Seminarium dyplomowe 2

19 października 2017

Terminarz

20 X – oddanie ref. z pracy

23 X
30 X } wygłosz. ref.

do 27 X – plan ref. II

KONSULTACJE

od 6 XI – wygłaszanie

OBSZERNE STRESZCZENIE

20.X

platforma

prześlij plik

Sem. Dypl.

KONS.

WT. $14^{30} - 16$ (nie jutro)

I

1. Co to jest modelowanie matematyczne?
2. Problemy wzrostu populacji
2a) PRAPIEŻNIK
3. Mixing problem: area. (2 os.)
4. Volumes of cones.
5. Orbital radii of planets ...
6. Rate of flow
7. Sunrise
8. Heights of saplings
9. Radiometric dating. (2 os.)
10. Modeling infection (2 os.)

I

11. Problem komiwojażera (2os.)
12. Grafy eulerowskie i półeulerowskie, Zagadnienie Ch. Listonosza

13. Zagadnienie najkr. drogi
14. Minimalne drzewa spinające
15. Przepływy w sieciach
16. Modelowanie problemów dyskretnych przy użyciu teorii grafów

Pierwsze zadanie z modelowania: MATEMATYKA W BIOLOGII

Na podstawie:

- Ryszard Rudnicki *Modele i metody biologii matematycznej*, IMPAN, Warszawa 2014.

1.1. Istota modelowania biomatematycznego

W modelowaniu zjawisk biologicznych wyróżniamy następujące etapy:

1. Sformułowanie przesłanek biologicznych z użyciem pojęć matematycznych.
2. Znalezienie adekwatnego modelu matematycznego: funkcja, równanie różniczkowe (zwyczajne, cząstkowe, stochastyczne), proces losowy, graf oddziaływań itp.
3. Zbadanie modelu za pomocą metod matematycznych (twierdzenia opisujące zachowanie modelu).
4. Interpretacja biologiczna rezultatów matematycznych.
5. Porównanie wyników teoretycznych z rzeczywistymi obserwacjami i ewentualne zaproponowanie nowych badań eksperymentalnych w celu weryfikacji modelu.
6. Analiza modelu pod kątem ewentualnych zmian dostosowujących model do rzeczywistego procesu.

1.2. Zagadnienie realności i sensowności modelu

Na ogół przyjmujemy, że model jest poprawny, jeżeli wyniki teoretyczne są zgodne z danymi empirycznymi. Jest to pogląd dość powszechny, ale nie mam przekonania, czy w całości słuszny. Ważnym zagadnieniem w modelowaniu matematycznym jest wyłowienie istotnych elementów z często zagmatwanego opisu biologicznego i zbadanie modelu zredukowanego.

Redukcja i abstrakcj prowadzą do modelu częściowego,
nie w pełni oddającego złożoność procesu
i niecałkowicie zgodnego z danymi empirycznymi – co nie oznacza, że taki model jest bezużyteczny.

Dobry model powinien dawać jasno sformułowane wnioski, tak aby można było je analizować. Z drugiej strony w modelu należy uwzględnić elementy, które mają istotny wpływ na przebieg procesu (np. w pewnych modelach ekologicznych należy uwzględnić zmiany sezonowe).

W istocie należałoby budować zestaw modeli opisujących dane zjawisko, od modeli najprostszych do bardziej złożonych, uwzględniających wszystkie znane nam istotne czynniki. Jeżeli rozpoczniemy badanie zjawiska od budowy i analizy prostych modeli, to mamy szansę na sformułowanie postulatów dotyczących modeli złożonych i wybór adekwatnych metod ich badania. Przy takim postępowaniu ważną rolę odgrywają „modele klasyczne", które opisują raczej pewne elementy oddziaływań w przyrodzie niż konkretne procesy biologiczne.

Modele klasyczne, przez swą ogólność, mogą być używane jako moduły w budowie modeli konkretnych procesów.

1.3. Zakres dynamiki populacyjnej i jej modele

Metody matematyczne są coraz częściej używane w opisie procesów biologicznych, przy czym zdecydowanie najwięcej zastosowań matematyki występuje w dynamice populacyjnej. Dynamika populacyjna zajmuje się zmianami liczebności i rozkładu osobników w populacji oraz czynnikami, które powodują te zmiany. Pierwsze modele populacyjne pojawiły się w demografii, a następne, dużo później, w ekologii.

Obecnie dynamika populacyjna obejmuje swoim zasięgiem zjawiska zarówno w skali mikro, jak i makro – od populacji genów (lub jeszcze mniejszych jednostek takich jak biomolekuły), przez populacje bakterii, komórek (np. nowotworowych), do populacji zwierząt i ludzi, często z uwzględnieniem ich indywidualnych cech.

Różnorodność zastosowań powoduje, że w dynamice występują rozmaite typy modeli. Generalnie modele można podzielić na modele deterministyczne i modele stochastyczne. W obu grupach można wyróżnić modele generacyjne (gdy badamy kolejne pokolenia osobników) oraz modele z czasem ciągłym, kiedy interesuje nas zmienność populacji w czasie.

