jak można sprawdzić także

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K \quad (2.9)$$

dla $N_0 \neq 0$ i $N_0 \neq K$. Oznacza to, że jeśli w chwili początkowej zagęszczenie było różne od zera i K , to z upływem czasu będzie się ono zbliżać coraz bardziej do wartości K . Dokładniej mówiąc, jeżeli w chwili początkowej zagęszczenie było mniejsze od K , to w kolejnych chwilach czasu będzie ono asymptotycznie i monotonicznie rosnąć do wartości K , jeżeli natomiast na początku było większe od K , to będzie asymptotycznie i monotonicznie maleć do tej ostatniej wartości, tak jak to przedstawiono na rys. 3. Jeszcze inaczej można powiedzieć, że dla równania logistycznego $N=0$ jest niestabilnym punktem równowagi, natomiast $N=K$ jest stabilnym punktem równowagi.

W związku z powyższym stałe r i K występujące w równaniu logistycznym mają swoje interpretacje. Jeśli bowiem N jest małe w porównaniu z K , to jak wynika z równania (2.4), zagęszczenie przyrasta z szybkością per capita równą r

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \approx r \quad \text{dla} \quad \frac{N}{K} \approx 0 \quad (2.10)$$

Dlatego też r nazywa się prawdziwą, niezakłóconą szybkością per capita przyrostu populacji. Jest to jednocześnie największa szybkość per capita przyrostu zagęszczenia, jaka występuje w równaniu logistycznym.

Natomiast, jeśli N jest bliskie K , to

$$1 - \frac{N}{K} \approx 0 \quad \text{dla} \quad N \approx K \quad (2.11)$$

i zagęszczenie populacji prawie się nie zmienia, jest praktycznie równe K . Można więc powiedzieć, że $N=K$ jest zagęszczeniem populacji pozostającej w stabilnej równowadze w środowisku. Uważa się, że stała K w równaniu logistycznym charakteryzuje środowisko i nazywa się ją pojemnością środowiska.

Ze stałą r związana jest jeszcze jedna charakterystyka równania logistycznego. Jest nią tzw. czas T_R powrotu do położenia równowagi. Ogólnie rzecz biorąc, czas, po jakim osiągnięte zostanie zagęszczenie zbliżone do równowagowej wartości K , zależy od zagęszczenia początkowego. Widać jednak, że im większe jest r , tym szybciej zmienia się zagęszczenie, zwłaszcza w fazie początkowej, i dlatego przyjmuje się, iż czas powrotu do położenia równowagi dla równania logistycznego dany jest równaniem

$$T_R = \frac{1}{r} \quad (2.12)$$

3. Uogólnienia równania logistycznego

L o t k a (1925) zapisał model dynamiki pojedynczej populacji w postaci następującego równania

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = f(N) \quad (3.1)$$

Jest to naturalne uogólnienie postępowania przyjętego w poprzednim rozdziale dla konstrukcji równania logistycznego. Istotą tego podejścia jest założenie, że szybkość per capita zmian zagęszczenia jest funkcją tylko zagęszczenia. Zgodnie z tym po prawej stronie równania (3.1) umieszczona została pewna ogólna funkcja zagęszczenia.

Równanie (3.1) staje się równaniem logistycznym, gdy przyjmiemy, że funkcja $f(N)$ jest liniową, malejącą funkcją zagęszczenia

$$f(N) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (3.2)$$

Może też być innym równaniem w zależności od postaci funkcji $f(N)$, jaką wybierzemy z wielu biologicznie uzasadnionych.

Jeżeli założymy, że szybkość per capita zmian zagęszczenia jest stała i równa r

$$f(N) = r \quad (3.3)$$

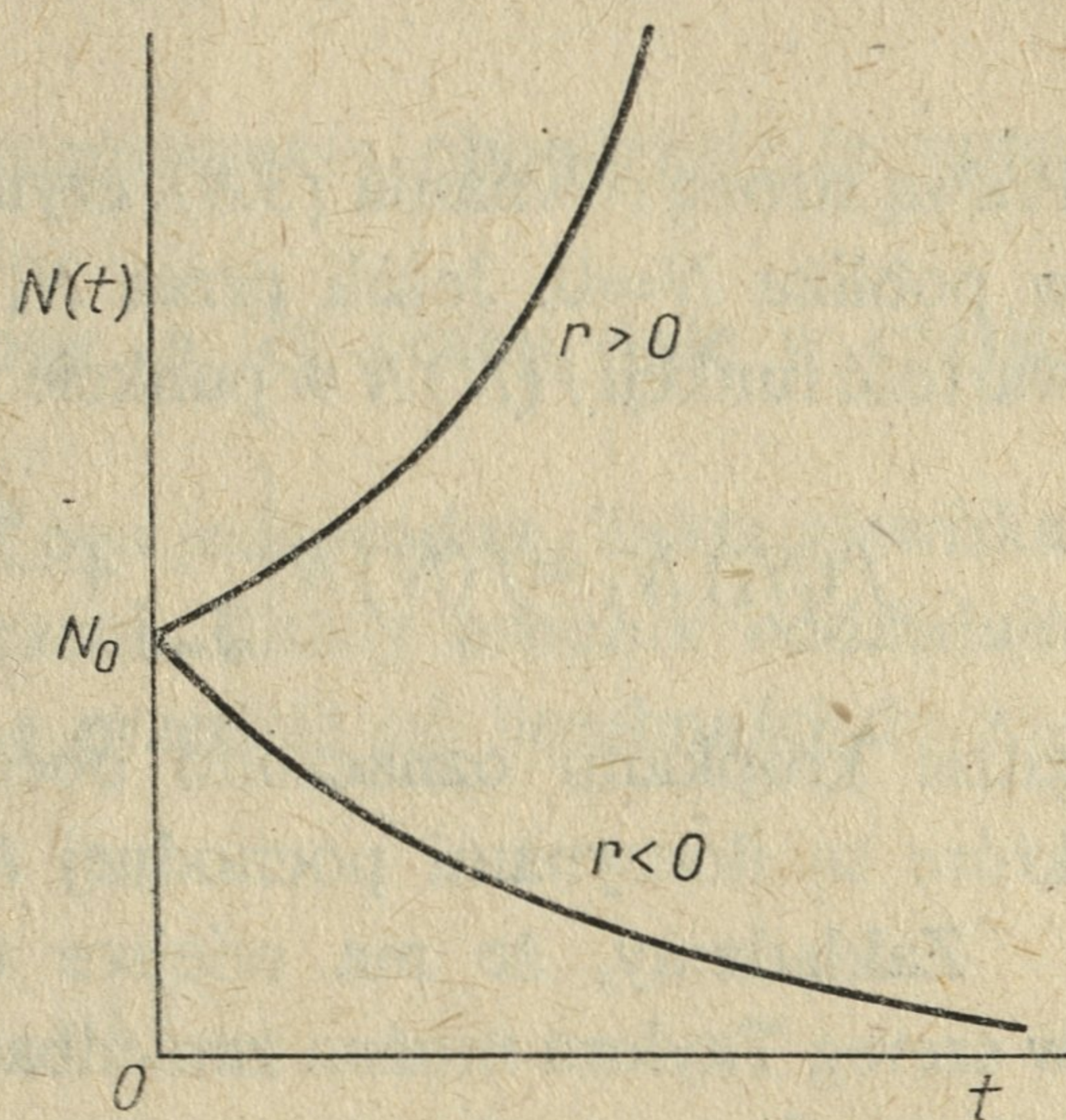
to równanie

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (3.4)$$

jest równaniem Malthusa opisującym eksponencjalny wzrost (gdy $r > 0$) lub spadek do zera (gdy $r < 0$) zagęszczenia. Rozwiązanie tego równania ma postać

$$N(t) = N_0 e^{r(t-t_0)} \quad (3.5)$$

gdzie jak poprzednio N_0 jest początkowym zagęszczeniem w początkowej chwili czasu t_0 (rys. 4).



Rys. 4. Ilustracja zależności rozwiązania równania eksponencjalnego (3.4) od wartości parametru r
 Illustration of the relation between solution of exponential equation (3.4) and the parameter value r

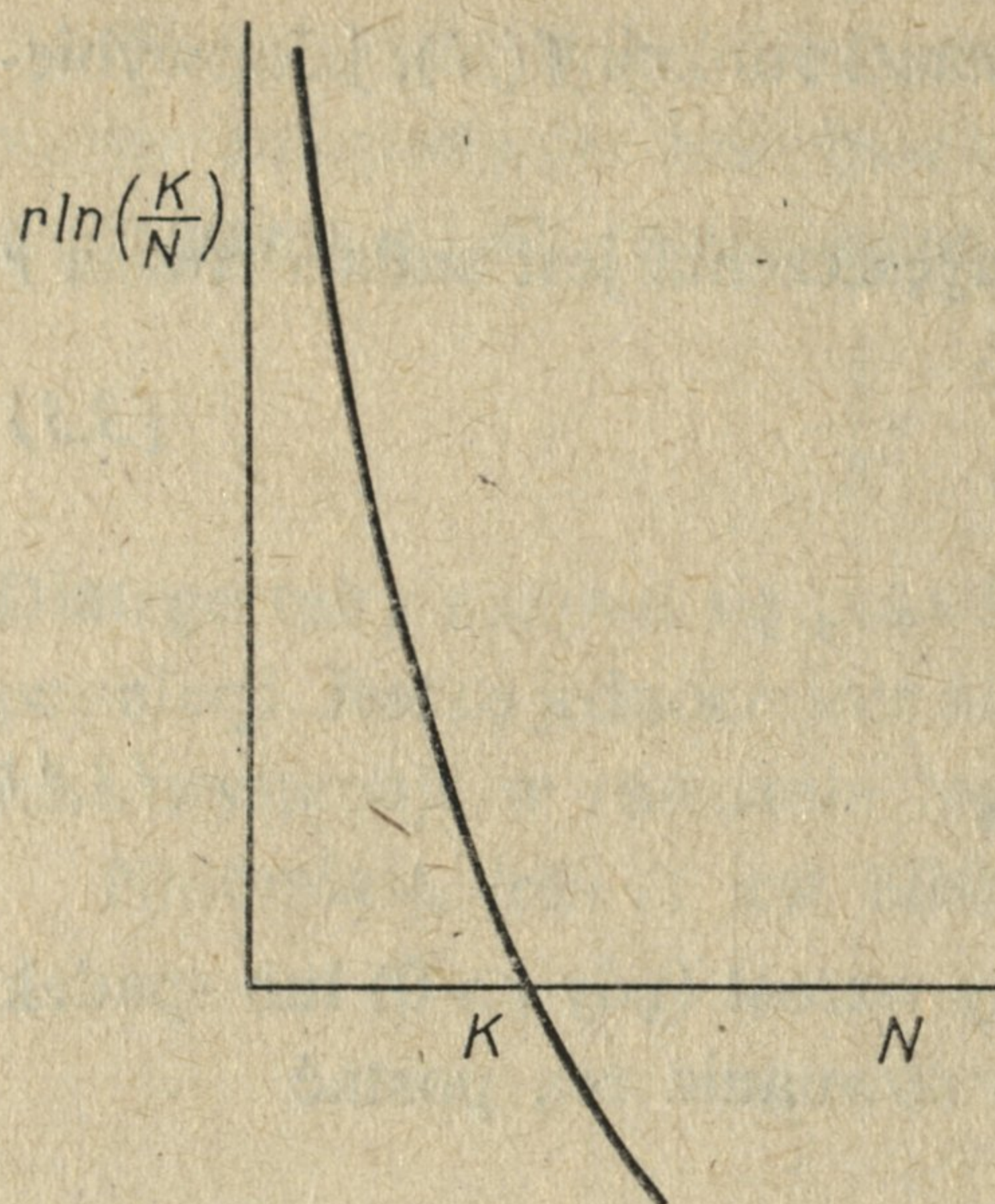
Można z kolei założyć, że

$$f(N) = r \ln \left(\frac{K}{N} \right) \quad (3.6)$$

gdzie r i K są stałymi o interpretacjach podobnych, przynajmniej dla K , jak w przypadku równania logistycznego. Dostajemy wtedy tzw. równanie Gompertza

$$\frac{dN}{dt} = r \ln \left(\frac{K}{N} \right) \quad (3.7)$$

Wykres funkcji $f(N)$ dla tego równania przedstawiono na rys. 5. Rozwiązaniem równania Gompertza jest funkcja, która podobnie jak rozwiązanie równania logistycznego opisuje asymptotyczne zmierzanie zagęszczenia do wartości równowagowej K .



Rys. 5. Wykres funkcji $f(N)$ stojącej po prawej stronie równania Gompertza (3.7)

Graph of function $f(N)$ on the right side of Gompertz equation (3.7)

Wróćmy do ogólnej postaci omawianego tu modelu pojedynczej populacji. Równanie (3.1) przepisujemy w następującej postaci

$$\frac{dN}{dt} = f(N) N \quad (3.8)$$

Prawą stronę równania (3.8), czyli funkcję $f(N) N$, można rozłożyć w szereg Taylora w pobliżu $N=0$. Jeżeli przez N_1 oznaczymy pewne zagęszczenie bliskie zeru, to wartość funkcji $f(N) N$ w punkcie N_1 można przedstawić w postaci następującej sumy

$$f(N_1) N_1 = f(N) N \Big|_{N=0} + \frac{d(f(N) N)}{dN} \Big|_{N=0} N + \frac{d^2(f(N) N)}{dN^2} \Big|_{N=0} N^2 + \dots \quad (3.9)$$

gdzie kropkami oznaczono obecność wyrazów wyższych rzędów — składników, które są iloczynami pochodnej i -tego rzędu i i -tej potęgi zagęszczenia ($i=3, \dots$).

Zakładamy, że ma miejsce taka sytuacja, iż wyższe wyrazy w rozwinięciu w szereg Taylora można zaniedbać. Oznacza to, że albo pochodne rzędów wyższych niż drugi są prawie równe zeru, albo zagęszczenia są tak małe, że ich wyższe niż druga potęgi niewiele różnią się od zera.

Jeśli zagęszczenie równa się zeru, to szybkość jego zmian też jest równa zeru, więc

$$f(N) N \Big|_{N=0} = 0 \quad (3.10)$$

Ostatecznie po podstawieniu $d(f(N) N)/dN \Big|_{N=0} = a$ i $d^2(f(N) N)/dN^2 \Big|_{N=0} = b$ do równania (3.9) otrzymujemy

$$f(N) N = aN + bN^2 \quad (3.11)$$

Porównując to ostatnie równanie z prawą stroną równania logistycznego w postaci (2.6) można zauważyć, że jeśli przyjmiemy

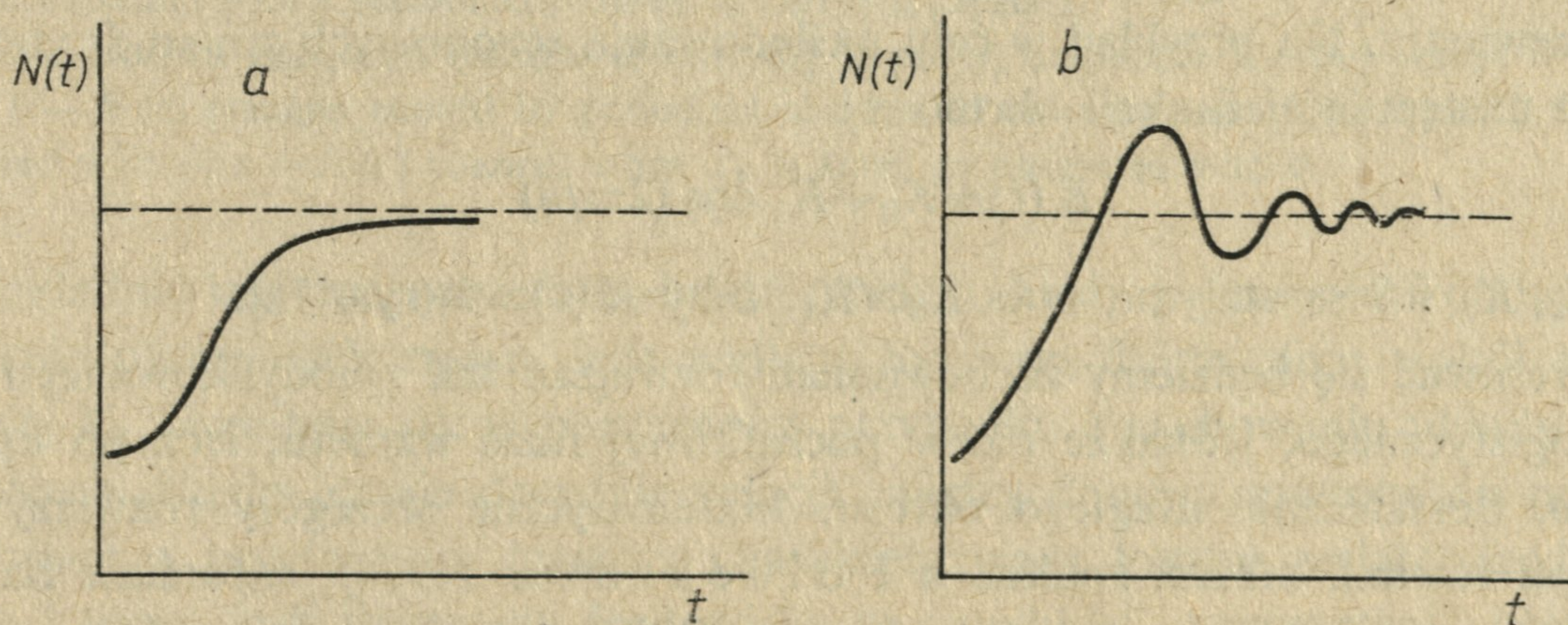
$$a = r \quad (3.12)$$

$$b = -\frac{r}{K} \quad (3.13)$$

to obie te prawe strony dają identyczne równanie opisujące zmiany zagęszczenia. Można więc powiedzieć, że w dowolnym modelu pojedynczej populacji o postaci (3.1) tkwi „jądro logistyczne”. Dla małych zagęszczeń można bowiem takie równanie sprowadzić do równania logistycznego, pod warunkiem oczywiście, że matematyczne zabiegi związane z rozłożeniem funkcji $f(N)N$ w szereg Taylora nie przeczą biologii.

Ten tak ładnie i zwięźle uogólniony przez Lotkę sposób matematycznego opisu pojedynczej populacji zmusza do przyjęcia pewnych założeń odnośnie do opisywanego układu. W szczególności założeniami tymi obwarowane jest równanie logistyczne. Jest sprawą niezmiernie istotną, aby z istnienia owych założeń i wynikających z nich ograniczeń zdawać sobie sprawę. Założenia te tworzą następującą listę:

1. Wszystko, co się dzieje w pojedynczej populacji, a co ma wpływ na jej dynamikę, zależy od liczebności lub zagęszczenia.
2. Wszystkie procesy przebiegają w populacji w sposób ciągły. W każdej chwili ktoś się rodzi, ktoś umiera lub migruje. Pokolenia zachodzą na siebie.
3. Środowisko jest stałe w czasie.
4. Zmiany w liczebności lub zagęszczeniu oddziałują w sposób natychmiastowy. Nie ma żadnych opóźnień czasowych.
5. W całym zakresie zmian liczebności lub zagęszczenia obowiązują te same mechanizmy. Nigdy nie włączają się efekty losowe.
6. Organizmy tworzące populację są jednakowe, a ich cechy stałe w czasie. Traktuje się je jak identyczne molekuly.
7. Nie uwzględnia się w opisie przestrzeni. Jest ona jednorodna. Także zjawiska zachodzące w populacji są jednorodne w przestrzeni. Każdy osobnik oddziałuje ze wszystkimi innymi. Umożliwia to jednoznaczne przejście od liczebności do zagęszczenia i odwrotnie.



Rys. 6. Wykres funkcji $N(t)$, która może być (a) i która nie może być (b) rozwiązaniem równania postaci (3.1)

Graph of function $N(t)$ which can be (a) and cannot be (b) a solution of the equation form (3.1).

Jeśli się zaakceptuje ogólne podejście zaproponowane przez Lotkę, a co za tym idzie także powyższe założenia, to okazuje się, że nie można przekroczyć pewnych ograniczeń przez nie narzucanych. Można udowodnić, iż wśród rozwiązań równania

(3.1) nie ma rozwiązań oscylacyjnych. Jedynymi rozwiązaniami, jakie możemy uzyskać, są funkcje stałe lub funkcje monotoniczne (rys. 6). Jeżeli rozwiązania są ograniczone, to dążą asymptotycznie do pewnych stałych wartości zagęszczenia. Nie otrzymujemy więc tak często obserwowanych w układach rzeczywistych trwałych lub zanikających oscylacji wokół położenia równowagi.

