9

微分方程

9.4 族群成長模型

族群成長模型

在這一章節裡面我們將再更細緻地討論族群成長相關的微分方程：包含之前所提到的自然成長、 logistic 方程。

自然成長方程

1

$$\boxed{\frac{dP}{dt} = kP}$$

logistic 方程式

4

$$\boxed{\frac{dP}{dt} = kP\left(1 - \frac{P}{M}\right)}$$

自然成長方程

我們發現方程式一是可分離方程，因此移項後兩邊同時積分可得

$$\int \frac{dP}{P} = \int k\, dt$$

$$\ln |P| = kt + C$$

$$|P| = e^{kt + C} = e^C e^{kt}$$

$$P = Ae^{kt}$$

其中 A (= $\pm e^C$ or 0) 為常數。

自然成長方程

代入初始值，

$$P(0) = Ae^{k \cdot 0} = A$$

可知道 A 便是初始值，於是我們可以知道自然成長方程的解就只有如下的指數函數：

[自然成長方程] 初始值問題

$$P'(t) = kP(t), \quad P(0) = p_0$$

的解爲 $P(t) = p_0 e^{kt}$.

自然成長方程

若在自然成長的同時另外考慮族群的遷移或者遭受掠食，考慮遷移或者被捕獲的數量固定為 m ，則我們可以得到新的方程式：

3 $$\frac{dP}{dt} = kP - m$$

這個問題也是可分離方程，所以我們可以分離變數解決，結果跟原來的解類似。

下一張，接著我們來看 logistic 方程的一個例子。

範例一

劃出 logistic 方程式的方向場，其中 k = 0.08 ， M = 1000。

解:

