Matematické modely vývoje populací

Zdeněk Pospíšil

Matematické nebo počítačové modelování je důležitým nástrojem při poznávání a případném ovlivňování přírodních procesů. V tomto oboru již dlouho patří pevné místo modelům růstu a vzájemného ovlivňování populací.

Předložený text chce zájemcům o tuto problematiku ukázat některé základní myšlenky, které se při modelování dynamiky populací používají. Nejde tedy o představení sofistikovaných modelů používaných současnou matematickou ekologií (o nich se lze poučit např. v knihách [1], [2], [3], [4]), ani o modely nějakých konkrétních populací nebo jejich interakcí s prostředím (ty lze nalézt ve specializované literatuře), ale o jednoduchou matematiku, která je v základech takových modelů. Každý, kdo má základní znalosti středoškolské matematiky, si bude moci snadno ověřit ukázané postupy, nebo je realizovat pomocí dostupné výpočetní techniky – kalkulačky nebo počítače s jakýmkoliv tabulkovým procesorem.

Matematický model nějaké skutečnosti nebo procesu je jeho zjednodušeným obrazem vyjádřeným matematickými objekty a zapsaným matematickými symboly. Slouží jednak k hlubšímu poznání reality (vymezení prvků zkoumaného systému, jejich struktury a vzájemných vazeb), jednak k předpovídaní jejího vývoje a jeho případného ovlivňování. „Předpovídání“ je vlastně zastřešující pojem pro nejméně dvě různé aktivity – lze buď předpovídat, co se stane (v takovém případě mluvíme o predikci), nebo říkat, co by se stalo, pokud by byly splněny nějaké podmínky (pak ho označujeme jako projekci). Předpoklady, o něž se projekce většinou opírá, zahrnují přítomnost a minulost (předpokládáme tedy, že model je správný, tj. při jeho tvorbě jsme nezanedbali žádný relevantní jev, proces nebo prvek, známe dostatečně přesně všechny potřebné parametry, všechny důsledky plynoucí z modelu jsou v souladu s empirickými údaji) i budoucnost (předpokládáme, že všechny okolnosti, v nichž byl model sestaven a ověřován, se nebudou měnit).

Fibonacciho králíci

Matematický popis vývoje velikosti populace má v Evropě dlouhou tradici. Leonardo Pisánský řečený Fibonacci (cca. 1170–1250) řešil ve své knize Liber Abaci (1202) – což je vůbec první matematická publikace v post antické Evropě – zajímavou úlohu. Představme si člověka, který má na začátku jeden pár mladých králíků a dostatečné zásoby píce. Králíci starší než měsíc jsou již plodní a každý měsíc „vyprodukují“ další pár králíků. Otázkou je, kolik párů králíků bude mít chovatel za rok pokud se předpokládá, že žádný z nich neuhyne ani neskončí na pekáči.

Tuto úlohu lze řešit prostou úvahou. Na začátku je jeden pár králíků, který samozřejmě žije celý první měsíc. Ve druhém měsíci stále původní pár přežívá, ale zplodí další pár králíků; celkem jsou ve druhém měsíci dva páry králíků. Ty žijí i třetí měsíc a přidá se k nim nový pár zplozený párem původním; ve třetím měsíci má tedy chovatel tři páry králíků. Ve čtvrtém měsíci žijí tyto tři páry, k nim se přidá pár zplozený párem zakládajícím chov. Pár zplozený ve druhém měsíci již přesáhl věk měsíce jednoho, dosáhl tedy plodnosti a „vyprodukuje“ pár další. Majitel králíků má tedy ve čtvrtém měsíci 3+1+1=5 párů. V úvaze můžeme analogicky pokračovat dále a dostaneme posloupnost čísel vyjadřujících počty párů králíků v jednotlivých měsících:

$$1,\ 2,\ 3,\ 5,\ 8,\ 13,\ 21,\ 34,\ 55,\ 89,\ 144,\ 233.$$

Dvanáctého měsíce bude mít uvažovaný chovatel 233 párů králíků. Povšimněme si, že každý člen nalezené posloupnosti počínaje třetím je součtem dvou členů předcházejících.