2. Pierwsze modele populacyjne

2.1. Tablica Ulpiana

Pierwsze modele populacyjne wiążą się z demografią. Już około roku 220 rzymski prawnik i mąż stanu Ulpian opracował na potrzeby ówczesnego systemu rent tablicę podającą oczekiwany pozostały czas życia człowieka o ustalonym wieku.

W	CŻ	W	CŻ	W	CŻ
19 i poniżej	30	41	18	47	12
20–24	28	42	17	48	11
25–29	25	43	16	49	10
30–34	22	44	15	50–54	9
35–39	20	45	14	55–59	7
40	19	46	13	60 i powyżej	5

Tabela I.1. Tablica Ulpiana. W oznacza wiek w latach, a CŻ – oczekiwany pozostały czas życia.

Demografia, ze względu na duże znaczenie praktyczne, była przedmiotem zainteresowania wybitnych uczonych ubiegłych stuleci. Budowali oni modele matematyczne, w tym tablice podobne do tablicy Ulpiana. W szczególności E. Halley, znany głównie jako astronom, opublikował w 1693 roku dwa artykuły dotyczące renty dożywotniej. W pracach tych opracował nowe tablice czasu przeżycia, oparte na danych z Wrocławia. Wrocław nie został tu wybrany przypadkowo, był bowiem w owym czasie miastem dużym, a jednocześnie o małej migracji ludności. Prace Halleya wywarły duży wpływ na rozwój systemu ubezpieczeń na życie.

2.2. Model Fibonacciego

Aż do końca XIX wieku demografia pozostawała praktycznie jedyną częścią nauk biologicznych wykorzystującą matematykę. Wyjątek stanowi tu model włoskiego matematyka Fibonacciego zamieszczony w książce *Liber Abaci* z 1202 roku, opisujący wzrost populacji królików. Był to model generacyjny: zmienna x_n opisywała wielkość populacji królików w n-tym pokoleniu.

Fibonacci przyjął, że

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}. \tag{2.1}$$

W szczególnym przypadku $x_1 = x_2 = 1$ uzyskał powszechnie znany *ciąg Fibonacciego*.

W szczególności ogólne rozwiązanie równania (2.1) wyraża się wzorem

$$x_n = C_1\left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^n + C_2\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^n,$$

a ciąg spełniający warunek $x_1 = x_2 = 1$ jest postaci

$$x_n = \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^n - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^n\right]. \tag{2.5}$$

Uwaga I.2. Model Fibonacciego rozwoju populacji królików jest mało realistyczny, ale sam ciąg Fibonacciego i jego poszczególne wyrazy często spotykamy w przyrodzie. Liczba płatków kwiatu, liczba gałęzi pomiędzy gałęziami sąsiadującymi pionowo czy też liczba spiral w słoneczniku (34 lub 55), szyszkach czy kalafiorach – to zwykle wyrazy ciągu Fibonacciego.

Również liczba przodków trutnia (samca pszczoły)
w kolejnych pokoleniach wstecz tworzy ciąg Fibonacciego.
Spowodowane jest to tym, że truteń wykluwa się z niezapłodnionego jaja, a więc ma tylko matkę, podczas gdy samice pszczół mają zarówno matkę, jak i ojca. Zatem w pierwszym pokoleniu $x_1 = 1$, bo jedynym rodzicem jest matka, która z kolei ma dwóch rodziców, a więc $x_2 = 2$. W n-tym pokoleniu mamy x_n rodziców, z czego x_{n-1} to samice, a x_{n-2} to samce, a więc $x_n = x_{n-1} + x_{n-2}$.

2.3. Model Malthusa

Ważnym krokiem w rozwoju dynamiki populacyjnej okazała się książka ekonomisty angielskiego Thomasa Malthusa, opublikowana w roku 1798, w której sformułował *teorię geometrycznego wzrostu liczby ludności*. Przy jednoczesnym założeniu arytmetycznego wzrostu produkcji żywności teoria ta miała wyjaśnić przyczyny ubożenia ludności. Teoria ta opiera się na prostym założeniu, że przyrost populacji jest proporcjonalny do całkowitej liczby ludności. Oczywiście model ten może dotyczyć również innych populacji. Przyjmijmy, że $N(t)$ oznacza całkowitą liczbę osobników w populacji. Wtedy zakładamy, że przyrost populacji w czasie Δt wynosi w przybliżeniu $\lambda N \Delta t$, gdzie stała λ jest *współczynnikiem wzrostu populacji* i często nazywana jest *współczynnikiem Malthusa*.

Ponieważ

$$\Delta N(t) \approx \lambda N(t)\Delta t,$$

mamy

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} \approx \lambda N(t)$$

i przechodząc do granicy przy $\Delta t \to 0$, otrzymujemy

$$N'(t) = \lambda N(t). \tag{2.6}$$

Rozwiązania równania (2.6) są postaci $N(t) = N(0)e^{\lambda t}$, a więc populacja rośnie wykładniczo wraz z czasem t .