Dalszy rozwój matematycznej teorii pojedynczej populacji poszedł w kierunku badania skutków usunięcia jednego lub paru wcześniej wymienionych założeń. Takie zabiegi stwarzają możliwości formułowania trochę innych modeli, ale przede wszystkim zwiększają skalę zachowań uzyskiwanych w ten sposób rozwiązań. Jak się okaże, efekty odrzucenia niektórych założeń mogą być wręcz zaskakujące.

Ze względu na wspomnianą wcześniej ciągłość procesów w populacji większość prezentowanych w tej pracy modeli posługiwać się będzie zagęszczeniem. Zagęszczenie bowiem może przyjmować dowolną rzeczywistą wartość większą lub równą zeru, natomiast liczebność może być tylko dodatnią liczbą całkowitą. Jednakże interpretacje modeli są łatwiejsze, gdy myślimy o N jako o liczebności. Dopóki obowiązuje założenie 7, a ono nie będzie odrzucone w żadnym z prezentowanych później modeli, nie ma w tym żadnej sprzeczności.

4. Pojedyncza populacja w środowisku zmiennym w czasie

Parametr K , zwany pojemnością środowiska, ma w równaniu logistycznym interpretację zagęszczenia, przy którym populacja może trwać w środowisku w równowadze. Do tej pory K było stałe. Załóżmy teraz, że pojemność środowiska zmienia się w czasie. Przyjmijmy jednak, że zmiany nie są wywołane wzajemnym sprzężeniem pomiędzy populacją a jej zasobami, co należałoby opisać układem dwóch równań, jednym dla zagęszczenia populacji, drugim dla jej zasobów, lecz są narzucone z zewnątrz. Na przykład w celu naśladowania sezonowych zmian środowiska użyjemy następującej funkcji okresowej

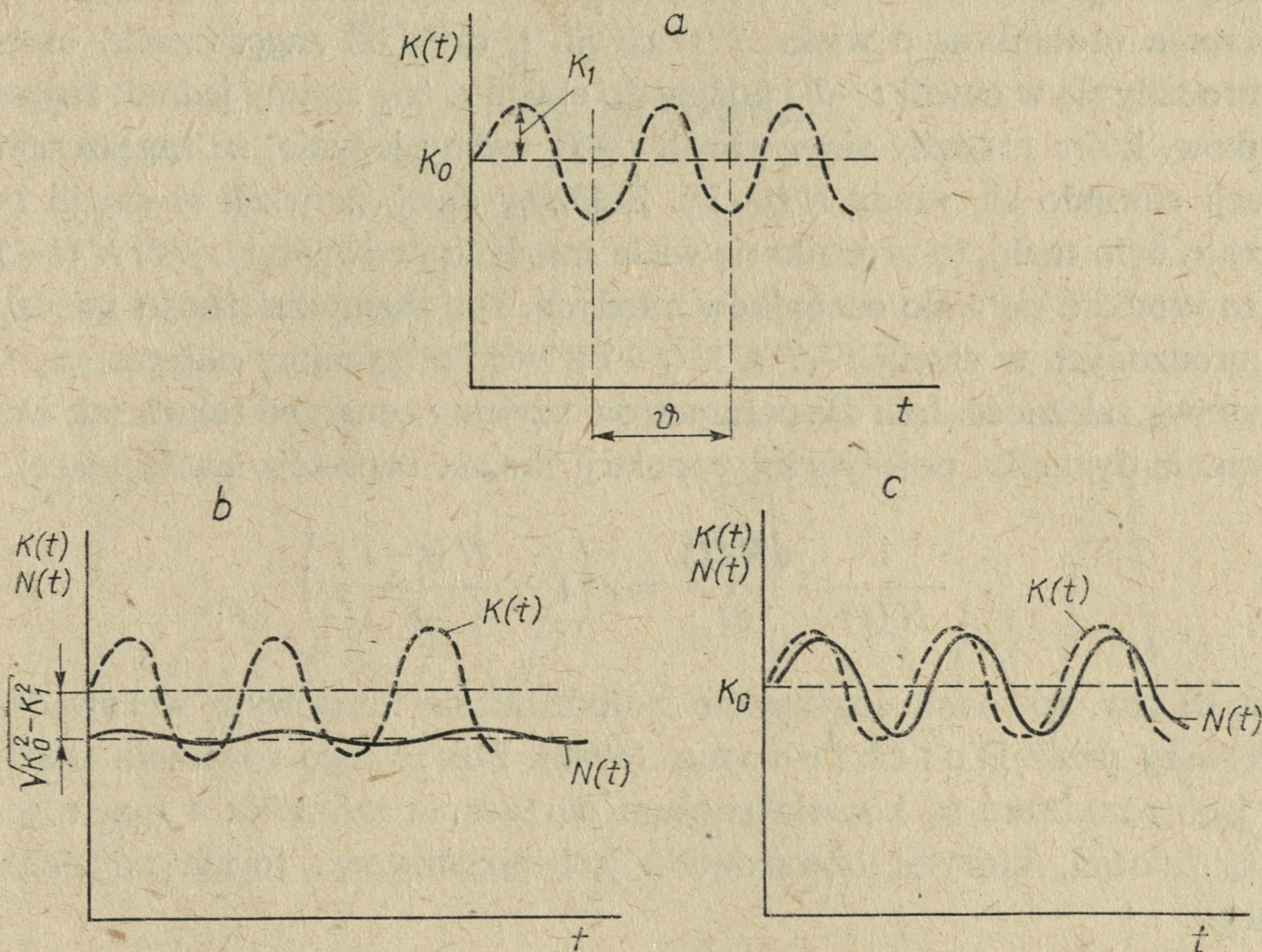
$$K(t) = K_0 + K_1 \cos(2\pi t/\vartheta) \quad (4.1)$$

gdzie K_0 , K_1 i ϑ są stałymi, oraz $K_0 > K_1$, żeby $K(t) > 0$ (rys. 7a).

Interesować się będziemy zachowaniem rozwiązań tak zmodyfikowanego równania logistycznego, jednakże nie w początkowej fazie wzrostu, lecz po upływie pewnego, dostatecznie długiego okresu. Matematyczne szczegóły rozwiązywania tego typu równań można znaleźć u Poluektova (1974), natomiast bardziej jakościowe wprowadzenie w pracy Maya (1981).

W podstawowym równaniu logistycznym mamy $N(t) \rightarrow K$. Intuicyjnie jest jasne, że jeśli czas powrotu do położenia równowagi dany równaniem (2.12) jest znacznie większy niż okres drgań pojemności środowiska wokół położenia średniego K_0 (okres ten jest równy odwrotności ϑ), to dynamika zagęszczenia nie będzie odczuwać zmian środowiska, uśredni je w pewien sposób. Okazuje się, że po wystarczająco długim czasie zagęszczenie wykaże nieznaczne oscylacje wokół pewnej wartości

średniej położonej poniżej średniej K_0 dla oscylacji pojemności środowiska (rys. 7b). Odległość tych dwóch średnich jest proporcjonalna do $\sqrt{K_0^2 - K_1^2}$. Jeśli natomiast czas powrotu do położenia równowagi T_R jest mały w porównaniu z okresem oscylacji środowiska, to zagęszczenie będzie naśladować zmiany tego ostatniego (rys. 7c).



Rys. 7. Równanie logistyczne z okresowo zmieniającą się pojemnością środowiska
a — ilustracja okresowych zmian pojemności środowiska, zaznaczono amplitudę K_1 i okres ϑ ,
b — zmiany $N(t)$ wywołane okresowymi zmianami pojemności środowiska, gdy T_R jest duże w porównaniu z ϑ , *c* — zmiany $N(t)$ gdy T_R jest małe w porównaniu z ϑ

Logistic equation with a periodically changing carrying capacity

a — illustration of periodical changes of carrying capacity, amplitude K_1 and period ϑ are indicated, *b* — $N(t)$ changes caused by periodical changes of carrying capacity, where T_R is high as compared with ϑ , *c* — $N(t)$ changes when T_R is small as compared with ϑ

Dokładnie tak samo przedstawia się sytuacja, kiedy pojemność środowiska nie wykazuje okresowych zmian, lecz podlega losowym fluktuacjom wokół wartości średniej K_0 . Podobnie jak w poprzednim przypadku o zachowaniu układu po wystarczająco długim czasie decyduje relacja między czasem powrotu do położenia równowagi a pewną stałą czasową charakteryzującą losowe zmiany środowiska. Także i teraz, jeśli fluktuacje środowiska są „szybkie”, zagęszczenie uśredniając do pewnego stopnia zmiany środowiska podlega losowym zmianom wokół średniej, która od K_0 jest mniejsza o wielkość proporcjonalną do $\sqrt{K_0^2 - K_1^2}$, gdzie tym razem K_1 jest pewną miarą odchyień od średniej pojemności środowiska K_0 .

W tym miejscu po raz pierwszy stykamy się z problemem losowego wymierania populacji. Jeśli bowiem fluktuacje środowiska są gwałtowne, to K_1 może być na tyle duże, że średnie zagęszczenie populacji spadnie do wartości tak małych, iż fluktuacje wokół tej wartości mają duże szanse na sprowadzenie zagęszczenia do zera.

5. Modele z opóźnieniem czasowym

Można wskazać przykłady takich sytuacji, kiedy rozmnażają się tylko osobniki w wieku T . Zakładamy, że ani młodszy, ani starszy osobnik nie jest w stanie się rozmnożyć. Szybkość per capita zmian zagęszczenia w chwili t zależy będzie od zagęszczenia osobników o wieku T w chwili t , czyli od zagęszczenia osobników, które urodziły się w chwili $t-T$ i dożyły do chwili t . Nie znamy jednak zagęszczenia osobników, które urodziły się w chwili $t-T$, wiemy jedynie, że zagęszczenie całej populacji równało się wtedy $N(t-T)$. Załóżmy dalej, że jeżeli w chwili $t-T$ zagęszczenie było małe, to urodziło się wiele młodych i odwrotnie, jeśli $N(t-T)$ było duże, to urodziło się mało osobników młodych. Nie znamy zależności między liczbą nowo urodzonych w chwili $t-T$ a $N(t-T)$, więc przyjmijmy najprostszą — malejącą, liniową zależność. Jeśli dla parametrów użyjemy oznaczeń takich jak wcześniej to równanie dynamiki pojedynczej populacji można napisać w następującej postaci,

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = r \left(1 - \frac{N(t-T)}{K} \right) \quad (5.1)$$

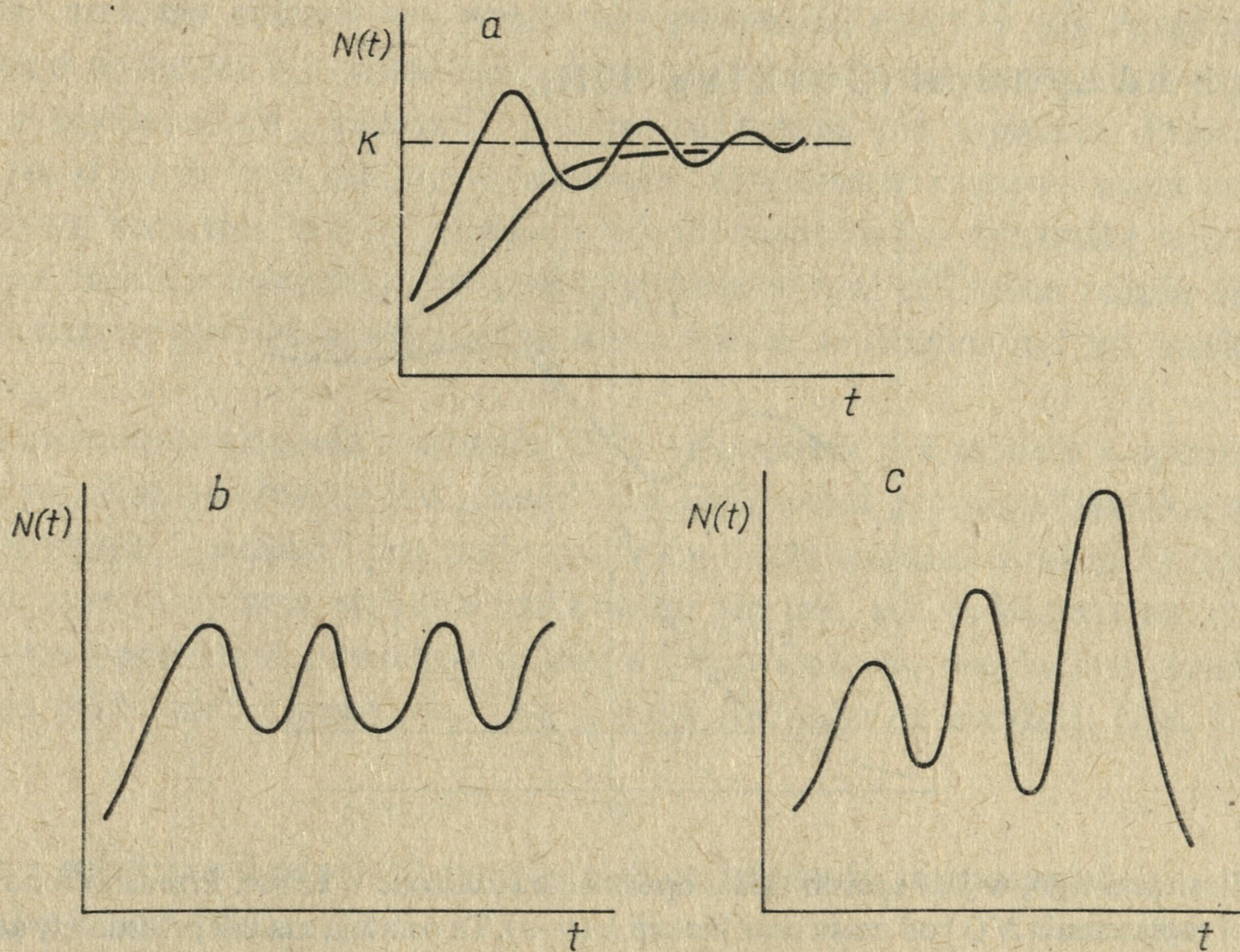
Jest to tzw. równanie logistyczne z opóźnieniem czasowym wprowadzone po raz pierwszy przez Hutchinsona (1948). Postać tego równania oraz właściwości jego rozwiązań są konsekwencjami odrzucenia założenia 4 (patrz rozdz. 3) spośród założeń, którymi obwarowana jest podstawowa forma równania logistycznego.

Istnieje jeszcze inna interpretacja równania (5.1). Wyobraźmy sobie układ roślinożerca — roślina. Roślina może być zjedzona tylko, gdy osiągnie wiek T . Ani młodsze, ani starsze rośliny nie są zjadane. Wiek T jest także wiekiem, w którym roślina rozsiewa nasiona. Jeśli jednak zostanie zjedzona, nasion nie rozsiewe. Produkcja potomstwa roślinożerców w chwili t zależy od liczby roślin podatnych do zjedzenia w tejże chwili, czyli takich, które są wtedy w wieku T . Ta ostatnia zależy od tego, jak intensywnie eksploatowani byli w chwili $t-T$ rodzice roślin, które teraz są w wieku T . Jeśli zagęszczenie $N(t-T)$ roślinożerców było duże, to intensywnie eksploatowani rodzice wydali niewiele potomstwa, które teraz jest w wieku „konsumpcyjnym”. Jeżeli $N(t-T)$ było małe, sytuacja jest odwrotna. Można teraz zapomnieć o roślinach i przyjąć najprostszą liniową zależność między szybkością per capita zmian zagęszczenia roślinożerców a ich zagęszczeniem $N(t-T)$. Dostaniemy wtedy znowu równanie (5.1). Zauważmy, że równanie (5.1) uzyskamy także wtedy, gdy założymy, że nie roślina jest zjadana, lecz nasiona, które produkowane są przez roślinę tylko o wieku T .

W świetle tych dwóch interpretacji opóźnienie czasowe w modelu dynamiki populacji jest w istocie sposobem uwzględnienia struktury wieku istniejącej w tejże populacji lub w jej zasobach. Chociaż w wydaniu takim jak do tej pory struktura wieku jest bardzo uproszczona.

Do zrozumienia, w jaki sposób rozwiązanie równania (5.1) zależy od wielkości opóźnienia czasowego T , bardzo przydatna jest pewna analogia mechaniczna. Jeśli

w czasie jazdy na rowerze reagujemy na napotkane przeszkody z małym opóźnieniem, to rower posuwa się do przodu z niewielkimi zachwianiami. Natomiast znaczne opóźnienie reakcji cyklisty prowadzi niechybnie do katastrofy.



Rys. 8. Rozwiązania równania logistycznego z opóźnieniem czasowym, gdy $a - T/T_R \ll 1$, $b - T/T_R \approx 1$, $c - T/T_R \gg 1$
 Solutions of logistic equation with time delay, when $a - T/T_R \ll 1$, $b - T/T_R \approx 1$, $c - T/T_R \gg 1$

Podobnie jest z rozwiązaniem równania (5.1) (May i in. 1974, Maynard Smith 1974, MacDonald 1978, May 1981). Jeśli opóźnienie czasowe T jest małe w porównaniu z czasem T_R powrotu do położenia równowagi, który podobnie jak dla podstawowego równania logistycznego dany jest równaniem (2.12), to rozwiązanie równania (5.1) jest funkcją asymptotycznie zbiegającą do wartości równowagowej K lub też charakteryzującą się zanikającymi oscylacjami wokół tej ostatniej (rys. 8a). Jeśli jednak

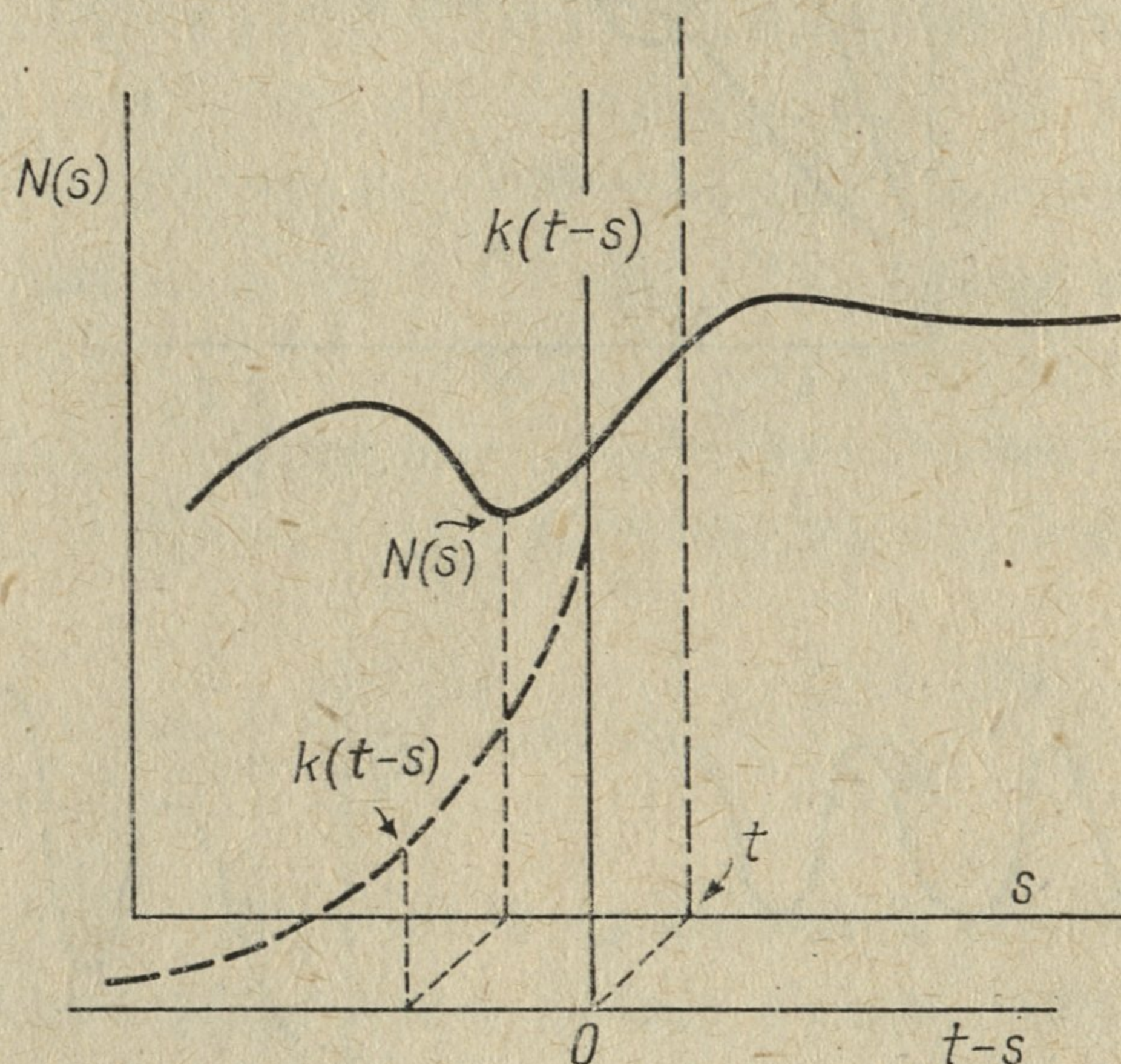
$$\frac{T}{T_R} \approx 1 \quad (5.2)$$

to zaczynają pojawiać się trwałe oscylacje typu stabilnego cyklu granicznego (rys. 8b), czyli niezależnie od początkowego zagęszczenia od pewnego momentu zagęszczenie zaczyna oscylować w ściśle określony sposób (w celu dokładniejszego wyjaśnienia pojęcia cykl graniczny patrz np. Uchmański 1983). Dalsze zwiększanie opóźnienia czasowego prowadzi do rozbieżnych oscylacji (rys. 8c). Populacja opisywana równaniem z takim opóźnieniem osiąga stopniowo wzrastające w maksimach i malejące w minimach zagęszczenia aż w końcu staje się ono równe zero.

