Osječki matematički list 14 (2014), 23-34

Stohastički model rasta populacije

Luka Brčić* Danka Pažanin † Igor Pažanin ‡

Sažetak

U ovome radu bavimo se izvodom jednostavnog stohastičkog modela koji opisuje rast populacije. Za razliku od klasičnih determinističkih modela, u takvom modelu veličinu populacije tretiramo kao diskretnu slučajnu varijablu. Kao rezultat, dobivamo model opisan sustavom linearnih običnih diferencijalnih jednadžbi prvog reda za pripadnu funkciju gustoće kojeg je moguće eksplicitno riješiti.

Ključne riječi: *rast populacije, Malthusov model, stohastičko modeliranje*

A stochastic model for population growth

Abstract

In this paper, we derive a simple stochastic model describing population growth. As opposed to classical deterministic models, in such model the size of population is considered to be a discrete random variable. As a result, we obtain the model described by the system of linear first-order ODEs satisfied by the corresponding probability mass function which can be explicitly solved.

Keywords: *population growth, Malthusian model, stochastic modeling*

*student PMF–Matematičkog odsjeka, Sveučilište u Zagrebu, Bijenička cesta 30, HR-10000 Zagreb, e-mail: luka-brcic@hotmail.com

†magistra edukacije matematike i fizike, Osnovna škola Dubovac, Primorska ulica 9, HR-47000 Karlovac, e-mail: dkrivo@gmail.com

‡izvanredni profesor, PMF–Matematički odsjek, Sveučilište u Zagrebu, Bijenička cesta 30, HR-10 000 Zagreb,e-mail: pazanin@math.hr

1 Uvod

Thomas R. Malthus, (1766.–1834.) *engleski demograf i politički ekonomist. Ostao je najpoznatiji po svojim pesimističnim ali krajnje utjecajnim pogledima na rast nataliteta.*

Populacija je skupina jedinki iste vrste koje žive na određenom prostoru i u određenom vremenu te koje aktivno izmjenjuju genetički materijal dajući plodno potomstvo. To može biti skupina ljudi, životinja, biljaka ili nekih drugih organizama. Rast populacije događa se kad stopa rađanja premaši stopu smrtnosti. Modeliranje rasta populacije intrigiralo je mnoge od davnih vremena. Tako je, primjerice, engleski demograf Thomas Malthus u svom radu *An Essay of the Principle of Population* još 1798. godine modelirao rast populacije bez migracija. Zanimljivo je da je tada predvidio pojavu globalne gladi ukoliko vlade zemalja ne budu utjecale na regulaciju veličine obitelji. Kao što je poznato, tu ideju kasnije je usvojila Kina provodeći tzv. politiku jednog djeteta.

Malthusov model rasta populacije smatra se ishodišnom točkom svih populacijskih modela i stoga ćemo ga i mi u ovom radu ukratko izvesti. Taj najjednostavniji matematički model rasta opisan je eksponencijalnom funkcijom i kao takav ima brojne manjkavosti. Najvažnija je ta da implicira neograničeni rast populacije što je u prirodi nemoguće. Brojna su ograničenja koja utječu na stopu rasta populacije. Najevidentnija su ograničeni resursi staništa (hrane, vode, prostora itd.). Nadalje, kad populacija postane dovoljno velika neizbježno dolazi i do natjecanja (kompeticije) za resurse zbog čega stopa rađanja s vremenom počinje padati, a stopa smrtnosti rasti. Ova (i druga) ograničenja uzeta su u obzir pri izvodu složenijih matematičkih modela kao što su tzv. logistički (Verhulstov) model ili Lotka–Volterra model grabežljivac - plijen. Zainteresiranog čitatelja upućujemo na [5].