Współczynnik wzrostu populacji λ można przedstawić jako różnicę $b - d$, gdzie b jest współczynnikiem urodzeń *per capita* (na jednego osobnika), a d współczynnikiem śmiertelności. Znając przyrost populacji, możemy łatwo wyznaczyć współczynnik λ. Ponieważ

$$N(t + \Delta t) = N(t)e^{\lambda \Delta t},$$

otrzymujemy

$$\lambda = \frac{1}{\Delta t} \ln\left(1 + \frac{\Delta N(t)}{N(t)}\right).$$

Jeżeli przyrost czasu Δt jest mały, to możemy korzystać ze wzoru przybliżonego:

$$\lambda \approx \frac{\Delta N(t)}{N(t)\Delta t}.$$

Uwaga I.3. W powyższym opisie występuje pewne uproszczenie. Liczba osobników w populacji wyraża się liczbą naturalną, jest więc funkcją nieciągłą czasu t, podczas gdy my posługujemy się funkcjami różniczkowalnymi. Nasz model dobrze opisuje duże populacje. Niech $N(t)$ będzie liczbą osobników w populacji, a N_0 pewną liczbą naturalną rzędu $N(t)$. Przyjmijmy, że $x(t) = N(t)/N_0$. Wtedy można uznać, że funkcja $x(t)$ jest różniczkowalna i spełnia równanie $x'(t) = \lambda x(t)$. W dalszych modelach będziemy używać tradycyjnego oznaczenia $N(t)$ zamiast $x(t)$. Zatem $N(t)$ będzie „względną" liczbą osobników w populacji lub „biomasą".

Model Malthusa dość dobrze oddaje wzrost populacji żyjącej w idealnie korzystnych warunkach, np. w laboratorium. Model ten stosunkowo dobrze opisuje również wzrost populacji ludności świata. Korzystając na przykład z danych z , można wywnioskować, że populacja świata w latach 1950-1985 rosła wykładniczo, a czas podwojenia liczby ludności, $T = (\ln 2)/\lambda$, wynosił około 36 lat. Współcześnie współczynnik wzrostu jest dwukrotnie mniejszy i stale maleje.

$$\dot{N}(t) = rN(t), \tag{1.2}$$

$$N_{t+1} = (1+r)N_t, \tag{1.3}$$

gdzie r nazwiemy współczynnikiem rozrodczości populacji $\mathcal{P}$.

Każde z równań (1.2) i (1.3) możemy w prosty sposób rozwiązać, korzystając z ich liniowości. Przypomnijmy, że dla układów liniowych równań różniczkowych poszukujemy rozwiązań bazowych w postaci wykładniczej

$$N(t) = N_0 e^{\lambda t},$$

a dla równań różnicowych — w postaci potęgowej

$$N_t = N_0 \lambda^t,$$

przy czym stałą λ nazywamy wartością własną. Oczywiście w przypadku jednej zmiennej równanie (1.2) rozwiązujemy wprost jako równanie o zmiennych rozdzielonych

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN}{N} = r \int_0^t ds \Rightarrow \ln \frac{N(t)}{N_0} = rt,$$

czyli $N(t) = N_0 e^{rt}$. Natomiast równanie (1.3) opisuje ciąg geometryczny o ilorazie $\frac{N_{t+1}}{N_t}$, którego poszczególne wyrazy obliczamy ze wzoru ogólnego

$$N_t = N_0(1+r)^t,$$

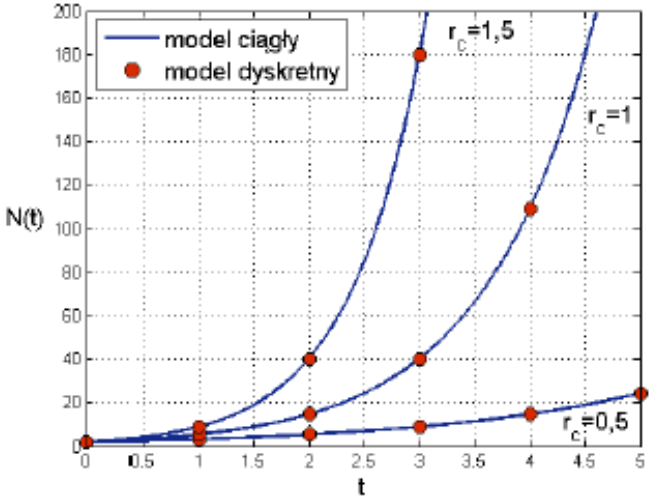
co można łatwo udowodnić stosując zasadę indukcji matematycznej.

Jakie są własności rozwiązań obu wersji modelu Malthusa? Widzimy, że zarówno funkcja $N_0 e^{rt}$ jak i ciąg geometryczny $N_0(1+r)^t$, $r > 0$, są rosnące nieograniczenie, por. rys. 1.1. Co więcej, dla ustalonego N_0, jeśli współczynnik rozrodczości w modelu ciągłym oznaczymy przez r_c, a w dyskretnym — r_d, to możemy dobrać r_d do r_c (albo odwrotnie), tak by rozwiązania dla $t \in \mathbb{N}$ pokrywały się. Mianowicie, chcemy mieć

$$N_0 e^{r_c n} = N_0(1+r_d)^n, \quad n \in \mathbb{N},$$

więc $e^{r_c} = 1 + r_d$, czyli $r_d = e^{r_c} - 1$, przy czym oczywiście $r_d > 0 \Leftrightarrow r_c > 0$.