Je jasné, že takto jednoduše nelze vývoj velikosti populace popisovat. Předpoklady, na nichž úvaha stojí – potomci jsou plozeni v pravidelných intervalech a ve stále stejném počtu, nikdo neumírá – nejsou realistické. Přesto jsou Fibonacciho úvahy dobrým východiskem pro vytvoření adekvátnějších matematických modelů růstu populací. Lze se od nich vydat různými směry. V následujícím textu ukážeme dva z nich; konkrétně ty, které nevyžadují „vyšší matematiku“, tj. pojmy limity, derivace a integrálu.

Nestrukturovaná populace

Označme n_i počet párů králíků v i-tém měsíci (tj. $n_0 = 1$, $n_1 = 1$, $n_2 = 2$, ..., $n_{12} = 233$, ...). V každém měsíci žijí všechny páry, které žily v měsíci předchozím, jejich počet byl n_{i-1}. Všechny páry, které jsou starší než měsíc, tj. ty, které žily v měsíci předminulém a jejichž počet byl tedy n_{i-2}, zplodí pár potomků. To znamená, že v i-tém měsíci bude n_{i-2} novorozených párů. Celkový počet párů v i-tém měsíci bude

$$n_i = n_{i-1} + n_{i-2}. \tag{1}$$

Na začátku byl jeden pár, $n_0 = 1$, a ten v prvním měsíci žil, ale ještě neplodil potomky, tj. $n_1 = 1$. Z nultého a prvního členu posloupnosti můžeme tedy vypočítat druhý, z prvního a druhého členu třetí a tak postupovat dále. Vypočítat například tisící člen tímto způsobem by však bylo příliš pracné; výhodnější je mít vzorec, který vyjádří obecný člen posloupnosti. Tento vzorec je

$$n_i = \frac{1}{\sqrt{5}}\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^{i+1} - \frac{1}{\sqrt{5}}\left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^{i+1}; \tag{2}$$

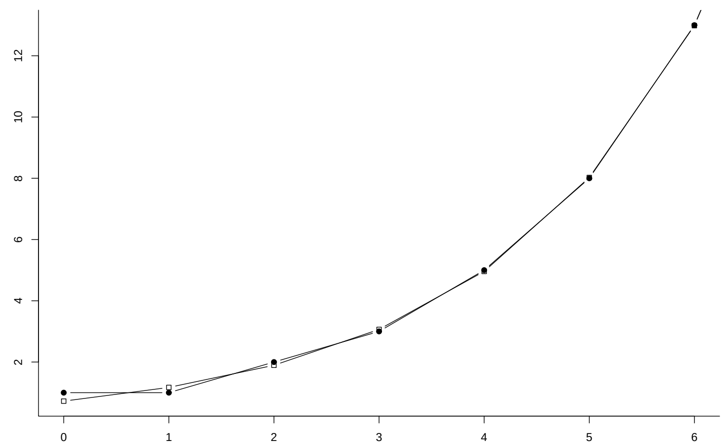
o jeho správnosti se lze snadno přesvědčit dosazením do rovnosti (2), jeho odvození (na něž stačí středoškolská matematika) by však překročilo rámec tohoto textu. Číslo $\left(1+\sqrt{5}\right)/2 \doteq 1,618$ je větší než jedna; umocníme-li ho na $i+1$ při „velkém“ i, dostaneme číslo „hodně velké“. Naopak číslo $\left(1-\sqrt{5}\right)/2 \doteq -0,618$ má absolutní hodnotu menší než jedna, jeho „dostatečně vysoká“ mocnina tedy bude „skoro nula“. Pro „dostatečně velké“ i je druhý výraz na pravé straně vzorce (2) „zanedbatelně malý“ ve srovnání s výrazem prvním; zanedbáme ho tedy a přesný vzorec (2) nahradíme vzorcem přibližným

$$n_i \approx \frac{1}{\sqrt{5}}\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^{i+1} = \frac{5+\sqrt{5}}{10}\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^{i}. \tag{3}$$