Kako je derivacija mjera promjene, diferencijalnim jednadžbama se najjednostavnije izražavaju i modeliraju mnogi prirodni zakoni pa tako i rast populacije (vidjeti npr. [2, 3]). U skladu s tim, gore navedeni matematički modeli opisani su običnim diferencijalnim jednadžbama i *determinističkog* su tipa. U izvodu determinističkih modela rasta implicitno je pretpostavljeno da se radi o jako velikim populacijama. Manje populacije (posebice one ugroženih vrsta) izložene su stohastičkim efektima, što može znatno zakomplicirati modeliranje. Obzirom da je modeliranje stohastičkih procesa u biologiji važna, ali i iznimno zahtjevna tema, u ovom radu posvetit ćemo se izvodu jednostavnog *stohastičkog* modela rođenja u populaciji čiju veličinu promatramo kao diskretnu slučajnu varijablu. Rad je napisan prema poglavlju 3 iz [4] i cilj nam je na detaljan i pristupačan način prezentirati sve korake u tom izvodu.

2 Malthusov deterministički model

Usporedbe radi, u ovom poglavlju najprije ćemo izvesti Malthusov model rasta populacije. Označimo sa $N(t)$ veličinu populacije u trenutku t, tj. broj jedinki u populaciji u trenutku t. Neka je b prosječna stopa rađanja po glavi stanovnika i d prosječna stopa smrtnosti po glavi stanovnika te populacije. Osnovna pretpostavka Malthusovog modela glasi: u vremenskom intervalu duljine Δt broj rođenih članova u populaciji iznosi $b\Delta t N(t)$, a broj umrlih članova $d\Delta t N(t)$. Tada veličinu populacije u trenutku $t + \Delta t$ nalazimo tako da veličini populacije u trenutku t pridodamo broj rođenih članova u populaciji u vremenskom intervalu duljine Δt i od toga oduzmemo broj umrlih članova u vremenu Δt. Prema tome, vrijedi

$$N(t + \Delta t) = N(t) + b\Delta t N(t) - d\Delta t N(t)\,.$$

Odavde slijedi

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = (b - d)N(t)$$

pa uzimanjem limesa kad $\Delta t \to 0$ dobivamo običnu diferencijalnu jednadžbu

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N\,.$$

Neka je sada N_0 početna veličina populacije tj. $N(0) = N_0$, te neka je $r = b - d > 0$ stopa rasta populacije. Uzimajući to u obzir, veličina populacije u trenutku t dana je kao rješenje sljedeće Cauchyjeve (početne) zadaće:

$$\frac{dN}{dt} = rN\,, \qquad N(0) = N_0\,. \tag{1}$$

Jednadžba modela jednostavna je diferencijalna jednadžba prvog reda koju možemo riješiti separacijom varijabli:

$$\frac{dN}{N} = r dt \iff \ln N = rt + \ln c,\ c > 0 \iff N = ce^{rt},\ c > 0\,.$$

Iz početnog uvjeta $N(0) = N_0$ slijedi $c = N_0$ što znači da je rješenje zadaće (1) dano sa

$$N(t) = N_0 e^{rt}\,. \tag{2}$$

Dakle, u ovom matematičkom modelu, uz početnu veličinu populacije N_0 i sa stopom rasta $r = b - d$, rast populacije opisan je eksponencijalnom funkcijom danom sa (2). Primijetimo još i glavnu manjkavost ovog modela: pretpostavlja se da su stopa rađanja b i stopa smrtnosti d konstantne. Iz toga slijedi da je i stopa rasta r također konstantna što neizbježno vodi u neograničeni rast populacije.