Z dynamiki modeli (1.2) i (1.3) wynika jasno, że mogą one mieć tylko ograniczony zakres stosowalności. Jedynie hipotetyczna populacja może rozrastać się nieograniczenie, natomiast w rzeczywistości zawsze działają różne mechanizmy ograniczające taki przyrost, w szczególności pojemność siedliska, w którym występuje populacja $\mathcal{P}$ jest zawsze ograniczona i zbyt duża liczba osobników w tym siedlisku się nie zmieści. Pokreślić należy, już sam Malthus zwrócił uwagę na fakt, że ilość żywności przyrasta znacznie wolniej niż liczba ludności, co w konsekwencji musi prowadzić do konkurencji o pożywienie. Zawsze także obok procesu rozrodczości występuje proces śmiertelności.



Rysunek 1.1. Porównanie rozwiązań wersji ciągłej (1.2) oraz dyskretnej (1.3) modelu Malthusa dla różnych wartości parametru r_c przy założeniu, że $r_d = e^{r_c} - 1$.

1.2. Procesy rozrodczości i śmiertelności

Ponieważ uświadomiliśmy sobie, że w naszym modelu dynamiki populacji musimy uwzględnić nie tylko rozrodczość, ale także i inne procesy, w szczególności śmiertelność osobników danej populacji, a chcemy to ponownie zrobić w jak najprostszy sposób, to odpowiedni model heurystyczny budujemy analogicznie jak w przypadku procesu rozrodczości, przyjmując takie same założenia o jednorodności populacji. Wobec tego zamiast równania (1.1) dostaniemy w rezultacie

$$N(t+\Delta t) - N(t) = r\Delta t N(t) - s\Delta t N(t),$$

gdzie s nazywamy współczynnikiem śmiertelności. Odzwierciedla on procent osobników umierających w jednostce czasu. Zauważmy, że $\frac{1}{s}$ możemy interpretować jako średnią długość życia pojedynczego osobnika.

Ostatecznie z analitycznego punktu widzenia, po uwzględnieniu procesu śmiertelności w modelu Malthusa dostajemy taką samą strukturę matematyczną jak poprzednio. Oznaczmy przez $r_n = r - s$ współczynnik rozrodczości „netto", czyli różnicę między współczynnikiem rozrodczości a śmiertelności. Często r_n nazywamy współczynnikiem reprodukcji lub współczynnikiem przyrostu naturalnego. Wtedy mamy

$$\dot{N}(t) = r_n N(t) \Rightarrow N(t) = N_0 \mathrm{e}^{r_n t} \tag{1.4}$$

w modelu ciągłym oraz

$$N_{t+1} = (1 + r_n) N_t \Rightarrow N_t = N_0 (1 + r_n)^t \tag{1.5}$$

w modelu dyskretnym.

Widzimy, że jeśli przyrost naturalny jest dodatni, $r_n > 0$, to liczebność populacji rośnie, choć oczywiście nieco wolniej niż dla $s = 0$. Natomiast gdy $r_n < 0$, to charakter rozwiązań obu modeli zmienia się. W modelu ciągłym mamy

$$\dot{N}(t) < 0 \quad \text{dla} \quad N(t) > 0,$$

zatem liczebność populacji spada. Rozwiązaniem jest funkcja wykładnicza o ujemnym wykładniku, czyli

$$\lim_{t \to \infty} N(t) = 0,$$

wobec tego asymptotycznie populacja wymiera. Analogicznie w modelu dyskretnym mamy ciąg geometryczny o ilorazie mniejszym niż 1, czyli także N_t maleje do zera przy $t \to \infty$.

1.3. Migracje

Kolejnym krokiem przybliżającym nasz model do rzeczywistości może być uwzględnienie emigracji osobników w związku z ograniczoną pojemnością siedliska. W najprostszych modelach zakłada się dwa typy migracji

1. migracja stała w czasie;
2. migracja zależna od zagęszczenia.

Zauważmy, że przy drugim typie migracji w równaniu (1.4) ponownie musimy uwzględnić składnik $\alpha N(t)$, gdzie α oznacza frakcję osobników migrujących przypadających na jednostkę czasu, zatem

$$\dot{N}(t) = r_n N(t) - \alpha N(t)$$

i taki sposób migracji nie wpływa na ogólną postać rozwiązań modelu — rozwiązaniem jest zawsze funkcja wykładnicza, przy czym jeśli emigracja nie jest zbyt duża, czyli $r_n > \alpha$, to populacja w dalszym ciągu rośnie nieograniczenie, jeśli przyrost naturalny jest dodatni, natomiast zbyt duża emigracja $\alpha > r_n$ spowoduje, że siedlisko zostanie opuszczone, ale matematycznie realizuje się to w nieskończonym czasie. Wobec tego dynamika nie różni się od modelu rozrodczości/śmiertelności omawianego poprzednio. Tak samo przedstawia się dynamika wersji dyskretnej.