Tato formule je známým vyjádřením členu geometrické posloupnosti. Dospěli jsme k závěru, že populace králíků roste jako geometrická posloupnost s počátečním členem $\left(5+\sqrt{5}\right)/10$ a kvocientem $\left(1+\sqrt{5}\right)/2$. Skutečnost, že zhruba od pátého členu se geometrická posloupnost vyjádřená vzorcem (3) téměř neliší od Fibonacciho posloupnosti zadané rekurentní formulí (1), je ilustrována obrázkem 1.

Tento výsledek samozřejmě ještě není uspokojující. Pro popis růstu populace jsme totiž využili pouze proces rození. V každé skutečné populaci však dochází i k umírání. A tyto procesy – rození a umírání – nejsou deterministické (jako v případě Fibonacciho králíků, kde každý pár plodil přesně jeden pár potomků v přesně měsíčních intervalech), ale náhodné. Máme jistotu, že zemřeme, ale nevíme kdy; počet a doba narození potomků také nejsou a priori známy (navzdory metodám plánovaného rodičovství). Do matematického popisu vývoje populace musíme proto zavést alespoň dva parametry – jeden charakterizující rození, druhý umírání. Tyto parametry nemají charakter přesných fyzikálních nebo technických veličin, vyjadřují pravděpodobnost a průměrné hodnoty.

Běh času rozdělíme na stejně dlouhé úseky; v případě Fibonacciho králíků se jednalo o měsíce. Tyto úseky musí být „dostatečně krátké“, aby během nich nedocházelo k „příliš mnoha“ zrozením nebo úmrtím; co přesně znamenají sousloví „dostatečně krátké“ a „příliš mnoho“ je dáno charakterem popisované populace a přesností, jakou od modelu požadujeme – v tomto smyslu je vytvoření matematického modelu spíše umění než věda. Velikost populace v i-tém časovém úseku označíme a_i. Tato velikost může být vyjádřena například počtem jedinců, párů nebo samic, populační hustotou na zvoleném území, celkovou biomasou a podobně. Dále označíme symbolem d pravděpodobnost, že jedinec během jednoho období zemře; jinak řečeno, průměrné množství uhynulých jedinců během i-tého časového období je vyjádřeno součinem da_i. Nakonec označíme jako b průměrné množství narozených jedinců v populaci o jednotkové velikosti za jedno období;



Obrázek 1: Fibonacciho posloupnost 1, 1, 2, 3, 5, 8, ... (vyznačená symbolem $\bullet$) a geometrická posloupnost s počátečním členem $(5+\sqrt{5}\,)/10$ a kvocientem $(1+\sqrt{5}\,)/2$ (vyznačená symbolem $\square$)

v i-tém období bude tedy část populace tvořená novorozenci mít velikost ba_i. (Symboly a, d a b jsou zkratky za anglické pojmy „abundance“, „death rate“ a „birth rate“.)

Známe-li velikost populace a_i v i-tém období, můžeme její očekávanou velikost a_{i+1} v následujícím období vyjádřit jako velikost a_i zvětšenou o novorozence a zmenšenou o uhynulé jedince, tj.

$$a_{i+1} = a_i + ba_i - da_i = (1 + b - d)a_i. \tag{4}$$

Tato rovnost je opět rekurentní formulí pro geometrickou posloupnost s kvocientem $1 + b - d$. Očekávaná velikost populace v i-tém časovém úseku je tedy dána výrazem

$$a_i = a_0(1 + b - d)^i,$$

kde a_0 je počáteční velikost populace. Označíme-li pro zjednodušení $r = 1 + b - d$, můžeme tento vzorec stručně zapsat ve tvaru

$$a_i = a_0 r^i. \tag{5}$$

Povšimněme si, že vzorec (3) je speciálním případem vzorce (5) pro $a_i = n_i$, $a_0 = \left(5+\sqrt{5}\,\right)/10$, $r = \left(1+\sqrt{5}\,\right)/2$.