3 Izvod stohastičkog modela

Glavna ideja je sljedeća: veličinu populacije N promotrimo kao *diskretnu slučajnu varijablu* te definirajmo (vremenski ovisnu) diskretnu funkciju gustoće $p_N(t)$ za slučajnu varijablu N kao vjerojatnost da populacija ima veličinu N u trenutku t. Kako N može poprimiti vrijednosti iz skupa $\{0, 1, 2, ...\}$, slijedi

$$\sum_{N=0}^{\infty} p_N(t) = 1, \quad \text{za svaki } t \geqslant 0\,.$$

Ponovno, neka je b prosječna stopa rađanja po glavi stanovnika. Radi jednostavnosti, pretpostavit ćemo da u populaciji nema umiranja. Nadalje, pretpostavljamo da se uvijek rodi samo jedno dijete (nema blizanaca, trojki itd.) te da je vjerojatnost da jedinka rodi neovisna o prijašnjim rođenjima. Sada b možemo interpretirati vjerojatnosno na sljedeći način: pretpostavljamo da je vjerojatnost da jedinka rodi za vrijeme Δt ($\Delta t \to 0$) dana sa $b\Delta t$. Primjerice, ako je prosječna stopa rođenja po glavi stanovnika jednaka jednom potomku godišnje, tada je vjerojatnost da određena jedinka rodi na zadani dan jednaka $1/365$. Budući da ćemo uzimati limes kada $\Delta t \to 0$, zanemarit ćemo vjerojatnosti da će biti više od jednog rođenja u populaciji u vremenskom intervalu Δt (zanemarujemo vjerojatnosti reda $(\Delta t)^2$ i više). Također, pretpostavit ćemo da je u trenutku $t = 0$ veličina populacije poznata i jednaka N_0 iz čega slijedi

$$p_N(0) = \begin{cases} 1, & N = N_0 \\ 0, & N \neq N_0 \end{cases}. \tag{3}$$

Konstruirajmo sada sustav diferencijalnih jednadžbi za diskretnu funkciju gustoće $p_N(t)$. Za populaciju koja u trenutku $t + \Delta t$ ima veličinu N postoje dvije mogućnosti:

- populacija je u trenutku t imala veličinu $N - 1$ i u vremenu Δt dogodilo se jedno rođenje u populaciji (u vremenu Δt točno jedna od $N - 1$ jedinki je rodila);
- populacija je u trenutku t imala veličinu N i u vremenu Δt nije bilo rođenja (u vremenu Δt niti jedna od N jedinki nije rodila).

Na temelju toga, imamo

$$p_N(t + \Delta t) = p_{N-1}(t)b(N-1)\Delta t + p_N(t)(1 - bN\Delta t)\,.$$

Odavde slijedi

$$p_N(t + \Delta t) - p_N(t) = p_{N-1}(t)b(N-1)\Delta t - p_N(t)bN\Delta t$$

pa dijeljenjem sa Δt dobivamo

$$\frac{p_N(t+\Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = p_{N-1}(t)b(N-1) - p_N(t)bN\,.$$

Konačno, uzimanjem limesa kada $\Delta t \to 0$ nalazimo

$$\frac{dp_N}{dt} = b\left[(N-1)p_{N-1} - Np_N\right]\,, \quad N = 1, 2, ..., \tag{4}$$

pri čemu je $p_0(t) = p_0(0)$ (populacija od 0 jedinki ostat će populacija od 0 jedinki). Promotrimo dobiveni sustav (4) koji opisuje naš model. Čine ga linearne obične diferencijalne jednadžbe prvog reda i možemo ga riješiti iterativno te eksplicitno odrediti $p_N(t)$.

Za početak, izvedimo formulu za rješenje linearne diferencijalne jednadžbe oblika

$$\frac{dy}{dt} + ay = g(t)\,, \tag{5}$$

pri čemu su konstanta a i funkcija g zadani, te uz početni uvjet $y(0) = y_0$. Umjesto standardne metode varijacije konstante (vidjeti npr. [1]), potražimo integracijski faktor $\mu \neq 0$ takav da vrijedi

$$\frac{d}{dt}(\mu y) = \mu\left(\frac{dy}{dt} + ay\right). \tag{6}$$

Deriviranjem lijeve strane jednadžbe dolazimo do

$$\frac{d\mu}{dt}y + \mu\frac{dy}{dt} = \mu\frac{dy}{dt} + a\mu y \qquad \text{tj.} \qquad \frac{d\mu}{dt} = a\mu\,.$$

