

# Zastosowanie równań różniczkowych i różnicowych w modelowaniu biologicznym

dr Piotr Zwierkowski

Wydział Matematyki i Informatyki  
Uniwersytet Mikołaja Kopernika

Toruń

# Czym są modele matematyczne?

- Pewna klasa obiektów matematycznych odpowiadająca klasie procesów zachodzących w przyrodzie.
- Struktura matematyczna odnosząca się do konkretnego zjawiska przyrodniczego, skonstruowana specjalnie do wyjaśnienia tego zjawiska i najczęściej będąca efektem przyjęcia upraszczających założeń.
- Jest dowolnym, pełnym niesprzecznym zbiorem równań matematycznych, mającym odpowiadać pewnemu realnie istniejącemu obiektowi (zjawisku), które może być obiektem fizycznym, biologicznym społecznym, psychologicznym lub innym.

# Czym są modele matematyczne?

- Pewna klasa obiektów matematycznych odpowiadająca klasie procesów zachodzących w przyrodzie.
- Struktura matematyczna odnosząca się do konkretnego zjawiska przyrodniczego, skonstruowana specjalnie do wyjaśnienia tego zjawiska i najczęściej będąca efektem przyjęcia upraszczających założeń.
- Jest dowolnym, pełnym niesprzecznym zbiorem równań matematycznych, mającym odpowiadać pewnemu realnie istniejącemu obiektowi (zjawisku), które może być obiektem fizycznym, biologicznym społecznym, psychologicznym lub innym.

# Czym są modele matematyczne?

- Pewna klasa obiektów matematycznych odpowiadająca klasie procesów zachodzących w przyrodzie.
- Struktura matematyczna odnosząca się do konkretnego zjawiska przyrodniczego, skonstruowana specjalnie do wyjaśnienia tego zjawiska i najczęściej będąca efektem przyjęcia upraszczających założeń.
- Jest dowolnym, pełnym niesprzecznym zbiorem równań matematycznych, mającym odpowiadać pewnemu realnie istniejącemu obiektowi (zjawisku), które może być obiektem fizycznym, biologicznym społecznym, psychologicznym lub innym.

# Cele

- uzyskanie odpowiedzi na to, co zdarzy się w świecie fizycznym,
- ukierunkowanie dalszych eksperymentów i obserwacji,
- uzyskanie postępu koncepcyjnego i lepszego rozumienia zjawisk,
- aksjomatyzowanie sytuacji fizycznej,
- rozwój matematyki i sztuki tworzenia modeli.

# Cele

- uzyskanie odpowiedzi na to, co zdarzy się w świecie fizycznym,
- ukierunkowanie dalszych eksperymentów i obserwacji,
- uzyskanie postępu koncepcyjnego i lepszego rozumienia zjawisk,
- aksjomatyzowanie sytuacji fizycznej,
- rozwój matematyki i sztuki tworzenia modeli.

# Cele

- uzyskanie odpowiedzi na to, co zdarzy się w świecie fizycznym,
- ukierunkowanie dalszych eksperymentów i obserwacji,
- uzyskanie postępu koncepcyjnego i lepszego rozumienia zjawisk,
- aksjomatyzowanie sytuacji fizycznej,
- rozwój matematyki i sztuki tworzenia modeli.

# Cele

- uzyskanie odpowiedzi na to, co zdarzy się w świecie fizycznym,
- ukierunkowanie dalszych eksperymentów i obserwacji,
- uzyskanie postępu koncepcyjnego i lepszego rozumienia zjawisk,
- aksjomatyzowanie sytuacji fizycznej,
- rozwój matematyki i sztuki tworzenia modeli.

# Cele

- uzyskanie odpowiedzi na to, co zdarzy się w świecie fizycznym,
- ukierunkowanie dalszych eksperymentów i obserwacji,
- uzyskanie postępu koncepcyjnego i lepszego rozumienia zjawisk,
- aksjomatyzowanie sytuacji fizycznej,
- rozwój matematyki i sztuki tworzenia modeli.

## Równanie Fibonacciego (1225)

**Założenia:** króliki nie umierają, młode króliki dojrzewają w ciągu miesiąca.

$x_n$  – liczba par królików po upływie  $n$  miesięcy.

$x_0 = 0, x_1 = 1,$

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}.$$

Wzór Bineta

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

$$x_n \rightarrow +\infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

## Równanie Fibonacciego (1225)

**Założenia:** króliki nie umierają, młode króliki dojrzewają w ciągu miesiąca.

$x_n$  – liczba par królików po upływie  $n$  miesięcy.

$$x_0 = 0, x_1 = 1,$$

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}.$$

Wzór Bineta

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

$$x_n \rightarrow +\infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

## Równanie Fibonacciego (1225)

**Założenia:** króliki nie umierają, młode króliki dojrzewają w ciągu miesiąca.

$x_n$  – liczba par królików po upływie  $n$  miesięcy.

$$x_0 = 0, x_1 = 1,$$

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}.$$

Wzór Bineta

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

$$x_n \rightarrow +\infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

## Równanie Fibonacciego (1225)

**Założenia:** króliki nie umierają, młode króliki dojrzewają w ciągu miesiąca.

$x_n$  – liczba par królików po upływie  $n$  miesięcy.

$$x_0 = 0, x_1 = 1,$$

$$x_{n+1} = x_n + x_{n-1}.$$

Wzór Bineta

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

$$x_n \rightarrow +\infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

# Model Malthusa (1789)

## Założenia:

- w środowisku występuje jeden gatunek
- zasoby są nieograniczone
- populacja jest jednorodna
- osobniki nie umierają
- każdy osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek czasu
- zawsze jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  dojrzałych potomków
- w każdym przedziale czasowym chwile, w których występuje rozmnożenie, są rozłożone równomiernie

## Model Malthusa (1789)

$N(t)$  – liczebność populacji w chwili  $t$ ,

$N(0) = N_0$  – licz. pop. w chwili  $t = 0$  (początek obserwacji)

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \lambda \frac{\Delta t}{\tau} N(t),$$

gdzie

$\frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba rozmnożeń w przedziale  $\Delta t$ ,

$\lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba potomków jednego osobnika w  $\Delta t$ ,

Gdy  $\Delta t \rightarrow 0$ , mamy

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

gdzie  $r = \lambda/\tau$  – współczynnik rozrodczości populacji.