Naturalnym matematycznym uogólnieniem równania (5.1) jest równanie różniczkowo-całkowe o postaci

$$\frac{dN(t)}{dt} = aN(t) - bN(t)^2 - d \int_{-\infty}^t N(s) k(t-s) ds \quad (5.3)$$

gdzie a , b i d są stałymi (Cushing 1977).



Rys. 9. Ilustracja tego, w jaki sposób działa opóźnienie rozłożone w czasie. Przedstawiono wykresy zależności zagęszczenia $N(s)$ od czasu oraz funkcji $k(t-s)$. Ta ostatnia ma tak przesunięty argument, aby $k(0)$ wypadło w chwili obecnej t . Wartości funkcji $k(t-s)$ maleją przy przesuwaniu się ku lewej stronie wykresu. Zaznaczono odpowiadające sobie wartości funkcji $N(s)$ i $k(t-s)$, które należy pomnożyć przez siebie i dodać do innych takich iloczynów, aby dostać wartość całki stojącej po prawej stronie równania (5.3)

Illustration of the influence of time delay. Curves showing the relation between the density $N(s)$ and the time and function $k(t-s)$. The argument of the latter is thus shifted to have $k(0)$ at present instant t . Values of function $k(t-s)$ decrease when moving towards the left side of the curve. Corresponding values of functions $N(s)$ and $k(t-s)$ are indicated as they have to be multiplied and added to other such products to obtain integrals on the right side of equation (5.3)

Tym, co odróżnia to równanie od zwykłego równania logistycznego jest całka umieszczona po prawej stronie. Jest ona sumą wszystkich zagęszczeń, które przyjmował układ w przeszłości, gdyż granice całkowania obejmują odcinek czasowy od $-\infty$ aż do t . Składnik, który zawiera całkę, występuje w równaniu (5.3) ze znakiem ujemnym. Wpływa więc hamująco na wzrost zagęszczenia. Jednakże znaczenia zagęszczeń pochodzących z różnych chwil w przeszłości nie muszą być jednakowe. Wyznacza je funkcja k (rys. 9). Przesunięcie argumentu tej funkcji wybrane zostało tak, aby $k(0)$ wypadło zawsze w chwili obecnej t . Zwykle funkcja k ma taką postać, że coraz odleglejsze w czasie zagęszczenia wchodzi do całki z coraz mniejszą wagą. Czasami zakłada się, że od pewnej chwili funkcja k przyjmuje wartość zero dla wszystkich bardziej odległych w czasie zagęszczeń.

Równaniu (5.3) można przypisać interpretacje podobne do interpretacji równania (5.1). Trzeba tylko przyjąć, że rozmnażają się osobniki w każdym wieku lub zjadane

są rośliny także w każdym wieku, tylko z różnymi intensywnościami opisanymi funkcją k .

Często się mówi, że model (5.3) charakteryzuje się opóźnieniem rozłożonym w czasie i różni się od modelu (5.1) z opóźnieniem punktowym tym, że ten pierwszy „pamięta” znaczny odcinek lub wręcz całą przeszłość, podczas gdy drugi pamięta tylko jedno wydarzenie z przeszłości. Wprowadzanie do tak ogólnych interpretacji modeli z opóźnieniem „pamięci” niczego oczywiście nie wyjaśnia. Prawdą jest jedynie to, o czym była już mowa wcześniej. Opóźnienie czasowe może stanowić opis wpływu struktury wieku populacji lub jej zasobów na dynamikę tejże populacji. Dwa modele matematyczne przedstawione w tym rozdziale różnią się tym, że w pierwszym występuje tylko jedna klasa wieku, w drugim jest ich nieskończenie wiele.

Właściwości rozwiązania równania (5.3) są podobne jak modelu z opóźnieniem punktowym. Jeśli opóźnienie jest „małe”, tzn. jeśli układ „pamięta” krótkie odcinki czasu lub wpływ „pamięci” jest mało znaczący (małe wartości funkcji k), to populacja jest asymptotycznie stabilna (zachowuje się tak, jak pokazano na rys. 9a). Zwiększanie opóźnienia powoduje najpierw pojawienie się oscylacji o charakterze stabilnego cyklu granicznego (rys. 9b), a dalej rozbieżnych oscylacji (rys. 9c).

6. Modele pojedynczej populacji uwzględniające zależność rozrodczości i śmiertelności od wieku

6.1. Modele z dyskretnym czasem — modele macierzowe

Strukturę wieku w populacji można wprowadzić do modelu w sposób bardziej jawny niż to zostało zrobione w poprzednim rozdziale. Odrzućmy na początek założenie o tym, że osobniki nie różnią się wiekiem. Dla prostoty rozważań przyjmijmy jednak, że wiek osobników nie zmienia się w sposób ciągły, lecz że osobniki można pogrupować w pewne klasy wieku. Różnice pomiędzy klasami wyrażają się w różnych rozrodczościach i śmiertelnościach. Jednakże w obrębie klasy wieku osobniki są jednakowe.

W klasycznym podejściu stan populacji w pewnej chwili czasu opisuje się przez podanie zagęszczeń we wszystkich klasach wieku. W celu uproszczenia założymy, że mamy tylko cztery klasy wieku. Treść tego rozdziału jest oczywiście słuszna dla populacji z dowolną liczbą klas wieku. Stan populacji w chwili t zapisuje się w postaci tworu matematycznego zwanego wektorem, w tym przypadku wektorem zagęszczeń

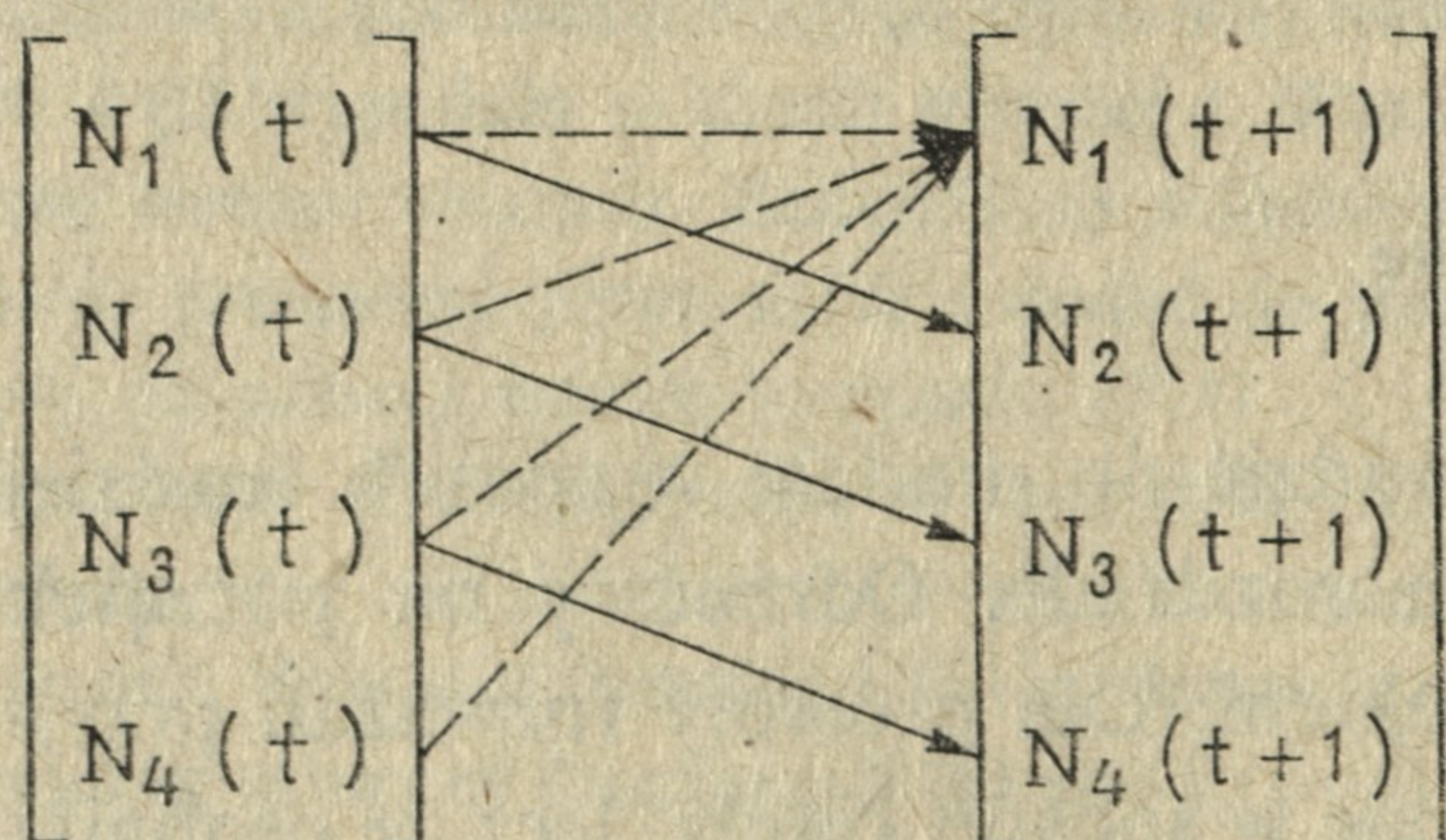
$$\begin{bmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \\ N_4(t) \end{bmatrix} \quad (6.1)$$

gdzie $N_i(t)$ jest zagęszczeniem w i -tej klasie wieku w chwili t ($i=1, \dots, 4$).

Zagadnienie, przed którym teraz stoimy, wygląda następująco: znamy zagęszczenia w klasach wieku w chwili t , chcemy znać je w następnej chwili $t+1$. Symbolicznie wyraża to następujący zapis

$$\begin{bmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \\ N_4(t) \end{bmatrix} \longrightarrow \begin{bmatrix} N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ N_3(t+1) \\ N_4(t+1) \end{bmatrix} \quad (6.2)$$

Problem byłby mało poglądowy, gdybyśmy nie zrobili jeszcze jednego założenia. Dla prostoty przyjmijmy na początek, że przyrosty czasu, które w tym rozdziale odmierzać będziemy za pomocą dyskretnych kroków czasowych, są równe przyrostom wieku osobników. Przyzwyczajeni do ciągłego upływu czasu możemy uważać to założenie za trywialne. Pamiętajmy jednak, że dokonaliśmy podziału na dyskretne klasy wieku, a wtedy założenie to oznacza, że po upływie jednostki czasu osobnik przeszedł do następnej klasy wieku lub umarł. Nic, co było w tej klasie w poprzednim kroku czasowym, nie pozostało. Klasa wypełniła się nowymi osobnikami, które poprzednio były w klasie młodszej. Obrazowo mówiąc przy takim założeniu czas mierzony jest wydarzeniami w populacji.



Rys. 10. Schemat powiązań między klasami wieku w dwóch sąsiednich chwilach czasu. Strzałki przerywane oznaczają produkcję potomstwa, natomiast strzałki ciągłe symbolizują efekt starzenia się osobników

Diagram of relations between classes of age in two neighbouring time instants. Broken arrows indicate offspring production, whereas solid arrows indicate the effect of ageing of individuals

Schemat (6.2) można teraz przepisać w postaci przedstawionej na rys. 10, gdzie strzałki przerywane oznaczają produkcję potomstwa w chwili t , które w następnej chwili zaliczyć trzeba do najmłodszej klasy wieku. Natomiast strzałki ciągłe oznaczają przechodzenie osobników z klasy do klasy w wyniku starzenia. Brak strzałki ciągłej wchodzącej od N_4 jest odbiciem faktu, że osobniki z najstarszej klasy wyprodukowały potomstwo mogą tylko umrzeć.

Oznaczmy przez f_i liczbę potomstwa, które daje w jednostce czasu osobnik z i -tej klasy wieku ($i=1, \dots, 4$). Dokładniej, jeśli potomstwo urodziło się w danym kroku czasowym, to f_i mówi o tej części, która dożyła do końca tego odcinka czasu. Z kolei niech s_i oznacza przeżywalność osobników z i -tej klasy wieku, czyli procent osobników z i -tej klasy, które przeżyły tę jednostkę czasu i w następnej stają się osobnikami z klasy $i+1$.

Zbudujmy następujący twór, który matematycy nazywają macierzą, i oznaczmy go przez M

$$M = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{bmatrix} \quad (6.3)$$

W konstrukcji macierzy ważne jest odróżnianie jej kolumn, czyli pionowych ciągów liczb od wierszy, inaczej poziomych ciągów liczb. Kolumny numerować będziemy indeksem k , wiersze zaś indeksem l . Dla macierzy M $k=l=4$.

Okazuje się, że aby otrzymać zagęszczenia w klasach wieku w chwili $t+1$, należy wektor zagęszczeń w klasach wieku w chwili t pomnożyć przez macierz M . Wynikiem mnożenia wektora przez macierz jest inny wektor. Poniższy przepis ilustruje, jak to działanie wykonać

$$\begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \\ N_3(t) \\ N_4(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N_1(t)f_1 + N_2(t)f_2 + N_3(t)f_3 + N_4(t)f_4 \\ N_1(t)s_1 \\ N_2(t)s_2 \\ N_3(t)s_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ N_3(t+1) \\ N_4(t+1) \end{bmatrix} \quad (6.4)$$

Ogólnie rzecz biorąc zagęszczenie w k -tej klasie wieku w chwili $t+1$ uzyskuje się w sposób następujący: należy wybrać k -ty wiersz macierzy M , pierwszy wyraz tego wiersza pomnożyć przez zagęszczenie w pierwszej klasie wieku w chwili t , dodać do tego iloczyn drugiego elementu w wierszu i zagęszczenia w drugiej klasie wieku w chwili t i tak dalej aż do wyczerpania elementów w k -tym wierszu macierzy i klas wieku w chwili t .

Widać, że taka operacja przeprowadzona na pierwszym wierszu macierzy M i wektorze zagęszczeń daje całkowitą liczbę potomstwa wyprodukowanego przez osobniki ze wszystkich klas wieku. Zalicza się je do pierwszej klasy wieku w chwili $t+1$. Użycie drugiego wiersza dzięki temu, że na pierwszej pozycji występuje tam s_1 , a dalej już same zera, daje w wyniku tę część pierwszej klasy wieku w chwili t , która przeżyła i w następnej chwili czasu znalazła się w klasie drugiej. Manipulacje z każdym następnym wierszem pozwalają uzyskać zagęszczenia w kolejnych klasach wieku w chwili $t+1$. Zgodnie z wcześniejszym założeniem w ostatniej klasie wieku nie pozostał żaden osobnik z poprzedniego kroku czasowego.

Zauważmy, że powyższy schemat bardzo łatwo uogólnić na dowolną liczbę klas wieku. Wektor zagęszczeń będzie wtedy odpowiednio dłuższy, a macierz M będzie

miała, jak się mówi, większy wymiar. Na przykład dla m klas wieku mamy $s_1, \dots, s_{m-1}, f_1, \dots, f_{m-1}, f_m$ oraz

$$\begin{bmatrix} f_1, \dots & f_{m-1}, f_m \\ s_1, 0, \dots & 0 \\ 0, s_2, 0, \dots & 0 \\ \cdot & \\ \cdot & \\ \cdot & \\ 0, \dots & 0, s_{m-1}, 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} N_1(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_m(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N_1(t+1) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_m(t+1) \end{bmatrix} \quad (6.5)$$

Nie we wszystkich klasach wieku osobniki muszą się rozmnażać. Bardzo często tylko najstarsze klasy wieku dają potomstwo. W skrajnym przypadku używając prezentowanego tu czteroklasowego schematu można np. założyć, że $f_1=f_2=f_3=0$ oraz $f_4 \neq 0$. Daje to następującą postać macierzy M

$$M = \begin{bmatrix} 0, & 0, & 0, & f_4 \\ s_1, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & s_2, & 0, & 0 \\ 0, & 0, & s_3, & 0 \end{bmatrix} \quad (6.6)$$

Widać, że sposób uzyskiwania zagęszczeń w chwili $t+1$ z zagęszczeń w chwili t , opisany równaniem (6.4), można stosować krok za krokiem i na tej drodze startując z zagęszczeń w klasach wieku w pewnej chwili początkowej uzyskiwać zagęszczenia w tychże klasach wieku we wszystkich kolejnych chwilach. Do tego potrzebna jest tylko informacja o f_i i s_i , gdzie $i=1, \dots, m$. Jeśli są one stałe w czasie, to problem jest bardzo prosty. Jeśli się zmieniają z czasem lub zależą od innych jeszcze czynników (o czym będzie mowa później w tym rozdziale), a zależności te znamy, to trzeba tylko pamiętać, by w odpowiednim momencie użyć macierzy M z odpowiednimi dla danej chwili elementami.

Powstanie modeli pojedynczej populacji tego typu zwanych też modelami macierzowymi, jest tradycyjnie wiązane z nazwiskiem Lesliego. Autor ten był praktycznie pierwszym, który w końcu lat czterdziestych naszego wieku (Leslie 1945, 1948) wprowadził taki opis do ekologii, aczkolwiek parę lat wcześniej Lewis (1942) używał podobnego aparatu matematycznego. Niedawno Dzwonko (1981) przypomniał tego typu modele polskim czytelnikom.

Zwróćmy uwagę na fakt, że w powyższym schemacie przyjęliśmy, iż każdy osobnik się rozmnaża. Jeśli więc rozpatrujemy gatunek rozdzielnopłciowy, to oznacza to, że bierzemy pod uwagę tylko zagęszczenie samic oraz ich żeńskie potomstwo. Ze znajomości stosunku płci, który jest dla tego modelu zmienną zewnętrzną, można obliczyć zagęszczenia w klasach wieku dla całej populacji.

Obecność obu płci w populacji można uwzględnić także w sposób bardziej bezpośredni (Williamson 1959). Niech długość wektora zagęszczeń ulegnie podwojeniu

$$\begin{bmatrix} N_1^{\sigma}(t) \\ N_1^{\varphi}(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_4^{\sigma}(t) \\ N_4^{\varphi}(t) \end{bmatrix} \quad (6.7)$$

gdzie $N_i^{\sigma}(t)$ jest zagęszczeniem samców, a $N_i^{\varphi}(t)$ zagęszczeniem samic w i -tej klasie wieku ($i=1, \dots, 4$). Jeżeli z kolei przez f_i^{σ} oznaczymy liczbę potomków płci męskiej, a przez f_i^{φ} liczbę potomków płci żeńskiej wyprodukowanych przez samicę z i -tej klasy wieku, natomiast przez s_i^{σ} oraz s_i^{φ} przeżywalność odpowiednio samców i samic z i -tej klasy wieku, to macierz M przyjmie teraz nieco rozbudowaną postać

$$M = \begin{bmatrix} 0, & f_1^{\sigma}, & 0, & f_2^{\sigma}, & 0, & f_3^{\sigma}, & 0, & f_4^{\sigma} \\ 0, & f_1^{\varphi}, & 0, & f_2^{\varphi}, & 0, & f_3^{\varphi}, & 0, & f_4^{\varphi} \\ s_1^{\sigma}, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & s_2^{\varphi}, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & 0, & s_2^{\sigma}, & 0, & 0, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & 0, & 0, & s_2^{\varphi}, & 0, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & 0, & 0, & 0, & s_3^{\sigma}, & 0, & 0, & 0 \\ 0, & 0, & 0, & 0, & 0, & s_3^{\varphi}, & 0, & 0 \end{bmatrix} \quad (6.8)$$

Chwila skupienia wystarczy, żeby przekonać się, że macierz (6.8) napisana jest w taki sposób, aby analogicznie do schematu (6.4) można było policzyć zagęszczenia osobników obu płci w klasach wieku w następnej chwili czasu.

