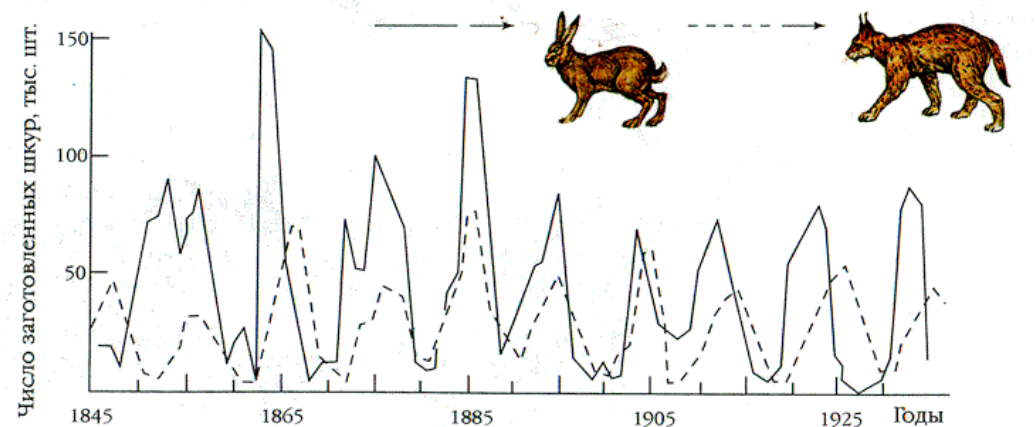


8. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

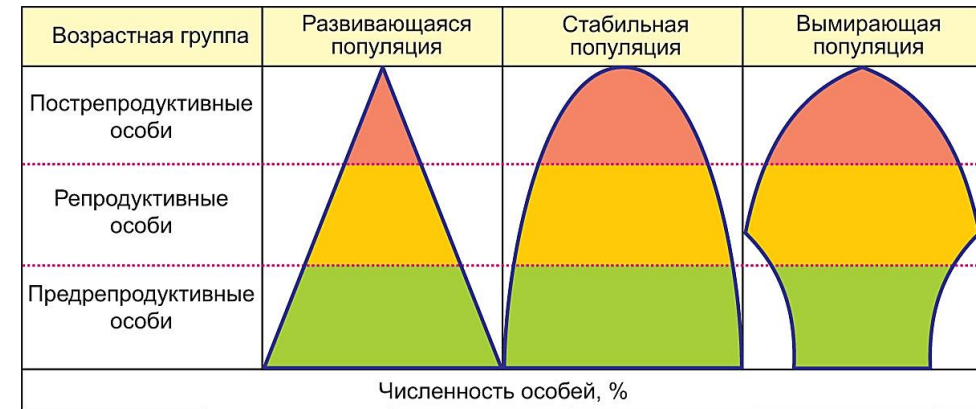
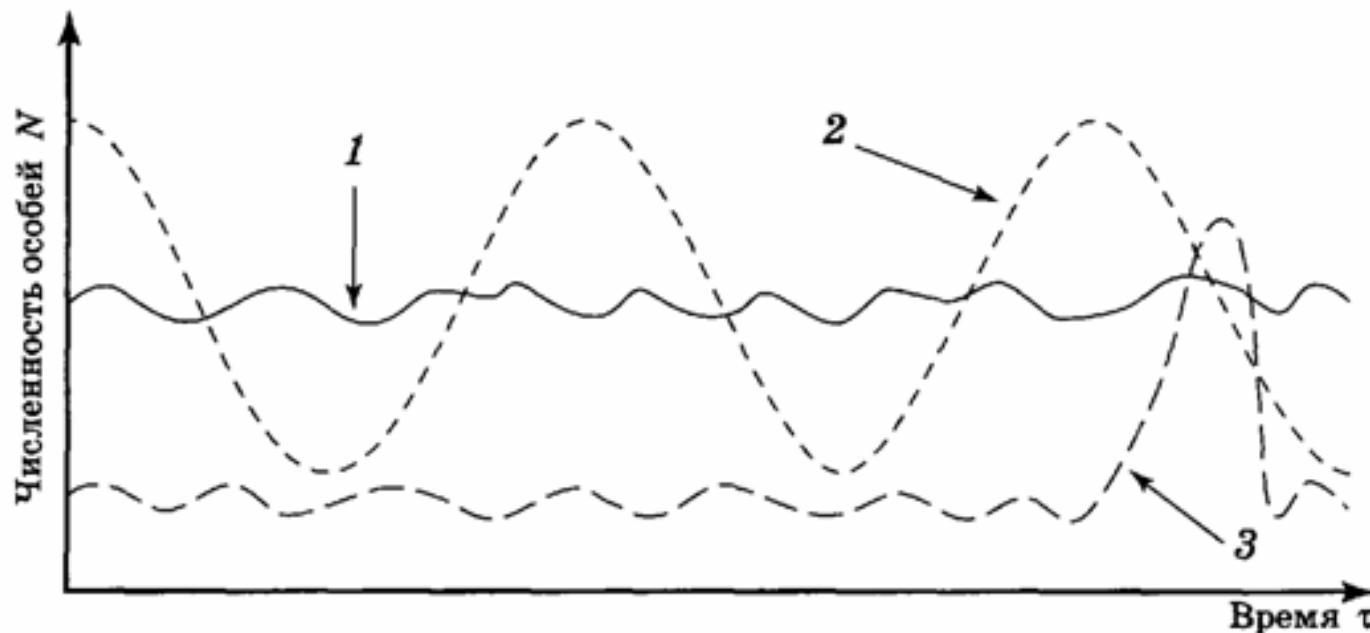
- 1 Модель неограниченного (экспоненциального) роста в популяции
- 2 Модель ограниченного роста в популяции
- 3 Модель популяции с наименьшей критической численностью
- 4 Модель взаимодействия двух популяций
- 5 Изменение численности моделей популяции



1 Модель неограниченного (экспоненциального) роста в популяции

Численность популяции зависит от ряда как внешних, так и внутренних факторов и может существенно изменяться во времени различным образом:

- увеличиваться;
- совершать колебания;
- снижаться;
- поддерживаться на относительно постоянном уровне.



Основные кривые изменения численности популяций различных видов:
1 — стабильный; 2 — циклический;
3 — скачкообразный

Популяция - это совокупность особей одного вида, относительно обособленных от других групп, обладающих общим генофондом, а также способных к более или менее устойчивому самовоспроизводству

Вид

Совокупность организмов, которые при скрещивании дают плодовитое потомство.

Ареал обитания вида — вся территория, на которой встречаются особи данного вида.

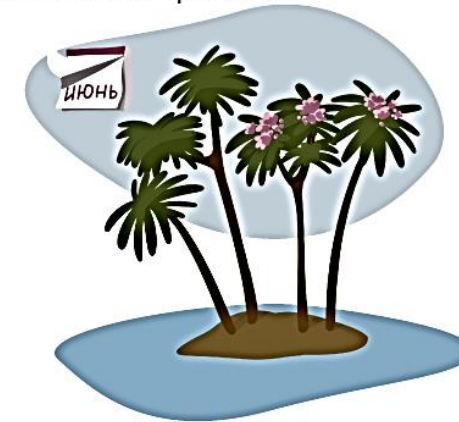
Эндемик — вид, обитающий только на определенной территории.

Популяции могут выделяться не только в связи с географическими препятствиями (например, реками или горами), но и по иным причинам.



Популяция

Группа организмов одного вида, обитающих на одной территории и не имеющих препятствий для свободного скрещивания друг с другом.



Например, растения одного вида, обитающие на одной территории, но цветущие в разное время.