## Model Malthusa (1789)

$N(t)$  – liczebność populacji w chwili  $t$ ,

$N(0) = N_0$  – licz. pop. w chwili  $t = 0$  (początek obserwacji)

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \lambda \frac{\Delta t}{\tau} N(t),$$

gdzie

$\frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba rozmnożeń w przedziale  $\Delta t$ ,

$\lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba potomków jednego osobnika w  $\Delta t$ ,

Gdy  $\Delta t \rightarrow 0$ , mamy

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

gdzie  $r = \lambda/\tau$  – współczynnik rozrodczości populacji.

## Model Malthusa (1789)

$N(t)$  – liczebność populacji w chwili  $t$ ,

$N(0) = N_0$  – licz. pop. w chwili  $t = 0$  (początek obserwacji)

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \lambda \frac{\Delta t}{\tau} N(t),$$

gdzie

$\frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba rozmnożeń w przedziale  $\Delta t$ ,

$\lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba potomków jednego osobnika w  $\Delta t$ ,

Gdy  $\Delta t \rightarrow 0$ , mamy

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

gdzie  $r = \lambda/\tau$  – współczynnik rozrodczości populacji.

## Model Malthusa (1789)

$N(t)$  – liczebność populacji w chwili  $t$ ,

$N(0) = N_0$  – licz. pop. w chwili  $t = 0$  (początek obserwacji)

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \lambda \frac{\Delta t}{\tau} N(t),$$

gdzie

$\frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba rozmnożeń w przedziale  $\Delta t$ ,

$\lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – liczba potomków jednego osobnika w  $\Delta t$ ,

Gdy  $\Delta t \rightarrow 0$ , mamy

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

gdzie  $r = \lambda/\tau$  – współczynnik rozrodczości populacji.

# Model Malthusa, konsekwencje

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

- $r > 0$  "przeludnienie"
- $r < 0$  "wyginięcie"
- $r = 0$  "stabilizacja"

# Model Malthusa, konsekwencje

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

- $r > 0$  "przeludnienie"
- $r < 0$  "wyginięcie"
- $r = 0$  "stabilizacja"

# Model Malthusa, konsekwencje

$$N(t) = N_0 e^{rt}.$$

- $r > 0$  "przeludnienie"
- $r < 0$  "wyginięcie"
- $r = 0$  "stabilizacja"

# Model Malthusa, uogólnienie

Proces urodzin i śmierci.

$r$  – współczynnik rozrodczości populacji,

$s$  – współczynnik śmiertelności populacji,

$$N(t) = N_0 e^{(r-s)t}.$$

- $r - s > 0$  – rozrodczość przewyższa śmiertelność,
- $r - s < 0$  – śmiertelność przewyższa rozrodczość,
- $r - s = 0$  – śmiertelność i rozrodczość równoważą się: "zastępowanie pokoleń".

# Model Malthusa, uogólnienie

Proces urodzin i śmierci.

$r$  – współczynnik rozrodczości populacji,  
 $s$  – współczynnik śmiertelności populacji,

$$N(t) = N_0 e^{(r-s)t}.$$

- $r - s > 0$  – rozrodczość przewyższa śmiertelność,
- $r - s < 0$  – śmiertelność przewyższa rozrodczość,
- $r - s = 0$  – śmiertelność i rozrodczość równoważą się:  
"zastępowanie pokoleń".

# Model Malthusa, uogólnienie

Proces urodzin i śmierci.

$r$  – współczynnik rozrodczości populacji,  
 $s$  – współczynnik śmiertelności populacji,

$$N(t) = N_0 e^{(r-s)t}.$$

- $r - s > 0$  – rozrodczość przewyższa śmiertelność,
- $r - s < 0$  – śmiertelność przewyższa rozrodczość,
- $r - s = 0$  – śmiertelność i rozrodczość równoważą się: "zastępowanie pokoleń".

# Dyskretne modele narodzin i śmierci

Proces urodzin.

$a = 1 + \lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – współczynnik rozrodczości populacji

$$N_{t+1} = aN_t.$$

Proces śmierci.

$\bar{a} = 1 - \bar{\lambda} \frac{\Delta t}{\tau}$  – współczynnik śmiertelności

$$N_{t+1} = \bar{a}N_t.$$

# Dyskretne modele narodzin i śmierci

Proces urodzin.

$a = 1 + \lambda \frac{\Delta t}{\tau}$  – współczynnik rozrodczości populacji

$$N_{t+1} = aN_t.$$

Proces śmierci.

$\bar{a} = 1 - \bar{\lambda} \frac{\Delta t}{\tau}$  – współczynnik śmiertelności

$$N_{t+1} = \bar{a}N_t.$$

## Równanie Verhulsta (1838)

$$N'(t) = rN(t) - v(N(t)),$$

$r$  – współczynnik rozrodczości,

$K$  – pojemność środowiska,

$a = \frac{r}{K}$  – współczynnik konkurencji,

funkcja  $v$  opisuje konkurencje o zasoby środowiska.

# Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),
- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,  
jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,  
momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,  
 $r = \lambda/\tau$ .

## Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),
- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,  
jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,  
momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,  
 $r = \lambda/\tau$ .

## Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),
- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,  
jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,  
momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,  
 $r = \lambda/\tau$ .

## Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),
- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,  
jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,  
momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,  
 $r = \lambda/\tau$ .

## Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),

- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,

jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,

momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,

$$r = \lambda/\tau.$$

## Równanie logistyczne – założenia

- w środowisku występuje jeden gatunek,
- populacja jest jednorodna,
- zasoby są ograniczone, występuje konkurencja między osobnikami,
- liczebność populacji nie może przekroczyć pewnej wartości  $K$ ,
- osobniki nie umierają (urodziny przewyższają śmiertelność),
- osobnik dzieli się co  $\tau$  jednostek,  
jeden rodziciel rodzi  $\lambda$  potomków,  
momenty rozmnożenia są rozłożone równomiernie,

$$r = \lambda/\tau.$$

# Równanie logistyczne

$v$  zależy od liczby spotkań między osobnikami

$v(N) = aN^2$        $a = r/K$  – współczynnik konkurencji

$$N'(t) = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right), \quad N(0) = N_0,$$

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{e^{-rt(K-N_0)}}{N_0}}.$$

# Równanie logistyczne

$v$  zależy od liczby spotkań między osobnikami

$v(N) = aN^2$        $a = r/K$  – współczynnik konkurencji

$$N'(t) = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right), \quad N(0) = N_0,$$

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{e^{-rt(K-N_0)}}{N_0}}.$$

# Równanie logistyczne

$v$  zależy od liczby spotkań między osobnikami

$v(N) = aN^2$        $a = r/K$  – współczynnik konkurencji

$$N'(t) = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right), \quad N(0) = N_0,$$