Jednostavnom separacijom varijabli nalazimo

$$\frac{d\mu}{\mu} = adt$$

odakle integriranjem slijedi

$$\ln|\mu| = at + \ln c\,, \quad c > 0\,.$$

Zaključujemo

$$\mu = e^{at}c\,, \quad c \neq 0\,.$$

Početni uvjet za μ možemo odabrati na proizvoljan način pa uzmimo, stoga, da je $\mu(0) = 1$. To povlači da je $c = 1$, tj. $\mu(t) = e^{at}$. Uvrštavanjem dobivenog μ u (6) te uzimajući u obzir (5) slijedi

$$\frac{d}{dt}\left(e^{at}y\right) = e^{at}g(t)\,.$$

Integriranjem od 0 do t dobivamo

$$e^{at}y(t) - y(0) = \int_0^t e^{as}g(s)ds$$

odakle množenjem sa e^{-at} dobivamo traženu formulu:

$$y(t) = e^{-at}\left(y(0) + \int_0^t e^{as}g(s)ds\right). \tag{7}$$

Vratimo se sada jednadžbi (4). Napišemo li je u obliku

$$\frac{dp_N}{dt} + bNp_N = b(N-1)p_{N-1},$$

vidimo da ima oblik jednadžbe (5) uz $y(t) = p_N(t)$, $a = bN$ i $g(t) = b(N-1)p_{N-1}(t)$. Koristeći formulu (7) sada zaključujemo

$$p_N(t) = e^{-bNt}\left(\delta_{N,N_0} + b(N-1)\int_0^t e^{bNs}p_{N-1}(s)ds\right). \tag{8}$$

Ovdje smo uveli Kroneckerov simbol

$$\delta_{i,j} = \begin{cases} 0, & i \neq j \\ 1, & i = j \end{cases}$$

i iskoristili zapis početnog uvjeta (3) kao $p_N(0) = \delta_{N,N_0}$.

Sada ćemo jednostavnim računom pronaći prvih nekoliko rješenja od (8):

1. za $N < N_0$

   Očito je $p_N(t) = 0$ jer u populaciji nema umiranja.

2. za $N = N_0$

   $\delta_{N,N_0} = \delta_{N_0,N_0} = 1$, a $p_{N-1}(s) = p_{N_0-1}(s) = 0$ (jer je $N_0 - 1 < N_0$), pa slijedi

   $$\int_0^t e^{bNs}p_{N-1}(s)ds = 0.$$

   Iz (8) sada zaključujemo da je $p_N(t) = e^{-bN_0t}$.

3. za $N = N_0 + 1$

   $\delta_{N,N_0} = 0$, a $p_{N-1}(s) = p_{N_0}(s) = e^{-bN_0 s}$ (slučaj 2.), pa slijedi

$$\int_0^t e^{bNs} p_{N-1}(s) ds = \int_0^t e^{b(N_0+1)s} e^{-bN_0 s} ds = \int_0^t e^{bs} ds = \frac{e^{bt}-1}{b}\,.$$

   Uvrštavanjem u (8) dobivamo

$$\begin{aligned} p_N(t) &= e^{-b(N_0+1)t} b(N_0+1-1)\frac{e^{bt}-1}{b} \\ &= N_0(e^{-btN_0} - e^{-bt(N_0+1)}) \\ &= N_0 e^{-btN_0}(1-e^{-bt}). \end{aligned}$$

4. za $N = N_0 + 2$:
   $\delta_{N,N_0} = 0$, a $p_{N-1}(s) = p_{N_0+1}(s) = N_0 e^{-bN_0 s}(1-e^{-bs})$ (slučaj 3.), pa slijedi

$$\begin{aligned} \int_0^t e^{bNs} p_{N-1}(s) ds &= \int_0^t e^{b(N_0+2)s} N_0 e^{-bN_0 s}(1-e^{-bs}) ds \\ &= \int_0^t N_0 \left(1-e^{-bs}\right) e^{2bs} ds = N_0 \left(\int_0^t e^{2bs} ds - \int_0^t e^{bs} ds\right) \\ &= N_0 \left(\frac{e^{2bt}-1}{2b} - \frac{e^{bt}-1}{b}\right) \\ &= N_0 \frac{e^{2bt}-2e^{bt}+1}{2b}\,. \end{aligned}$$