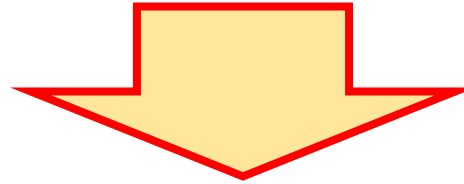
Условия для корректного математического описания динамики популяций с помощью обыкновенных дифференциальных уравнений:

- особи относительно равномерно распределены в пространстве;
- популяция в достаточной степени однородна по возрастному и половому признакам;
- процесс воспроизведения происходит непрерывно;
- общее количество особей достаточно велико.



Любой процесс происходит во времени и характеризуется такой величиной, как **скорость**.

Скорость – это изменение какого-либо параметра, в данном случае численности популяции (величина x), за единицу времени t .



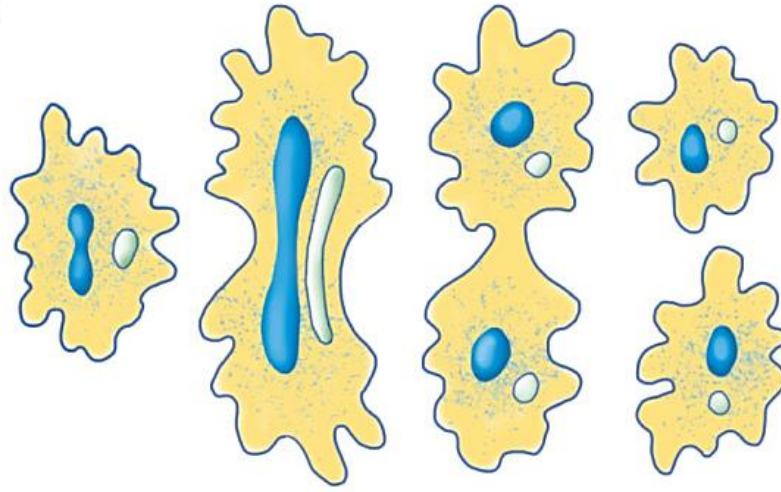
скорость роста популяции будет выражаться как
производная dx по dt



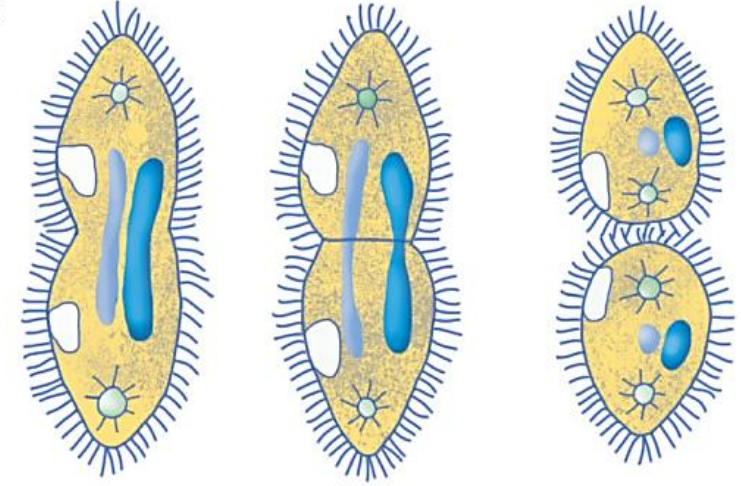
Предположение, лежащее в основе всех моделей роста, – это **пропорциональность скорости роста численности популяции ее исходной величине**

Для **одноклеточных организмов** или **клеток**, входящих в состав тканей, увеличение численности обусловлено простым делением клеток

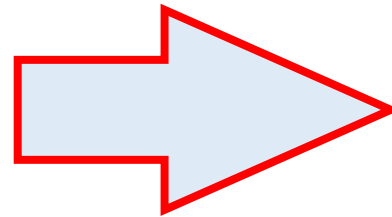
1



2



Для **сложноорганизованных организмов** размножение происходит по определенным законам, но также **скорость размножения пропорциональна численности вида**



$$\frac{dx}{dt} = rx$$

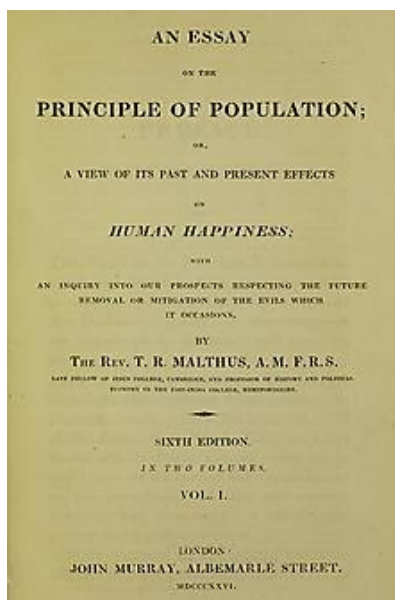


чем выше исходное число особей (или клеток) в популяции, тем больше скорость роста ее численности

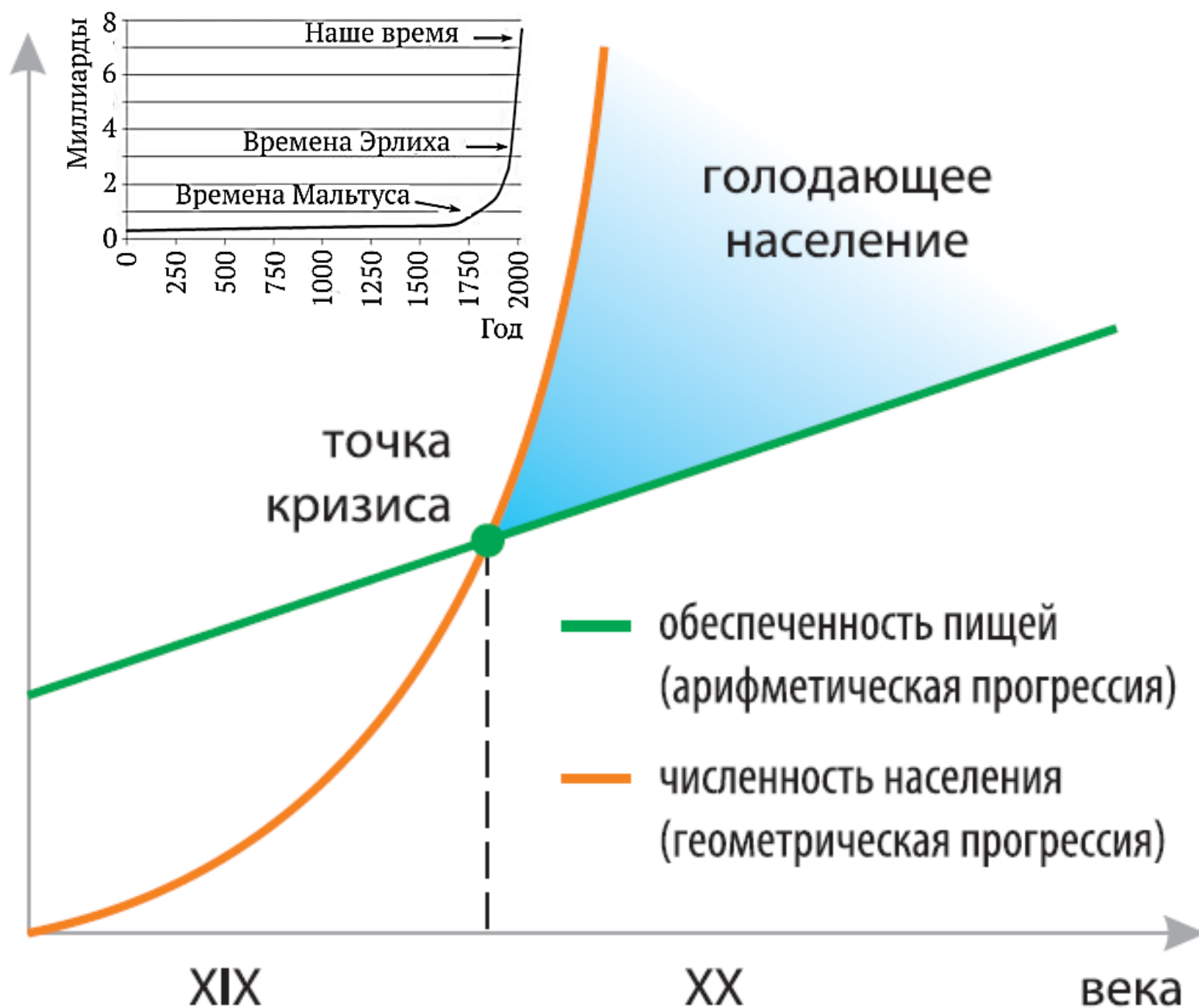
***x** – численность популяции;
t – время; **r** – коэффициент размножения*