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{e^{-rt(K-N_0)}}{N_0}}.$$

## Równanie logistyczne inaczej

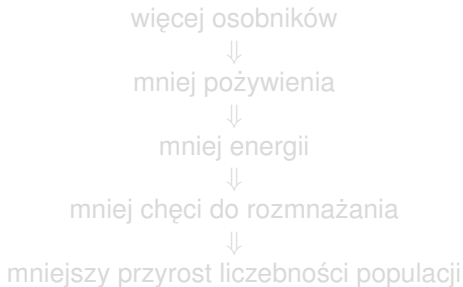
$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji



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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji



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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji

więcej osobników



mniej pożywienia



mniej energii



mniej chęci do rozmnażania



mniejszy przyrost liczebności populacji

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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji

więcej osobników



mniej pożywienia



mniej energii



mniej chęci do rozmnażania



mniejszy przyrost liczebności populacji

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

# Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji

więcej osobników



mniej pożywienia



mniej energii



mniej chęci do rozmnażania



mniejszy przyrost liczebności populacji

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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji

więcej osobników



mniej pożywienia



mniej energii



mniej chęci do rozmnażania

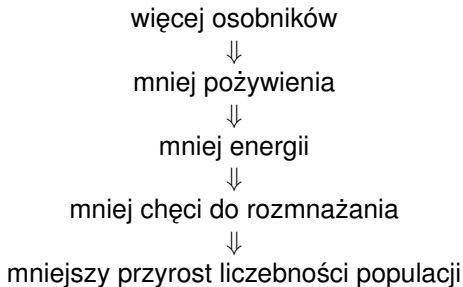


mniejszy przyrost liczebności populacji

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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji



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

## Równanie logistyczne inaczej

$\frac{N'(t)}{N(t)}$  – względny przyrost liczebności populacji

więcej osobników



mniej pożywienia



mniej energii



mniej chęci do rozmnażania



mniejszy przyrost liczebności populacji

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

## Model logistyczny przykład

Ludność USA w milionach od 1790 do 1990

1790	3.9
1800	5.3
1810	7.2
1820	9.6
1830	12.9
1840	17.1
1850	23.1

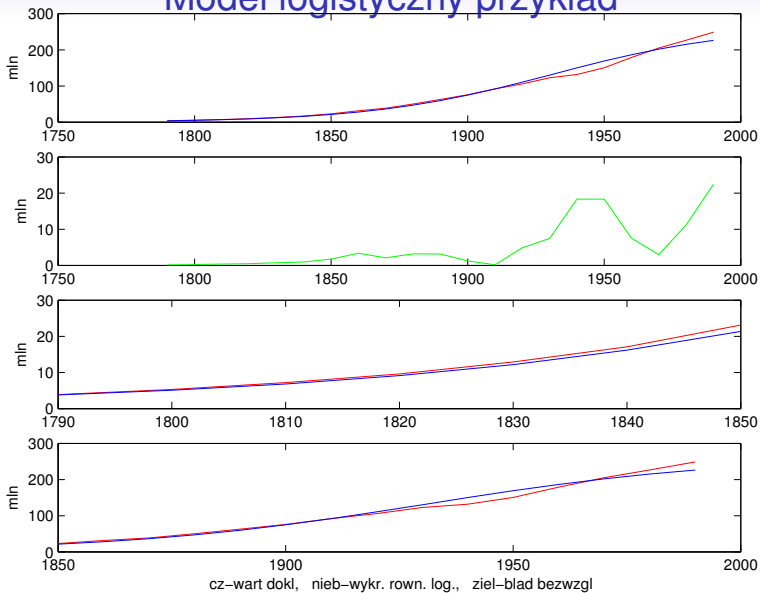
1860	31.4
1870	38.6
1880	50.2
1890	62.9
1900	76
1910	92
1920	105.7

1930	122.8
1940	131.7
1950	150.7
1960	179
1970	205
1980	226.5
1990	248.7

$$y(t) = \frac{265}{1 + 69 \exp(-0.03t)}, \quad y(0) = 3.9.$$

**Uwaga:** Za 0 przyjmujemy rok 1790.

# Model logistyczny przykład



## Model Gompertza (1825)

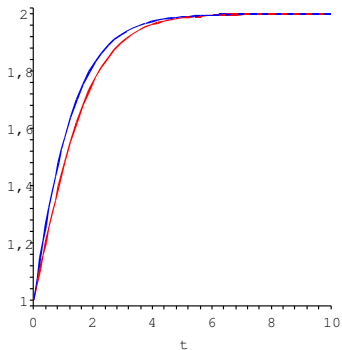
$$\frac{N'(t)}{N(t)} = r \ln \frac{K}{N(t)}, \quad N(0) = N_0,$$

$$N(t) = K \exp \left( - \exp \left( -rt + \ln \ln \left( \frac{K}{N_0} \right) \right) \right).$$

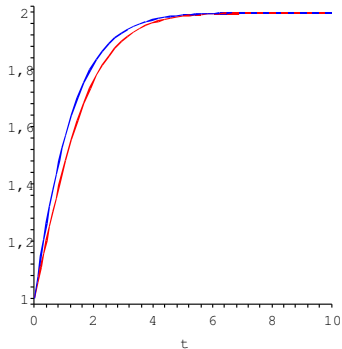
# Równanie logistyczne a równanie Gompertza

$$K = 2, r = 1, N_0 = 4,$$

$$K = 2, r = 1, N_0 = 1.$$



— krzywa logarytmiczna  
— krzywa Gompertza



— krzywa logarytmiczna  
— krzywa Gomperta

# Równanie logistyczne z opóźnieniem (1948)

## Założenie:

- Rozmnażają się tylko te osobniki, które są w ustalonym wieku  $\tau$ .

$N(t - \tau)$  – liczba osobników, które w chwili  $t$  są w wieku  $\tau$ .

$$\frac{N'(t)}{N(t)} = r \left( 1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right), \quad N(t) = f(t), \quad t \in [-\tau, 0].$$

# Równanie logistyczne z opóźnieniem, cd.

## Metoda kroków:

1  $t \in [0, \tau]$ ,  $N(t) = N_0 e^{rt} \exp\left(-\frac{r}{K} \int_0^t f(s - \tau) ds\right)$ .

2 znamy rozwiązanie na  $[0, \tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[\tau, 2\tau]$ .

...

$n+1$  znamy rozwiązanie na  $[(n-1)\tau, n\tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[n\tau, (n+1)\tau]$ .