Dvěma rozdílnými úvahami jsme dospěli k témuž kvalitativnímu výsledku: růst populace je vyjádřen geometrickou posloupností. To jednak naznačuje, že geometrická posloupnost by skutečně mohla být adekvátním matematickým modelem růstu populace, jednak umožňuje interpretovat kvocient geometrické posloupnosti (3).

V případě Fibonacciho králíků nedochází k úhynu, pravděpodobnost úmrtí je tedy nulová, $d = 0$ tj. $r = 1 + b$, neboli $b = r - 1$. To znamená, že kvocient geometrické posloupnosti (3) zmenšený o jedničku je průměrný počet potomků jednoho páru králíků za jeden měsíc. Víme však, že každý pár starší než měsíc má jeden pár potomků, novorození králíci potomky nemají. Průměrný počet párů potomků je tedy roven počtu plodných párů dělený počtem párů všech, jinak řečeno, koeficient

$$b = \frac{1+\sqrt{5}}{2} - 1 = \frac{\sqrt{5}-1}{2} \doteq 0,618$$

vyjadřuje podíl počtu plodných mezi všemi páry Fibonacciho králíků. Za povšimnutí stojí fakt, že tento podíl je zlatým řezem – poměr počtu plodných a všech králíků je stejný jako poměr počtu novorozených a plodných králíků. Antičtí nebo renesanční filosofové pythagorejské školy by v tomto zjištění viděli projev tvořitelské moci čísel. Současný matematický ekolog má k němu spíše podezíravý postoj; matematická elegance ukazuje, že abstraktní úvahy se příliš vzdálily realitě. (V tom se vztah biologů k matematice liší od vztahu fyziků; pro ty je naopak matematická krása jedním z kriterií správnosti teorie.)

Populace skutečně v počátečních fázích svého vývoje, tj. při obsazování nového prostředí, rostou geometricky (exponenciálně), jak dokládají pozorování populací tohoto typu – od růstu biomasy bakterií na živném substrátu v Petriho misce po vývoj počtu obyvatelstva v osmnáctém století na území dnešních Spojených států amerických. Právě poslední zmíněný empirický fakt se stal východiskem vlivného Eseje o principu populace publikovaného Thomasem R. Malthusem (1766–1834) v roce 1798.

S Malthusovými názory je možno nesouhlasit. Aby však tento nesouhlas nestál jen na pocitech, je třeba vyjasnit, v čem je model (5) neadekvátní, odstranit jeho nedostatky a přitom zachovat jeho rysy, které vystihují realitu, a tak vytvořit model modifikovaný nebo nový, který růst populací popisuje věrněji.

Neadekvátnost modelu (5) spočívá především v tom, že podle něho může být růst populace neomezený. Je-li totiž růstový koeficient r větší než jedna (tj. pokud je porodnost větší než úmrtnost) a i je dostatečně velké (populace dostatečně dlouho roste), pak velikost populace a_i překročí jakoukoliv mez. To samozřejmě v konečném světě není možné.

Jako nedostatek modelu můžeme vidět přinejmenším dva zjednodušující předpoklady, které jsme při jeho tvorbě mlčky přijali. Ten první je, že koeficienty porodnosti a úmrtnosti jsme považovali za konstantní veličiny nezávislé na prostředí, v němž vývoj populace probíhá. To může být do jisté míry pravda – porodnost i úmrtnost (souhrnně biotický potenciál populace) může být dán fyziologickými vlastnostmi příslušného druhu. Ovšem v prostředí, v němž jsou zdroje omezené, se celý potenciál nemusí realizovat. Například je-li populace velká, vyčerpává více zdrojů. Ty se nestačí přirozeně obnovovat, populace hladoví, jedinci musí věnovat více energie na nalezení nedostatkových zdrojů a úmrtnost proto vzroste. Úmrtnost populace tedy může být rostoucí funkcí velikosti populace. Modifikaci modelu (5), resp. (4), zahrnutím závislosti růstového koeficientu r na velikosti populace je věnován článek [5], nebudeme se jí proto v tomto textu zabývat.