Томас Роберт Мальтус
(1766-1834)



«Essay on the Principle of Population»
(Очерк законе роста народонаселения)
1798 г.

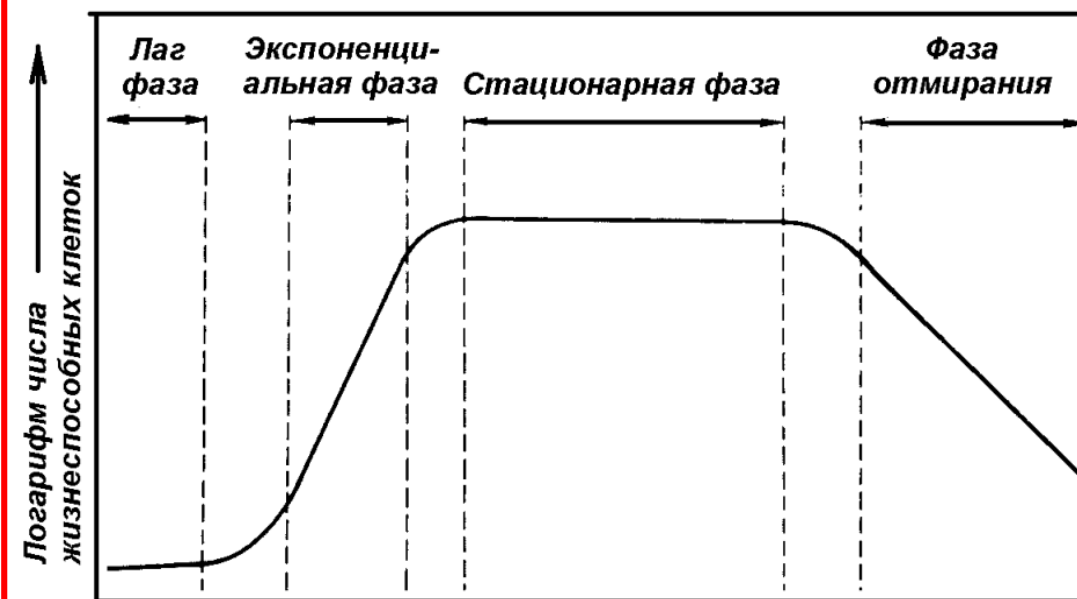


Экспоненциальные зависимости (непрерывный рост)

Выход углерода из невозобновляемых ресурсов за период с 1800 по 2000 г.



Рост колонии клеток микроорганизмов



Фазы размножения бактерий:

1. Лаз-фаза. Затрагивает период, начало которого — посев бактерий, а конец — начало размножения. Длительность фазы — от 4 до 5 часов. За это время микроорганизмы увеличиваются в размерах и готовятся делиться. Наблюдается увеличение количества белка, нуклеиновых кислот и прочих соединений.

2. Фаза логарифмического роста. Это время, когда клетки интенсивно делятся. Длится это 5-6 часов. На этом этапе клетки бактерий наиболее чувствительны.

3. Фаза стационарного роста (или максимальной концентрации бактерий). Отмечается постоянное количество жизнеспособных клеток — М-концентрация (максимальная концентрация). Длительность фазы зависит от вида, особенностей бактерий и культивирования.

4. Фаза гибели бактерий. Бактерии отмирают, когда питательная среда истощается и накапливаются продукты метаболизма. Длится от десяти часов до нескольких недель.

Рост колонии клеток микроорганизмов

В основе данной **модели** лежит **предположение**: скорость изменения численности популяции со временем t пропорциональна текущей численности $x(t)$, умноженной на сумму коэффициентов рождаемости α и смертности β

$$\Delta x = R - S$$

R – число родившихся и S – число умерших особей за время Δt

α – удельная рождаемость (отношение количества родившихся в единицу времени к общему количеству особей), а β – удельная смертность (отношение количества погибших особей в единицу времени к общему количеству особей)

Разность численности

$$\Delta x = x_2 - x_1$$

Разность времени

$$\Delta t = t_2 - t_1$$

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x$$

$$r = \alpha - \beta$$



$$\frac{dx}{dt} = rx$$

$$\frac{dx}{dt} = rx$$

Это простейшее дифференциальное уравнение с разделяющимися переменными. *Решение:* необходимо выполнить преобразования таким образом, чтобы в левой части уравнения были одни переменные (в данном случае только **x**), а в правой – другие (только **t**).

1. Для этого левую и правую части уравнения умножаем на **dt**, делим на **x**

$$\frac{dx}{x} = rdt$$

2. Производим интегрирование (действие, обратное дифференцированию)

$$\int \frac{dx}{x} = \int rdt. \quad \int \frac{dx}{x} = \ln x \quad \int rdt = rt$$

3. Решение данного уравнения

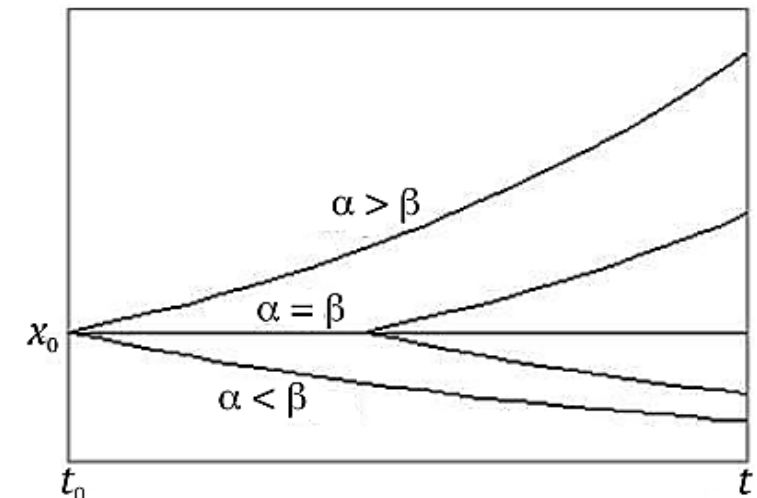
$$\ln x = rt + C \quad \ln x = rt + \ln x_0$$

C – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий. При $t = 0$ $x = x_0$ и, следовательно, $\ln x_0 = r_0 + C$, или $C = \ln x_0$