# Równanie logistyczne z opóźnieniem, cd.

## Metoda kroków:

1  $t \in [0, \tau]$ ,  $N(t) = N_0 e^{rt} \exp\left(-\frac{r}{K} \int_0^t f(s - \tau) ds\right)$ .

2 znamy rozwiązanie na  $[0, \tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[\tau, 2\tau]$ .

...

$n+1$  znamy rozwiązanie na  $[(n-1)\tau, n\tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[n\tau, (n+1)\tau]$ .

# Równanie logistyczne z opóźnieniem, cd.

## Metoda kroków:

1  $t \in [0, \tau]$ ,  $N(t) = N_0 e^{rt} \exp\left(-\frac{r}{K} \int_0^t f(s - \tau) ds\right)$ .

2 znamy rozwiązanie na  $[0, \tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[\tau, 2\tau]$ .

...

$n+1$  znamy rozwiązanie na  $[(n-1)\tau, n\tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[n\tau, (n+1)\tau]$ .

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, cd.

### Metoda kroków:

1  $t \in [0, \tau]$ ,  $N(t) = N_0 e^{rt} \exp\left(-\frac{r}{K} \int_0^t f(s - \tau) ds\right)$ .

2 znamy rozwiązanie na  $[0, \tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[\tau, 2\tau]$ .

...

$n+1$  znamy rozwiązanie na  $[(n-1)\tau, n\tau]$ ; szukamy rozwiązania na  $[n\tau, (n+1)\tau]$ .

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Równanie logistyczne z opóźnieniem, zastosowanie i opis eksperymentu

Lucilia australijska (*Lucilia cuprina*), składają jaja na skórze żywych owiec powodując śmiertelne dolegliwości. Dawniej larwy były używane w szpitalach do oczyszczania ran, ponieważ żywią się tylko chorymi, ropiejącymi tkankami. Wędkarzom służą jako przynęty. Zamieszkują tereny przybrzeżne.

- Umieszczono dorosłe osobniki w temp. 25 st;
- dostarczano dużo pożywienia dla dorosłych (woda, cukier);
- dorosłe nie miały kontaktu z larwami;
- codziennie 50 g wątroby;
- codzienne liczenie owadów i jaj;
- czas trwania eksperymentu około rok;
- duża zgodność wyników eksperymentalnych z teorią.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra (1925, 1927) – założenia

- populacje rozmnażają się w sposób ciągły, osobniki z różnych pokoleń współegzystują,
- populacja drapieżnika natychmiast "odpowiada" na wzrost liczebności ofiar
- nie ma migracji
- brak drapieżników – liczebność ofiar rośnie wykładniczo, proces urodzin
- brak ofiar – liczebność drapieżników maleje jak w procesie śmierci
- drapieżniki polują – ofiary giną (ich liczba się zmniejsza), są pożywieniem, które daje energię do rozmnażania się drapieżników – ich liczba rośnie.

## Model Lotki – Volterra cd.

$V(t)$  – gęstość populacji ofiar,

$P(t)$  – gęstość populacji drapieżników,

$r$  – współczynnik rozrodczości ofiar,

$a$  – współczynnik skuteczności polowań,

$aVP$  – biomasa upolowanych ofiar,

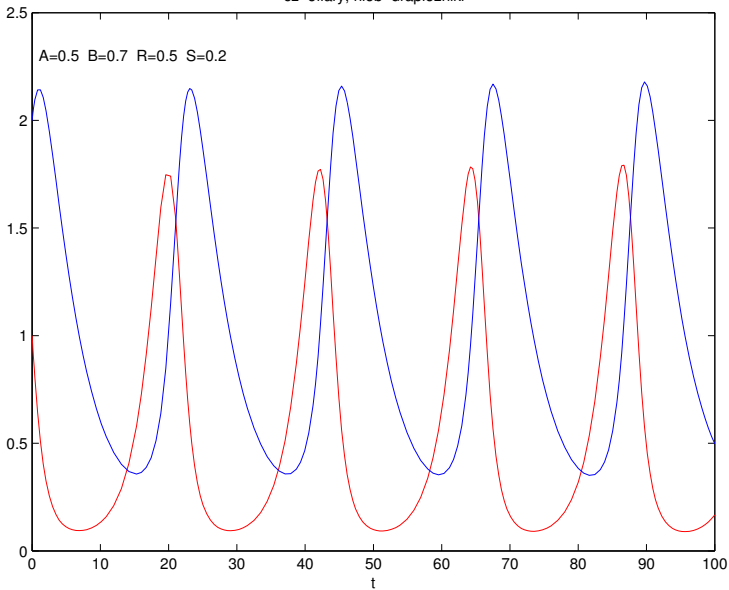
$b$  – procent energii z upolowanych ofiar użytej przez drapieżniki na rozród,

$s$  – współczynnik śmiertelności drapieżników.

$$\begin{cases} V'(t) = rV(t) - aV(t)P(t), \\ P'(t) = baV(t)P(t) - sP(t). \end{cases}$$

# Model Lotki – Volterra, przykład

cz–ofiary, nieb–drapieżniki



## Model Lotki – Volterra cd.

- Dane Hudson's Bay Company z lat 1847 – 1903, dotyczące liczby skupionych skór rysi i zajęcy, potwierdzają występowanie oscylacji.
- Wersja z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar.
- Wersja z kryjówkami dla ofiar.

# Modele ze strukturą wieku – Model Lesliego (1945)

$\rho_{j,i}$  – ilość osobników  $j$ -tej klasy w chwili  $i$ ,

$\rho_{n,0}$		$\rho_{n,1}$		$\rho_{n,2}$	$\dots$	$\rho_{n,i}$	$\dots$
$\rho_{n-1,0}$	$\nearrow$	$\rho_{n-1,1}$	$\nearrow$	$\rho_{n-1,2}$	$\dots$	$\rho_{n-1,i}$	$\dots$
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
$\rho_{3,0}$	$\nearrow$	$\rho_{3,0}$	$\nearrow$	$\rho_{3,2}$	$\dots$	$\rho_{3,i}$	$\dots$
$\rho_{2,0}$	$\nearrow$	$\rho_{2,0}$	$\nearrow$	$\rho_{2,2}$	$\dots$	$\rho_{2,i}$	$\dots$
$\rho_{1,0}$	$\nearrow$	$\rho_{1,0}$	$\nearrow$	$\rho_{1,2}$	$\dots$	$\rho_{1,i}$	$\dots$
$\rho_{0,0}$	$\nearrow$	$\rho_{0,1}$	$\nearrow$	$\rho_{0,2}$	$\dots$	$\rho_{0,1}$	$\dots$

$\sum_{j=0}^n \rho_{j,i}$  – ilość osobników w chwili  $i$ .