   Iz (8) nalazimo

$$\begin{aligned} p_N(t) &= e^{-b(N_0+2)t} b(N_0+2-1) N_0 \frac{e^{2bt}-2e^{bt}+1}{2b} \\ &= \frac{1}{2} N_0(N_0+1) e^{-bN_0 t} e^{-2bt}(e^{2bt}-2e^{bt}+1) \\ &= \frac{1}{2} N_0(N_0+1) e^{-bN_0 t}(1-2e^{-bt}+e^{-2bt}) \\ &= \frac{1}{2} N_0(N_0+1) e^{-bN_0 t}(1-e^{-bt})^2\,. \end{aligned}$$

Dakle, dobili smo

$$p_N(t) = \begin{cases} 0, & N < N_0 \\ e^{-bN_0 t}, & N = N_0 \\ N_0 e^{-btN_0}(1 - e^{-bt}), & N = N_0 + 1 \\ \frac{1}{2} N_0(N_0+1) e^{-bN_0 t}(1-e^{-bt})^2, & N = N_0 + 2 \\ \vdots & \vdots \end{cases} \tag{9}$$

Cilj nam je pronaći eksplicitnu formulu za $p_N(t)$, za proizvoljni $N \geq N_0$. Na temelju (9), zaključujemo da bi $p_N(t)$, $N \geq N_0$, svakako trebao sadržavati član oblika $e^{-bN_0 t}(1 - e^{-bt})^{N-N_0}$. Jedini je problem kako općenito zapisati član u kojem se pojavljuje N_0, no tome možemo 'doskočiti' primjetimo li sljedeće:

1. za $N = N_0$
$$1 = \binom{N_0 - 1}{N_0 - 1} = \binom{N-1}{N_0 - 1}.$$

2. za $N = N_0 + 1$
$$\begin{aligned} N_0 &= \frac{(N_0-1)!N_0}{1!(N_0-1)!} = \frac{N_0!}{(N_{0-}(N_0-1))!(N_0-1)!} \\ &= \binom{N_0}{N_0-1} = \binom{N-1}{N_0-1}. \end{aligned}$$

3. za $N = N_0 + 2$
$$\begin{aligned} \frac{1}{2}N_0(N_0+1) &= \frac{(N_0-1)!N_0(N_0+1)}{2!(N_0-1)!} \\ &= \frac{(N_0+1)!}{((N_0+1)-(N_0-1))!(N_0-1)!} \\ &= \binom{N_0+1}{N_0-1} = \binom{N-1}{N_0-1}. \end{aligned}$$

Dakle, tvrdimo da vrijedi:

$$p_N(t) = \binom{N-1}{N_0-1} e^{-bN_0 t}(1-e^{-bt})^{N-N_0}, \quad \text{za svaki } N \geq N_0\,. \tag{10}$$

Preostaje nam, naravno, i formalno dokazati gornju tvrdnju. U dokazu ćemo koristit binomnu formulu:

$$(x+y)^n = \sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} x^{n-k} y^k \,, \quad \text{za } n \in \mathbb{N}\,,\ x, y \in \mathbb{R} \tag{11}$$

te jednu od njezinih trivijalnih posljedica (za $x = 1$ i $y = -1$):

$$\sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} (-1)^k = 0, \ \text{ za } n \in \mathbb{N}\,. \tag{12}$$

Obzirom da tvrdnju (10) treba dokazati za svaki prirodni broj N (počevši od N_0), dokaz ćemo provesti matematičkom indukcijom.