Zastanówmy się wobec tego jak zmieni się model, jeśli założymy, że emigracja jest stała w czasie i nie zależy od zagęszczenia populacji. Wtedy współczynnik emigracji m odzwierciedla liczbę osobników, które emigrują (zatem ubywa osobników w siedlisku) w jednostce czasu (na jednostkę powierzchni, ponieważ opisujemy zagęszczenie). Zamiast równania (1.4) otrzymamy

$$\dot{N}(t) = r_n N(t) - m, \quad m > 0. \tag{1.6}$$

Zwróćmy uwagę, że z matematycznego punktu widzenia możemy rozważać różne układy znaków parametrów r_n i α w równaniu

$$\dot{N}(t) = r_n N(t) + \alpha, \tag{1.7}$$

odzwierciedlające odpowiednio

1. $r_n > 0$ i $\alpha > 0$ — dodatni przyrost naturalny i imigrację;
2. $r_n > 0$ i $\alpha < 0$ — dodatni przyrost naturalny i emigrację;
3. $r_n < 0$ i $\alpha < 0$ — ujemny przyrost naturalny i emigrację;
4. $r_n < 0$ i $\alpha > 0$ — ujemny przyrost naturalny i imigrację.

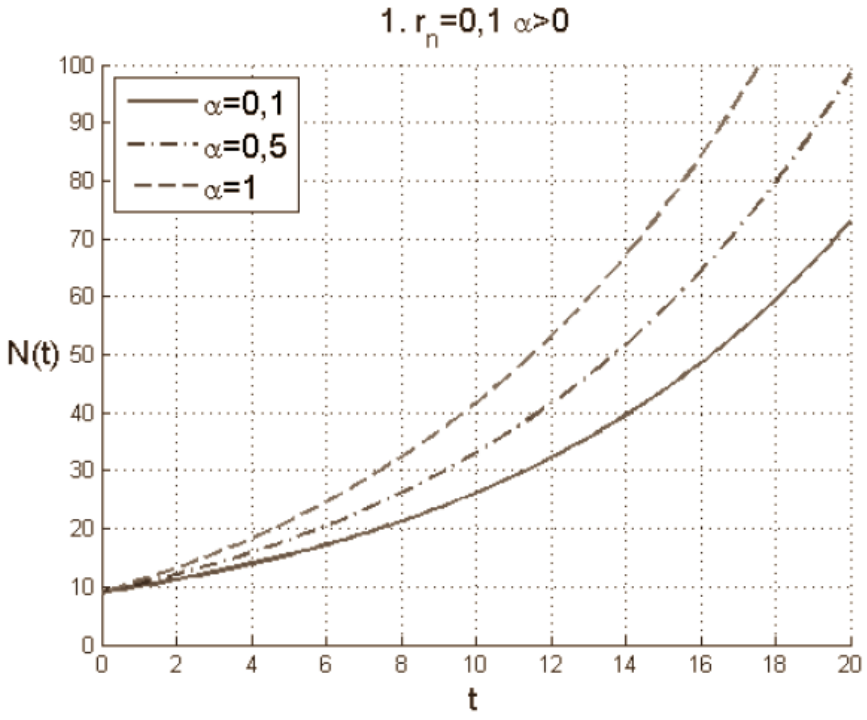
Model (1.7) możemy także interpretować w inny sposób. Współczynnik $\alpha > 0$ oznacza wprowadzanie (introdukcję) nowych osobników do siedliska, natomiast $\alpha < 0$ oznacza odławianie osobników. Wyobraźmy sobie zatem staw z rybami i spróbujmy zinterpretować każdy przypadek.

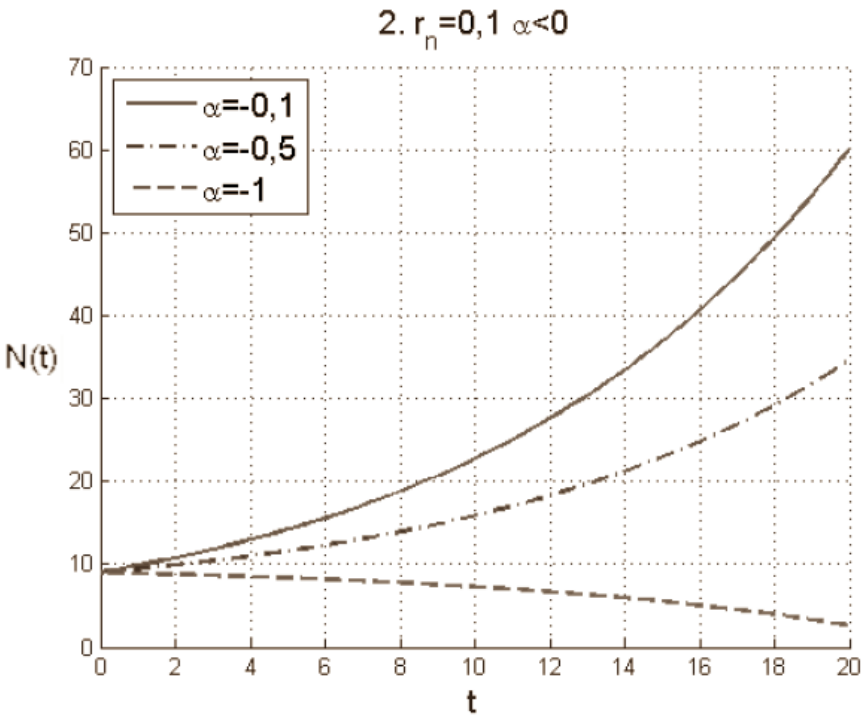
1. $r_n > 0$ i $\alpha > 0$ — dodatni przyrost naturalny i imigrację;
2. $r_n > 0$ i $\alpha < 0$ — dodatni przyrost naturalny i emigrację;