Jak wyznaczyć  $\rho_{0,i}$  ?

# Model Lesliego – procesy narodzin i śmierci

Proces narodzin opisany przez **równanie odnowy**

$$\rho_{0,i+1} = \beta_0 \rho_{0,i} + \beta_1 \rho_{1,i} + \dots + \beta_n \rho_{n,i},$$

$\beta_j$  – współczynnik rozrodu  $j$  – tej grupy

Proces śmierci:

$\rho_{i+1,j} = \rho_{i,j-1}$  – (te osobniki z  $j - 1$  klasy, które nie przeżyły),  
czyli

$$\rho_{i,1} = p_0 \rho_{i-1,0}, \quad \rho_{i,2} = p_1 \rho_{i-1,1}, \dots, \rho_{i,n} = p_{n-1} \rho_{i-1,n-1},$$

gdzie  $p_j$  – prawdopodobieństwo, że osobnik z klasy  $j$  znajdzie się w klasie  $j + 1$  (przeżyje).

## Model Lesliego (liniowy)

$$P_{i+1} = MP_i,$$

gdzie

$$P_i = \begin{bmatrix} \rho_{i,n} \\ \rho_{i,n-1} \\ \rho_{i,n-2} \\ \vdots \\ \rho_{i,1} \\ \rho_{i,0} \end{bmatrix}, \quad M = \begin{bmatrix} 0 & \rho_{n-1} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \rho_{n-2} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \rho_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \rho_0 \\ \beta_n & \beta_{n-1} & \beta_{n-2} & \dots & \beta_1 & \beta_0 \end{bmatrix}.$$

## Model Lesliego (nieliniowy)

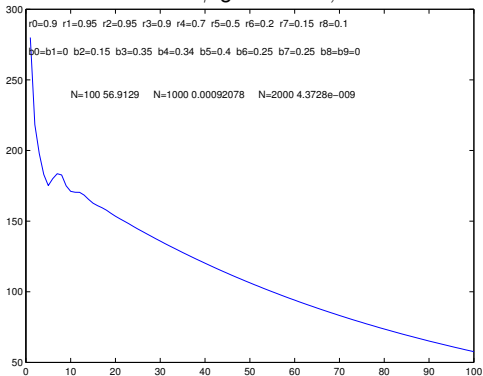
$$P_{i+1} = M_i P_i,$$

gdzie

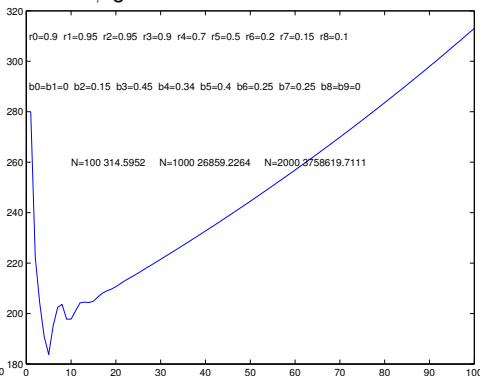
$$M_i = \begin{bmatrix} 0 & p_{i,n-1} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_{i,n-2} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{i,1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & p_{i,0} \\ \beta_{i,n} & \beta_{i,n-1} & \beta_{i,n-2} & \dots & \beta_{i,1} & \beta_{i,0} \end{bmatrix}.$$

# Model Lesliego, przykład

$$\beta_3 = 0.35,$$



$$\beta_3 = 0.45.$$



## Model McKendricka (1926), von Foerstera (1959)

$\rho(t, a)$  – gęstość osobników w wieku  $a$  w chwili  $t$ ,

$\rho(t, a)\Delta a$  – liczba osobników w wieku od  $a$  do  $a + \Delta a$  w chwili  $t$ ,

$$\sum_{a \geq 0} \rho(t, a)\Delta a \quad \text{''}\Delta a \rightarrow 0\text{''} \quad \int_0^{\infty} \rho(t, a) da$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces śmierci

$\mu(a)$  – współczynnik śmiertelności

- w czasie  $[t, t + \Delta t]$  część  $\mu(a)\Delta t$  osobników, które są w chwili  $t$  w wieku  $[a, a + \Delta a]$  umrze;
- w chwili  $t$  mamy  $\rho(t, a)\Delta a$  osobników w wieku  $[a, a + \Delta a]$ ;
- liczba osobników z w/w grupy, która umrze w czasie  $[t, t + \Delta t]$  to  $\rho(t, a)\Delta a\mu(a)\Delta t$ ; reszta przeżyje;
- osobniki które w chwili  $t$  były w wieku  $[a, a + \Delta a]$  w chwili  $t + \Delta t$  będą w wieku  $[a + \Delta t, a + \Delta a + \Delta t]$ .
- Czyli

$$\rho(t + \Delta t, a + \Delta t)\Delta a \approx \rho(t, a)\Delta a - \rho(t, a)\mu(a)\Delta a\Delta t,$$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(t + \Delta t, a + \Delta t) - \rho(t, a)}{\Delta t} = \rho_t(t, a) + \rho_a(t, a).$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces śmierci

$\mu(a)$  – współczynnik śmiertelności

- w czasie  $[t, t + \Delta t]$  część  $\mu(a)\Delta t$  osobników, które są w chwili  $t$  w wieku  $[a, a + \Delta a]$  umrze;
- w chwili  $t$  mamy  $\rho(t, a)\Delta a$  osobników w wieku  $[a, a + \Delta a]$ ;
- liczba osobników z w/w grupy, która umrze w czasie  $[t, t + \Delta t]$  to  $\rho(t, a)\Delta a\mu(a)\Delta t$ ; reszta przeżyje;
- osobniki które w chwili  $t$  były w wieku  $[a, a + \Delta a]$  w chwili  $t + \Delta t$  będą w wieku  $[a + \Delta t, a + \Delta a + \Delta t]$ .
- Czyli

$$\rho(t + \Delta t, a + \Delta t)\Delta a \approx \rho(t, a)\Delta a - \rho(t, a)\mu(a)\Delta a\Delta t,$$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(t + \Delta t, a + \Delta t) - \rho(t, a)}{\Delta t} = \rho_t(t, a) + \rho_a(t, a).$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces śmierci