Ranije smo pokazali da tvrdnja vrijedi za $N = N_0$ (vidjeti (9)), što znači da je baza indukcije ispunjena.

Pretpostavimo sada da postoji $N \in \mathbb{N}$, $N > N_0$, takav da vrijedi

$$p_N(t) = \binom{N-1}{N_0-1} e^{-bN_0 t} (1 - e^{-bt})^{N-N_0}\,. \tag{13}$$

U koraku indukcije moramo pokazati da tvrdnja vrijedi za $N+1$, tj.

$$p_{N+1}(t) = \binom{N}{N_0-1} e^{-bN_0 t} (1 - e^{-bt})^{N+1-N_0}\,. \tag{14}$$

Prema (8) imamo

$$p_{N+1}(t) = e^{-b(N+1)t} \left(\underbrace{\delta_{N+1,N_0}}_{=0} + bN \int_0^t e^{b(N+1)s} p_N(s) ds \right).$$

Sada iskoristimo pretpostavku indukcije (13) te pažljivo raspišimo koristeći (11):

$$p_{N+1}(t) = e^{-b(N+1)t} bN \int_0^t e^{b(N+1)s} \binom{N-1}{N_0-1} e^{-bN_0 s} (1-e^{-bs})^{N-N_0} ds$$

$$= e^{-b(N+1)t} \frac{bN\,(N-1)!}{(N-N_0)!(N_0-1)!} \int_0^t e^{bs(N+1-N_0)} \left(\sum_{k=0}^{N-N_0} \binom{N-N_0}{k} (-1)^k e^{-bsk} \right) ds$$

$$= e^{-b(N+1)t} \frac{bN\,(N-1)!}{(N-N_0)!(N_0-1)!} \sum_{k=0}^{N-N_0} \int_0^t e^{bs(N+1-N_0)} \frac{(N-N_0)!\,(-1)^k e^{-bsk}}{(N-N_0-k)!k!} ds$$

$$= e^{-b(N+1)t} \frac{b\,N!}{(N-N_0)!(N_0-1)!} \sum_{k=0}^{N-N_0} (-1)^k \frac{(N-N_0)!}{(N-N_0-k)!k!}$$

$$\cdot \frac{N-N_0+1}{N-N_0+1} \cdot \frac{N-N_0-k+1}{N-N_0-k+1} \int_0^t e^{bs(N-N_0-k+1)}\,ds\,.$$

Odavde nalazimo

$$p_{N+1}(t) = e^{-b(N+1)t} \frac{b\,N!}{(N-N_0)!(N_0-1)!} \cdot \frac{1}{N-N_0+1}$$

$$\cdot \sum_{k=0}^{N-N_0} \frac{(-1)^k\,(N-N_0+1)!}{(N-N_0+1-k)!k!} \int_0^t (N-N_0-k+1) e^{bs(N-N_0-k+1)} ds$$

$$= \frac{b\,e^{-b(N+1)t}\,N!}{(N-N_0+1)!(N_0-1)!} \sum_{k=0}^{N-N_0} \binom{N-N_0+1}{k} \frac{1}{b} (e^{bt(N-N_0-k+1)} - 1)(-1)^k$$

$$= e^{-b(N+1)t} \binom{N}{N_0-1} \sum_{k=0}^{N-N_0+1} \binom{N-N_0+1}{k} \left(e^{bt(N-N_0-k+1)} - 1 \right) (-1)^k$$

$$= \; e^{-b(N+1)t} \binom{N}{N_0-1} \left[\sum_{k=0}^{N-N_0+1} \binom{N-N_0+1}{k} (-1)^k e^{bt(N-N_0-k+1)} \right.$$

$$\left. - \sum_{k=0}^{N-N_0+1} (-1)^k \binom{N-N_0+1}{k} \right].$$

Primijetimo da je, zbog (12), druga suma u gornjoj jednakosti jednaka 0. Temeljem toga imamo

$$
\begin{aligned}
p_{N+1}(t) &= \binom{N}{N_0-1} \sum_{k=0}^{N-N_0+1} \binom{N-N_0+1}{k} (-1)^k e^{-bt(N_0+k)} \\
&= \binom{N}{N_0-1} e^{-bN_0 t} \sum_{k=0}^{N-N_0+1} \binom{N-N_0+1}{k} (-e^{-bt})^k \\
&= \binom{N}{N_0-1} e^{-bN_0 t} (1-e^{-bt})^{N-N_0+1} ,
\end{aligned}
$$