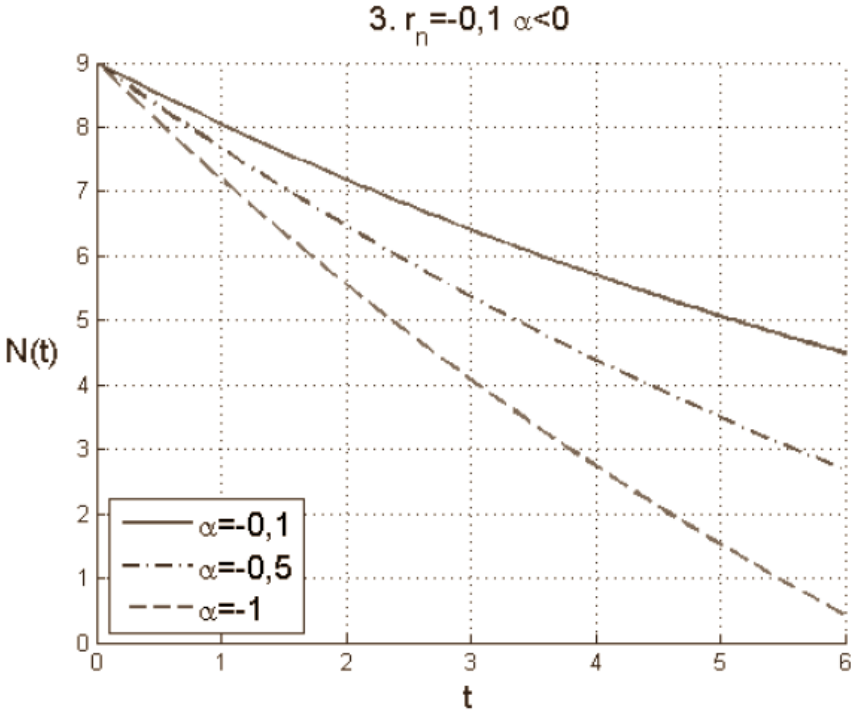
Najłatwiejsza wydaje się interpretacja drugiego przypadku — populacja ryb zwiększa się, więc je odławiamy. Przypadek pierwszy jest z tego punktu widzenia najbardziej problematyczny, ale zakładając niewielką wartość r_n możemy pewien czas możemy nie zauważać istotnego przyrostu, więc introdukcja w celu podtrzymania gatunku może wydawać się konieczna.

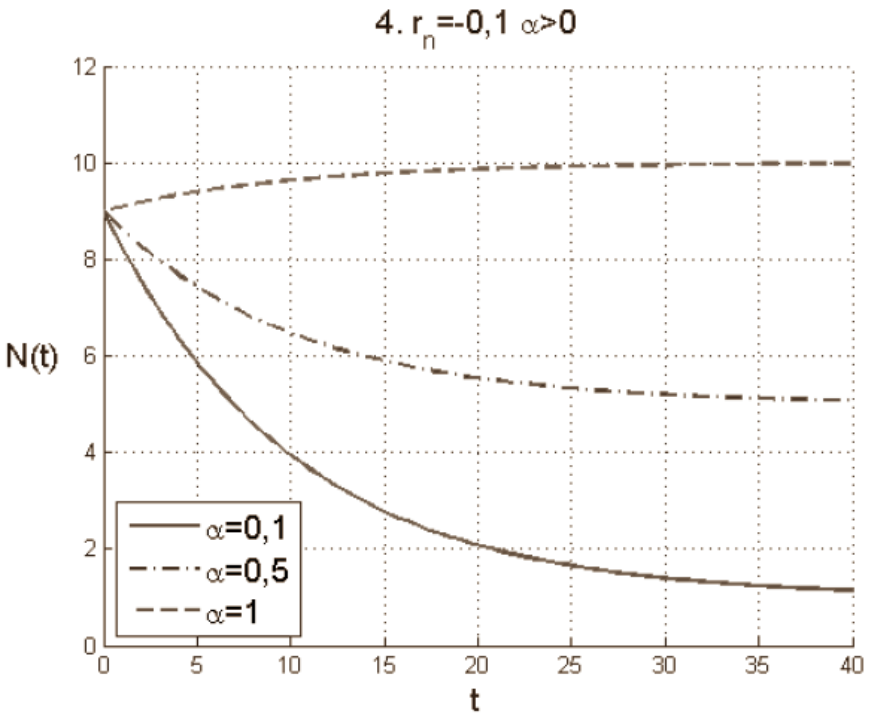
3. $r_n < 0$ i $\alpha < 0$ — ujemny przyrost naturalny i emigrację;
4. $r_n < 0$ i $\alpha > 0$ — ujemny przyrost naturalny i imigrację.