$\mu(a)$  – współczynnik śmiertelności

- w czasie  $[t, t + \Delta t]$  część  $\mu(a)\Delta t$  osobników, które są w chwili  $t$  w wieku  $[a, a + \Delta a]$  umrze;
- w chwili  $t$  mamy  $\rho(t, a)\Delta a$  osobników w wieku  $[a, a + \Delta a]$ ;
- liczba osobników z w/w grupy, która umrze w czasie  $[t, t + \Delta t]$  to  $\rho(t, a)\Delta a\mu(a)\Delta t$ ; reszta przeżyje;
- osobniki które w chwili  $t$  były w wieku  $[a, a + \Delta a]$  w chwili  $t + \Delta t$  będą w wieku  $[a + \Delta t, a + \Delta a + \Delta t]$ .
- Czyli

$$\rho(t + \Delta t, a + \Delta t)\Delta a \approx \rho(t, a)\Delta a - \rho(t, a)\mu(a)\Delta a\Delta t,$$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(t + \Delta t, a + \Delta t) - \rho(t, a)}{\Delta t} = \rho_t(t, a) + \rho_a(t, a).$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces śmierci

$\mu(a)$  – współczynnik śmiertelności

- w czasie  $[t, t + \Delta t]$  część  $\mu(a)\Delta t$  osobników, które są w chwili  $t$  w wieku  $[a, a + \Delta a]$  umrze;
- w chwili  $t$  mamy  $\rho(t, a)\Delta a$  osobników w wieku  $[a, a + \Delta a]$ ;
- liczba osobników z w/w grupy, która umrze w czasie  $[t, t + \Delta t]$  to  $\rho(t, a)\Delta a\mu(a)\Delta t$ ; reszta przeżyje;
- osobniki które w chwili  $t$  były w wieku  $[a, a + \Delta a]$  w chwili  $t + \Delta t$  będą w wieku  $[a + \Delta t, a + \Delta a + \Delta t]$ .
- Czyli

$$\rho(t + \Delta t, a + \Delta t)\Delta a \approx \rho(t, a)\Delta a - \rho(t, a)\mu(a)\Delta a\Delta t,$$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(t + \Delta t, a + \Delta t) - \rho(t, a)}{\Delta t} = \rho_t(t, a) + \rho_a(t, a).$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces śmierci

$\mu(a)$  – współczynnik śmiertelności

- w czasie  $[t, t + \Delta t]$  część  $\mu(a)\Delta t$  osobników, które są w chwili  $t$  w wieku  $[a, a + \Delta a]$  umrze;
- w chwili  $t$  mamy  $\rho(t, a)\Delta a$  osobników w wieku  $[a, a + \Delta a]$ ;
- liczba osobników z w/w grupy, która umrze w czasie  $[t, t + \Delta t]$  to  $\rho(t, a)\Delta a\mu(a)\Delta t$ ; reszta przeżyje;
- osobniki które w chwili  $t$  były w wieku  $[a, a + \Delta a]$  w chwili  $t + \Delta t$  będą w wieku  $[a + \Delta t, a + \Delta a + \Delta t]$ .
- Czyli

$$\rho(t + \Delta t, a + \Delta t)\Delta a \approx \rho(t, a)\Delta a - \rho(t, a)\mu(a)\Delta a\Delta t,$$

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\rho(t + \Delta t, a + \Delta t) - \rho(t, a)}{\Delta t} = \rho_t(t, a) + \rho_a(t, a).$$

# Model McKendricka – von Foerstera proces urodzin

$\beta(a)$  – współczynnik urodzin

- liczba potomków wydanych przez osobniki będące w wieku  $[a + \Delta a]$  w czasie  $[t + \Delta t]$  to  $\rho(a, t)\beta(a)\Delta t$ ,
- liczba potomków, które urodzą się w przedziale  $[t, t + \Delta t]$  wynosi  $\Delta t \sum_{a \geq 0} \beta(a)\rho(a, t)\Delta a$ .
- Gdy  $\Delta a \rightarrow 0$ , to liczba nowych osobników w chwili  $t$  wynosi

$$\int_0^{\infty} \beta(a)\rho(t, a)da.$$

# Model McKendricka – von Foerstera

## proces urodzin

$\beta(a)$  – współczynnik urodzin

- liczba potomków wydanych przez osobniki będące w wieku  $[a + \Delta a]$  w czasie  $[t + \Delta t]$  to  $\rho(a, t)\beta(a)\Delta t$ ,
- liczba potomków, które urodzą się w przedziale  $[t, t + \Delta t]$  wynosi  $\Delta t \sum_{a \geq 0} \beta(a)\rho(a, t)\Delta a$ .
- Gdy  $\Delta a \rightarrow 0$ , to liczba nowych osobników w chwili  $t$  wynosi

$$\int_0^{\infty} \beta(a)\rho(t, a)da.$$

# Model McKendricka – von Foerstera proces urodzin

$\beta(a)$  – współczynnik urodzin

- liczba potomków wydanych przez osobniki będące w wieku  $[a + \Delta a]$  w czasie  $[t + \Delta t]$  to  $\rho(a, t)\beta(a)\Delta t$ ,
- liczba potomków, które urodzą się w przedziale  $[t, t + \Delta t]$  wynosi  $\Delta t \sum_{a \geq 0} \beta(a)\rho(a, t)\Delta a$ .
- Gdy  $\Delta a \rightarrow 0$ , to liczba nowych osobników w chwili  $t$  wynosi

$$\int_0^{\infty} \beta(a)\rho(t, a)da.$$

## Model McKendricka – von Foerstera

$$\rho_t(t, a) + \rho_a(a, t) = -\mu(a)\rho(t, a), \quad \textit{proces śmierci}$$

$$\rho(t, 0) = \int_0^\infty \beta(a)\rho(t, a) da, \quad \textit{równanie odnowy}$$

$$\rho(0, a) = \phi(a), \quad \textit{rozkład początkowy}$$

$$z(t) = \int_0^\infty \rho(t, a) da, \quad \textit{ilość osobników.}$$

## Model Gurtina – MacCamy’ego (1974)

$$\rho_t(t, a) + \rho_a(t, a) = -\mu(a, z(t))\rho(t, a), \quad \text{proces śmierci}$$

$$\rho(t, 0) = \int_0^\infty \beta(a, z(t))\rho(t, a) da, \quad \text{rów. odnowy}$$

$$\rho(0, a) = \phi(a), \quad \text{rozkład początkowy}$$

$$z(t) = \int_0^\infty \rho(t, a) da, \quad \text{ilość osobników.}$$

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty (1976)