Druhý mlčky přijatý zjednodušující předpoklad je ten, že populace je tvořena stejnými jedinci (případně páry, samicemi a podobně) – všichni mají stejnou pravděpodobnost úmrtí a stejný průměrný počet potomků za jednotku času. To samozřejmě při podrobnějším pohledu není pravda. V populaci se mohou vyskytovat jedinci mladší a starší s různou mírou úmrtnosti, jedinci plodní a jedinci ještě nebo již neplodní, u populací hmyzu jsou různá vývojová stadia a podobně. Modelování populace, která je nějak strukturovaná – věkem, vývojovými stadii, plodností a podobně – je věnován následující oddíl.

Strukturované populace

Východiskem úvah nám opět budou Fibonacciho králíci. Popíšeme jejich vývoj formálně jiným postupem než v předchozím oddílu.

Populaci si můžeme představit jako složenou ze dvou částí – páry mladé, které dosud nedosáhly plodnosti, a páry dospělé, plodné. Označme m_i, resp. p_i, počet párů mladých, resp. plodných, králíků v i-tém měsíci. V následujícím měsíci každý z plodných párů „vyprodukuje“ pár mladých potomků, páry, které byly mladé, dosáhnou plodnosti, plodné páry přežívají. To znamená, že

$$m_{i+1} = p_i, \quad p_{i+1} = m_i + p_i. \tag{6}$$

Z těchto rovností (rekurentních formulí) můžeme při znalosti počátečních počtů jednotlivých typů párů m_0 a p_0 vypočítat počty v prvním měsíci; z těch počty ve druhém měsíci atd. Podle zadání úlohy vezmeme $m_0 = 1$, $p_0 = 0$ (na začátku měl chovatel pouze jeden pár mladých králíků) a vypočítáme počty párů v následujících měsících:

měsíc i	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	…
počet mladých párů m_i	1	0	1	1	2	3	5	8	13	21	…
počet plodných párů p_i	0	1	1	2	3	5	8	13	21	34	…
celkový počet párů $m_i + p_i$	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	…

Dostáváme stejné počty jako v prvním oddílu; kdyby tomu tak nebylo, nejméně v jedné z provedených úvah by byla chyba. Shodné výsledky naznačují, ale samy o sobě však ještě nezaručují, správnost postupů.

Vývoj populace Fibonacciho králíků byl v předchozím oddílu popsán rekurentní formulí (1), nyní máme popis dvěma formulemi (6). Počty párů v jednotlivých měsících vycházejí stejně; ovšem v prvním případě bylo pro výpočet velikosti populace v jednom měsíci třeba znát velikosti ve dvou měsících předchozích, ve druhém ze znalosti struktury populace (tj. počtů párů jednotlivých kategorií) v jednom měsíci vypočítáme strukturu v měsíci následujícím. Dva různé matematické popisy téhož procesu dávají stejný výsledek, ale mají naprosto odlišnou filosofickou interpretaci: v případě (1) k předpovězení budoucnosti nestačí znát současný stav a „zákon vývoje", ale je nutná také znalost minulosti; v případě (6) je budoucnost plně určena přítomností.

Bez ohledu na interpretaci je však zřejmé, že model (6) je stejně špatný (nebo stejně dobrý) jako model (1). Především v něm není zahrnut proces umírání a nedeterminovanost plození. Tyto nedostatky nyní odstraníme.

