Горошко Ю.В.
Чернігівський національний педагогічний університет імені Т.Г.Шевченка

Моделювання в біології. Моделі популяції

Вміння моделювати надзвичайно важливе для дослідника і є невід'ємною рисою будь-якої творчої особистості, якою повинен бути і майбутній педагог. Тому дуже важливо вчити його процесу моделювання, а особливо інформаційного моделювання, у всіх сферах його майбутньої професійної діяльності. В цій статті розглянуто використання програми Gran1 для аналізу досить відомих в біології моделей популяції.

Популяція – сукупність організмів, що займають обмежений ареал, мають спільне походження за фенотипом та географічно ізольовані від інших популяцій даного виду. Важливим питанням вивчення популяції є дослідження її росту – співвідношення народжуваності і смертності та динаміки цього росту. Існує досить багато математичних моделей, що описують динаміку росту популяції для різних природніх умов та інших факторів.

Лінійні моделі

Спочатку розглянемо дискретні лінійні моделі. Дані в цих моделях представлено у вигляді таблиці, перший рядок якої - моменти часу, а другий – чисельність популяції в відповідний момент часу:

t_i	t_1	t_2	...	t_k
N_i	N_1	N_2	...	N_k

Будемо вважати, що кількість осіб, які народилися і померли, пропорційна до об'єму популяції, тобто

$$N_t=N_{t-1}+aN_t-bN_t$$

де a – коефіцієнт народжуваності, b - коефіцієнт смертності,

$$0\leq a,b\leq 1, \text{ або } N_t=mN_{t-1},\ m=1+a-b, \text{ або } N_t=m^tN_0.$$

Таким чином отримали геометричну прогресію. При $m<1$ прогресія буде спадною, тобто популяція буде зменшуватися, при $m=1$ популяція буде сталою, а при $m>1$ популяція буде зростати. Продемонструємо цю залежність у програмі Gran1. Для цього в одній системі координат побудуємо графіки функцій *y=p1^x*p2, y=1^x*p2, y=p3^x*p2*. У першій і у третій функціях значення m задане як параметр. Змінюючи ці параметри можна спостерігати за зростання та спаданням популяції. Як параметр задано і початковий розмір популяції, у всіх трьох функціях він однаковий. Оскільки досліджуються дискретні величини, то у властивостях функцій потрібно вказати, що графік будується точками (у прикладі таких точок 15).

Значення параметра $m=1$ називають критичним, або біфуркаційним. При переході параметра через це значення характер динаміки якісно змінюється: від зростання до спадання або навпаки.

Якщо певна популяція тварин вимирає $(m<1)$, то її поповнюють, ввозячи тварин, наприклад, з інших територій. В цьому випадку математична модель виглядатиме так:

$$N_t=mN_{t-1}+g,$$

де g – кількість тварин що додаються до популяції в кожний момент часу. Тоді

$$N_t=m^tN_0+g(1-m^t)/(1-m).$$

Якщо визначити границю цього виразу при $t\to\infty$, і врахувати, що $m<1$, отримаємо: $N=g/(1-m)$, де N – стаціонерне значення, до якого прямує чисельність популяції. Це значення не залежить від початкової чисельності популяції N_0. Таку модель називають моделлю з притоком.

Якщо $m>1$, то спостерігатиметься ріст поуляції, який називають демографічним вибухом. Для регулювання чисельності популяцій тварин з демографічним вибухом застосовують відстріл або відлов тварин. Математична модель в цій ситуації виглядатиме так:

$$N_t=mN_{t-1}-g,$$

де g – кількість тварин, які виловлюються. Тоді

$$N_t=m^tN_0-g(m^t-1)/(m-1)$$

Ця модель називається моделлю з відтоком.

Скористаємося програмою Gran1 і введемо вираз *p1^x*p2-p4*(p1^x-1)/(p1-1)*, де $g=p4$.

Змінюючи параметр *p4*, помічаємо, що існує певне значення цього параметра, при якому популяція стабільна, при значеннях параметра, більших за це значення відбувається демографічний вибух, а при значеннях менших популяція вимирає (Рис. 2).