$N(t, a)$  – ilość krwinek czerwonych w wieku  $\leq a$ ,

$N(t) = \lim_{a \rightarrow \infty} N(t, a)$  – całkowita ilość krwinek,

$n(t, a) = \frac{\partial}{\partial a} N(t, a)$  – gęstość rozkładu wiekowego

$$\int_0^{\infty} n(t, s) ds = N(t).$$

Intensywność destrukcji krwinek, które są w wieku  $a$  :

$$i(t, a) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t + h, a + h)}{h}.$$

Współczynnik destrukcji (prawdopodobieństwo)

$$\lambda(t, a) = \frac{i(t, a)}{n(t, a)}.$$

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty (1976)

$N(t, a)$  – ilość krwinek czerwonych w wieku  $\leq a$ ,

$N(t) = \lim_{a \rightarrow \infty} N(t, a)$  – całkowita ilość krwinek,

$n(t, a) = \frac{\partial}{\partial a} N(t, a)$  – gęstość rozkładu wiekowego

$$\int_0^{\infty} n(t, s) ds = N(t).$$

Intensywność destrukcji krwinek, które są w wieku  $a$  :

$$i(t, a) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t + h, a + h)}{h}.$$

Współczynnik destrukcji (prawdopodobieństwo)

$$\lambda(t, a) = \frac{i(t, a)}{n(t, a)}.$$

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty (1976)

$N(t, a)$  – ilość krwinek czerwonych w wieku  $\leq a$ ,

$N(t) = \lim_{a \rightarrow \infty} N(t, a)$  – całkowita ilość krwinek,

$n(t, a) = \frac{\partial}{\partial a} N(t, a)$  – gęstość rozkładu wiekowego

$$\int_0^{\infty} n(t, s) ds = N(t).$$

Intensywność destrukcji krwinek, które są w wieku  $a$  :

$$i(t, a) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t+h, a+h)}{h}.$$

Współczynnik destrukcji (prawdopodobieństwo)

$$\lambda(t, a) = \frac{i(t, a)}{n(t, a)}.$$

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty (1976)

$N(t, a)$  – ilość krwinek czerwonych w wieku  $\leq a$ ,

$N(t) = \lim_{a \rightarrow \infty} N(t, a)$  – całkowita ilość krwinek,

$n(t, a) = \frac{\partial}{\partial a} N(t, a)$  – gęstość rozkładu wiekowego

$$\int_0^{\infty} n(t, s) ds = N(t).$$

Intensywność destrukcji krwinek, które są w wieku  $a$  :

$$i(t, a) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t + h, a + h)}{h}.$$

Współczynnik destrukcji (prawdopodobieństwo)

$$\lambda(t, a) = \frac{i(t, a)}{n(t, a)}.$$

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty (1976)

$N(t, a)$  – ilość krwinek czerwonych w wieku  $\leq a$ ,

$N(t) = \lim_{a \rightarrow \infty} N(t, a)$  – całkowita ilość krwinek,

$n(t, a) = \frac{\partial}{\partial a} N(t, a)$  – gęstość rozkładu wiekowego

$$\int_0^{\infty} n(t, s) ds = N(t).$$

Intensywność destrukcji krwinek, które są w wieku  $a$  :

$$i(t, a) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{n(t, a) - n(t + h, a + h)}{h}.$$

Współczynnik destrukcji (prawdopodobieństwo)

$$\lambda(t, a) = \frac{i(t, a)}{n(t, a)}.$$

# Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Jak wyznaczyć  $u(t, 0)$  ? (warunek brzegowy)

- za dużo krwinek  $\Rightarrow$  zmniejszenie produkcji
- za mało krwinek  $\Rightarrow$  zwiększenie produkcji

$S(t)$  – stopień pobudzenia układu krwinkotwórczego

$$S(t) = \frac{1}{p(t)} \frac{dp(t)}{dt} \leftarrow \text{przyrost produkcji}$$

przyrost produkcji takiej części układu, która daje produkcję jednostkową.

# Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Jak wyznaczyć  $u(t, 0)$  ? (warunek brzegowy)

- za dużo krwinek  $\Rightarrow$  zmniejszenie produkcji
- za mało krwinek  $\Rightarrow$  zwiększenie produkcji

$S(t)$  – stopień pobudzenia układu krwinkotwórczego

$$S(t) = \frac{1}{p(t)} \frac{dp(t)}{dt} \leftarrow \text{przyrost produkcji}$$

przyrost produkcji takiej części układu, która daje produkcję jednostkową.

# Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Jak wyznaczyć  $u(t, 0)$  ? (warunek brzegowy)

- za dużo krwinek  $\Rightarrow$  zmniejszenie produkcji
- za mało krwinek  $\Rightarrow$  zwiększenie produkcji

$S(t)$  – stopień pobudzenia układu krwinkotwórczego

$$S(t) = \frac{1}{p(t)} \frac{dp(t)}{dt} \leftarrow \text{przyrost produkcji}$$

przyrost produkcji takiej części układu, która daje produkcję jednostkową.

# Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Jak wyznaczyć  $u(t, 0)$  ? (warunek brzegowy)

- za dużo krwinek  $\Rightarrow$  zmniejszenie produkcji
- za mało krwinek  $\Rightarrow$  zwiększenie produkcji

$S(t)$  – stopień pobudzenia układu krwinkotwórczego

$$S(t) = \frac{1}{p(t)} \frac{dp(t)}{dt} \leftarrow \text{przyrost produkcji}$$

przyrost produkcji takiej części układu, która daje produkcję jednostkową.

# Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a).$$

Jak wyznaczyć  $u(t, 0)$  ? (warunek brzegowy)

- za dużo krwinek  $\Rightarrow$  zmniejszenie produkcji
- za mało krwinek  $\Rightarrow$  zwiększenie produkcji

$S(t)$  – stopień pobudzenia układu krwinkotwórczego

$$S(t) = \frac{1}{p(t)} \frac{dp(t)}{dt} \leftarrow \text{przyrost produkcji}$$

przyrost produkcji takiej części układu, która daje produkcję jednostkową.

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$S(t) = \gamma \frac{d}{dt} N(t - h),$$

$h$  – opóźnienie z jakim działa układ krwinkotwórczy,  
 $\gamma$  – współczynnik proporcjonalności.

$$p'(t) = -\gamma p(t) \frac{d}{dt} N(t - h);$$

$$p(t) = \rho e^{-\gamma N(t-h)},$$

$\rho$  – stała całkowania.