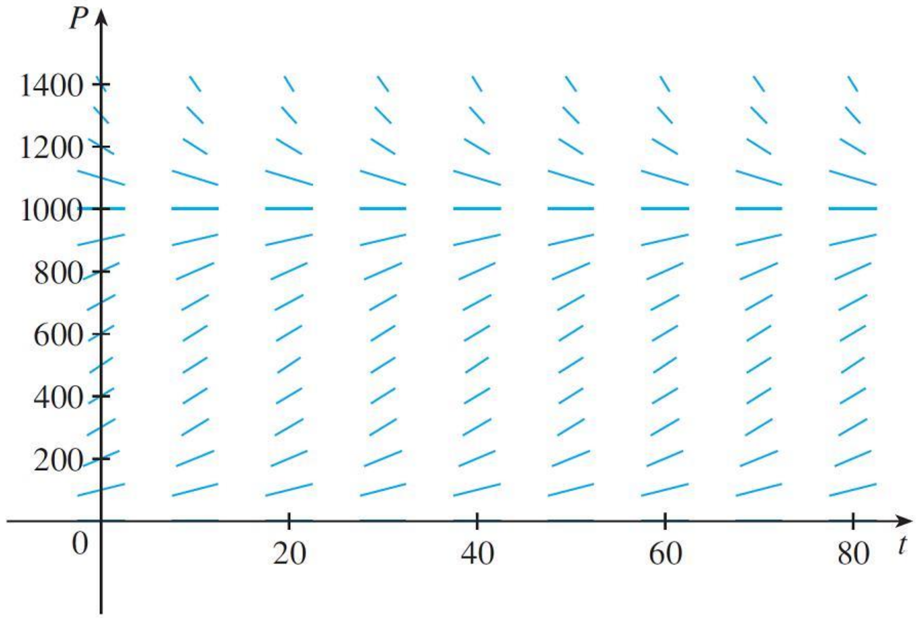
代入參數，我們可以得到方程式

$$\frac{dP}{dt} = 0.08P\left(1 - \frac{P}{1000}\right)$$

範例一 / 解

cont'd

下圖是方向場



Logistic equation 的方向場

圖一

範例一 / 解 cont'd

由於只考慮 $P > 0$ 以及 $t > 0$ ，所以我們只關心第一象限的部分。以下我們來分析這個方程。

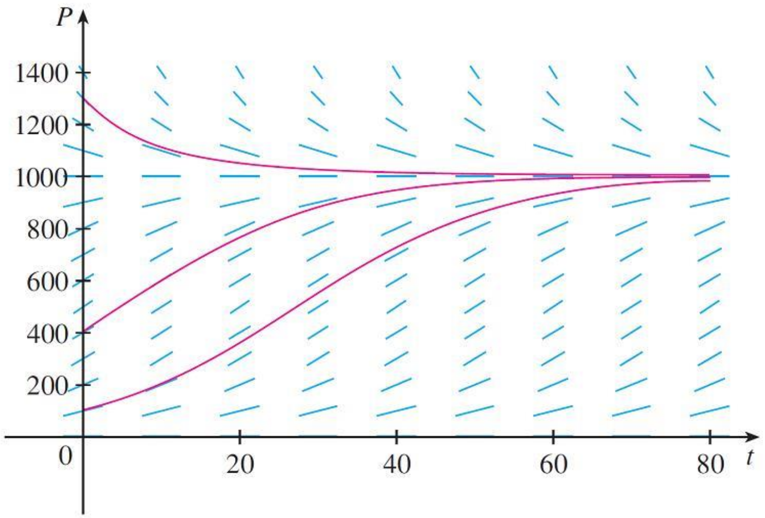
Logistic 方程式是自守方程式，因此在同一水平線上的點，其方向場的方向均相同。

另外，如我們原先所預期的，當 $0 < P < 1000$ 時，斜率為正，當 $P > 1000$ 時斜率為負。

我們也可以看到，當 P 靠近 0 或者 1000 時，斜率會越趨近 0 。而且也同時注意到，方向場的方向都是指向 1000 這個平衡點，而遠離 0 這個平衡點。

範例一 / 解

下面是從不同的初始點 $P(0) = 100$, $P(0) = 400$, $P(0) = 1300$ 開始，沿著方向場刻劃出解的曲線。



幾個不同的初始點所得到的解

圖二

Logistic 模型

由於 Logistic 方程式 $\boxed{4}$ 是可分離方程，我們現在可以直接解

$$\frac{dP}{dt} = kP\left(1 - \frac{P}{M}\right)$$

因此

$$\boxed{5} \qquad \int \frac{dP}{P(1 - P/M)} = \int k\, dt$$

Logistic 模型

先看左邊的積分

$$\frac{1}{P(1-P/M)} = \frac{M}{P(M-P)}$$

利用分式分項

$$\frac{M}{P(M-P)} = \frac{1}{P} + \frac{1}{M-P}$$

改寫方程式得到

$$\int \left(\frac{1}{P} + \frac{1}{M-P} \right) dP = \int k\, dt$$

Logistic 模型

$$\ln|P| - \ln|M - P| = kt + C$$

$$\ln\left|\frac{M - P}{P}\right| = -kt - C$$

$$\left|\frac{M - P}{P}\right| = e^{-kt-C} = e^{-C}e^{-kt}$$

$$\boxed{6} \qquad \frac{M - P}{P} = Ae^{-kt}$$

其中 $A = \pm e^{-C}$ ，為一常數

Logistic 模型

接著解 P 得到 P(t) 的表示式：

$$\frac{M}{P} - 1 = Ae^{-kt} \qquad \Rightarrow \qquad \frac{P}{M} = \frac{1}{1 + Ae^{-kt}}$$

代入初始值計算：

$$\frac{M - P_0}{P_0} = Ae^0 = A$$

最後得到解

7

$$P(t) = \frac{M}{1 + Ae^{-kt}} \quad \text{其中} \quad A = \frac{M - P_0}{P_0}$$

Logistic 模型

如同我們前面所分析的，利用前一頁的解函數表示式，可以得到

$$\lim_{t \to \infty} P(t) = M$$

這的確符合前面「所有解函數都會趨近平衡點 M」 的分析。

範例二

解初始值問題

$$\frac{dP}{dt} = 0.08P\left(1 - \frac{P}{1000}\right) \qquad P(0) = 100$$

並求 $P(40)$ 與 $P(80)$ 之值。

求在何時族群數量會到達 900 ？

範例二 / 解

直接將參數代入前面得到的方程式解表示式：

$$P(t) = \frac{1000}{1 + Ae^{-0.08t}} \qquad \text{其中} \qquad A = \frac{1000 - 100}{100} = 9$$

於是我們有解 $$P(t) = \frac{1000}{1 + 9e^{-0.08t}}$$

計算在 *t* = 40 以及 80 時的數值：

$$P(40) = \frac{1000}{1 + 9e^{-3.2}} \approx 731.6 \qquad P(80) = \frac{1000}{1 + 9e^{-6.4}} \approx 985.3$$