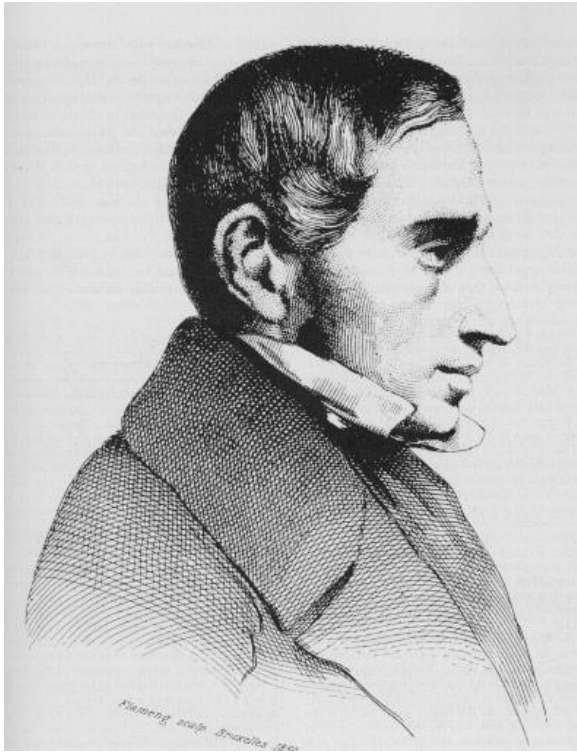
4. Потенцируем данное выражение (перейдем от логарифмов к функциям) и получим экспоненциальное уравнение

$$x = x_0 e^{rt}$$

В соответствии с этим уравнением экспоненциального роста численность популяции может не только возрастать, но и убывать в случае, когда величина **r** отрицательна (смертность в популяции превышает рождаемость)



2 Модель ограниченного роста в популяции



Пьер Франсуа Ферхюльст
(1804-1849)



$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

уравнение было получено эмпирически и напоминает уравнение экспоненциального роста с добавлением в правой части еще одного члена, который учитывает ограниченность ресурсов, не позволяющую виду размножаться неограниченно

Логистическое уравнение обладает двумя важными свойствами:

- при малых значениях x численность популяции возрастает экспоненциально (как в уравнении Мальтуса);
- при больших значениях x – приближается к определенному пределу K .

Предельное значение K — это емкость экологической ниши популяции. Величина K соответствует такой численности популяции, при которой скорость воспроизводства в результате конкуренции сильно снижена и количество родившихся особей уравнивается количеством погибших.

Уравнение Ферхюльста в другом виде:

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2$$

коэффициент
внутривидовой
конкуренции

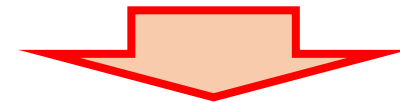
Объединив два предыдущих уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) = rx - \delta x^2$$



Получим следующее:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{\delta x}{r} \right)$$



емкость экологической ниши — это отношение коэффициента рождаемости к коэффициенту внутривидовой конкуренции

$$K = \frac{r}{\delta}$$

Аналитическое решение уравнения Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

1. Раскроем скобки:

$$\frac{dx}{dt} = rx \frac{K - x}{K}$$

2. Произведем разделение переменных:

$$\frac{Kdx}{x(K - x)} = rdt$$

3. Представим левую часть в виде суммы дробей и проинтегрируем:

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x} \right) dx = rdt$$

$$\int \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x} \right) dx = \int rdt$$

$$\ln x - \ln(K - x) = rt + \ln C$$

C – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий

4. Разность логарифмов равна логарифму частного от деления x на $K - x$:

$$\ln \frac{x}{K - x} = rt + \ln C$$

5. Для перехода от логарифмов к переменным потенцируем равенство

$$\frac{x}{K - x} = Ce^{rt}$$

5. Найдем постоянную **C** из начальных условий:
 $t = 0, x = x_0, e_0 = 1$:

$$C = \frac{x_0}{K - x_0}$$

6. Подставим данное выражение в уравнение вместо **C** и получим:

$$\frac{x}{K - x} = \frac{x_0}{K - x_0} e^{rt}$$

7. Отсюда выражаем **x**:

$$x = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}$$

8. Делим выражение на $x_0 e^{rt}$:

$$x = \frac{K}{1 + \frac{K - x_0}{x_0} e^{-rt}} - rt$$

Если исходная численность популяции намного меньше K , наблюдается постепенный ускоряющийся рост численности до точки перегиба при $x = K/2$.

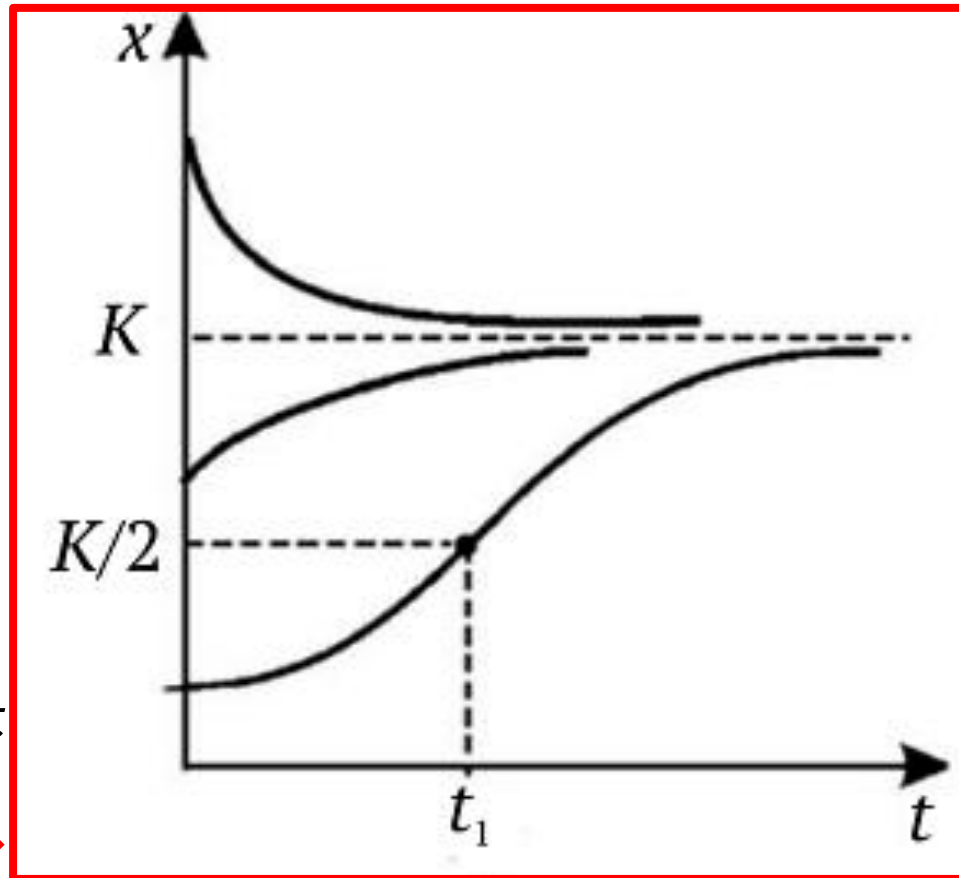
Время достижения точки перегиба тем меньше, чем больше коэффициент размножения **r**. Согласно уравнению время достижения точки перегиба **t₁** можно высчитать по формуле

$$t_1 = \frac{1}{r} \ln \frac{K - x_0}{x_0}$$

После точки перегиба (значение времени **t₁** в выражении выше) скорость изменения численности популяции начинает убывать, и численность достигает стационарного уровня, равного **K**

Если исходная численность популяции $x_0 > K/2$, фазы экспоненциального роста не наблюдается, сразу происходит замедление скорости роста, пока численность не достигнет стационарного состояния.