Sytuacja nieco bardziej się komplikuje, jeżeli długość trwania klasy wieku nie jest równa jednostce czasu. Wektor zagęszczeń może bowiem reprezentować zagęszczenia nie tylko w klasach wieku, ale także w łatwo wyróżnialnych stadiach rozwojowych o różnej długości czasowej. Kto wie, czy tej ostatniej sytuacji nie spotyka się w przyrodzie częściej niż wcześniej opisanej zgodności wieku i czasu rzeczywistego. Problem jest jednak do rozwiązania (L e f k o v i t c h 1965). W macierzy M pojawiają się tylko dodatkowe obok już istniejących elementy dlatego, aby uwzględnić fakt, iż w jednostce czasu nie wszystkie osobniki opuszczają dane stadium. W każdej chwili obecne tam są bowiem osobniki, które różny okres przebywają w tym stadium.

Czego można oczekiwać od modelu omawianego w tym rozdziale? Co nowego, ciekawego może on powiedzieć o właściwościach pojedynczej populacji? Zastanówmy się mianowicie nad tym, czy możliwa jest następująca sytuacja

$$\begin{bmatrix} N_1(t+1) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_m(t+1) \end{bmatrix} = \lambda \begin{bmatrix} N_1(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_m(t) \end{bmatrix} \quad (6.9)$$

gdzie liczba λ spełnia warunek

$$\lambda > 0 \quad (6.10)$$

Przy czym z definicji mnożenia wektora przez liczbę mamy

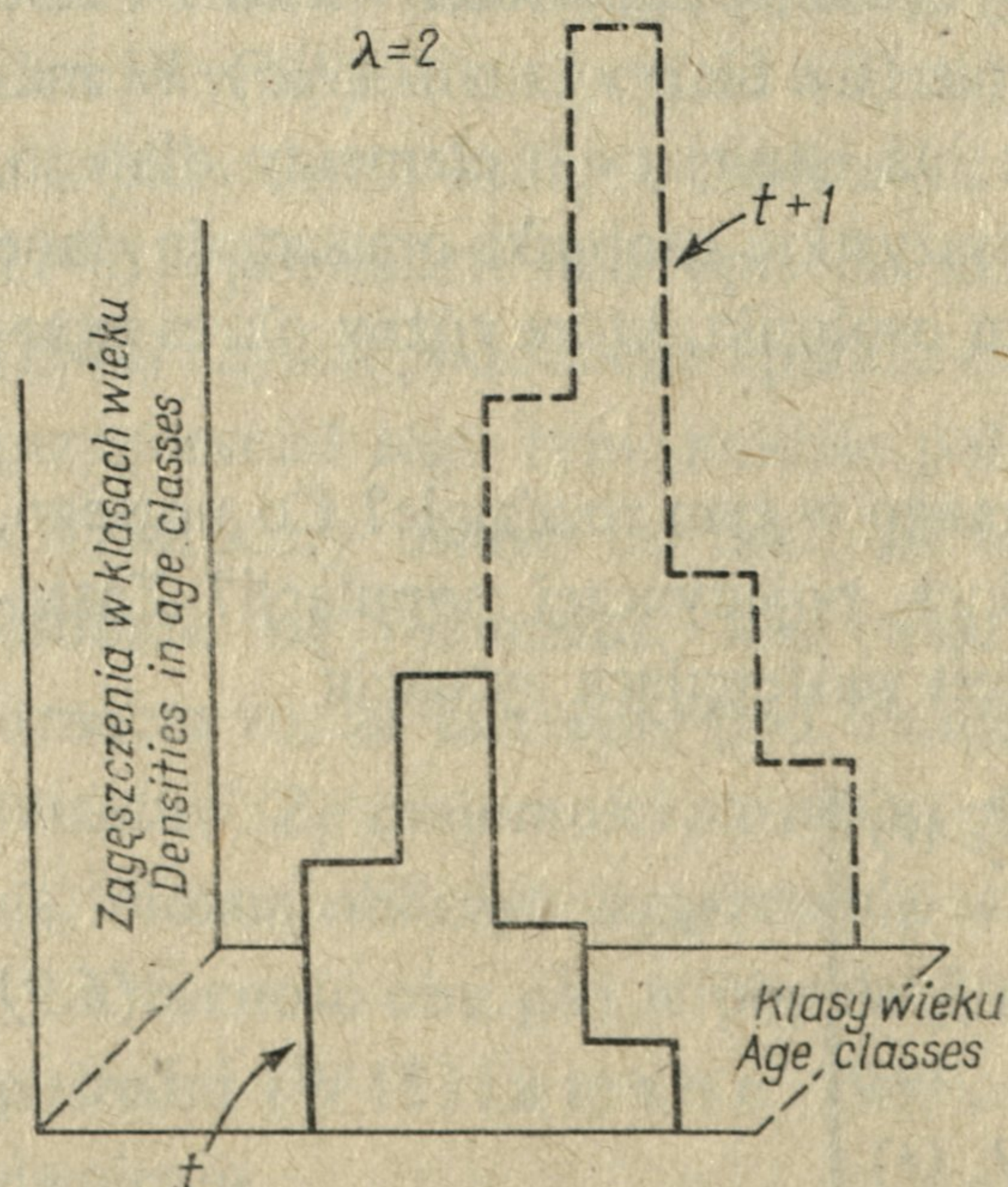
$$\lambda \begin{bmatrix} N_1(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_m(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda N_1(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \lambda N_m(t) \end{bmatrix} \quad (6.11)$$

Powyższe zależności oznaczają, że poszukujemy takich sytuacji, kiedy mnożenie wektora zagęszczeń przez macierz M można sprowadzić do pomnożenia zagęszczeń w poszczególnych klasach wieku przez pewną wspólną stałą λ . Matematycy nazywają λ wartością własną macierzy M , wektor, którego mnożenie przez macierz sprowadzić można do mnożenia przez λ — wektorem własnym, a znajdowanie wartości własnej — rozwiązywaniem zagadnienia własnego dla macierzy M .

Zauważmy fakt jeszcze ważniejszy. Poszukujemy takich sytuacji, kiedy zagęszczenie w i -tej klasie wieku w chwili $t+1$ jest proporcjonalne do zagęszczenia w tej samej klasie wieku w chwili t

$$N_i(t+1) = \lambda N_i(t) \quad i=1, \dots, m \quad (6.12)$$

Ponieważ λ jest takie samo dla każdego i , oznacza to, że aczkolwiek zagęszczenia w klasach wieku zmieniają się, to jednak względna „obfitość” klas wieku pozostaje stała. Gdybyśmy przedstawili zagęszczenia w poszczególnych klasach wieku w postaci histogramu, okazałoby się, że w okolicznościach, którymi się interesujemy, histogram w kolejnych chwilach czasu mógłby się wyciągać w górę ($\lambda > 1$) albo ulegać spłaszczeniu ($\lambda < 1$), ale jego kształt pozostałby nie zmieniony (rys. 11).



Rys. 11. Ilustracja zmian w kolejnych chwilach t i $t+1$ rozkładu zagęszczeń w klasach wieku, w sytuacji kiedy $\lambda=2$. Kształt rozkładu się nie zmienił, jedynie wysokość słupków wzrosła dwukrotnie. Illustration of changes in consecutive instants t and $t+1$ of density distribution in classes of age, when $\lambda=2$. The distribution shape remains unchanged, only the height of columns is doubled.

Jeżeli możemy znaleźć taką stałą λ , czyli jeśli macierz M posiada dodatnią wartość własną, to mówimy wtedy o stabilnej strukturze wieku. Jeśli natomiast $\lambda=1$, to mówimy, że populacja jest stacjonarna, gdyż nie tylko struktura wieku się nie zmienia, ale także zagęszczenia w klasach wieku pozostają stałe.

Nie miejsce tu na przytaczanie matematycznych szczegółów (w poszukiwaniu ich przystępnego omówienia patrz np. Pielou 1977), warto jednak wskazać, że dla bardzo wielu sytuacji taka stabilna struktura wieku istnieje. Dokładniej zmiany zagęszczeń w klasach wieku wyglądają wtedy w sposób następujący: niezależnie od tego, jaki jest początkowy rozkład zagęszczeń w klasach wieku, z upływem czasu struktura wieku zaczyna zbliżać się do stabilnej struktury i od pewnego momentu związek pomiędzy zagęszczeniami w klasach wieku w dwóch kolejnych chwilach czasu opisany jest równaniem (6.9).

Istnienie stabilnej struktury wieku i osiągnięcie jej przez populację zależy od tego, jakie elementy macierz M posiada w swoim wnętrzu (Sykes 1969). Jeśli w pierwszym wierszu macierzy, tam gdzie znajdują się elementy f_i opisujące produkcję potomstwa, sytuacja wygląda tak, że numery wyrazów w tym wierszu (wyrazy numerowane są indeksem i), dla których $f_i > 0$ jako wspólny podzielnik posiadają tylko jedność, to zagęszczenia w klasach wieku zachowują się tak, jak opisano w poprzednim akapicie — istnieje i jest osiągnięta stabilna struktura wieku. Natomiast obraz się komplikuje wtedy, gdy numery wyrazów w pierwszym wierszu macierzy M nie spełniają tego warunku. Ma to miejsce np. wtedy, gdy tylko jedna, powiedzmy ostatnia klasa wieku produkuje potomstwo. Mogą się wtedy pojawić cykliczne zmiany struktury wieku. W pewnych regularnych odstępach czasu struktura wieku będzie proporcjonalna do początkowej, we wnętrzu tych odcinków czasu może się zmieniać w sposób bardzo różny.

Na koniec rozważań o tej klasie modeli pojedynczych populacji trzeba zwrócić uwagę na jeden bardzo istotny fakt. W istocie rzeczy, jeśli przedstawionego tu macierzowego modelu użyjemy do opisu zmian całkowitego zagęszczenia populacji $N(t)$, gdzie

$$N(t) = \sum_{i=1}^m N_i(t) \quad (6.13)$$

to będzie to opis analogiczny do eksponencjalnych zmian zagęszczenia danych równaniem (3.4). Mnożenie wektora zagęszczeń przez macierz M składającą się ze stałych elementów daje taki właśnie efekt mimo pozornej komplikacji procesu. Szczególnie dobitnie to widać wtedy, gdy populacja osiągnęła stabilną strukturę wieku. Zagęszczenia w klasach wieku w następnej chwili powstają wtedy przez pomnożenie przez stałą λ zagęszczeń w tych klasach wieku w poprzedniej chwili. Także więc i całkowite zagęszczenie w chwili $t+1$ jest równe całkowitemu zagęszczeniu w chwili t pomnożonemu przez λ . Jeśli $\lambda > 1$ daje to nieograniczony wzrost całkowitego zagęszczenia, jest to dyskretna wersja modelu wzrostu eksponencjalnego, którego ciągła postać została przedstawiona w rozdziale 3.

Dalecy jesteśmy więc od regulacji zagęszczenia, jaką uzyskuje się np. w równaniu logistycznym. Można jednak ją wprowadzić uzmienniając w duchu założenia 1.

z rozdziału 3. elementy macierzy M . Zrobił to Leslie (1959). Zaproponował, żeby współczynnik f_i opisujący produkcję potomstwa i przeżywalność s_i w i -tej klasie wieku w chwili t podzielić przez

$$q_i = 1 + \alpha_1 N(t-i-1) + \alpha_2 N(t) \quad (6.14)$$

gdzie stałe α_1 i α_2 są dodatnimi stałymi, $N(t)$ jest aktualnym całkowitym zagęszczeniem, natomiast $N(t-i-1)$ — całkowitym zagęszczeniem w chwili, kiedy rodziły się osobniki, które w chwili t są w i -tej klasie wieku. Jest to więc znowu rodzaj pamięci. Na aktualną produkcję potomstwa i przeżywalność mają wpływ także zagęszczenia z przeszłości. Interpretacja tych założeń jest analogiczna do interpretacji modelu z opóźnieniem czasowym omawianego w rozdziale 5.

Taki sposób użycia całkowitego zagęszczenia (aktualnego i przeszłego) dla uzmiennienia f_i i s_i prowadzi w efekcie do spadku tych ostatnich ze wzrostem zagęszczenia. Zabieg taki pozwala uzyskać zanikające oscylacje całkowitego zagęszczenia wokół pewnej wartości równowagowej. Kiedy całkowite zagęszczenie populacji zbliża się do wartości równowagowej, także jej struktura wieku osiąga swą stabilną postać.

6.2. Modele z ciągłym czasem

Niech podobnie jak w poprzednim podrozdziale produkcja potomstwa i przeżywalność osobników w populacji zależy od ich wieku. Przyjmijmy jednak, że nie można osobników pogrupować w wyraźne klasy wieku lub stadia rozwojowe, tak aby w obrębie klasy czy stadium obie te cechy były stałe. Załóżmy więc, że produkcja potomstwa i przeżywalność zmieniają się z wiekiem w sposób ciągły. Nawet najmniejsza zmiana wieku osobnika powoduje zmianę w produkcji potomstwa i przeżywalności.

Przy takich założeniach wygodniej jest operować nie zagęszczeniem populacji, lecz funkcją gęstości η , która zależy od czasu t i wieku τ

$$\eta = \eta(\tau, t) \quad (6.15)$$

Intuicyjnie uchwytana interpretacja funkcji η jest trudna. Dopiero wyrażenie

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \eta(\tau, t) d\tau \quad (6.16)$$

jest równe całkowitemu zagęszczeniu osobników o wieku nie mniejszym niż τ_1 i nie większym niż τ_2 obecnych w populacji w chwili t . Natomiast całkowite zagęszczenie $N(t)$ w chwili t jest równe

$$N(t) = \int_0^{\infty} \eta(\tau, t) d\tau \quad (6.17)$$

W modelu z czasem dyskretnym temu całkowaniu odpowiada sumowanie zagęszczeń we wszystkich klasach wieku. Równania (6.16) i (6.17) tłumaczą chyba, dlaczego $\eta(\tau, t)$ nazywa się funkcją gęstości.

Czas płynie. Upływ czasu powoduje także zmiany wieku osobników. Funkcja $\eta(\tau, t)$ z upływem czasu zmienia się więc z dwóch powodów, ponieważ upływa czas rzeczywisty i narasta wiek osobników. W matematyce istnieje specjalny aparat do wyodrębnienia zmian funkcji wielu zmiennych zachodzących z powodu zmian poszczególnych zmiennych niezależnych. Jest to tzw. obliczanie pochodnych cząstkowych. Symbolem $\partial\eta/\partial t$ oznacza się tę część szybkości zmian funkcji η , która jest związana ze zmianami czasu rzeczywistego, natomiast przez $\partial\eta/\partial\tau$ szybkość zmian związaną tylko z wiekiem. Praktycznie powyższe pochodne cząstkowe oblicza się różniczkując funkcję $\eta(\tau, t)$ po t lub τ , traktując drugą zmienną jako stałą.

Jak widać, w krótkim odcinku czasu ∂t funkcja gęstości zmienia się z szybkością $\partial\eta/\partial t$ tylko z powodu upływu czasu. Powyższej zmianie czasu odpowiada zmiana wieku o $\partial\tau$ i związana z tą ostatnią szybkość zmian funkcji gęstości $\partial\eta/\partial\tau$. Jeśli dodamy te dwie pochodne, to dostaniemy całkowitą szybkość zmian funkcji gęstości wynikającą zarówno ze zmian czasu, jak i z odpowiadających im zmian wieku. Zauważmy jednakże, że zmiany w czasie zostaną jakby „zrekompensowane” przez zmiany z wiekiem. W dalszym ciągu dysponować będziemy tą samą wartością funkcji gęstości tylko w trochę późniejszej chwili czasu i dla osobników trochę starszych. Mamy więc

$$\frac{\partial\eta(\tau, t)}{\partial t} + \frac{\partial\eta(\tau, t)}{\partial\tau} = 0 \quad (6.18)$$

W istocie równanie (6.18) zawiera w sobie dwa założenia, o których nie wspomiano wcześniej. Po pierwsze przyjmujemy, że czas i wiek mierzone są w tych samych jednostkach. W ogólności nie musi tak być i żeby to uwzględnić, należy w równaniu (6.18) pomnożyć pochodną $\partial\eta/\partial\tau$ przez stałą κ , która wyrównałaby dysproporcje pomiędzy tymi dwiema skalami czasu. Po drugie równanie (6.18) jest prawdziwe tylko wtedy, gdy w okresie ∂t nie ma żadnych ubytków zagęszczenia np. w związku ze śmiertelnością. Jeśli osobniki o wieku τ mają w chwili t śmiertelność $d(\tau, t)$ to, uwzględniając także różnice w upływie wieku i czasu, równanie (6.18) należy przepisać w formie

$$\frac{\partial\eta(\tau, t)}{\partial t} + \kappa \frac{\partial\eta(\tau, t)}{\partial\tau} = -d(\tau, t) \eta(\tau, t) \quad (6.19)$$

Równanie (6.19) jest przetłumaczeniem na język matematyki stwierdzenia, że jedyna zmiana funkcji gęstości w bardzo małym odcinku czasu związana jest ze śmiertelnością, która zmniejsza (stąd znak minus po prawej stronie równania) wartość funkcji gęstości. Ponieważ śmiertelność $d(\tau, t)$ ma wymiar 1/czas, to trzeba było pomnożyć ją przez funkcję gęstości, aby miana po prawej i lewej stronie równania (6.19) były jednakowe.

Żeby można było rozwiązać równanie (6.19), potrzebna jest znajomość warunków początkowych, czyli funkcji gęstości w chwili początkowej $\eta(\tau, 0)$. W modelu z czasem dyskretnym odpowiednikiem tego jest znajomość rozkładu początkowych zagęszczeń w klasach wieku. Ponadto trzeba znać tzw. warunki brzegowe. Biologicznie oznaczają one opis matematyczny sposobu wprowadzania do popu-

lacji osobników nowo narodzonych. Symbol $\eta(0, t)$ oznacza wartość funkcji gęstości w chwili t odpowiadającą nowo narodzonym, najmłodszym osobnikom. Można wtedy napisać

$$\eta(0, t) = \int_0^{\infty} b(\tau, t) \eta(\tau, t) d\tau \quad (6.20)$$

gdzie $b(\tau, t)$ jest miarą szybkości produkcji w chwili t potomstwa przez osobniki o wieku τ . Całkowanie od zera do nieskończoności daje to, że $\eta(0, t)$ jest miarą produkcji potomstwa przez całą populację. Równanie (6.20) jest właśnie zapisem warunków brzegowych dla równania (6.20).

Równanie (6.19) łącznie z warunkami brzegowymi (6.20) i warunkami początkowymi $\eta(\tau, 0)$ jest modelem pojedynczej populacji uwzględniającym zależność śmiertelności i rozrodczości od wieku i stanowi ciągły odpowiednik dyskretnego, macierzowego modelu Lesliego. Model omawiany w tym rozdziale został zaproponowany przez von Foerstera (1959) i niezależnie przez Hoya'a (1963) a bardzo piękną, ogólną postać uzyskał w pracy Streifera (1974). Tutaj przedstawiony został tylko jego ogólny zarys. Dobierając odpowiednie funkcje $d(\tau, t)$ i $b(\tau, t)$ można uzyskać ogromną różnorodność modeli, w tym także odpowiedniki wcześniej omawianych modeli pojedynczych populacji używających ciągłego czasu.

7. Różnicowe modele pojedynczych populacji

Z dyskretnym krokiem czasowym zetknęliśmy się już w poprzednim rozdziale. Było to, choć niezbyt wtedy podkreślane, ogromne odstępstwo od jednego z najbardziej podstawowych założeń równania logistycznego. W rozdziale 6.1 nie interesowały nas skutki odrzucenia założenia o ciągłości upływu czasu. Pochłonięci byliśmy możliwościami wprowadzenia do modelu zależnej od wieku osobników produkcji potomstwa i przeżywalności. Nie mogliśmy nawet odczuć całego smaku modeli różnicowych, gdyż praktycznie nie wyszliśmy poza opis wzrostu eksponencjalnego, a dopiero pewne komplikacje modeli z dyskretnym czasem ujawniają ich zaskakujące tajemnice. Ten rozdział poświęcony zostanie całkowicie analizie świata z nieciągłym upływem czasu.