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$S(t) = \gamma \frac{d}{dt} N(t - h),$$

$h$  – opóźnienie z jakim działa układ krwinkotwórczy,  
 $\gamma$  – współczynnik proporcjonalności.

$$p'(t) = -\gamma p(t) \frac{d}{dt} N(t - h);$$

$$p(t) = \rho e^{-\gamma N(t-h)},$$

$\rho$  – stała całkowania.

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$S(t) = \gamma \frac{d}{dt} N(t - h),$$

$h$  – opóźnienie z jakim działa układ krwinkotwórczy,  
 $\gamma$  – współczynnik proporcjonalności.

$$p'(t) = -\gamma p(t) \frac{d}{dt} N(t - h);$$

$$p(t) = \rho e^{-\gamma N(t-h)},$$

$\rho$  – stała całkowania.

## Model Ważewskiej – Czyżewskiej i Lasoty

$$n_t(t, a) + n_a(t, a) = -\lambda(t, a)n(t, a),$$

$$u(t, 0) = \rho \exp \left\{ -\gamma \int_0^\infty n(t-h, a) da \right\},$$

$$u(0, a) = \psi(a), \quad \text{rozkład początkowy,}$$

$\lambda$  – prawdopodobieństwo, że krwinka, która w chwili  $t$  jest w wieku  $a$  zginie w jednostce czasu,

$\gamma$  – pobudliwość układu krwinkotwórczego; względny przyrost produkcji spowodowany jednostkową zmianą ilości krwinek w jednostce czasu,

$\rho$  – zapotrzebowanie organizmu na tlen; im jest ono większe, tym większe jest  $\rho$ .

## Literatura

- 1 A. S. Ackleh, R. R. Ferdinand, *A nonlinear phytoplankton aggregation model with light shading*, SIAM J. Appl. Math., **60** (1999), 316-336.
- 2 R. B. Banks, *Growth and diffusion phenomena : mathematical frameworks and applications*, Springer-Verlag, 1994.
- 3 F. Brauer, C. Castillo-Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag, New York, 2001.
- 4 S. P. Ellner, J. Guckenheimer, *Dynamics models in biology*, Princeton University Press, 2007.
- 5 U. Foryś, *Modele matematyczne w epidemiologii i immunologii*, Mat. Stosow., **42** (2000), 35–67.

# Literatura

- 6 U. Foryś, *Matematyka w biologii*, Warszawa, Wydawnictwa Naukowo-Techniczne 2005.
- 7 M. E. Gurtin, R. C. McCamy, *Non-linear Age-dependend Population Dynamics*, Arch. Rat. Mech. Anal. **54** (1974) 281–300.
- 8 K. P. Hadeler, *Pair formation models with maturation period*, J. Math. Biol., **32** (1993), 1–15.
- 9 J. Keener, J. Sneyd, *Mathematical physiology*, Springer, 1998.
- 10 M. Lachowicz, *Modele matematyczne w biologii–wprowadzenie*, Mat. Stosow., **42** (2000), 3–34.

## Literatura

- 11 P. H. Leslie, *The use of matrices in certain population mathematics*, *Biometrika*, **33**, (1945) 183–212.
- 12 P. H. Leslie, *Some further notes on the use of matrices in certain population mathematics*, *Biometrika*, **35**, (1948) 213–245.
- 13 J. Li, *Dynamics of Age-Structured Predator-Prey Population Models*, *J. Math. Anal. Appl.*, **152** (1990), 399–415.
- 14 A. J. Lotka, *Elements of physical biology*, Williams & Wilkins Co., Baltimore 1925, przedruk *Elements of mathematical biology*, New York, Dover Publications Inc. 1956, (dostępna również po polsku).
- 15 T. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*, London, St. Paul's Church Yard, 1798.

## Literatura

- 16 G. I. Marchuk, *Mathematical models in immunology*, New York, Springer 1983.
- 17 G. I. Marchuk, *Mathematical modelling of immune response in infectious diseases*, Dordrecht, Kluwer Academic Press 1997.
- 18 *Mathematical Modelling of Population Dynamics*, red. R. Rudnicki, Banach Center Publ., **63** (2004).
- 19 J. D. Murray, *Mathematical biology. 1, An introduction*, New York, Springer 2002.
- 20 J. D. Murray, *Mathematical biology. 2, Spatial models and biomedical applications*, New York, Springer 2003.

## Literatura

- 21 R. E. Plant, L. T. Wilson, *Models for age structured populations with distributed maturation rates*, J. Math. Biol., **23** (1986), 247–262.
- 22 V. Skakauskas, *Large time behavior in a density-dependent population dynamics problem with age structure and child care*, in: Mathematical modelling of population dynamics, Banach Center Publ., **63** (2004), 243–258.
- 23 J. Uchmański, *Klasyczna ekologia matematyczna*, Warszawa, PWN 1982.
- 24 P. F. Verhulst, *Notice sur la loi que population suit dans son accroissement*, Corr. Math. Et Phys., **10** (1838), 113–121.
- 25 V. Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individuali in speci animali conviventi*, Mem. R. Accad. Naz Dei Lincei. Ser. VI (II) 1926

## Literatura

- 26 M. Ważewska-Czyżewska, A. Lasota, *Matematyczne problemy dynamiki układu krwinek czerwonych*, *Mat. Stosow.*, **6** (1976) 23–40.
- 27 M. Ważewska-Czyżewska, A. Lasota, M. C. Mackey, *Minimizing therapeutically induced anemia*, *J. Math. Biol.*, **13** (1981) 149–158.
- 28 M. Ważewska-Czyżewska, *Erythrokinetics*, The Foreign Scientific Publications Department of the National Center for Scientific, Technical and Economic Information, Warsaw, 1984.
- 29 J. Wu, *Theory and Applications of Partial Functional Equations*, Springer–Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, 1996.

## Literatura – uwagi

Przystępnie podana wiedza ogólna dotycząca w/w tematyki:  
[3–6], [10], [14], [23].

Zaawansowane pozycje: [2], [18—20], [28, 29].

Ciekawe zastosowania:

- 1 Analiza zjawiska agregacji fitoplanktonu w oceanie.
- 22 Model opisujący dynamikę populacji, w którym uwzględnia się opiekę macierzyńską nad potomstwem, okres dojrzewania osobników oraz ich przemieszczanie się. Model jest dość trudny.
- 26, 27 Modele dotyczące cyrkulacji krwinek czerwonych. Stosowano je skutecznie w praktyce klinicznej.

Slajdy przygotowane z wykorzystaniem: [2], [3], [6], [7], [10], [26]. Rysunki otrzymane przy pomocy pakietów Maple, Matlab.