Если исходная численность $x_0 > K$, ее рост не наблюдается, а, наоборот, происходит снижение численности популяции до уровня **K**.



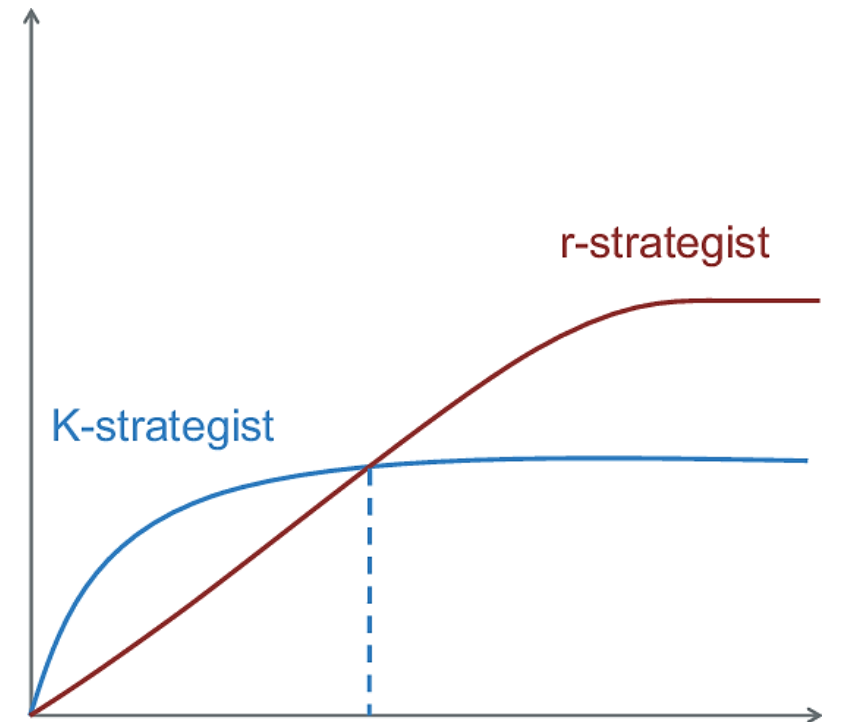
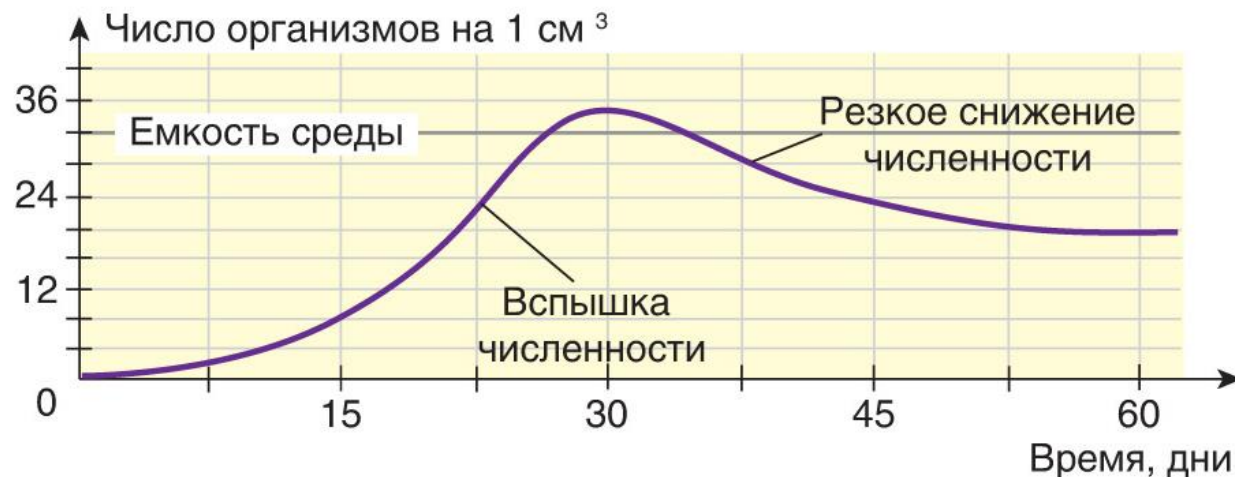
Динамика численности популяции в модели Ферхюльста при разных начальных значениях численности

Величина емкости экологической ниши **K** сильно различается для разных видов живых организмов, а также в пределах одного вида в зависимости от условий среды. По этой причине изменение климатических факторов, антропогенное вмешательство в биоценоз, природные катастрофы могут существенно повлиять на данный параметр.

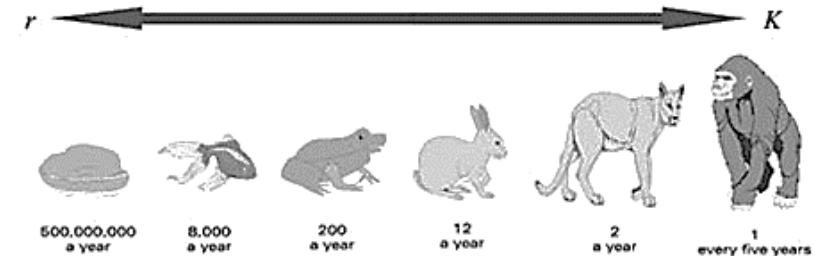
Значение **K** можно определить из экспериментальных данных, выразив его из уравнения

$$K = \frac{x_0 x (1 - e^{rt})}{x - x_0 e^{rt}}.$$

Из последних двух уравнений следует, что *по мере снижения начальной численности популяции процесс ее роста сильно замедляется*, так как существует не только показатель **K**, ограничивающий ее рост, но и значение минимальной критической численности, ниже которого воспроизведение популяции невозможно.



The r-K Scale of Reproductive Strategy: Balancing Egg Output versus Parental Care



3 Модель популяции с наименьшей критической численностью



Прирост популяции пропорционален ее исходной численности только тогда, когда размножение происходит путем простого деления или самооплодотворения

Прирост популяций животных для которых характерно **скрещивание**, предполагающее встречи между особями разных полов одного и того же вида **будет тем выше, чем больше количество встреч между особями**, а последнее пропорционально квадрату численности

$$\frac{dx}{dt} = rx^2$$

Уравнение хорошо описывает тот факт, что **при низких плотностях популяций скорость размножения резко падает**, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается пропорционально квадрату плотности

Эффекты численности

- 1) **при низких плотностях** популяций скорость размножения резко падает (вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается пропорционально квадрату плотности).
- 2) **при больших плотностях** популяций скорость размножения лимитируется не числом встреч особей противоположного пола, а числом самок в популяции