Podobnie w trzecim przypadku – przy małym ujemnym przyroście naturalnym możemy przez pewien czas nie zauważać zmniejszania się populacji z tego powodu i eksploatować tę populację przez odłów (czasem zdarza się tak, że zauważamy ujemny przyrost naturalny, ale z różnych powodów w dalszym ciągu eksploatujemy populację). Przypadek czwarty oznacza oczywiście pozytywną ingerencję człowieka — ponieważ przyrost naturalny jest ujemny, więc zarybiamy staw, by utrzymać populację w siedlisku.


1. r_n=0,1 α>0
α=0,1
α=0,5
α=1
N(t)
t
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
100
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20


2. r_n=0,1 α<0
α=-0,1
α=-0,5
α=-1
N(t)
t
0
10
20
30
40
50
60
70
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18
20

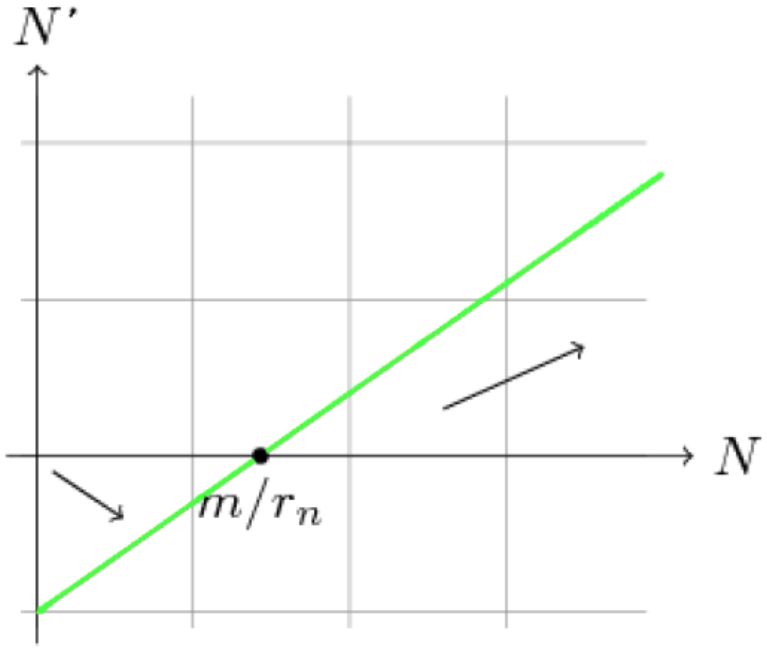

3. r_n=-0,1 α<0
N(t)
t
α=-0,1
α=-0,5
α=-1
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9


4. r_n=-0,1 α>0
N(t)
t
α=0,1
α=0,5
α=1
0
2
4
6
8
10
12
0
5
10
15
20
25
30
35
40

Interpretacja drugiego przypadku modelu z migracjami:
dodatni przyrost naturalny i emigracje
przykład:
zagadnienie ograniczonej pojemności siedliska

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Niech $r_n > 0$ oraz $m > 0$. Rysunek poniżej przedstawia zależność (N, N') w przestrzeni $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$.



$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Pochodna $N'(t)$ jest dla $N < \frac{m}{r_n}$ ujemna. Oznacza to, że liczebność populacji maleje.

Pochodna $N'(t)$ jest dla $N > \frac{m}{r_n}$ dodatnia. Oznacza to, że liczebność populacji rośnie.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Prawa strona równania jest funkcją klasy C^1, a nawet C^∞.
Zakładamy bowiem, że $N(t)$ jest ciągła i różniczkowalna dla $t \in \mathbb{R}$.
Z postaci równania wynika wtedy, teże $N'(t)$ jest ciągła i różniczkowalna, itd...
Oznacza to, że **rozwiązania równania są jednoznaczne** (z RRZ).

Co więcej, ponieważ równanie jest liniowe, zatem dla dowolnego $N(0) \geq 0$
(tylko taki warunek początkowy ma sens biologiczny, nie trzeba tu rozpatrywać sytuacji $N(0) < 0$)
rozwiązanie istnieje dla $t \in \mathbb{R}$.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Nie interesuje nas (zwykle) przewidywanie dynamiki populacji w przeszłości, więc ograniczymy się do $t \geq 0$.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Zauważmy, że $\bar{N} = \frac{m}{r_n}$ jest rozwiązaniem stacjonarnym, czyli jeśli $N(0) = \frac{m}{r_n}$, to $N(t) = \frac{m}{r_n}$ dla $t \in \mathbb{R}$.
Rozwiązanie nie zmienia się w czasie.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Pokażemy, że $\bar{N} = \frac{m}{r_n}$ jest jedynym rozwiązaniem stacjonarnym, czyli jeśli $N(0) < \bar{N}$, to liczebność populacji maleje do $-\infty$.