範例二 / 解

解族群數量到達 900 的時間，即： $\dfrac{1000}{1+9e^{-0.08t}} = 900$

直接移項

$$1 + 9e^{-0.08t} = \tfrac{10}{9}$$

$$e^{-0.08t} = \tfrac{1}{81}$$

$$-0.08t = \ln \tfrac{1}{81}$$

$$= -\ln 81$$

$$t = \frac{\ln 81}{0.08}$$

$$\approx 54.9$$

自然成長與 Logistic 模型的比較

自然成長與 Logistic 模型的比較

在 1930 年代，生物學家 G.F. Gause 便利用 logistic equation 來做為草履蟲生長的模型，下面是其數據

日數	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
個體數	2	3	22	16	39	52	54	47	50	76	69	51	57	70	53	59	57

他所測量了相對成長率 (dP/dt)/P 大約為 0.7944 ，而環境容量上限大約為 64 。

範例三

利用 Gause 的數據以及 Logistic 模型所得到的解，比較利用模型預測到的數據與實驗觀察值吻合的程度。

解:

給定相對生長率為 $k = 0.7944$ 初始值為 $P_0 = 2$

代入

$$P(t) = \frac{M}{1 + Ae^{-kt}} \quad \text{其中} \quad A = \frac{M - P_0}{P_0}$$

計算得

$$A = \frac{M - P_0}{P_0} = \frac{64 - 2}{2} = 31$$

範例三 / 解

將參數代入解的表示式：

得到

$$P(t) = \frac{M}{1 + Ae^{-kt}}$$

$$= \frac{64}{1 + Ae^{-0.7944t}}$$

$$P(t) = \frac{64}{1 + 31e^{-0.7944t}}$$

範例三 / 解

cont'd

另外，我們也計算自然成長模型的數據 $P(t) = 2e^{0.7944t}$ ，將觀察值與兩種模型計算得到的數據列如下表：

日數	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
個體數(觀察值)	2	3	22	16	39	52	54	47	50	76	69	51	57	70	53	59	57
個體數(logistic)	2	4	9	17	28	40	51	57	61	62	63	64	64	64	64	64	64
個體數(自然成長)	2	4	10	22	48	106	⋯										

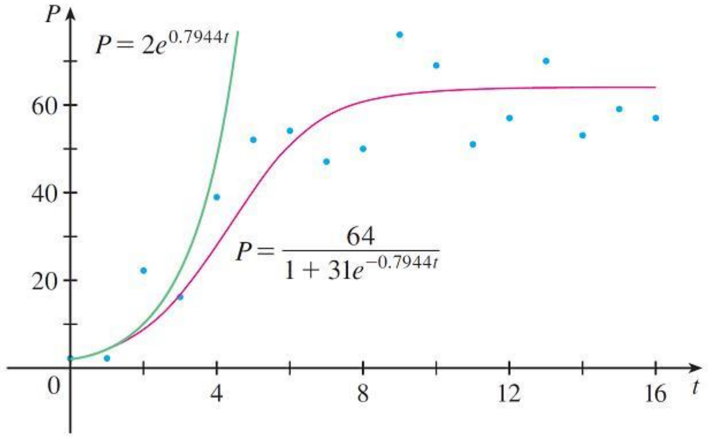
範例三 / 解

cont'd

我們另外繪製了下圖表，包含了自然成長模型、 Logistic 模型的曲線，還有實驗觀察的數據點。

我們發現在前幾天，三者的數據都還算接近，

但在第五天過後，自然成長模型由於是指數成長，顯然超出觀測值太多。後續的數據顯示 Logistic 模型的數值較為吻合。



實驗數據與兩種模型解曲線的比較

圖四

族群成長的其他種模型

族群成長的其他模型

跟自然成長模型一樣，若我們在 Logistic 模型中考慮到固定被掠食的修正項，則會得到

$$\frac{dP}{dt} = kP\left(1 - \frac{P}{M}\right) - c$$

例如海洋中的魚群固定被捕獲。

族群成長的其他模型

某些特殊種類的生物，會有維持基本生存的族群數量 m ，若個數少於 m 則會導致滅絕。

在考慮的這個情況下，我們加入一項乘數

$$\frac{dP}{dt} = kP\left(1 - \frac{P}{M}\right)\left(1 - \frac{m}{P}\right)$$

表示當 p < m 時，缺乏維持基本生存的數量，則族群個數也會開始減少，進而滅絕。