Общая формула, учитывающая оба эти эффекта

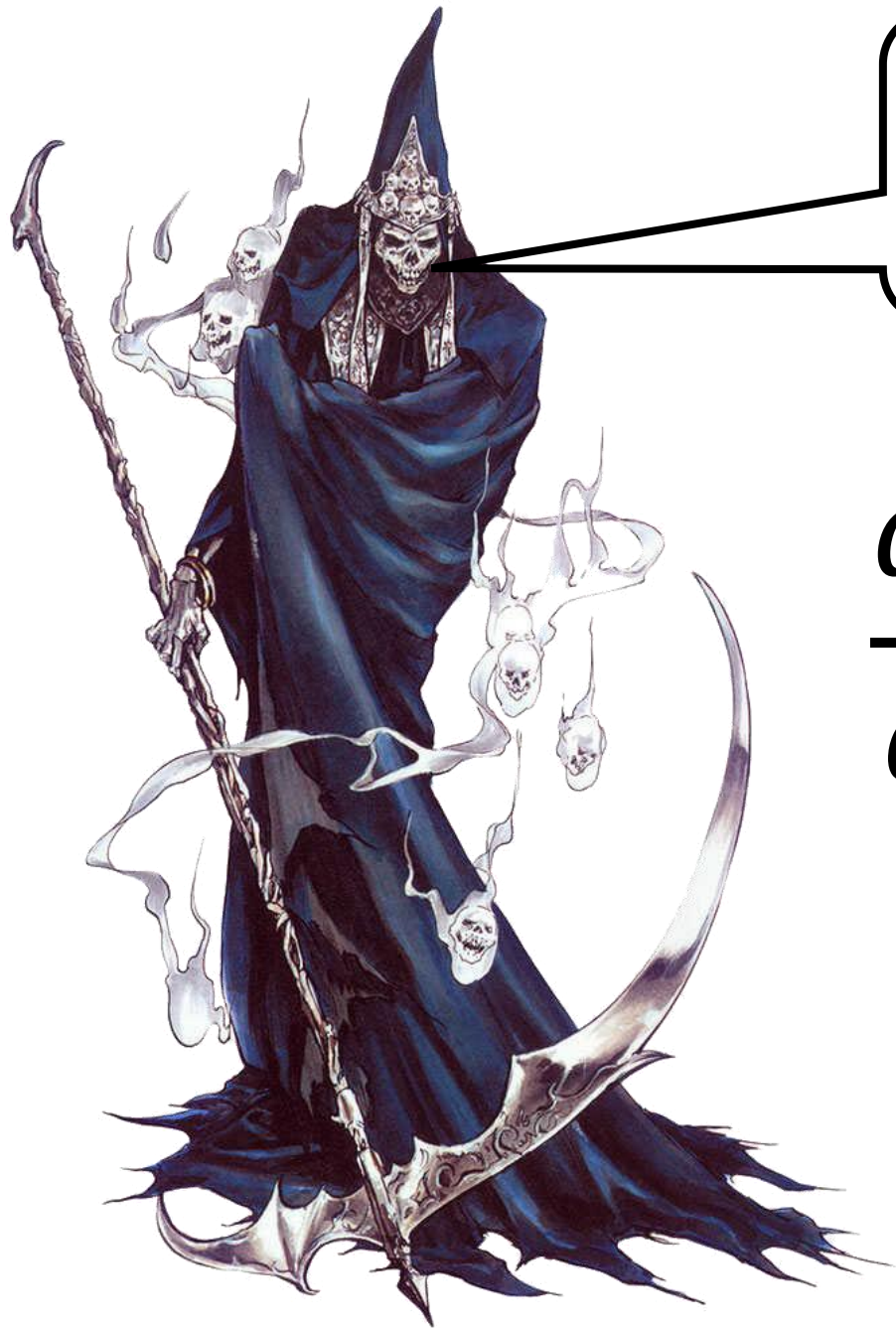
$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x}$$

описывает размножение двуполой популяции, скорость которого пропорциональна квадрату численности (вероятности встреч особей разного пола) при малых значениях численности популяции и количеству самок в популяции – для больших плотностей.

x – численность популяции; α – коэффициент, показывающий количество детенышей у разных видов животных; β – среднее время между последовательными беременностями самки; τ – время вынашивания плода

при малых значениях x по сравнению с β все выражение дроби пропорционально x^2 , тогда как при больших значениях x показателем β можно пренебречь и выражение дроби будет пропорционально x





При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает.

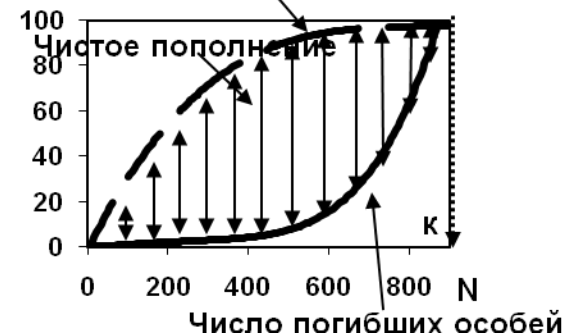
$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - \boxed{dx} - \boxed{\delta x^2}$$

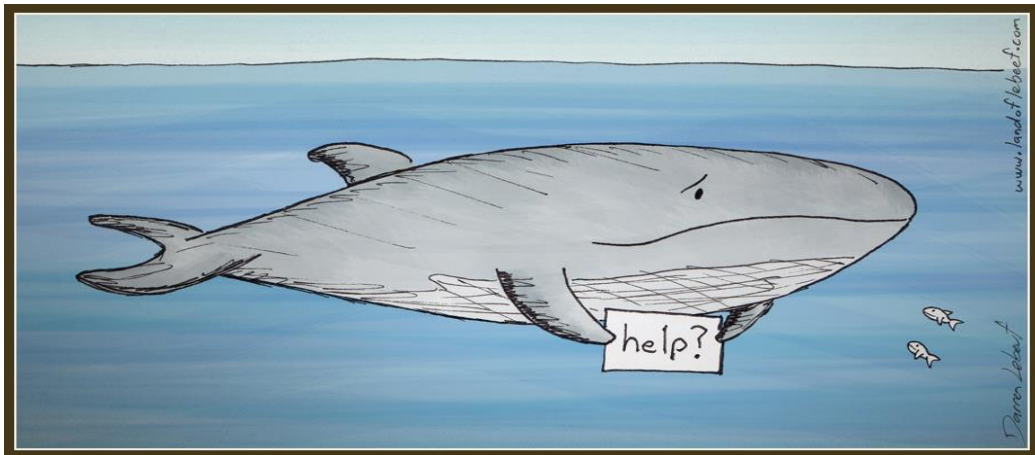
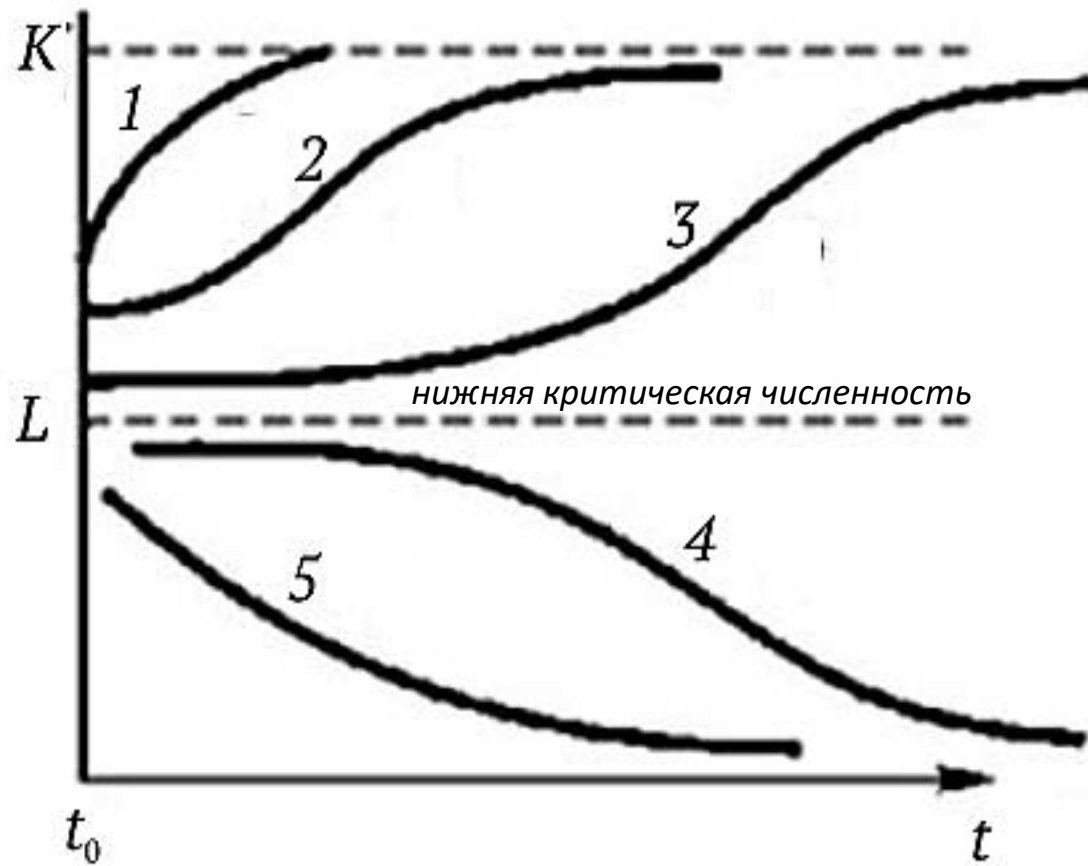
смертность