što smo i trebali pokazati (vidjeti (14)). Time je dokazana formula (10) za $p_N(t)$.

4 Zaključak

U ovom radu izveden je jednostavan stohastički model koji opisuje rast populacije. Za razliku od determinističkih modela, u takvim modelima veličinu populacije N tretiramo kao diskretnu slučajnu varijablu. Uvodeći diskretnu funkciju gustoće $p_N(t)$ za slučajnu varijablu N kao vjerojatnost da populacija ima veličinu N u trenutku t, izvodimo sustav linearnih diferencijalnih jednadžbi koji ta funkcija mora zadovoljavati. Raspisivanjem prvih nekoliko rješenja, naslućujemo kako bi trebao izgledati opće rješenje tog sustava koje, potom, formalno dokazujemo matematičkom indukcijom.

Zaključno napomenimo još dvije stvari. Koristeći definiciju očekivanja i varijance (vidjeti npr. [6]):

$$\langle N \rangle = \sum_{N=0}^{\infty} N p_N , \qquad \sigma_N^2 = \langle N^2 \rangle - \langle N \rangle^2 ,$$

moguće je izračunati očekivanje i varijancu za veličinu populacije N. Zainteresiranog čitatelja upućujemo na [4]. Dobivaju se sljedeći rezultati:

$$\langle N \rangle = N_0 e^{bt} , \qquad \sigma_N^2 = N_0 e^{2bt} \left(1 - e^{-bt}\right) .$$

Koeficijent varijacije c_v koji računamo kao omjer standardne devijacije i očekivanja je tada dan sa

$$c_v = \frac{\sigma_N}{\langle N \rangle} = \sqrt{\frac{1-e^{-bt}}{N_0}}.$$

Za veliki t je e^{-bt} blizak nuli, pa se koeficijent varijacije c_v ponaša kao $\sqrt{\frac{1}{N_0}}$. To znači da je za veliki N_0 (tj. za populacije sa velikom početnom veličinom) koeficijent varijacije jako mali. Stoga je u [4] provedena i precizna asimptotička analiza za takve populacije. Za dobiveni p_N iz prethodnog poglavlja izvodi se pripadna funkcija distribucije vjerojatnosti te se konstruira asimptotički razvoj te funkcije po potencijama malog parametra $\frac{1}{N_0}$. Kao rezultat, zanimljivo je da se iz prvog člana u tom razvoju rekonstruira upravo deterministički Malthusov model.

Literatura

[1] M. Alić, Obične diferencijalne jednadžbe, Skripta PMF–Matematičkog odsjeka, Zagreb, 1994.

[2] J. R. Brannan, W. E. Boyce, *Differential Equations: An Introduction to Modern Methods* & *Applications*, John Wiley & Sons, San Francisco, 2007.

[3] M. Braun, *Differential Equations and Their Applications*, Springer–Verlag, New York, 1986.

[4] J. R. Chasnov, *Mathematical Biology*, Lecture Notes, The Hong Kong University of Science and Technology, 2009.
http://www.math.ust.hk/machas/mathematical-biology.pdf

[5] D. Jukić, *Matematički modeli*, Nastavni materijali, Odjel za matematiku Sveučilišta u Osijeku, 2010.
http://www.mathos.unios.hr/modeli/materijali.html

[6] N. Sarapa, *Teorija vjerojatnosti*, Školska knjiga, Zagreb, 1992.