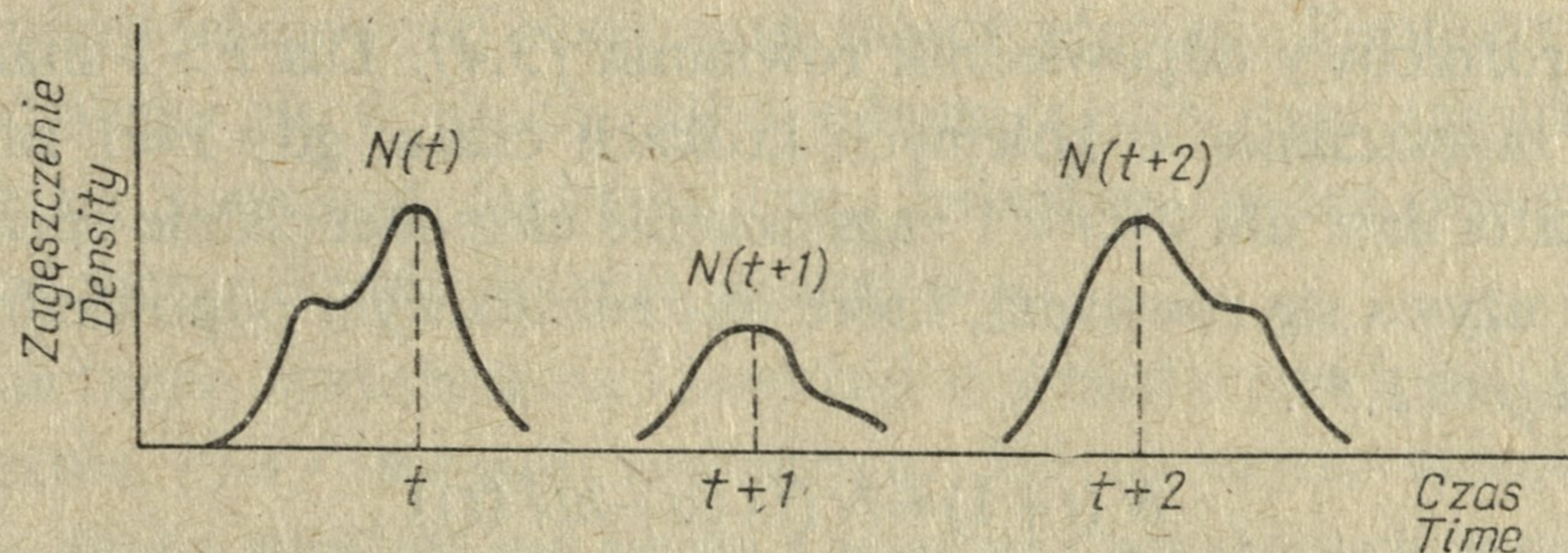
Generalnie rzecz ujmując konieczność użycia nieciągłej skali czasu może być spowodowana dwiema przyczynami. Procesy mogą przebiegać w czasie w sposób ciągły, ale obserwator interesuje się układem tylko co pewien czas, albo procesy są z natury rzeczy nieciągłe. W biologii mamy wiele przykładów tej drugiej sytuacji.

Wyobraźmy sobie mianowicie następujące okoliczności. Obserwujemy populację z nie zachodzącymi pokoleniami. W celu ustalenia uwagi niech pokolenie trwa jeden sezon. Na początku sezonu samice, które przezimowały, składają jaja, a z nich rozwijają się osobniki dorosłe. Początkowo w miarę upływu czasu zagęszczenie w populacji rośnie. Pod koniec sezonu zagęszczenie spada, część osobników zimuje. Z ich potomstwa w następnym roku rozwija się kolejne pokolenie. Schematycznie

tę sytuację można przedstawić tak, jak na rys. 12. Interesują nas mechanizmy, które rządzą zmianami zagęszczenia z sezonu na sezon.

Wydaje się, że w naszej szerokości geograficznej, gdzie obserwuje się wyraźną okresowość w warunkach meteorologicznych, z sytuacją taką jak wyżej mamy do czynienia najczęściej. Dobrym przykładem są liczne gatunki owadów lub jednorocznych roślin. Jeśli skalę czasu rozciągnąć lub zageścić, to znacznie więcej innych przypadków będzie można opisać za pomocą powyższego schematu.

Przyjmijmy dalej, że w poszczególnych sezonach interesują nas pewne wybrane zagęszczenia i te zagęszczenia w pełni charakteryzują to, co się dzieje w sezonach i pomiędzy nimi. Mogą to być np. zagęszczenia w szczycie, tak jak to zostało zaznaczone na rys. 12. Oznaczmy te zagęszczenia przez $N(t)$, gdzie t jest tym razem kolejnym numerem sezonu. W dalszej części tego rozdziału będziemy także mówić, że t numeruje kroki czasowe.



Rys. 12. Zmiany zagęszczenia w trzech sezonach w populacji z nie zachodzącymi pokoleniami. Zaznaczono przykłady zagęszczeń (w tym przypadku są to zagęszczenia maksymalne w sezonie), których zmiany mogą być opisywane przez różnicowe modele pojedynczych populacji

Changes in density of populations with non-overlapping generations during three seasons. Given are examples of density (in this case maximum ones during a season) the changes of which can be described by difference models of single populations

Podobnie jak wcześniej znamy zagęszczenie $N(t)$ w kroku t , a chcemy znać zagęszczenie $N(t+1)$ w następnym kroku czasowym. Interesuje nas przejście

$$N(t) \rightarrow N(t+1) \quad (7.1)$$

Zagadnienie jest więc następujące. Chcemy skonstruować model dynamiki zagęszczenia pojedynczej populacji, czyli przepis, jak z zagęszczenia $N(t)$ policzyć zagęszczenie $N(t+1)$. Słowo model może oznaczać bardzo wiele różnych sposobów opisu. Nas interesuje w gruncie rzeczy tylko jeden. Szukamy bowiem funkcji F , która pozwoli przewidzieć zagęszczenie w kolejnych krokach czasowych.

$$N(t+1) = F(N(t)) \quad (7.2)$$

Równanie (7.2) jest ogólną postacią różnicowego modelu dynamiki pojedynczej populacji. Matematycy równania takie jak (7.2) nazywają równaniami różnicowymi w odróżnieniu od równań różniczkowych, jakimi były modele przedstawione w rozdz. 2 i 3 (np. równanie logistyczne (2.5)).

Zwróćmy uwagę na to, jak inną mamy teraz sytuację. W równaniu logistycznym i równaniach jemu podobnych mieliśmy sytuację jak gdyby „idealną” — maksy-

malnie zachodzące na siebie pokolenia, w każdym, nawet najkrótszym odcinku czasu ktoś się rodzi lub ktoś umiera, a cały proces rozciąga się nieskończenie w czasie. Równania różnicowe są natomiast przykładem ustępstw na rzecz większego realizmu opisu. Rezygnujemy z pozornej „głębi” modelu, nie chcemy opisać wszystkiego. Wybieramy pewne charakterystyczne zagęszczenia w kolejnych krokach czasowych i staramy się znaleźć związek między nimi.

I znów jak poprzednio nie jesteśmy w stanie do końca uzasadnić względami biologicznymi żadnej z konkretnych postaci równania (7.2), w sposób, który w pełni by nas przekonywał. Ponieważ jednak równania różnicowe znalazły zastosowanie w biologii populacyjnej dopiero niedawno, zadowala nas, jeśli znajdziemy tylko różnicowe odpowiedniki od dawna istniejących modeli różniczkowych.

Jeśli funkcja F sprowadza się do pomnożenia przez stałą r

$$N(t+1) = r N(t) \quad (7.3)$$

to dostajemy różnicowy odpowiednik równania (3.4). Dla $r > 1$ mamy eksponencjalny wzrost zagęszczenia w kolejnych krokach czasu, gdy $r = 1$ zagęszczenie się nie zmienia, natomiast dla $0 < r < 1$ zagęszczenie eksponencjalnie spada.

Najczęściej używa się równania, które jest różnicowym odpowiednikiem równania logistycznego (2.5).

$$N(t+1) = N(t) (a - bN(t)) \quad (7.4)$$

gdzie a i b są dodatnimi stałymi. Równanie (7.4) ma jedną brzydką właściwość, której nie posiada różniczkowa wersja równania logistycznego. Mianowicie dla dużych wartości $N(t)$, takich że $bN(t) > a$ mamy $N(t+1) < 0$. Biologicznie oznacza to, że w odcinku czasu, w którym zagęszczenie po raz pierwszy stało się mniejsze od zera, populacja wymarła.

Takich właściwości nie posiada równanie o postaci następującej

$$N(t+1) = N(t) e^{r(1 - N(t)/K)} \quad (7.5)$$

Jest to model z bardzo ostrą regulacją przy dużych wartościach $N(t)$. Wtedy bowiem wykładnik przyjmuje dużą ujemną wartość, funkcja eksponencjalna staje się bardzo mała, ale cały czas dodatnia, w efekcie daje to ogromny spadek zagęszczenia w kroku $t+1$.

Podobne właściwości ma model

$$N(t+1) = \gamma N(t) (1 + \alpha N(t))^{-\beta} \quad (7.6)$$

gdzie α , β i γ są dodatnimi stałymi. Ponieważ $N(t)$ występuje w wyrażeniu, które podnoszone jest do ujemnej potęgi, to gdy $N(t)$ jest duże, dostajemy mały współczynnik, przez który należy pomnożyć $N(t)$, aby otrzymać $N(t+1)$.

Na koniec warto jeszcze przytoczyć model, który nie może być zapisany w postaci jednego równania

$$N(t+1) = \begin{cases} \varphi N(t)^{1-b} & \text{dla } N(t) > C \\ \varphi N(t) & \text{dla } N(t) \leq C \end{cases} \quad (7.7)$$

gdzie b , φ i C są dodatnimi stałymi.

Powyższe równania nie wyczerpują listy wszystkich równań różnicowych używanych do opisu dynamiki populacji, jakie spotyka się w literaturze ekologicznej. Zestawienie tych i paru innych jeszcze równań można znaleźć u *Maya i Ostera* (1976).

Modele tego typu wzbudziły wielkie zainteresowanie. Były i są obiektem badań matematyków, którzy nie do końca jednak zapomnieli o ich biologicznych interpretacjach (np. *Li i Yorke* 1975, *Smale i Williams* 1976 lub *Sarkovskij* 1983). Robert May, który nazwał te równania bardzo prostymi modelami zachowującymi się jednak w bardzo skomplikowany sposób, zrobił chyba najwięcej, żeby przystępnie i wyczerpująco przedstawić ekologom ich właściwości, wzbudzając tym samym dyskusję nad ich ekologicznymi konsekwencjami. Jedną z jego prac (*May* 1976), moim zdaniem najlepszą spośród innych dotyczących tych zagadnień, posłużyła do napisania dalszej części tego rozdziału.

Przeanalizujemy właściwości rozwiązań takich równań. Rezultaty okażą się zaskakujące. Zajmiemy się w istocie tylko jednym z nich, tym najbliższym sercu — różnicową wersją równania logistycznego. Jednakże ogólne właściwości innych równań są podobne, różnice dotyczą szczegółów.

W celu znacznego uproszczenia rozważań matematycznych dokonamy w wyjściowym równaniu (7.4) zamiany zmiennych. Jest to często stosowana sztuczka matematyczna, która zupełnie nie zmienia wymowy uzyskanych wyników. Związek bowiem pomiędzy równaniem przed i po zamianie zmiennych pozostaje wzajemnie jednoznaczny. Wprowadzimy nową zmienną $X(t)$ zdefiniowaną przez następujące równanie

$$X(t) = \frac{b}{a} N(t) \quad (7.8)$$

lub po przekształceniu

$$N(t) = \frac{a}{b} X(t) \quad (7.9)$$

Widać, że jest to bardzo prosta zamiana zmiennych. Polega ona tylko na liniowej zamianie skali, co odpowiada zmianie jednostek, w których mierzymy zagęszczenie na większe lub mniejsze. Takiej zamiany zmiennych dokonujemy dla każdego kroku czasowego, a więc także i dla kroku $t+1$.

Podstawiając z kolei (7.9) na miejsce $N(t)$ i podobne wyrażenie zamiast $N(t+1)$ w równaniu (7.4) otrzymujemy

$$\frac{a}{b} X(t+1) = \frac{a}{b} X(t) a - b \left(\frac{a}{b} X(t) \right)^2 \quad (7.10)$$

Po podzieleniu obu stron tego równania przez wspólny czynnik a/b i wyłączeniu a przed nawias dostajemy ostatecznie

$$X(t+1) = aX(t)(1 - X(t)) \quad (7.11)$$

Jest to ta wersja różnicowego odpowiednika równania logistycznego w nowych zmiennych, z którą będziemy dalej pracować. Dzięki zamianie zmiennych równanie (7.4) doprowadzone zostało do postaci, w której występuje tylko jeden parametr a . Od wartości tego parametru, jak można przypuszczać, zależy zachowanie rozwiązań równania (7.11).

Zanim jednak przejdziemy dalej, trzeba zdać sobie sprawę z pewnych ograniczeń. Ponieważ $a > 0$, to, jeżeli w pewnej chwili zdarzy się, że $X(t) > 1$, wystarczy spojrzeć na równanie (7.11), aby stwierdzić, że w następnej chwili mamy już $X(t+1) < 0$ i dalej zagęszczenie jest już zawsze ujemne i dąży do $-\infty$. Z kolei największą wartość prawa strona równania (7.11) osiąga dla $X(t) = 1/2$. Ta największa wartość równa $a/4$ jest oczywiście największą możliwą wartością X -ów przy danym a . Ponieważ, jak przed chwilą wykazaliśmy, musi być spełniony warunek $X(t) < 1$, to także $a/4 < 1$, co od razu daje, że $a < 4$. Jeśli natomiast $a \leq 1$ to zagęszczenie w kolejnych krokach czasowych zmierzać będzie do zera. Ostetecznie te wartości parametru a , które dają interesujące biologicznie wyniki, zawierają się w przedziale

$$1 < a < 4 \quad (7.12)$$

Dla $a \leq 1$ populacja opisywana równaniem (7.11) wymiera asymptotycznie, dla $a \geq 4$ osiąga zerowe zagęszczenie, natomiast dla a z przedziału (7.12) trwa zmieniając w czasie swoje zagęszczenie. Przeanalizujemy dalej rodzaje tych zmian.

Warto się w tym miejscu zastanowić, czy dla równań różnicowych istnieją odpowiedniki punktów osobliwych lub punktów równowagi, o których była mowa przy okazji różniczkowych wersji modeli pojedynczych populacji. Z definicji w punkcie osobliwym zagęszczenie się nie zmienia. Wtedy w celu wyrażenia tego faktu używaliśmy równania

$$\left. \frac{dN}{dt} \right|_{N=N^*} = 0 \quad (7.13)$$

gdzie N^* jest zagęszczeniem w punkcie osobliwym.

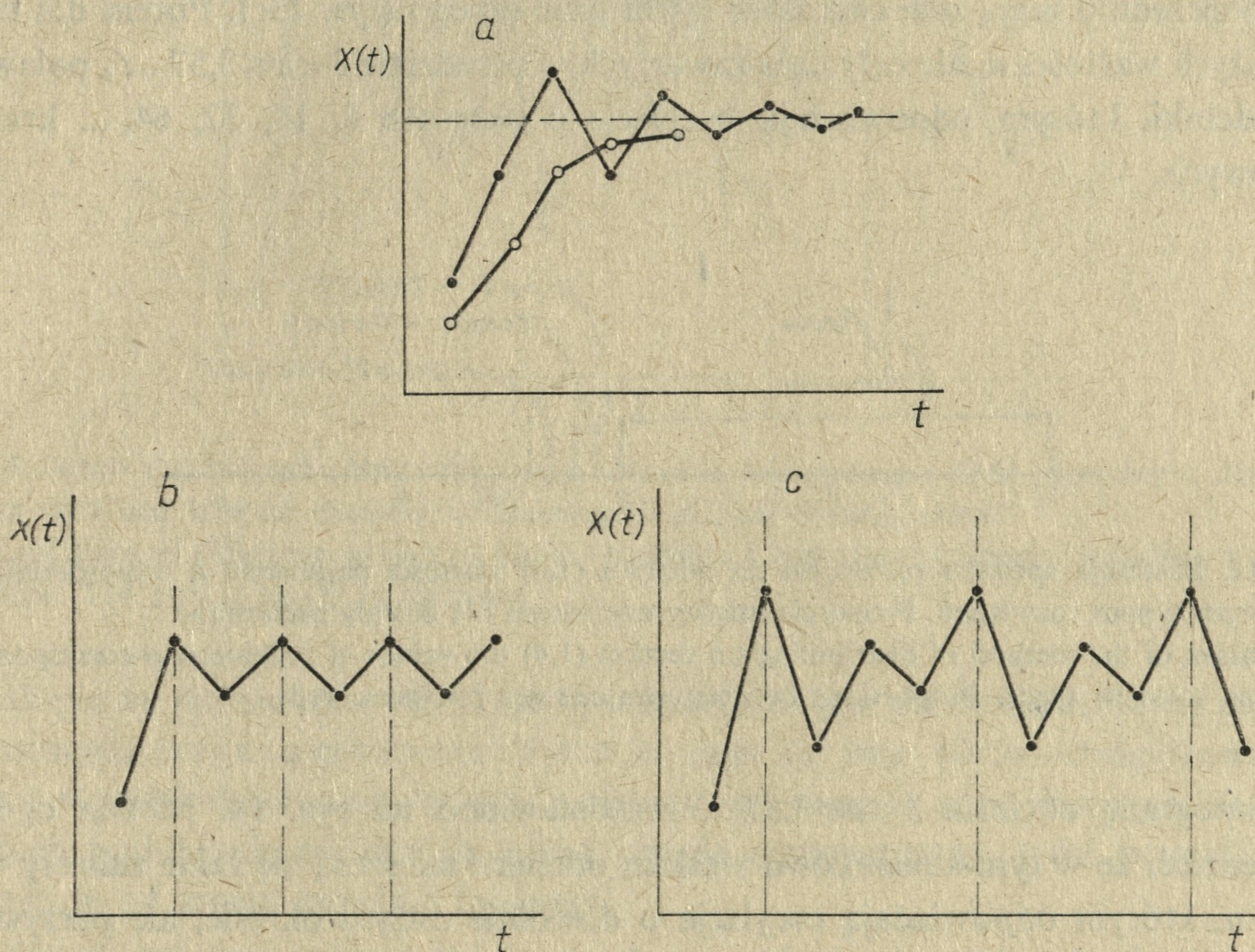
Teraz, gdy przebywamy w świecie opisywanym równaniami różnicowymi, nie możemy używać symbolu pochodnej, możemy natomiast skorzystać wprost z definicji punktu osobliwego. To że zagęszczenie nie zmienia się, jeśli osiągnęło wartość odpowiadającą punktowi osobliwemu, można teraz przedstawić w postaci równania

$$N^* = F(N^*) \quad (7.14)$$

gdzie F jest funkcją, którą wykorzystaliśmy zapisując ogólną postać różnicowego modelu pojedynczej populacji w postaci równania (7.2).

Trzeba jeszcze przypomnieć, że punkt osobliwy może być punktem stabilnym lub niestabilnym (patrz np. Uchmański 1983). Jeśli zachodzi pierwszy przypadek i zagęszczenie w chwili początkowej przyjmuje wartość z pobliża punktu osobliwego, to w kolejnych krokach czasowych będzie się do niego zbliżać. W drugim przypadku zagęszczenie będzie się oddalać od wartości odpowiadającej punktowi osobliwemu.

Jak pamiętamy poprzez zamianę zmiennych można różnicową wersję równania logistycznego sprowadzić do postaci (7.11), w której występuje tylko jeden parametr a . Okazuje się, że dla $1 < a \leq 3$, równanie (7.11) ma jeden punkt osobliwy i jest to punkt stabilny. Oznacza to, iż w kolejnych krokach czasowych zagęszczenie może albo asymptotycznie zmierzać do zagęszczenia równowagowego, albo wykazywać zanikające oscylacje wokół tej ostatniej wartości (rys. 13a).



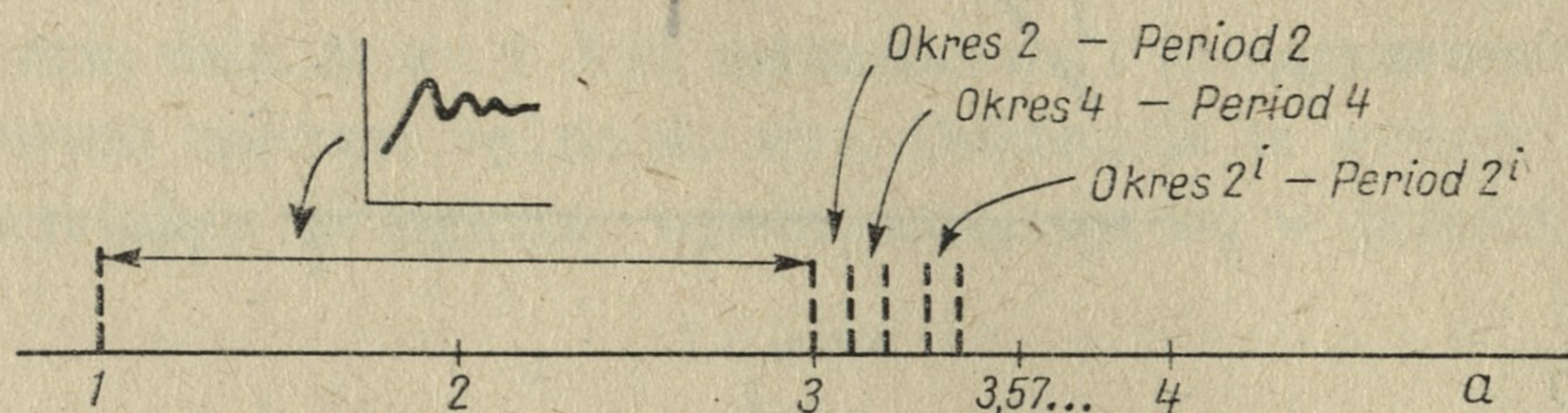
Rys. 13. Wybrane rozwiązania różnicowej wersji równania logistycznego: a — rozwiązanie monotonicznie zbiegające do punktu równowagi oraz zanikające oscylacje wokół niego, b — oscylacje typu cykl graniczny o okresie równym dwóm krokom czasowym, c — oscylacje typu cykl graniczny o okresie równym czterem krokom czasowym. W częściach b i c zaznaczono długości okresów
 Chosen solutions of difference version of logistic equation: a — monotone solution converging at equilibrium point and the converging oscillations around it, b — oscillations of limit cycle type of a period equalling two time steps, c — oscillations of limit cycle type of a period equalling four time steps. The lengths of periods are indicated in parts b and c

Co się natomiast dzieje na odcinku $3 < a < 4$? Niektórzy mówią, że dla takich wartości a wśród rozwiązań równania (7.11) króluje chaos. Cóż oznacza jednak to słowo w tym przypadku warto prześledzić analizując dokładnie rozwiązania równania (7.11) dla $3 < a < 4$.