внутривидовая конкуренция

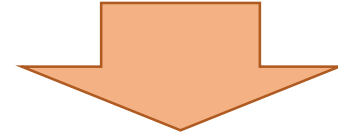


Число родившихся особей





Динамика численности популяции зависит от того, насколько ее начальная численность близка к опасной границе L – нижней критической численности



При начальных численностях $x_0 \geq L$ (кривая 3) наблюдается длительное «зависание» численности популяции практически на постоянном уровне, а затем ее медленный рост, ускоряющийся по мере увеличения x_0 (кривые 2 и 3). В итоге популяция восстанавливается и ее численность достигает значения K . Если же начальная численность популяции становится ниже критической величины L (из-за неблагоприятных условий среды или в результате хищнического промысла), восстановление популяции становится невозможным и наблюдается ее вырождение (кривые 4 и 5), причем тем быстрее, чем меньше x_0 .

4 Модель взаимодействия двух популяций



Отношения «хищник – жертва» (или «паразит – хозяин») – тип взаимодействия, при котором один вид питается другим (или за счет другого) – **модель Лотки-Вольтерра**



Альфред Джеймс Лотка
(1880-1949)



Взаимодействие двух популяций с учетом самоограничения численности по логистическому закону можно представить в виде системы дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = a_1 x_1 + b_{12} x_1 x_2 - c_1 x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} = a_2 x_2 + b_{21} x_1 x_2 - c_2 x_2^2. \end{cases}$$

a_1 и a_2 – константы собственной скорости роста двух видов; c_1 и c_2 – константы внутривидовой конкуренции; b_{12} и b_{21} – константы взаимодействия видов

Типы взаимодействия видов

Вид взаимоотношений		Знак перед b_{12}	Знак перед b_{21}	Коэффициенты модели
Симбиоз	Мутуализм	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
	Комменсализм	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
	Аменсализм	0	–	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
Хищник – жертва (паразит – хозяин)		+	–	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
Конкуренция		–	–	$b_{12}, b_{21} < 0$
Нейтрализм		0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

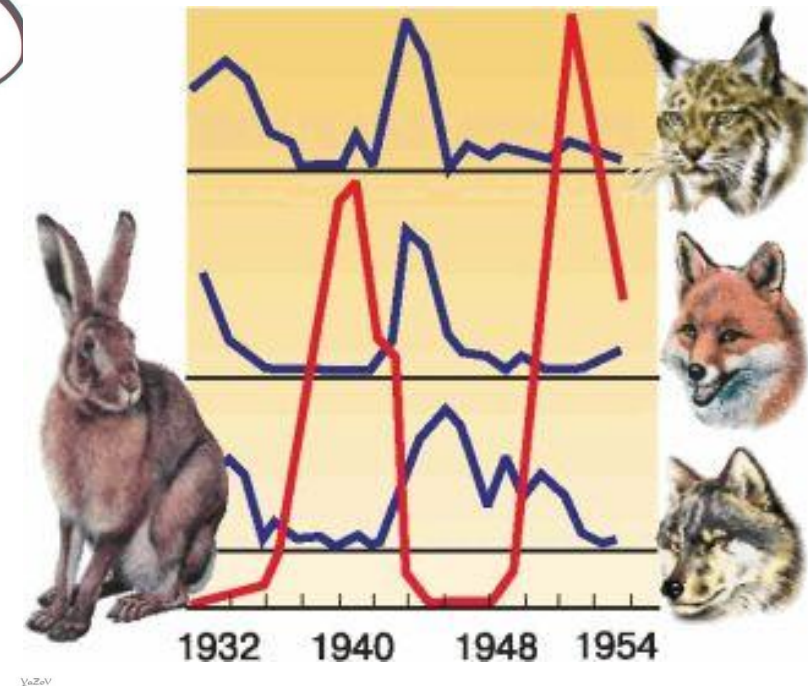
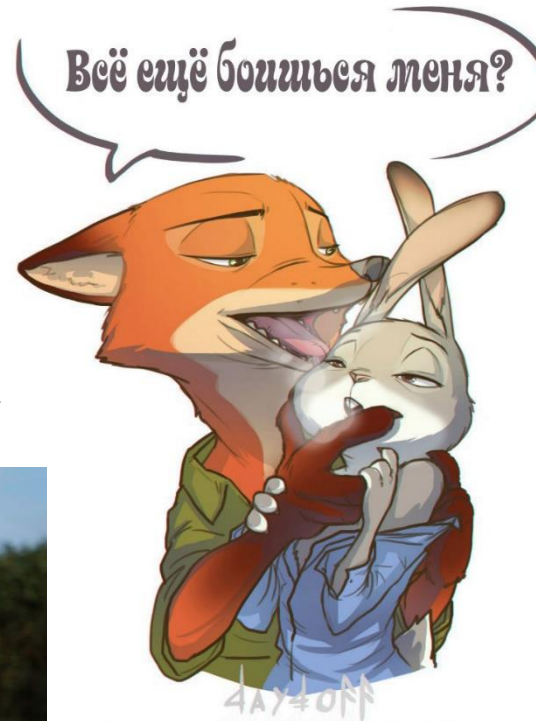
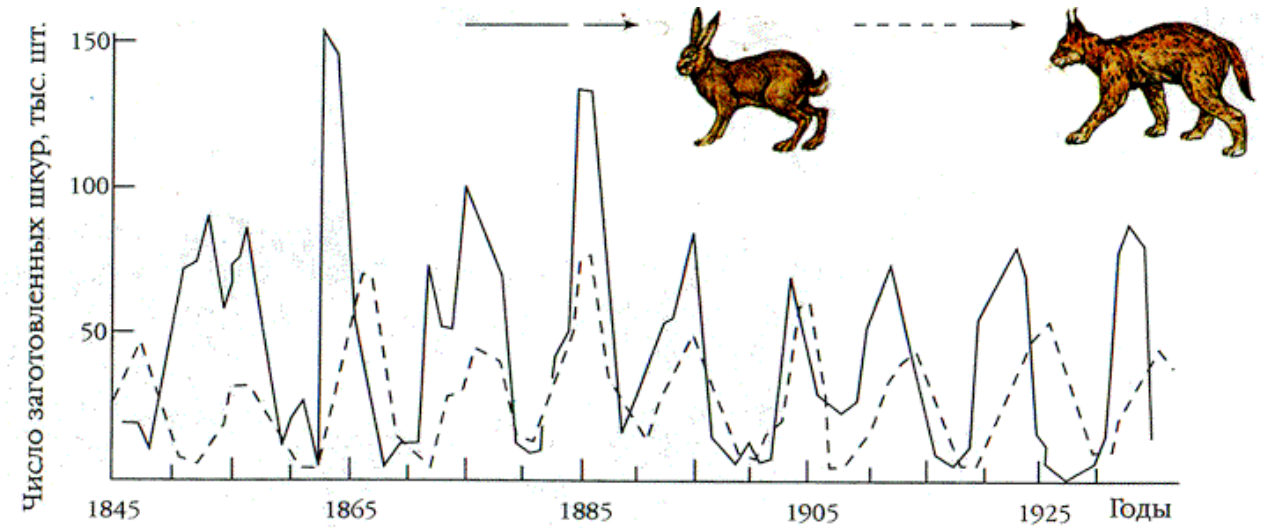
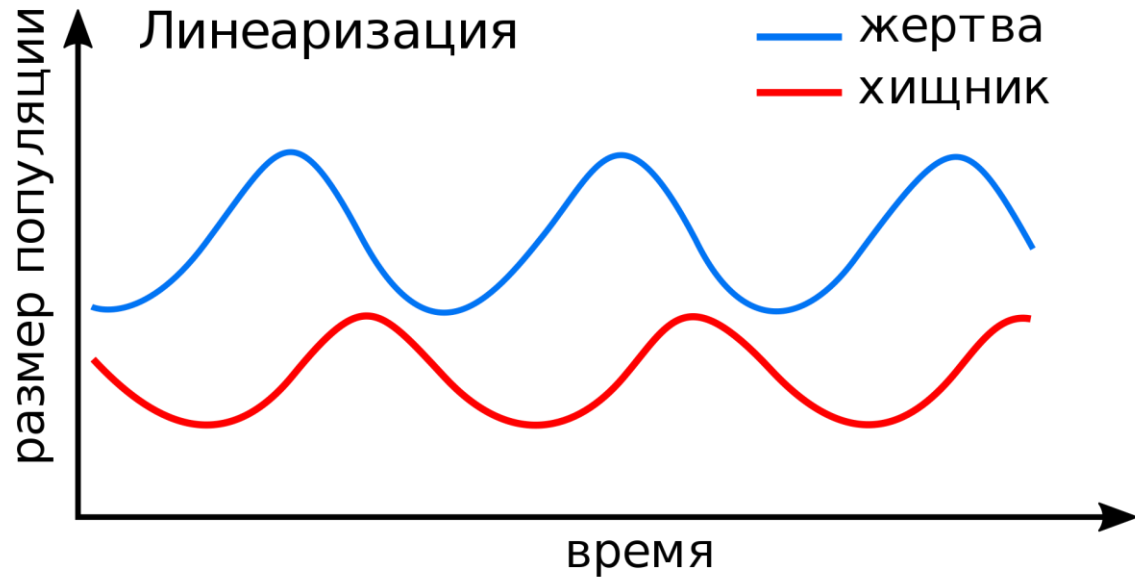