Załóżmy nie wprost, że $\lim_{t\to\infty} N(t) = N_g, N_g \in \mathbb{R}$. Wtedy

$$\lim_{t\to\infty} N'(t) = r_n N_g - m.$$

Ponieważ $N_g < \bar{N} = \frac{m}{r_n}$, to od pewnego momentu $\bar{t}$ zachodzi $N'(t) < -a < 0$, gdzie $a > 0$ ustalone.
Wynika stąd, że zachodzi nierówność $N(t) \leq N(\bar{t}) - a(t - \bar{t})$, a to daje $\lim_{t\to\infty} N(t) = -\infty$. Wobec tego, nie może zachodzić $\lim_{t\to\infty} N(t) = N_g, N_g \in \mathbb{R}$.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Mamy zatem $\lim_{t\to\infty} N(t) = -\infty$.
Oznacza, to (z ciągłości $N(t)$), że istnieje moment $t_k > 0$, dla którego $N(t_k) = 0$.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Ze względu na liniowość równania możemy je łatwo rozwiązać (równanie o zmiennych rozdzielonych, potem metoda uzmienniania stałej) otrzymując

$$N(t) = \frac{m}{r_n} + \left(N(0) - \frac{m}{r_n}\right) e^{r_n t}$$

Powższa analityczna postać potwierdza wcześniejsze rozważania.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Zauważmy, że obliczając drugą pochodną dostajemy:

$$N''(t) = r_n N'(t),$$

zatem jeśli funkcja $N(t)$ jest rosnąca, to rośnie w sposób wypukły, natomiast gdy malejąca, to też jest wklęsła, co oznacza, że po skończonym czasie t_k przekracza oś poziomą (jak już zauważyliśmy). Znając postać rozwiązania możemy wyznaczyć t_k.
Skoro $N(t_k) = 0$, to

$$0 = \frac{m}{r_n} + \left(N(0) - \frac{m}{r_n}\right) e^{r_n t_k},$$

zatem

$$t_k = \frac{1}{r_n} ln \frac{m}{m - r_n N(0)},$$

o ile $N(0) < \bar{N} = \frac{m}{r_n}$.

$N'(t) = r_n N(t) - m, m > 0, r_n > 0$

Widzimy, że w zależności od wielkości emigracji populacja albo rośnie nieograniczenie, jak w przypadku modelu bazowego Malthusa, albo wymiera w skończonym czasie t_k, jeśli zbyt dużo osobników emigruje.

Model Verhulsta

Model Verhulsta

Badając populację żyjącą w środowisku o ograniczonych zasobach, należy zmodyfikować model Malthusa w ten sposób, aby tempo wzrostu populacji malało wraz ze wzrostem jej wielkości. Takie modele zaproponowali B. Gompertz w roku 1825 oraz P. F. Verhulst w roku 1838.

Verhulst przyjął, że istnieje optymalna wielkość populacji żyjącej w danym środowisku, i oznaczył ją przez K. Stałą K nazywamy *pojemnością środowiska*. Verhulst założył, że współczynnik wzrostu populacji maleje liniowo w stosunku do wielkości populacji. Przyjmując, że dla $N = 0$ wynosi on λ, a dla $N = K$ wynosi 0, otrzymujemy nowe równanie opisujące wielkość populacji, zwane *równaniem logistycznym*:

$$N'(t) = \lambda\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)N(t).$$

Model ten powstał w wyniku dyskusji grupy uczonych nad modelem Malthusa. Większość osób biorąca udział w tej dyskusji zgadzała się co do tego, że istnieją naturalne procesy, które hamują postulowany przez Malthusa geometryczny (nieograniczony) przyrost liczebności populacji. Według Verhulsta przyrost liczebności hamuje np. konkurencja o zasoby siedliska, która wiąże się w oczywisty sposób z ograniczonością tych zasobów.
W związku z tym dla $r_n > 0$ należy uwzględnić składnik opisujący konkurencję.

W tym kontekście mówimy o konkurencji wewnątrzgatunkowej w odróżnieniu od konkurencji zewnątrzgatunkowej, występującej pomiędzy osobnikami różnych gatunków. Trzeba się więc zastanowić, jak reprezentować tę konkurencję w języku matematyki.

Wszystkie modele biologiczne powstające w XIX (czy nawet w pierwszej połowie XX wieku) miały swoje korzenie w ugruntowanych już modelach fizycznych. Zatem nie należy się dziwić, że konkurencję między osobnikami tego samego gatunku Verhulst opisał w taki sam sposób jak losowe zderzenia cząsteczek gazu elementarnego. Liczba takich zderzeń jest proporcjonalna do kwadratu liczby cząstek N^2, a biorąc pod uwagę, że osobniki mogą konkurować ze sobą tylko wtedy, gdy się bezpośrednio zetkną można przyjąć, że konkurencja jest proporcjonalna do kwadratu liczebności, czyli równanie zamienia się na

$$\dot{N}(t) = rN(t) - bN^2(t), \tag{2.1}$$

gdzie b oznacza współczynnik konkurencji wewnątrzgatunkowej i odzwierciedla „szkodliwość" tej konkurencji dla populacji $\mathcal{P}$.