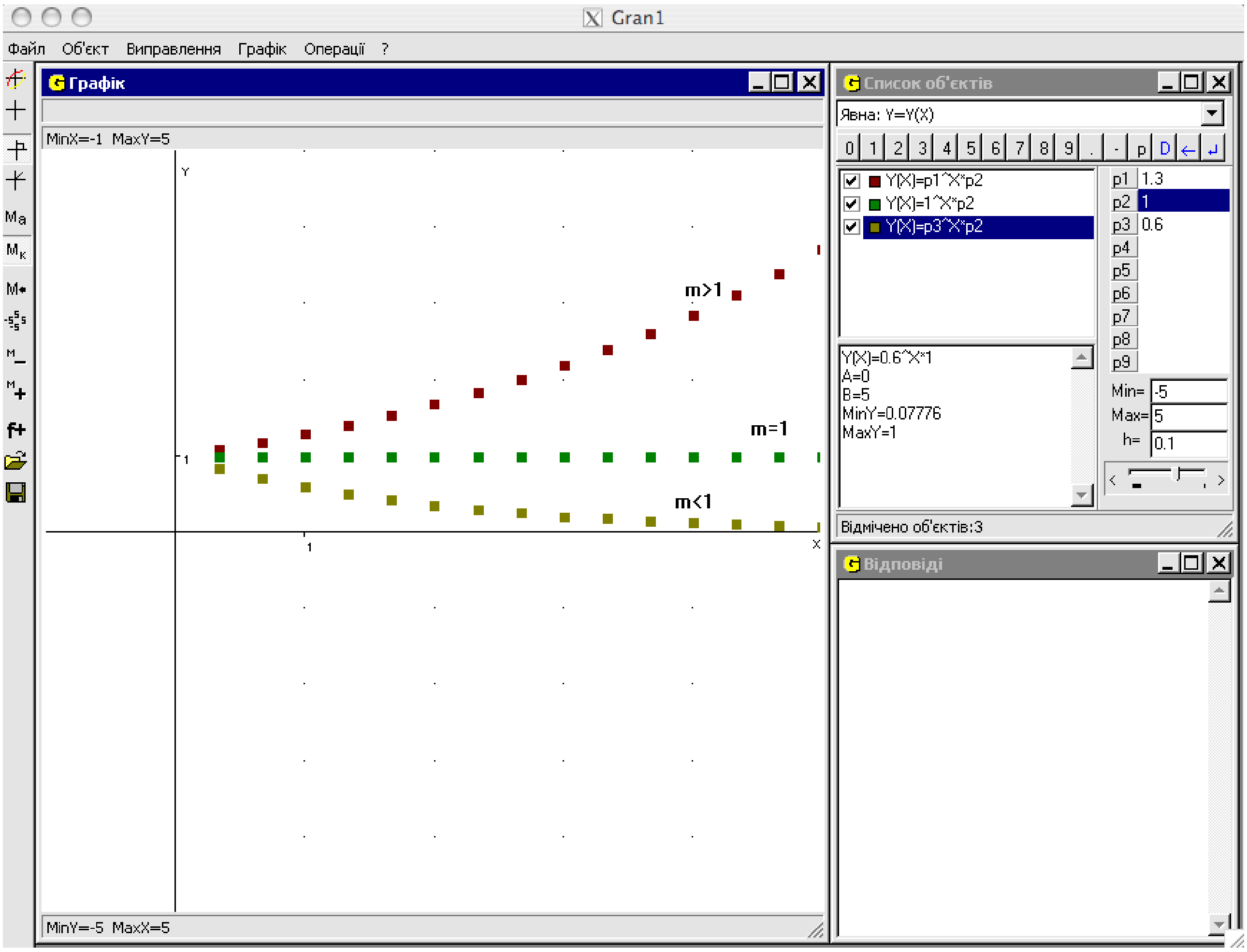
Gran1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
MinX=-1 MaxY=5
m>1
m=1
m<1
MinY=-5 MaxX=5
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=p1^X*p2
Y(X)=1^X*p2
Y(X)=p3^X*p2
p1 1.3
p2 1
p3 0.6
Y(X)=0.6^X*1
A=0
B=5
MinY=0.07776
MaxY=1
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:3
Відповіді