Opět rozdělíme běh času na stejně dlouhé úseky. Uvažujeme vlastně tři procesy – rození, umírání a dospívání, všechny tři obsahují nějakou neurčitost, prvek náhodnosti. Označme f (fertility) průměrný počet párů potomků jednoho plodného páru za jeden časový úsek. Střední počet novorozených párů „vyprodukovaných" všemi plodnými páry v i-tém období bude fp_i. Označme dále s_m, resp. s_p, (survival) pravděpodobnost, že mladý, resp. plodný, pár přežijí jedno období. Počet plodných, resp. mladých, párů, které přežily i-té období bude $s_p p_i$, resp. $s_m m_i$. Z mladých párů ale někteří během i-tého období dospějí do stadia plodnosti. Označme proto ještě μ (maturity) pravděpodobnost, že mladý pár během jednoho období dospěje. O procesech přežívání a dospívání mladých párů budeme předpokládat, že jsou nezávislé; počet mladých párů, které přežily i-té období a během něho dospěly, tedy bude $\mu s_m m_i$, počet těch, které přežily, ale nedospěly, bude $(1-\mu)s_m m_i$. Známe-li tedy počty mladých i plodných párů v i-tém období, můžeme vypočítat tyto počty v období následujícím. Počet mladých párů bude tvořen těmi, které byly zplozeny páry plodnými a těmi, které období přežily, ale nedospěly během něho. Počet plodných párů bude sestávat z těch, které byly v i-tém období mladé, ale přežily a dospěly, a z plodných párů, které přežily. Tedy

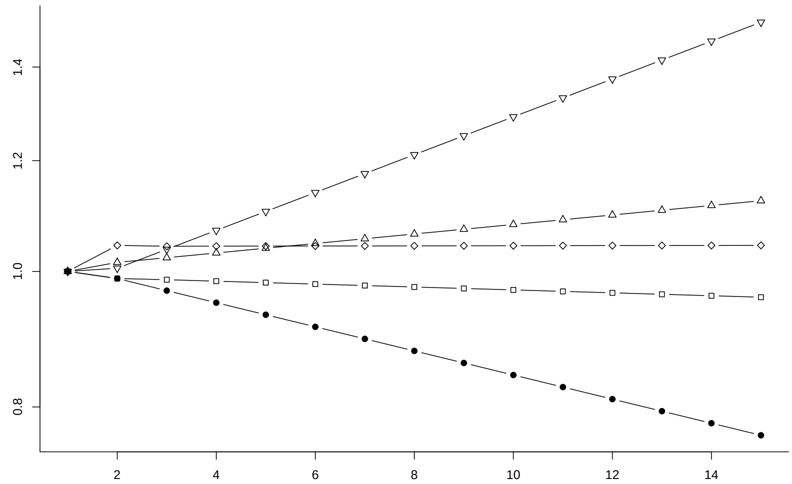
$$m_{i+1} = (1-\mu)s_m m_i + fp_i, \quad p_{i+1} = \mu s_m m_i + s_p p_i. \tag{7}$$

Povšimněme si, že rekurentní formule (6) jsou speciálním případem formulí (7) pro $f = 1$ (jeden plodný pár zplodí jeden pár potomků), $s_m = s_p = 1$ (všichni přežívají), $\mu = 1$ (každý mladý pár během měsíce dospěje).

Symboly m_i a p_i již nemusí označovat pouze počty párů ale nějak vyjádřené velikosti subpopulací mladých a plodných jedinců, koeficienty s_m, s_p, μ a f pak budou vyjadřovat příslušně modifikované koeficienty přežívání, maturace a plodnosti. Ze znalosti struktury populace – množství juvenilních a dospělých jedinců – a koeficientů plodnosti, přežívání a dospívání můžeme pomocí formule (7) projektovat vývoj populace do budoucna. To může být užitečné například pro volbu strategie ochrany nějakého ohroženého druhu.