Na początek zatrzymajmy się na odcinku $3 < a \leq 3,57 \dots$. Prawą granicę tego odcinka stanowi pewna liczba niewymierna, której trzy pierwsze cyfry rozwinięcia dziesiętnego zostały przedstawione. Pamiętamy, że dla $1 < a \leq 3$ istnieje jeden stabilny punkt osobliwy. W momencie, gdy a przekracza 3 dotychczasowy stabilny punkt osobliwy staje się niestabilny, zamiast niego pojawiają się oscylacje o okresie równym dwóm krokom czasowym (rys. 13b). Oscylacje te mają charakter stabilnego cyklu

granicznego. Niezależnie od początkowych wartości zagęszczenia po odpowiednio długim czasie będzie ono oscylować z okresem 2.

Oscylacjom o okresie 2 odpowiada pewien mały odcinek wartości a zawarty w odcinku $3 < a \leq 3,57 \dots$ i przyciśnięty do lewej granicy tego ostatniego. Tuż za odcinkiem z wartościami a , które dają oscylacje o okresie 2, z jego prawej strony znajduje się inny mały odcinek wartości a , którym odpowiadają oscylacje o okresie 4. Jak poprzednio mają one charakter cyklu granicznego (rys. 13c). Potem dla coraz większych wartości a , ale cały czas zawartych w przedziale $3 < a \leq 3,57 \dots$, pojawiają się odcinki, którym odpowiadają oscylacje o okresach 8, 16, 32, 64, ... kroków czasowych.



Rys. 14. Ilustracja sposobu rozłożenia na odcinku (1,4) wartości parametru a odpowiadających niektórym typom rozwiązań. Proporcje między odcinkami nie zostały zachowane
Illustration of the method of distributing on section (1,4) the values of parameter a corresponding to some solution types. Proportions between sections are not preserved

Topografię odcinka $3 < a \leq 3,57 \dots$ przedstawiono na rys. 14. Można ogólnie powiedzieć, że w tym stosunkowo wąskim odcinku mieszczą się takie zakresy wartości a , którym odpowiadają oscylacje o dowolnie dużym okresie, ale parzystym, czyli takim, który można wyrazić jako potęgę 2. Jeżeli okres oscylacji zagęszczenia oznaczmy przez Q , to w tym odcinku mieszczą się oscylacje, które mają okresy opisane równaniem

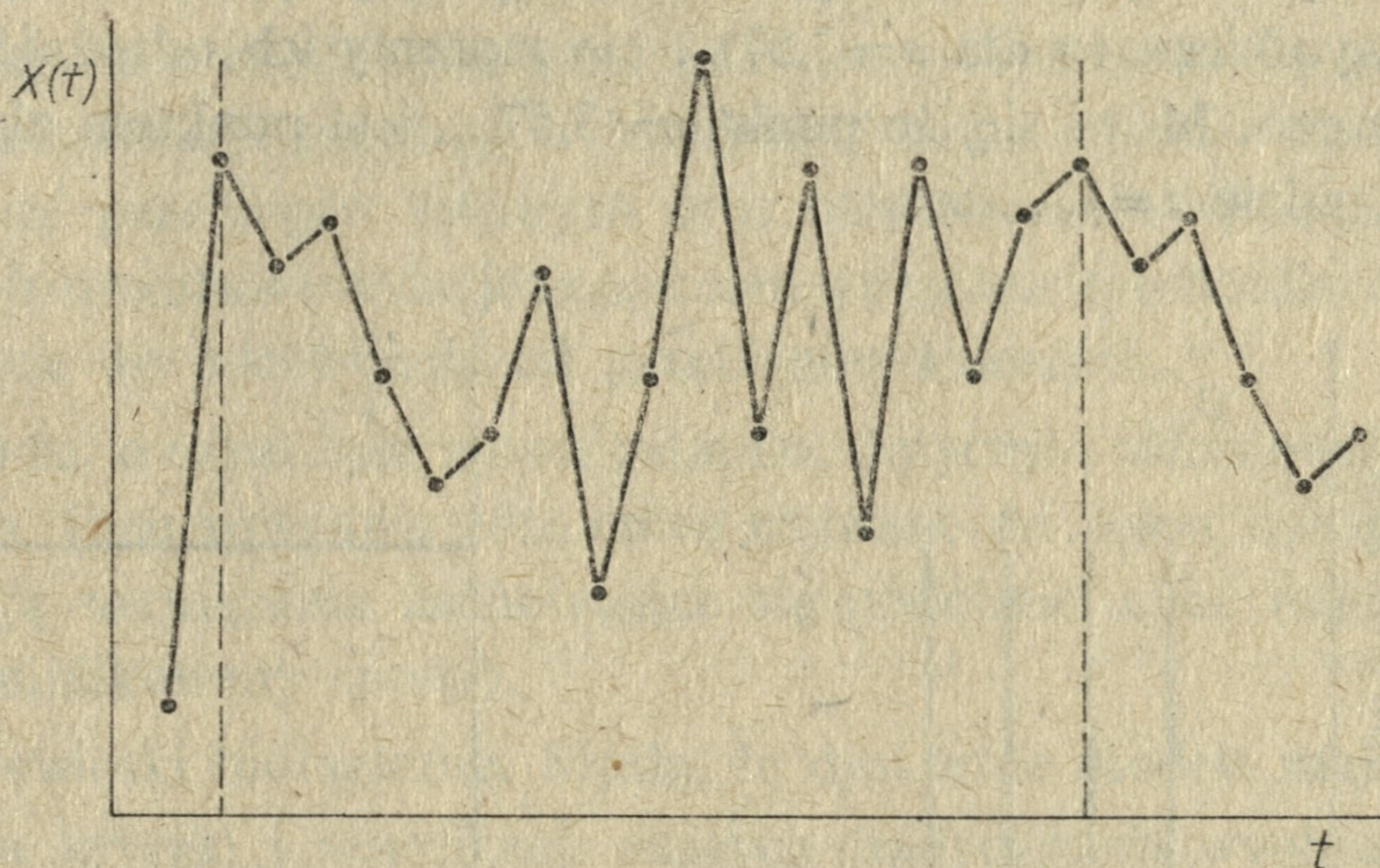
$$Q = 2^i \quad (7.15)$$

gdzie $i = 1, 2, 3, \dots$. Trzy kropki oznaczają, że mamy do dyspozycji nieskończoną liczbę oscylacji typu cyklu granicznego o parzystym okresie.

Powstaje pytanie, jak to jest możliwe, żeby nieskończenie wiele takich małych przedziałów zmieściło się w skończonym i „małym” odcinku $3 < a \leq 3,57 \dots$. Nie zapominajmy jednak o tym, że ten odcinek, chociaż ma skończoną długość, to mieści w sobie nieskończoną liczbę punktów; jest ich tyle, że nie możemy ich nawet policzyć. Z kolei długości odcinków odpowiadających oscylacjom o kolejnych okresach maleją w miarę wzrostu okresu.

Na rysunku 15 przedstawiono oscylacje o okresie 16 kroków czasowych. Niech równanie (7.11) opisuje zmiany zagęszczenia z sezonu na sezon, czyli są to oscylacje o okresie 16 lat. W ciągu tych szesnastu lat zagęszczenia mogą zmieniać się zupełnie dowolnie. Trzeba więc więcej niż szesnastu lat, żeby zobaczyć, że ta se-

kwencja szesnastu zagęszczeń zacznie się powtarzać. Im dłuższy okres, tym dłużej musi trwać takie oczekiwanie. Na przykład okres 2^{10} wymaga oczekiwania przez 1024 ($2^{10}=1024$) lat. A nie jest to najdłuższy okres, jaki możemy spotkać.



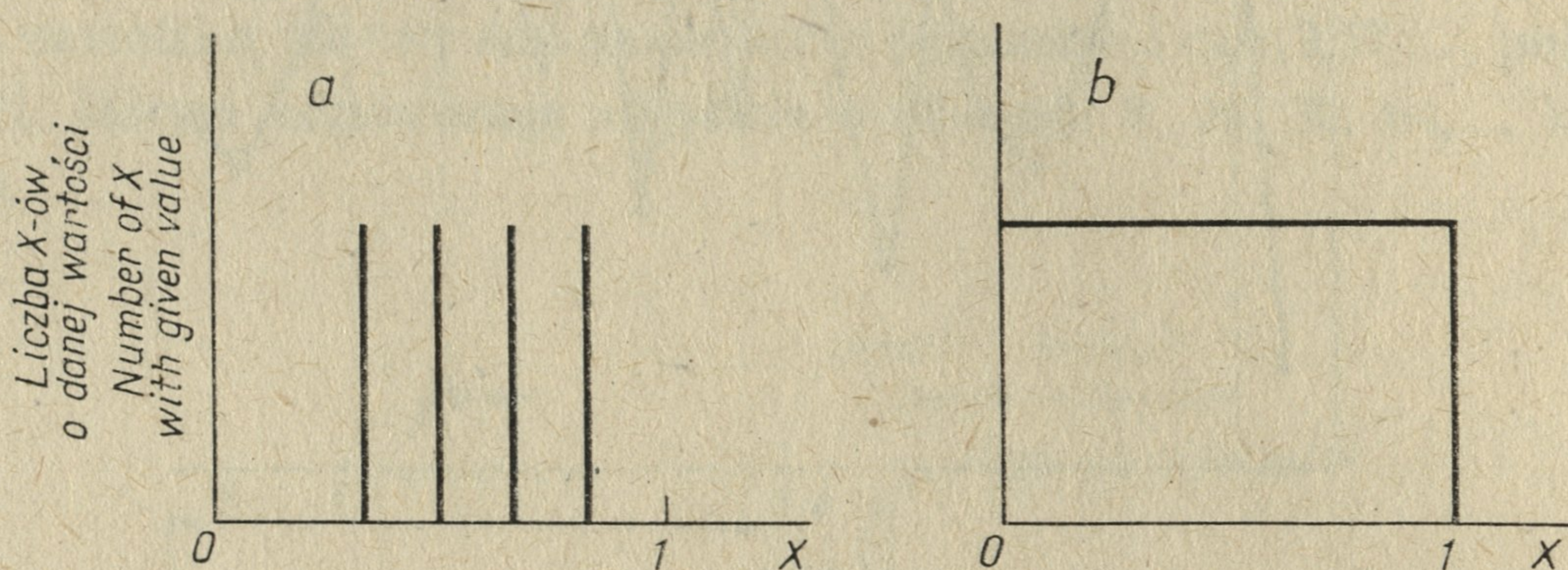
Rys. 15. Jedno z rozwiązań różnicowej wersji równania logistycznego. Cykl graniczny o okresie równym szesnastu krokom czasowym. Zaznaczono długość trwania okresu
One of solutions of difference version of logistic equation. Limit cycle of a period equalling sixteen time steps. The period length is indicated

Praktycznie dynamika o tak długich okresach nie jest do odróżnienia od zupełnie losowych zmian zagęszczenia. Sytuacja staje się więc nieco skomplikowana. Chociaż model jest deterministyczny, a zmiany zagęszczenia są w istocie nielosowe, to jednak praktycznie nie istnieją żadne metody matematyczne, które pozwoliłyby odróżnić je od zmian zupełnie losowych.

Załóżmy, że obserwujemy zmiany z roku na rok zagęszczenia populacji opisywane równaniem (7.11) z wartością a odpowiadającą oscylacjom o okresie 16 lat (my o tym nie wiemy). Żeby więc znać prawdę o badanym układzie, trzeba by czekać ponad 16 lat, gdyż dopiero wtedy zauważymy, że zagęszczenia zaczną się powtarzać. A przecież 16 lat to okres bardzo długi, jeśli chodzi o cykl badań ekologicznych. Wszelkie przypuszczenia i hipotezy dotyczące mechanizmów rządzących dynamiką zagęszczenia zbudowane na podstawie danych krótszych niż szesnastoletnie będą błędne, gdyż w odcinkach krótszych niż okres oscylacji nie ujawnia się cykliczna natura układu. Jest to bardzo przygnębiająca perspektywa.

Cóż się dzieje, gdy $a=3,57 \dots$ Jeśli dla mniejszych wartości a trzeba było czekać, czasami bardzo długo, aby zauważyć, że zagęszczenie zaczyna się powtarzać, to teraz choćbyśmy czekali nieskończenie długo, nigdy wartości zagęszczeń nie zaczną się powtarzać. Dla $a=3,57 \dots$ mamy bowiem cykl o nieskończenie długim okresie. Jest to rzeczywisty chaos. Nie ma bowiem żadnego sposobu odróżnienia takiego przebiegu zagęszczeń od zmian rzeczywiście losowych. Poprzednio trudno było odróżnić, teraz naprawdę nie można tego zrobić! Trzeba jednak pamiętać, że w prawdziwym procesie losowym wielokrotne powtarzanie tego samego procesu da za każdym razem trochę inną sekwencję zagęszczeń, mimo że warunki początkowe

będą w każdym przebiegu takie same. Wielokrotne powtarzanie procesu deterministycznego (takim zajmujemy się w tym rozdziale) z tymi samymi wartościami początkowymi prowadzi za każdym razem do tego samego przebiegu zmian zagęszczeń. Jednak jeśli tego nie wiemy, a obserwujemy jedynie zmiany zagęszczenia, które są jego wynikiem, to dla $a=3,57 \dots$ nie możemy ich odróżnić od przebiegu naprawdę losowego. Mówi się, że punkt $a=3,57 \dots$ jest punktem akumulacji cykli o okresach 2^i , gdzie $i=1, \dots, \infty$.



Rys. 16. Rozkład wartości funkcji $X(t)$ będącej rozwiązaniem różnicowej wersji równania logistycznego: a — gdy parametr a modelu leży w takim zakresie, że dostajemy cykl graniczny o okresie 4, b — gdy $a=3,57 \dots$, tzn. gdy znajdujemy się w punkcie akumulacji oscylacji o okresach 2^i , $i=1 \dots$

Distribution of value of function $X(t)$ being a solution of difference version of logistic equation: a — when parameter of a model is found in such a range that a limit cycle of a period 4 is obtained, b — when $a=3.57 \dots$, i.e., at the point of oscillation accumulation of periods 2^i , $i=1, \dots$

Cały ten skomplikowany obraz wydarzeń na odcinku $3 < a \leq 3,57 \dots$ można przedstawić w inny jeszcze sposób. Jeśli przypomnimy sobie, że w dyskretnym modelu zagęszczenie przyjmować może tylko dyskretne wartości i budować będziemy rozkłady zagęszczeń uzyskiwanych w kolejnych krokach czasowych, to np. cykl o okresie 4 da począwszy od pewnej chwili rozkład zagęszczenia przedstawiony na rys. 16a. Cały rozkład będzie skupiony w czterech punktach odpowiadających czterem wartościom zagęszczeń występujących w cyklu. Każde z czterech zagęszczeń pojawi się jednakowo często po wystarczająco długim czasie. Podobnie wyglądają rozkłady zagęszczeń dla cykli o dłuższych okresach, tylko liczba słupków jest większa. Obraz staje się zupełnie inny, jeśli $a=3,57 \dots$. Po czasie dostatecznie długim rozkład będzie równomierny w całym zakresie możliwych zagęszczeń (rys. 16b). Układ będzie przyjmował wszystkie zagęszczenia jednakowo często.

Do tej chwili zajmowaliśmy się odcinkiem $3 < a \leq 3,57 \dots$. Cóż natomiast się dzieje, jeżeli $3,57 \dots < a < 4$. Pamiętamy, że dla $3 < a \leq 3,57 \dots$ uzyskiwaliśmy oscylacje o okresach 2^i , gdzie $i=1, \dots$, wraz z punktem akumulacji tych oscylacji w $a=3,57 \dots$. Okazuje się, że odcinek $3,57 \dots < a < 4$ można podzielić na nieskończoną liczbę pododcinków, w każdym z nich będziemy mieli podobnie jak poprzednio rozłożone oscylacje o okresie $k2^i$, $i=0, 1, 2, \dots$ wraz z punktem akumulacji tych oscylacji. Indeks i numeruje cykle występujące w obrębie pododcinka, natomiast indeks k numeruje pododcinki w przedziale $3,57 \dots < a < 4$. Jest ich nieskończenie wiele,

gdyż $k=2, 3, 4, \dots \infty$ i są one rozłożone w bardzo skomplikowany sposób w odcinku $3,57 \dots < a < 4$. Zauważmy dodatkowo, że wszystkim rozwiązaniom uzyskiwanym dla wartości a pochodzących tym razem z odcinka $1 < a \leq 3,57 \dots$ można przypisać wartość $k=1$ a wartości i jak wyżej równe $0, 1, 2, \dots$.

Widać więc, że w krótkim odcinku $3,57 \dots < a < 4$ znajduje się nieskończenie wiele punktów akumulacji oscylacji, w których układ zachowuje się w sposób nie do odróżnienia od przebiegów losowych oraz nieskończenie wiele takich wartości a , które dają najrozmaitsze oscylacje zagęszczenia najczęściej o bardzo długich okresach, praktycznie nie do odróżnienia od przebiegów losowych.

Wszystko to, o czym była mowa ostatnio, dotyczyło różnicowej wersji równania logistycznego. Inne równania różnicowe używane do opisu dynamiki pojedynczej populacji dają rozwiązania zachowujące się podobnie, choć najczęściej w jeszcze bardziej skomplikowany sposób.

Pora na wnioski biologiczne. Myślę, że dyskretne modele mają fundamentalne znaczenie dla krytyki i weryfikacji naszych tradycyjnych wyobrażeń o porządku rzeczy w ekologii.