Рис. 1

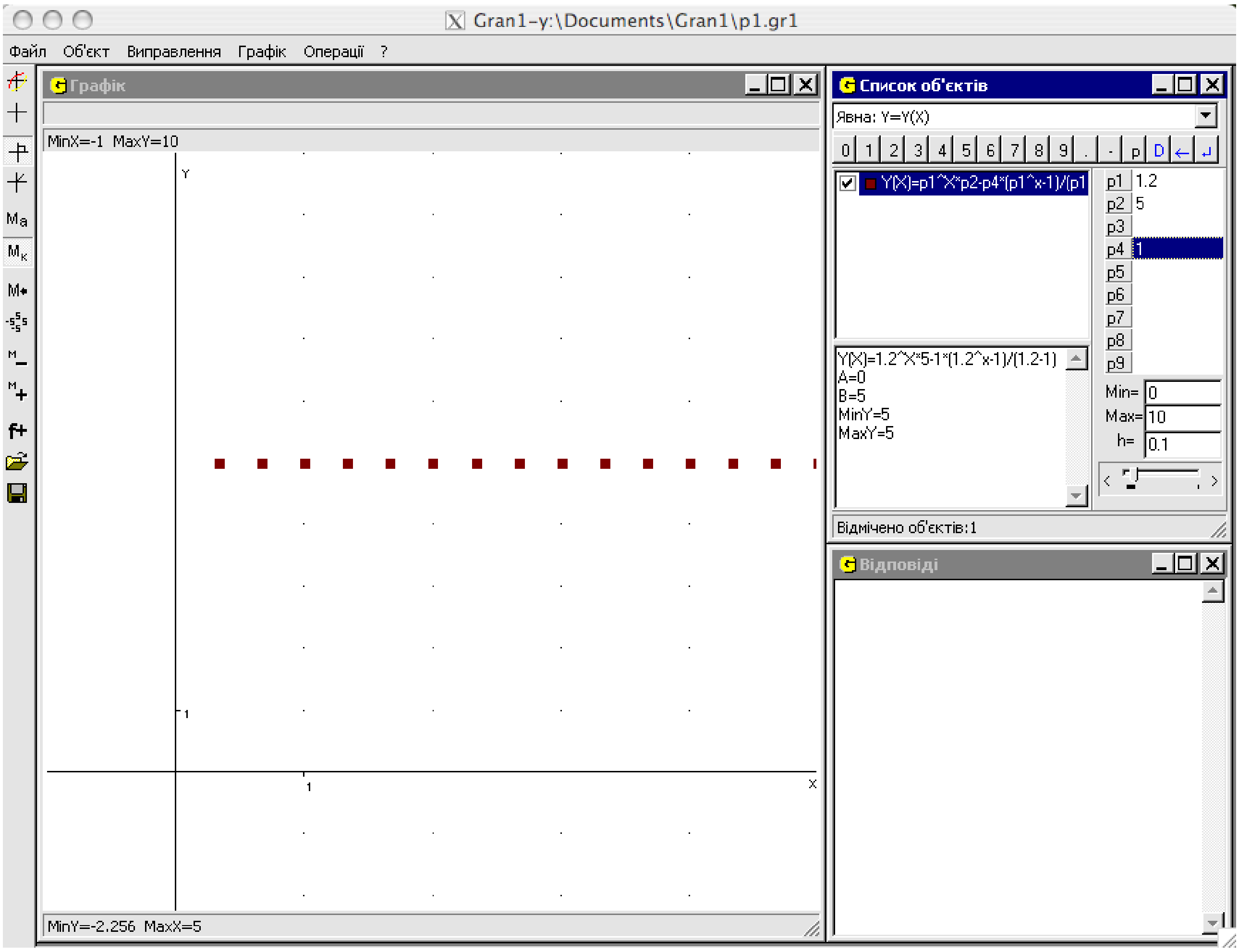
Gran1-y:\Documents\Gran1\p1.gr1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
MinX=-1 MaxY=10
MinY=-2.256 MaxX=5
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=p1^X*p2-p4*(p1^x-1)/(p1
p1 1.2
p2 5
p4 1
Y(X)=1.2^X*5-1*(1.2^x-1)/(1.2-1)
A=0
B=5
MinY=5
MaxY=5
Min= 0
Max= 10
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 2

Тому потрібен більш тонкий механізм управліня чисельністю популяції. Ним може бути механізм із зворотнім зв'язком, коли g є функцією від N_t:

$$g(N_t)=g_0+k(N_t-N),$$

де N – бажаний розмір популяції, g_0 – постійна складова відлову, $k(N_t-N)$ – характеризує рівень відлову в залежності від відхилення реального розміру популяції від бажаного рівня. Отримаємо наступну математичну модель чисельності популяції:

$$N_t=mN_{t-1}-g_0-k(N_{t-1}-N)$$

або

$$N_t=(m-k)N_{t-1}+kN-g_0.$$

Щоб чисельність популяції набула рівноваги, потрібно покласти $g_0=(m-1)N$. Тоді

$$N_t=(m-k)N_{t-1}+(1-m+k)N$$

або

$$N_t=(m-k)^tN_0+(1-m+k)N(1-(m-k)^t)/(1-m+k).$$

Позначимо в програмі Gran1 $m=p1$, $N_0=p2$, $k=p3$, $N=p4$ і введемо функцію *(p1-p3)^x*p2+(1--p1+p3)*p4*(1-(p1-p3)^x)/(1-p1+p3)* на відрізку від 0 до 20, причому виберемо пункт *«Графік точками»* і встановимо кількість точок побудови 20. Встановимо $m=p1=0.3$ (популяція вимирає), $N_0=p2=50$ (початкова чисельність популяції), $N=p4=20$ (бажана чисельність популяції). Будемо досліджувати, як змінюється чисельність популяції при зміні $k=p3$.