Představme si ptačí druh, jehož stavy se zmenšují, takže hrozí jeho vyhynutí. Můžeme ho chránit několika způsoby: zákazem lovu (tj. zvětšením šance dospělých jedinců na přežití s_p), hubením predátora, který napadá hnízda (tj. zvětšením přežívání mladých jedinců s_m), vytvářením nových možností hnízdění a tím „produkce" potomstva např. stavbou budek (tj. zvětšením koeficientu plodnosti f) nebo přikrmováním a tím urychlením růstu a vývoje (tj. zvětšením koeficientu dospívání μ). Otázkou je, který ze způsobů je nejefektivnější.

Pro ilustraci předpokládejme, že střední doba dožití uvažovaných ptáků v jejich prostředí je asi devět let, něco přes třetinu mláďat se dožije prvního roku života, kdy dosahují plodnosti, zahnízdit se jim podaří asi do čtyř let a během roku nakladou čtyři až šest vajec, přičemž menší počet je častější. Pokud časovým krokem bude jeden rok a velikost populace bude vyjádřena v počtech samic, příslušné parametry modelu budou $s_m = 0,35$, $s_p = 0,7$, $\mu = 0,25$, $f = 2,3$. Nyní můžeme projektovat vývoj populace jednak s uvedenými hodnotami parametrů, jednak s jednotlivými parametry zvětšenými. Jeden z výsledků takové projekce je znázorněn na obrázku 2. Každý z parametrů byl zvětšen o 10% své původní hodnoty. Vidíme, že samotné přikrmování (zvětšení



Obrázek 2: Projekce vývoje hypotetické populace při změnách jednotlivých koeficientů modelu (7). $\bullet$ model s výchozími parametry $s_m = 0,35$, $s_p = 0,7$, $\mu = 0,25$, $f = 2,3$; $\triangle$ parametr s_m zvětšený o 10%; $\bigtriangledown$ parametr s_p zvětšený o 10%; $\Box$ parametr μ zvětšený o 10%; $\Diamond$ parametr f zvětšený o 10%.

μ) vymírání populace nezvrátí. Zvětšení plodnosti (koeficientu f) zastaví úbytek početnosti (přesněji: velikost populace začne nepatrně růst, její velikost se zdvojnásobí za přibližně sedm tisíc let), zmenšení úmrtnosti (zvětšení koeficientů přežívání s_m a s_p) způsobí růst populace, výrazněji v případě zvětšení přežívání dospělých jedinců s_p (velikost populace se zdvojnásobí za dvaadvacet let).

Analogickým způsobem lze modelovat populace strukturované jinak, než jen do dvou skupin – mladí a plodní. Můžeme například uvažovat různé věkové kategorie, které mohou, ale nemusí odpovídat časovému kroku modelu, populace může být navíc rozdělena podle pohlaví (pak je třeba nějak modelovat tvoření párů, což je samostatná zajímavá otázka), nebo může obývat několik stanovišť, mezi nimiž je různě těsné spojení (v takovém případě mluvíme o metapopulacích) a podobně. I do strukturované populace lze zavést závislosti jednotlivých koeficientů (úmrtnosti, dospívání, plodnosti, tvoření párů, migrace ...) na velikosti nebo struktuře populace, případně na kvalitě prostředí na různých stanovištích atd. Takovým způsobem dospějeme k matematickým modelům, které popisují dosti komplexní ekologické procesy. Jejich základní myšlenky jsou však stále stejně jednoduché, jako v příkladech podrobněji rozebraných v tomto textu.

Reference

[1] Britton, Nicholas, F: Essential Mathematical Biology. Springer, London-Berlin-Heidelberg, 2003

[2] Caswell, Hall: Matrix Population Models. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 2001

[3] Jarošík, Vojtěch: Růst a regulace populací. Academia, Praha, 2005

[4] Kot, Mark: Elements of Mathematical Ecology. Cambridge University Press, 2001

[5] Pospíšil, Zdeněk: Matematické modely dynamiky populací. In Věda a příroda – mezioborový pohled na přírodní vědy a techniku s příklonem k biotechnické-bionické problematice, sborník ze semináře. MZLU, Brno, 2006, str. 30–35