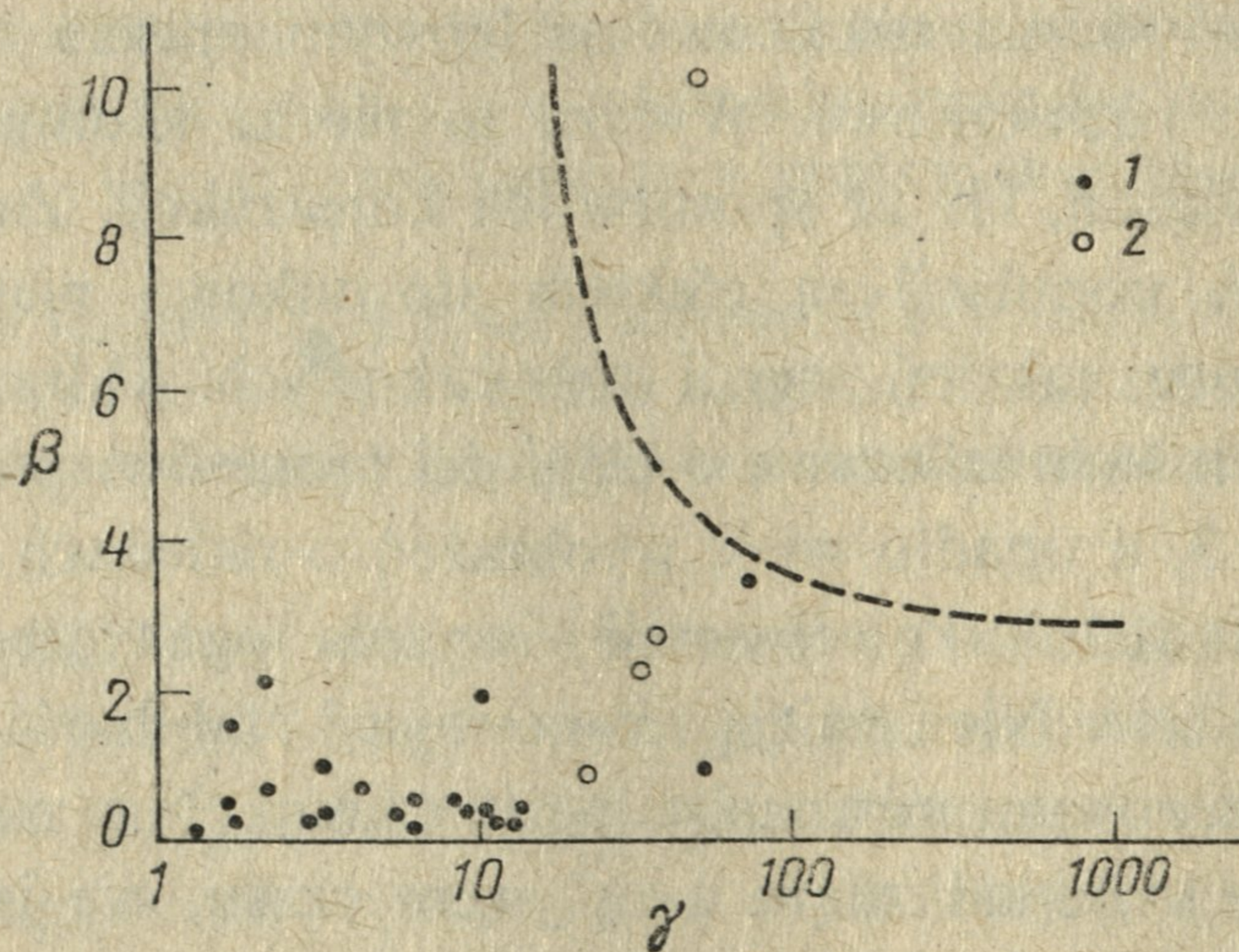
Jak się wydaje, równania różnicowe są lepszym opisem rzeczywistości ekologicznej niż równania różniczkowe. Wynika to nie ze skomplikowanego sposobu zachowania ich rozwiązań, ale ze sposobu ich konstrukcji. Założenia różnicowych modeli pojedynczych populacji są efektem stosunkowo niewielkich modyfikacji w stosunku do zbioru założeń wersji różniczkowych. Odrzucono raptem tylko jedno, trudne do spełnienia założenie o ciągłości procesów spośród założeń wymienionych w rozdziale 3, a upadło wiele wyobrażeń o układach ekologicznych, jakie zbudowane zostały na różniczkowej wersji równania logistycznego. Zniknęły prosty ład i harmonia w świecie. Nie istnieją równowaga i stabilność w tak prostym znaczeniu, jak w podstawowym równaniu logistycznym. Nie ma jednego położenia równowagi, do którego układ zdąża z upływem czasu, nie istnieje takie pojęcie, jak pojemność środowiska i wiele innych, do których przyzwyczyli nas różniczkowe modele dynamiki pojedynczej populacji.

Zamiast tego zagęszczenie zmienia się w taki sposób, że nie ma najczęściej metody odróżnienia tych zmian od przebiegów losowych. Oznacza to, że zmiany zagęszczenia nie wykazują żadnych prawidłowości, które lubimy. Pojawia się tzw. efekt motyla. Nazwa pochodzi od meteorologów, którzy zauważyli, że przy opisie stanu atmosfery równaniami różnicowymi można oczekiwać, iż machnięcie skrzydłem przez motyla na równiku może być odczute w naszych szerokościach geograficznych jak huragan, którego by jednak nie było, gdyby motyl nie pomachał skrzydłami. Podobnych efektów spodziewać się można w modelach populacyjnych. Jeśli jesteśmy w obszarze chaosu, a jak wiemy nietrudno tam trafić, to drobna zmiana warunków początkowych lub warunków środowiska (ta ostatnia odbije się na zmianie parametrów modelu) może prowadzić do ogromnych zmian zagęszczenia, zupełnie nieproporcjonalnych do wielkości przyczyny. Parametr a , który ma tak ogromny wpływ na zachowanie rozwiązań różnicowej wersji równania logistycznego, posiada dobrą interpretację biologiczną, jest wypadkową produkcji potomstwa

i śmiertelności. Bilans tych dwóch procesów może się zmieniać, a skutki takich wahań, jak widzimy, mogą być poważne.

Nie należy jednak załamywać rąk. Może sytuacja nie jest tak tragiczna. Może jest to tylko świadectwo tego, że nie w dynamice zagęszczenia populacji należy szukać prawidłowości.

Próbowano też szukać innego, nie tak drastycznego wyjścia z sytuacji. H a s s e l l i in. (1976) przebadali kilkadziesiąt populacji naturalnych i laboratoryjnych (głównie owadów) i starali się stwierdzić, czy leżą one w obszarze chaosu, czy też „porządnym” zachowań. Chaos w tym przypadku oznaczał rozwiązania cykliczne o dużych okresach, zaś „porządne” zachowania — jeden punkt stabilny lub oscylacje o krótkich okresach. Do obserwowanych zmian zagęszczenia dopasowywano równanie (7.6) z $\alpha=1$. Ma ono wtedy dwa parametry, więc obszary różnych zachowań układu będą pewnymi podzbiorami na płaszczyźnie, jeśli na osiach układu współrzędnych odłożymy wartości obu parametrów (rys. 17). Okazało się, że populacje laboratoryjne leżały wyraźnie bliżej chaosu lub też miały parametry z obszaru chaosu, podczas gdy populacje naturalne zachowywały się „porządnie”.



Rys. 17. Przestrzeń parametrów równania (7.6). Punkty odpowiadają wartościom parametrów, które można dopasować populacjom: 1 — naturalnym, 2 — laboratoryjnym. Linia przerywana jest granicą między „chaosem” (rozwiązania z bardzo dużymi lub nieskończonymi okresami) położonym w górnej części rysunku a obszarem „porządnym” zachowań rozwiązań równania (7.6) (rozwiązania monotonicznie zbiegające do położenia równowagi, zanikające oscylacje, cykle graniczne o okresie 2). Z Maya (1976) wg H a s s e l l i in. (1976), rys. uproszczony
Space of equation parameters (7.6). The points correspond to parameter values that fit populations: 1 — natural, 2 — laboratory. The broken line is the border between the “chaos” (solutions with very high or infinite periods) in top part of the figure and the area of “proper” behaviour of equation solution (7.6) (monotone solutions converging towards equilibrium, converging oscillations, limit cycles of a period 2). Acc. to May (1976) after H a s s e l l et al. (1976), simplified figure

Powyższy wynik analizy rzeczywistych populacji może brzmieć pocieszająco. Wygląda na to, że naturalne populacje zachowują ten obraz zmian zagęszczenia, do którego przyzwyczały nas równania różniczkowe. Populacje laboratoryjne zaś, jako układy znajdujące się w sytuacji nienaturalnej, zachowują się w sposób chaotyczny. Może tak jest w istocie. A może jest i tak, że naturalne populacje zachowują

wujące się chaotycznie umykają naszej uwadze. Chaos czyni je niezauważalnymi, giną zanim je zaobserwujemy.

Kot i Schaffer (1984) ostatnio nieco podważyli znaczenie wniosków Hassella i in. (1976). Dowiedli mianowicie, że zmienność warunków w sezonie, wprowadzona do dyskretnego modelu w postaci zmiennych w czasie parametrów modelu, może prowadzić do bardzo skomplikowanych rozwiązań równania, z chaotycznymi włącznie.

8. Stochastyczne modele pojedynczych populacji

Odrzućmy jeszcze jedno założenie z rozdziału 3. Niech losowe czynniki mają istotny wpływ na dynamikę populacji. Przyjmijmy, że ta losowość nie wynika z właściwości obserwatora, lecz jest rzeczywistą cechą układu. Dobrym przykładem jest populacja o małym zagęszczeniu. Wtedy, jeśli osobniki rozmnażają się płciowo, mogą mieć trudności ze znalezieniem partnera, a śmiertelność też może być czynnikiem działającym losowo. Innym przykładem jest populacja mikroorganizmów oglądana w sposób makroskopowy. W tym przypadku najczęściej nie jesteśmy w stanie powiedzieć, kiedy wybrany organizm się podzieli. Istnieje tylko pewna szansa podziału w danym odcinku czasu.

Założmy, że prawdopodobieństwo tego, iż osobnik w małym odcinku czasu Δt da jednego potomka, jest równe $\rho \Delta t$. Odcinek czasu Δt jest tak mały, że tylko jeden osobnik z całej populacji może się rozmnożyć. Prawdopodobieństwo zdarzenia, że w czasie Δt rozmnożą się dwa osobniki, jest zanedbywalnie małe. Jeśli populacja liczy N osobników, to prawdopodobieństwo tego, że w czasie Δt jeden z nich się rozmnoży i da jednego potomka wzrośnie N -krotnie i będzie równe $\rho N \Delta t$. Zauważmy, że te założenia dotyczą populacji hermafrodytów lub osobników rozmnażających się partenogenetycznie albo bezpłciowo. W przypadku rozdzielności N oznacza liczebność samic.

Oznaczmy przez $P_N(t + \Delta t)$ prawdopodobieństwo tego, że w chwili $t + \Delta t$ populacja będzie miała liczebność N . Jeśli ograniczymy się do założeń z poprzedniego akapitu, tzn. przyjmujemy, że osobniki mogą się tylko rodzić, a nie umierać, to do liczebności N w chwili $t + \Delta t$ mogą doprowadzić dwa zdarzenia: w chwili t populacja ma liczebność $N - 1$ i w czasie od t do $t + \Delta t$ urodził się jeden osobnik lub populacja w chwili czasu t miała liczebność N i w czasie od t do $t + \Delta t$ nikt nie przybył. Prawdopodobieństwa tych dwóch zdarzeń równają się odpowiednio $P_{N-1}(t) \rho (N-1) \Delta t$ i $P_N(t) (1 - \rho N \Delta t)$. Można więc napisać, że

$$P_N(t + \Delta t) = P_{N-1}(t) \rho (N-1) \Delta t + P_N(t) (1 - \rho N \Delta t) \quad (8.1)$$

Podzielmy obie strony równania (8.1) przez Δt i zrobmy parę prostych przekształceń, wtedy

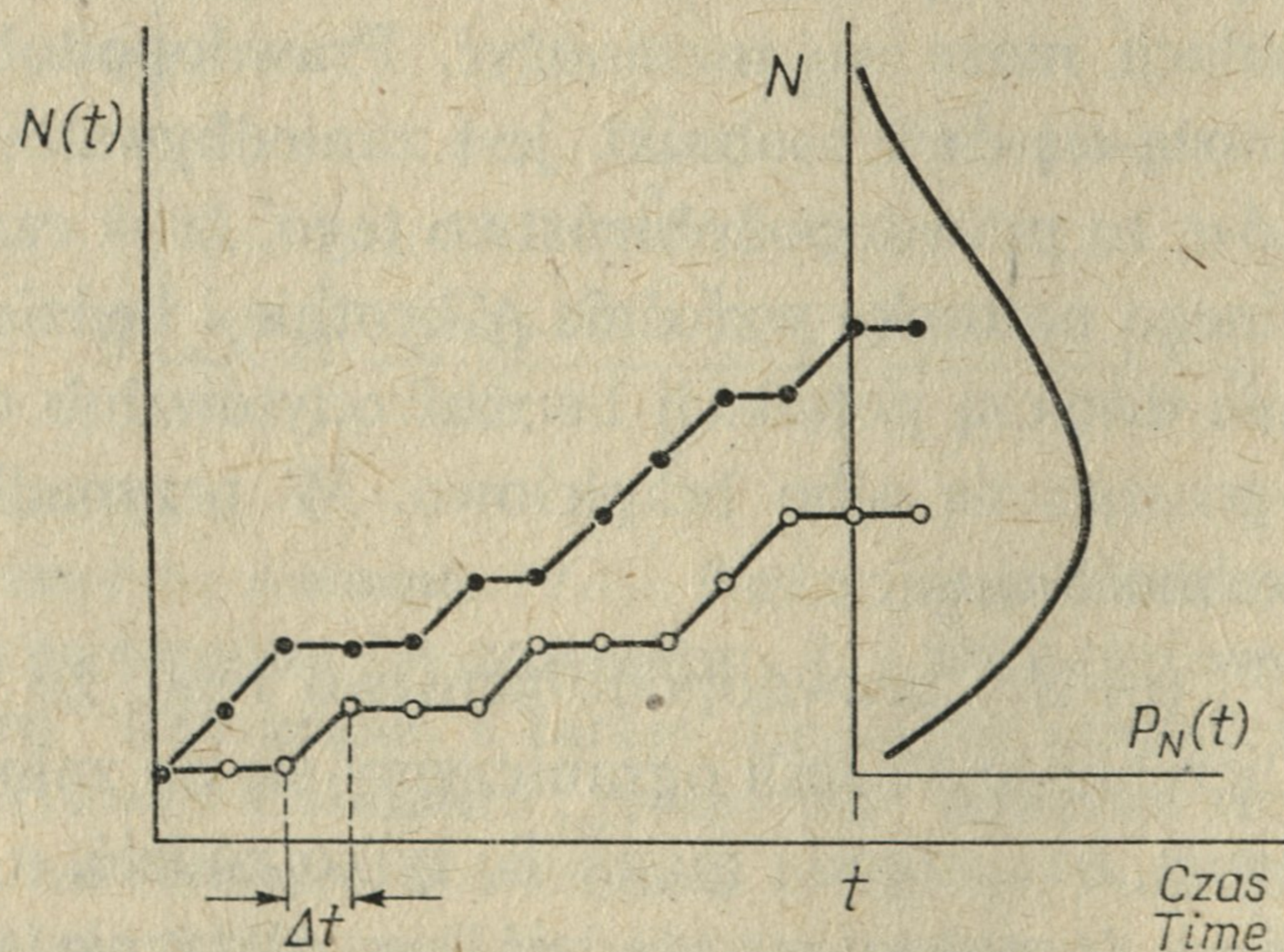
$$\frac{P_N(t + \Delta t) - P_N(t)}{\Delta t} = -\rho N P_N(t) + \rho (N-1) P_{N-1}(t) \quad (8.2)$$

Dokonajmy dalej przejścia granicznego $\Delta t \rightarrow 0$ (patrz rozdz. 2). Daje to następujące równanie różniczkowe

$$\frac{dP_N(t)}{dt} = -\rho N P_N(t) + \rho(N-1)P_{N-1}(t) \quad (8.3)$$

które, jeśli potrafimy je rozwiązać (jest to możliwe — Pielou 1977 — choć na ogół skomplikowane), powie nam, jakie wartości przyjmuje prawdopodobieństwo $P_N(t)$ w różnych chwilach. Zmieniając N w prawej stronie równania (8.3) dostajemy $P_N(t)$ w różnych chwilach dla różnych N .

Do tej pory interesowaliśmy się prawdopodobieństwem tego, że w pewnej chwili populacja będzie miała zadaną liczebność. Powstaje jednak pytanie, jakie liczebności przyjmuje populacja w kolejnych chwilach, jeśli w początkowej chwili t_0 miała liczebność N_0 . Proces zmian liczebności można odtworzyć postępując zgodnie z programem, którego pierwszy krok działania wygląda następująco. Wiemy już, że w chwili $t_0 + \Delta t$ z prawdopodobieństwem $\rho N_0 \Delta t$ liczebność będzie równa $N_0 + 1$ lub z prawdopodobieństwem $1 - \rho N_0 \Delta t$ pozostanie równa N_0 . Suma tych prawdopodobieństw jest oczywiście równa 1. Posługując się komputerem lub odpowiednimi tablicami liczb losowych wylosujemy więc liczbę z rozkładu równomiernego na odcinku $(0,1)$. Jeśli będzie ona większa niż $\rho N_0 \Delta t$ to przyjmujemy, że $N(t_0 + \Delta t) = N_0 + 1$, w przeciwnym przypadku $N(t_0 + \Delta t) = N_0$. Postępując tak krok za krokiem można odtworzyć liczebności w kolejnych chwilach $t_0 + 2\Delta t, t_0 + 3\Delta t, \dots$ (rys. 18).



Rys. 18. Ilustracja zmian liczebności populacji uzyskiwanych w procesie stochastycznym zwanym czystym procesem urodzin. Zaznaczono rozkład prawdopodobieństwa liczebności w chwili t , który można uzyskać wielokrotnie powtarzając powyższy proces. Ponieważ w tym procesie nie ma śmiertelności, to liczebność w kolejnym kroku czasowym nie może być mniejsza niż w poprzednim
Illustration of changes in population numbers obtained in the stochastic process, the so-called pure birth process. Indicated is the distribution of numbers probability at instant t , which can be obtained by multiple repetition of this process. As it does not include mortality the numbers in a successive time step can not be smaller than in the previous one

Jest to jednak realizacja procesu stochastycznego. Jeślibyśmy wielokrotnie powtarzali ten proces startując za każdym razem z N_0 w chwili t_0 , okazałoby się, że kolejne przebiegi różnią się między sobą. W tym miejscu wcześniejsze próby zna-

leżenia $P_N(t)$ nabierają znaczenia. Gdyby bowiem liczba powtórzeń była wystarczająco duża, to dla ustalonego t uzyskalibyśmy pewien rozkład liczebności, którego kształt byłby zgodny z rozkładem $P_N(t)$ dla różnych N przy ustalonym t , policzonym z równania (8.3).

Obserwując wielokrotną realizację powyższego procesu stochastycznego można zainteresować się, jaka jest średnia liczebność $\overline{N}(t)$ w chwili t . Okazuje się, że

$$\overline{N}(t) = N_0 e^{\rho(t-t_0)} \quad (8.4)$$

Wariancja rozkładu liczebności w chwili t także rośnie w sposób eksponencjalny z upływem czasu.

Do tego miejsca rozpatrywaliśmy tzw. czysty proces urodzin. Podobnie mają się rzeczy przy rozważaniu tzw. czystego procesu wymierania, kiedy nikt się nie rodzi, a jedynie osobniki mogą ginąć w sposób losowy. Załóżmy, że prawdopodobieństwo tego, że w okresie czasu Δt jeden osobnik z populacji N osobników zginie, równa się $\mu N \Delta t$. Bardzo łatwo jest ułożyć równanie analogiczne do (8.1) i po dokonaniu podobnych przekształceń uzyskać równanie dla $dP_N(t)/dt$ przypominające (8.3).

Zwróćmy uwagę, że teraz oprócz pytania o średnią liczebność (maleje ona eksponencjalnie z czasem) i wariancję rozkładu liczebności można się także pytać o prawdopodobieństwo tego, że posiadając na początku liczebność N_0 w chwili t populacja będzie miała liczebność równą zero. Jest to pytanie o prawdopodobieństwo wymarcia populacji w chwili t . Podobnie można się pytać o średni czas oczekiwania na wymarcie populacji.

W rzeczywistych populacjach oba te procesy — produkcja potomstwa i śmiertelność — występują łącznie. Jeśli więc założymy, że w odcinku czasu Δt może zajść tylko jedno z następujących zdarzeń: rodzi się jeden osobnik, ginie jeden osobnik lub nikt nie przybywa ani nie ubywa, to można napisać

$$P_N(t + \Delta t) = P_{N-1}(t) \rho(N-1) \Delta t + P_{N+1}(t) \mu(N+1) \Delta t + P_N(t) (1 - \rho N \Delta t - \mu N \Delta t) \quad (8.5)$$

Równanie to jest wyrazem faktu, że N osobników w populacji w chwili $t + \Delta t$ jest rezultatem tego, iż w chwili t było $N-1$ osobników w populacji i w czasie od t do $t + \Delta t$ przybył jeden lub w chwili t było $N+1$ osobników i w czasie od t do $t + \Delta t$ zginął jeden, lub w chwili t było N osobników, a w czasie od t do $t + \Delta t$ ani nikt nie przybył, ani nie ubył.

W podobny sposób, jak wcześniej, poszukuje się prawdopodobieństwa $P_N(t)$. Średnia liczebność jest opisana wzorem

$$\overline{N}(t) = N_0 e^{(\rho - \mu)(t-t_0)} \quad (8.6)$$

Także wariancja rozkładu liczebności zmienia się eksponencjalnie z czasem.

Natomiast przy założeniu, iż różnica $\rho - \mu$ jest mała, prawdopodobieństwo $P_0(t)$ tego, że w chwili t populacja będzie miała liczebność równą zero dane jest następującym równaniem

$$P_0(t) = \left(\frac{\rho t}{1 + \rho t} \right)^{N_0} \quad (8.7)$$

Ponieważ $\rho t/(1+\rho t) < 1$ to szanse wymarcia populacji maleją ze wzrostem liczebności początkowej. Jednak jak łatwo zauważyć

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P_0(t) = 1 \quad (8.8)$$

Inaczej mówiąc, jeżeli tylko szanse śmierci i urodzenia w jednostce czasu nieznacznie się różnią, to populacja podlegająca powyższemu procesowi po czasie odpowiednio długim musi wymrzeć (Pielou 1977).