Вито Вольтерра
(1860-1940)



При взаимоотношениях типа «хищник–жертва»:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = a_1 x_1 + b_{12} x_1 x_2 - c_1 x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} = a_2 x_2 + b_{21} x_1 x_2 - c_2 x_2^2. \end{cases}$$



5 Изменение численности популяций насекомых

Взрослые особи многих видов животных живут непродолжительное время, и к моменту появления нового поколения (стадии взрослой особи) предшествующее поколение погибает

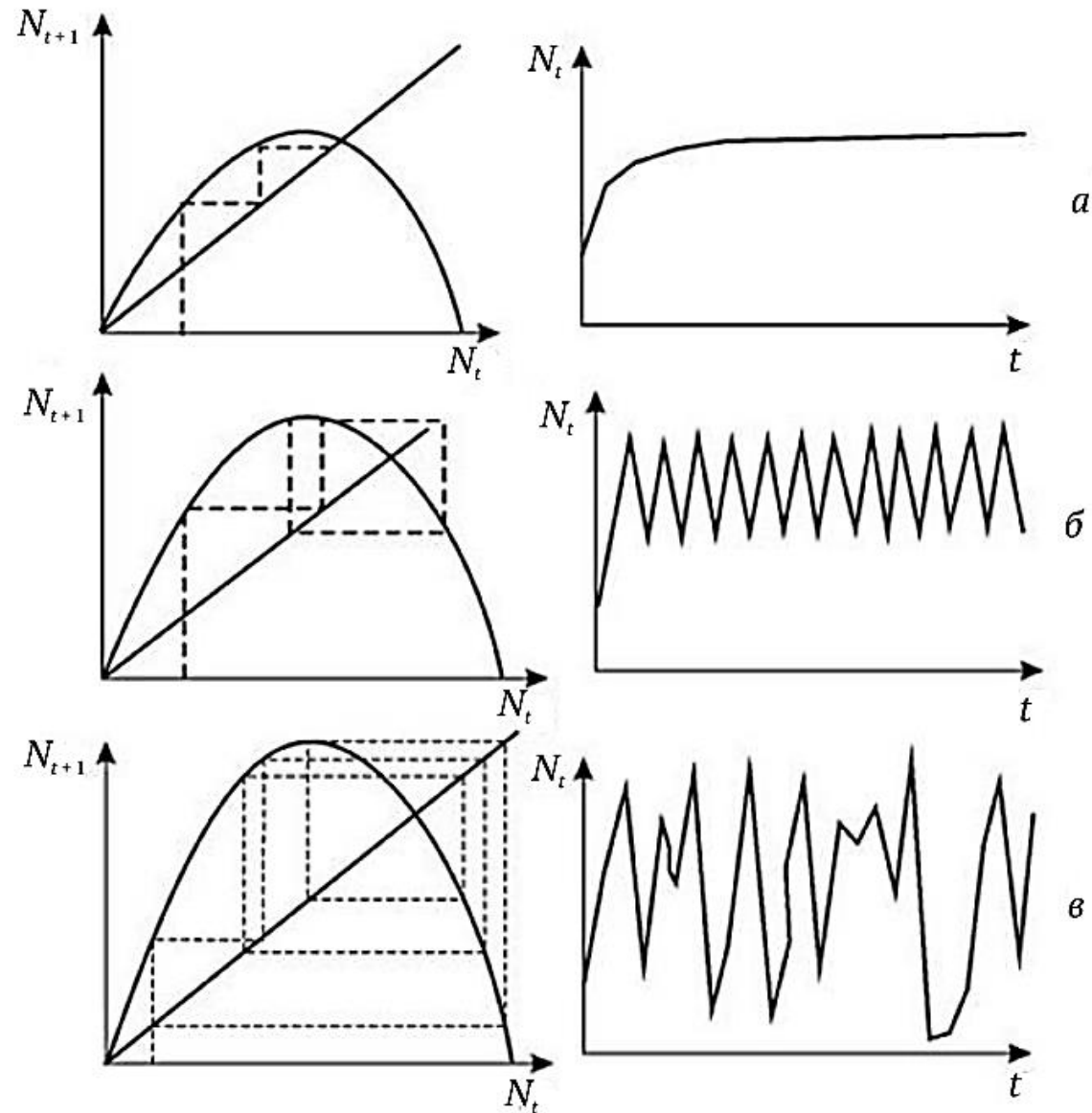


поколения в них не перекрываются во времени, следовательно, конкуренция отсутствует. Численность каждого следующего поколения популяции N_{t+1} зависит лишь от численности предыдущего поколения N_t

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}).$$



$$N_t = F(N_{t-1}).$$





Спасибо за внимание!