Zauważmy, że do tej pory rozpatrywaliśmy zaledwie stochastyczną wersję równania opisującego eksponencjalne zmiany liczebności pojedynczej populacji, czyli stochastyczny odpowiednik deterministycznego równania (3.4). Wyrazem tego, oprócz podobieństwa ogólnego sposobu konstrukcji tych modeli (dodawanie lub odejmowanie w jednostce czasu stałej części) jest także to, iż średnie liczebności z procesu stochastycznego zmieniają się dokładnie tak jak liczebności w odpowiednich procesach deterministycznych (porównaj (8.4) i (8.6) z (3.5)).

Można zbudować stochastyczny odpowiednik logistycznego równania dynamiki populacji (Bartlett 1960, Pielou 1977). Załóżmy, że ρ i μ zależą od liczebności

$$\rho(N) = a_1 - b_1 N \quad (8.9)$$

oraz

$$\mu(N) = a_2 + b_2 N \quad (8.10)$$

gdzie a_1, a_2, b_1 i b_2 są pewnymi dodatnimi stałymi tak dobranymi, aby w zakresie interesujących nas liczebności równania te nie straciły swego matematycznego sensu. Wynika z tych równań, że wzrost liczebności prowadzi do zmniejszenia prawdopodobieństwa urodzin i zwiększenia prawdopodobieństwa śmierci.

Gdybyśmy na chwilę przyjęli, że $\rho(N)$ i $\mu(N)$ dane równaniami (8.9) i (8.10) opisują produkcję potomstwa i śmiertelność w deterministycznym modelu dynamiki populacji i podstawili $\rho(N) - \mu(N)$ na miejsce prawej strony równania (3.1), to uzyskalibyśmy, co następuje

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N(\rho(N) - \mu(N)) = N(a_1 - b_1 N - a_2 - b_2 N) = \\ &= N((a_1 - a_2) - (b_1 + b_2)N) \quad (8.11) \end{aligned}$$

Jest to dokładnie deterministyczne równanie logistyczne w wersji (2.6) pod warunkiem, że $r = a_1 - a_2$ oraz $r/K = b_1 + b_2$. Przykład ten ilustruje, dlaczego użycie zależności (8.9) i (8.10) prowadzi do modelu, który można nazwać stochastyczną wersją równania logistycznego.

Takie same jak poprzednio pytania zadaje się teraz temu modelowi. Przede wszystkim interesują nas właściwości rozkładu liczebności. Średnia liczebność będzie się zmieniać z czasem podobnie do zmian liczebności uzyskiwanych w deterministycznym równaniu logistycznym. Od momentu, kiedy liczebność osiągnie taką wartość, że prawdopodobieństwo śmierci jednego osobnika przy liczebności N zacznie się równać prawdopodobieństwu urodzenia innego przy liczebności $N-1$,

ustala się pewnego rodzaju stochastyczna równowaga rozkładu liczebności. Rozkład ten nie zmienia się wtedy, ale nie jest to równowaga, jaką znamy z modeli deterministycznych. Konkretna realizacja procesu stochastycznego, który jest odpowiednikiem równania logistycznego, może bowiem daleko odbiegać od deterministycznego „wzorca”. Liczebność może na przykład spadać. Dodatkowo cały czas istnieje pewne prawdopodobieństwo wymarcia populacji.

Na koniec tego rozdziału jedna ogólna uwaga. Przedstawione tu modele z uwagi na prostotę takiego podejścia posługiwały się zmienną dyskretną. Wartości N mogły zmieniać się o jedność, dlatego biologicznie interpretowano ją jako liczebność. Można oczywiście konstruować podobne modele dla zmiennych, które zmieniają się w sposób ciągły w czasie i wtedy dodatkowo mogą one posiadać interpretację zagęszczenia. Stwarza to jednak znacznie większe problemy matematyczne. Podejście takie m.in. opisują Goel i Richter-Dyn (1974).

9. Zakończenie

Istota ujęcia klasycznego polega na obliczaniu i operowaniu wartościami uśrednionymi po osobnikach. Rozrodczość, śmiertelność, szybkość zmian zagęszczenia per capita jako różnica dwóch wcześniejszych są odpowiednimi wartościami średnimi przypadającymi na jednego osobnika w określonej jednostce czasu. Stąd aby obliczyć zmiany zagęszczenia całej populacji w jednostce czasu, musimy pomnożyć te wartości przez zagęszczenie.

Tak zdefiniowane charakterystyki populacji są stosunkowo łatwo mierzalne. Sankcjonują one także pewien schemat postępowania eksperymentatora. Prawie zawsze bowiem dzieje się tak, że co pewien czas liczy on osobniki w populacji i na podstawie różnic w kolejnych zliczeniach wyciąga wnioski o śmiertelności, rozrodczości i szybkości przyrostu populacji. Właśnie na podstawie takich danych demograficznych sto i więcej lat temu sformułowano pierwsze modele pojedynczych populacji.

Jeśli w ten sposób mierzymy rozrodczość i śmiertelność, to ekstrapolacja danych poza mierzony zakres wymaga dokładnie takiego programu postępowania, o jakim mówią klasyczne modele pojedynczych populacji. W postaci tych modeli nie ma jednak prawie żadnej biologicznie wartościowej hipotezy. Nie są one wynikiem żadnej porządnej biologicznej teorii. Jeśli odrzucimy pewne dodatkowe założenia, to sam model klasyczny w swej najprostszej postaci jest empirycznym schematem postępowania ukształtowanym w konsekwencji posługiwania się charakterystykami populacji w postaci pewnych średnich wartości.

Wszystko było w porządku, kiedy pierwsze modele służyły do ostrożnej ekstrapolacji danych doświadczalnych w przód. Dzieje się niedobrze, gdy modele takie zaczynają żyć własnym życiem, gdy zaczynamy wierzyć, że populacja funkcjonuje właśnie tak, jak opisują to równania klasycznych modeli. Niestety, prawie cała dwudziestowieczna ekologia teoretyczna napiętnowana jest tym grzechem. Myślę, że nawet nie zdajemy sobie sprawy, jak głęboko zamiłowanie do operowania śred-

nimi, charakterystyczne dla klasycznego opisu układów ekologicznych, zakorzeniło się w świadomości ekologów, także tych, którzy nie mają bezpośredniego kontaktu z modelami matematycznymi. Ta krecia robota klasycznej ekologii teoretycznej była możliwa tylko dlatego, że ekologia jako całość stanowi niespójny zlepek różnych pojęć i hipotez.

Można całą sprawę traktować poważnie i przyjąć, że modele klasyczne mówią prawdę. Stanowisko takie nie jest jednak do utrzymania na dłuższą metę. Wystarczy tylko jeden rzut oka na założenia klasycznych modeli pojedynczej populacji przedstawione w rozdz. 3, aby się przekonać, że nie istnieją w przyrodzie populacje spełniające te założenia. Nawet ograniczenie zbioru założeń — co robi się przy budowie modeli pochodnych względem wyjściowego równania logistycznego — i tak pozostawia te najważniejsze założenia, z którymi nie można się zgodzić. Dodatkowo ujawniają się wtedy całkiem nowe właściwości tych modeli (np. chaos) burzące ład w obrazie świata, który zbudowaliśmy w gruncie rzeczy jedynie na podstawie równania logistycznego, w podstawowej, różniczkowej wersji.

Nie ulega wątpliwości, że bardzo wiele osób zdaje sobie sprawę z niedostatków klasycznej ekologii teoretycznej. Czy jest jednak jakieś wyjście z sytuacji? Sądzę, że rozwiązanie tego dylematu znajdziemy, kiedy oprócz odpowiedzi na pytanie, jaka jest rozrodczość i śmiertelność, będziemy także dobrze wiedzieli, dlaczego takie są.

10. Dodatek historyczny*

W 1202 r. Leonardo z Pizy zwany Fibonaccim rozważał następujący problem. Każda para królików rozmnaża się dwa razy w wieku roku i dwóch lat, produkując za każdym razem nową parę. Ile będzie nowo narodzonych par w kolejnych latach, jeśli na początku była tylko jedna królicza para. Okazuje się, że liczby te tworzą ciąg 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, ... zwany w matematyce ciągiem Fibonacciego. Jeśli ten model uznany za pierwszy model pojedynczej populacji, to trzeba z satysfakcją stwierdzić, że imponujące są historyczne korzenie ekologii teoretycznej.

Blisko sześć wieków później, w 1798 r. Thomas Robert Malthus opublikował swój słynny „An essay on the principle of population”, w którym na podstawie analizy danych demograficznych postulował eksponencjalny wzrost liczebności populacji ludzkiej. Zdawano sobie jednak już wtedy sprawę z tego, że szybkość przyrostu populacji może się zmieniać, w szczególności może zależeć od „wieku” populacji.

Równanie logistyczne, które w sposób jawny wprowadza zmienną szybkość przyrostu populacji, pojawiało się wielokrotnie w historii biologii, demografii i statystyki. Po raz pierwszy równanie to w wersji różniczkowej zostało użyte do opisu wzrostu populacji w poł. XIX w. przez matematyka belgijskiego Pierre-François Verhulsta (prace z lat 1845 i 1847) z inspiracji jego nauczyciela Adolphe’a Queteleta. Verhulst też pierwszy użył terminu „równanie logistyczne”, choć nie wyjaśnił dlaczego. W dziewiętnastowiecznym języku francuskim termin „logistique” był używany do oznaczenia sztuki rachowania i Verhulst prawdopodobnie miał na myśli to, że za pomocą tego równania można policzyć maksymalny poziom liczebności populacji i szybkość jej przyrostów.

W 1908 r. fizjolog Brailsford Robertson zastosował krzywą będącą rozwiązaniem równania

* Czytelnik zainteresowany szczegółami powinien zapoznać się z piękną i ciekawą pracą Sharon Kingstland (1982). Rozdział ten pisany był częściowo na podstawie tej pracy oraz książki Hutchinsona (1978).

logistycznego do opisu wzrostu roślin, zwierząt i człowieka. Używał m.in. tych samych danych, z których korzystali Quetelet i Verhulst, bez troski o osiągnięcia swoich poprzedników. Nazywał tą krzywą autokatalityczną krzywą wzrostu, ponieważ można było jej używać również do opisu pewnych reakcji chemicznych i na tej podstawie próbował stworzyć teorię wzrostu.

Raymond Pearl już w 1903 r. interesował się poczynaniami Robertsona. Usiłował zastosować krzywą Robertsona do opisu wzrostu roślin wodnych. Wkrótce jednak ostro skrytykował podejście Robertsona i zajął się innymi zagadnieniami. Jednakże w r. 1919 po pożarze swego laboratorium na Uniwersytecie Johna Hopkinsa zmuszony był zmienić zainteresowania i zajął się opisem wzrostu populacji ludzkich. W 1920 r. razem ze statystykiem Lowellem J. Reedem opublikował pracę, w której zastosował równanie Robertsona do opisu dynamiki liczebności populacji USA. Wkrótce potem dowiedział się o pracach Verhulsta i zaczął stosować termin równanie logistyczne.

Pearl uważał, że jego prawo wzrostu populacji w postaci równania logistycznego, tak jak np. prawa Keplera lub Boyle'a w fizyce, nie ma za zadanie dokładnie wyjaśniać, lecz dobrze uchwycić istotę zjawiska, co pozwala na formułowanie prognoz. W celu poparcia tej tezy przeprowadził wiele prac eksperymentalnych i teoretycznych.

Poczynania Pearla spotkały się w latach dwudziestych z ostrą i dość powszechną krytyką ekonomistów, statystyków i demografów. Najostrzejsze ataki wychodziły spod pióra amerykańskiego fizyka i statystyka Edwina Bidwella Wilsona. Atakowano głównie stwierdzenia Pearla, że równanie logistyczne może być ogólnym prawem wzrostu. Wskazywano na jego niską wartość prognostyczną, pokazywano, że inne zależności równie dobrze pasują do rozmaitych danych demograficznych, podważano zasadność użytej zależności od liczebności. Na ironię zakrawa fakt, że wiele zarzutów wysuwanych przeciwko pomysłom Pearla było identyczne z krytyką, jakiej ten ostatni poddał kilkanaście lat wcześniej prace Robertsona.

Pearl czasami nie rozumiał krytyki kierowanej pod jego adresem. Bronił się natomiast bardzo często metodami nienaukowymi. Zabiegał o popularność równania logistycznego. Wiele wysiłku i energii włożył w organizowanie kampanii na rzecz tego równania. Może temu właśnie zawdzięczamy tak powszechną obecnie popularność równania logistycznego w ekologii matematycznej.

W naukową stronę tej kampanii zaangażowane były jednak nazwiska, które do tej pory uważamy za wielkie w historii ekologii. W 1922 r. Pearl uzyskał w swoim laboratorium stypendium dla Alfreda Jamesa Lotki. Rezultatem tego była wspólna, do dziś cytowana książka Lotki „Elements of physical biology”, która ukazała się w 1925 r. To właśnie dziełem Lotki jest uogólnienie i dopracowanie pod względem matematycznym koncepcji Pearla.

W 1929 r. poprzez przebywającego w USA docenta Uniwersytetu Moskiewskiego Władimira Alpatova została nawiązana współpraca Pearla z młodym wówczas biologiem rosyjskim Georgiem Gause, który wprowadził koncepcje Pearla, znacznie je wzbogacając, na szerokie wody teorii ekologicznej. Korzystając z prac Volterry, ale także równoległe z nim, pokazał, jak takie podejście prowadzi do budowy teorii większych układów ekologicznych. Tak na marginesie. Zawrotne były początki kariery Gausego. W 1929 r. miał około 20 lat. W latach 1930, 1931 i 1932 kolejne prace drukowane w „Ecology”, „American Naturalist” i „Quarterly Review of Biology”, a w 1934 r. jego znana książka „The struggle for existence”. Później nagle cisza, dalsze losy Gausego utonęły w mrokach historii.

Prace Lotki i Gausego pokazały, że nie ma potrzeby umieszczania równania logistycznego na piedestale. Nie jest ono, jak chciał tego Pearl, jakimś podstawowym prawem, lecz jedynie pewnym modelem, którego założenia mogą być prawdziwe lub fałszywe. Późniejsza ekologia teoretyczna zapomniała o tym, a z konsekwencjami tego borykamy się do dzisiaj.

11. Dodatek matematyczny – rozwiązywanie równań różniczkowych

Proces rozwiązywania równania algebraicznego np. o postaci

$$x+2=4$$

oznacza poszukiwanie wszystkich takich liczb, które dają cztery po dodaniu do nich dwóch. Nie

wiemy, jakie to są liczby. Mamy tylko pewne pośrednie informacje o nich. Pamiętamy, że dodanie do każdej z nich dwóch daje cztery i na tej podstawie chcemy znaleźć te liczby.

Podobnie wygląda rozwiązywanie równań różniczkowych. Równanie różniczkowe o postaci

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t) \quad (11.2)$$

dostarcza informacji tylko o szybkości zmian wartości funkcji $N(t)$, a nie bezpośrednio o tym, jaką postać ma ta funkcja. Rozwiązać to równanie różniczkowe, znaczy znaleźć taką funkcję $N(t)$, której szybkość zmian jest równa prawej stronie równania (11.2).

Okazuje się, że jeśli tylko znamy wartość funkcji N_0 w początkowej chwili t_0 , czyli tzw. warunki początkowe, to można udowodnić, iż rozwiązanie równania różniczkowego istnieje i jest tylko jedno pod warunkiem jednakże, że prawa strona równania jest „odpowiednio porządną” funkcją.

Piśmiennictwo

- Bartlett M. S. 1960 — Stochastic population models in ecology and epidemiology — Mathuen and Co., London, John Wiley and Sons, New York, ss. 90.
- Cushing J. M. 1977 — Integrodifferential equations and delay models in population dynamics — Lecture notes in biomathematics 20, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 196.
- Dzwonko Z. 1981 — Modelowanie wzrostu i dynamiki populacji za pomocą macierzy — Wiad. ekol. 27: 263—274.
- Foerster H., von, 1959 — Some remarks on changing populations (W: The kinetic of cellural proliferation. Red. F. Stohlman jr) — Grune and Stratton, New York.
- Goel N. S., Richter-Dyn N. 1974 — Stochastic models in biology — Academic Press, New York, San Francisco, London, ss. 269.
- Hassell M. P., Lawton J. H., May R. M. 1976 — Patterns of dynamical behaviour in single-species populations — J. anim. Ecol. 45: 471—486.
- Hoyle F. 1963 — A contradiction in the argument of Malthus — University of Hull Publ., Hull, ss. 22.
- Hutchinson G. E. 1948 — Circular causal systems in ecology — Ann. N. Y. Acad. Sci. 50: 221—246.
- Hutchinson G. E. 1978 — An introduction to population ecology — Yale University Press, New Haven, London, ss. 260.
- Kingsland S. 1982 — The refractory model: the logistic curve and the history of population biology — Q. Rev. Biol. 57: 29—52.
- Kot M., Schaffer W. M. 1984 — The effects of seasonality on discret models of population growth — Theor. Popul. Biol. 26: 340—360.
- Lefkovich L. P. 1965 — The study of population growth in organisms grouped by stages — Biometrics, 21: 1—18.
- Leslie P. H. 1945 — The use of matrices in certain population mathematics — Biometrika, 33: 183—212.
- Leslie P. H. 1948 — Some further notes on the use of matrices in population mathematics — Biometrika, 35: 213—245.
- Leslie P. H. 1959 — The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations — Physiol. Zool. 32: 151—159.
- Lewis E. G. 1942 — On the generation and growth of a population — Sankhya, 6: 93—96.
- Li T-Y, Yorke J. A. 1975 — Period three implies chaos — Am. math. Month. 82: 985—992.
- Lotka J. A. 1925 — Elements of physical biology — Williams and Wilkins, Baltimore, ss. 460.

- MacDonald N. 1978 — Time lags in biological models — Lecture notes in biomathematics 27, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 112.
- May R. M. 1976 — Simple mathematical models with very complicated dynamics — Nature, 261: 459—467.
- May R. M. 1981 — Models for single populations (W: Theoretical ecology. Principles and applications. Red. R. M. May) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 5—29.
- May R. M., Conway G. R., Hassell M. P., Southwood T. R. E. 1974 — Time delays, density-dependence and single-species oscillations — J. anim. Ecol. 43: 747—770.
- May R. M., Oster G. F. 1976 — Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models — Am. Nat. 110: 573—599.
- Maynard Smith J. 1974 — Models in ecology — Cambridge University Press, Cambridge, ss. 146.
- Pielou E. C. 1977 — Mathematical ecology — John Wiley and Sons, New York, London, Sydney, Toronto, ss. 385.
- Poluektov R. A. (Red.) 1974 — Dynamičeskaja teorija biologičeskoj populjacii — Nauka, Moskva, ss. 455.
- Sarkovskij A. N. 1983 — Raznostnye uravnenja i dinamika čislennosti populjacii (W: Matematičeskie metody w biologii. Red. J. A. Mitropolskij) — Naukova Dumka, Kiev, 143—156.
- Smale S., Williams R. F. 1976 — The qualitative analysis of a difference equation of population growth — J. math. Biol. 3: 1—4.
- Streifer W. 1974 — Realistic models in population ecology — Adv. Ecol. Res. 8: 199—266.
- Sykes Z. M. 1969 — On discret stable population theory — Biometrics, 25: 285—293.
- Uchmański J. 1983 — Stabilność układów ekologicznych — Wiad. ekol. 29: 231—269.
- Williamson M. H. 1959 — Some extensions of the use of matrices in population theory — Bull. math. Biophys. 21: 13—17.

Summary

The construction of single population models is justified when one wants to examine the inner mechanism responsible for density dynamics or population numbers. For one hundred years the logistic equation has been considered as the basic single population model. In the form used most frequently in theoretical ecology it is restricted by some assumptions. Putting aside some of these assumptions allows to obtain models having various properties. The changing with time model parameters allow to examine the influence of variable environment on population dynamics. The introduction of time delay to model equations results in persistent oscillations of population density. The matrix model with a discret time step or a model with continuous time using particular differential equations allow to describe a population, in which survival and offspring production depend on the age of individuals. One may reflect then on the constancy of population age structure. When looking carefully at population models with non-overlapping generations, which from the mathematical point of view are difference equations, one may observe that among solutions of these equations there are oscillations with very long periods or infinite ones, i.e. total chaos. Finally, the stochastic models of single populations allow to question the probability of population extinction. The great possibilities of classic models of single populations may be breathtaking, but it has to be remembered that none of the assumptions within these models is true. Thus the methods through which these models found their place in the history of theoretical ecology may be even more interesting.