Якщо $0<m-k<1$, то чисельність популяції монотонно збігається до точки рівноваги N (Рис. 3).

Якщо $-1<m-k<0$, то чисельність популяції теж збігається до точки рівноваги N, але не монотоно (Рис. 4).

Якщо $m-k=-1$, то чисельність набуває по черзі значення N_0 та $2N-N_0$ (Рис. 5). В порівняні з попередніми експериментами покладемо $N=p4$, поклавши його значення рівним 30, щоб популяція не вимерла.

При $m-k<-1$ спостерігається наступна картина (Рис. 6).

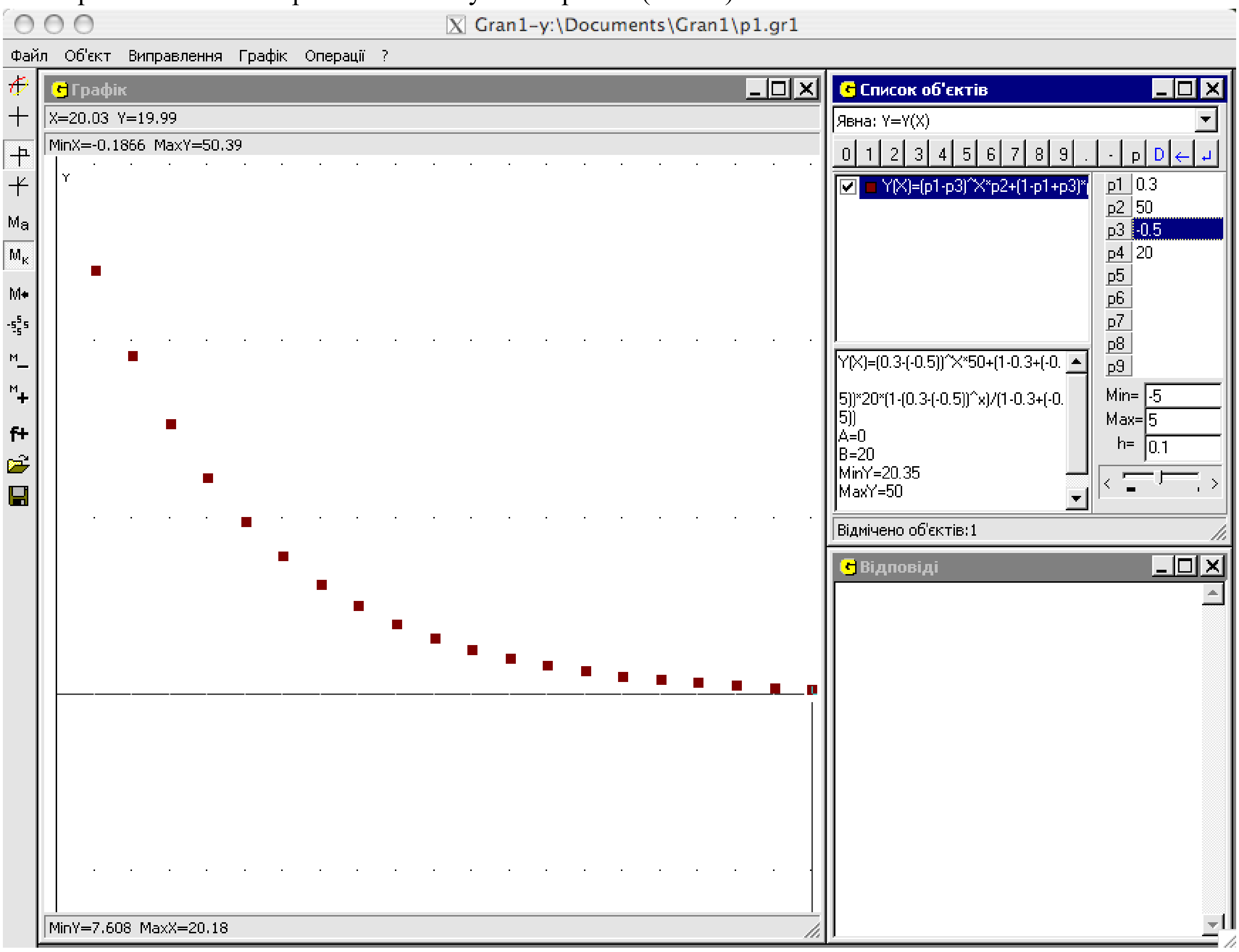

Рис. 3

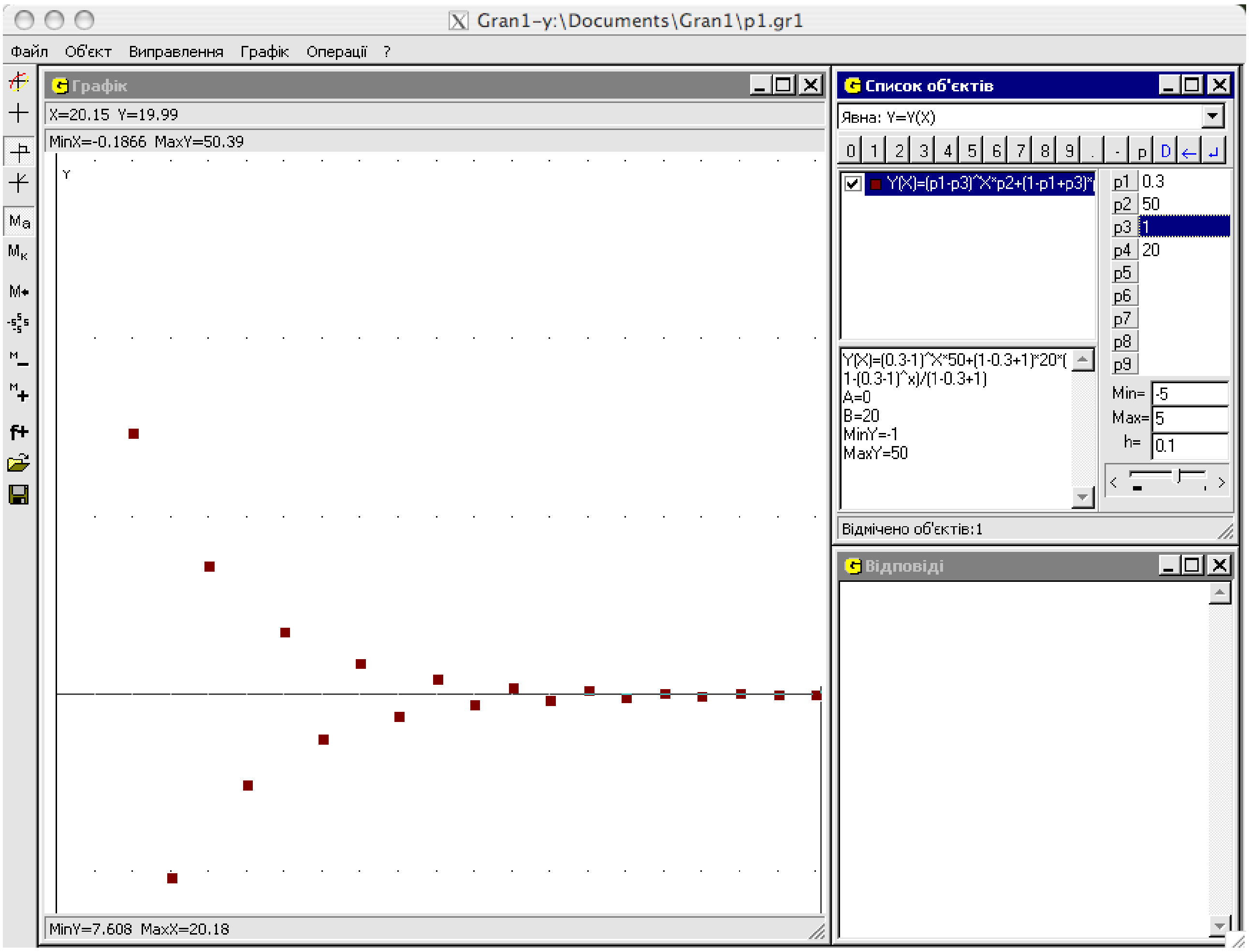
Gran1-y:\Documents\Gran1\p1.gr1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
X=20.15 Y=19.99
MinX=-0.1866 MaxY=50.39
Y
MinY=7.608 MaxX=20.18
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=(p1-p3)^X*p2+(1-p1+p3)*
p1 0.3
p2 50
p3 1
p4 20
Y(X)=(0.3-1)^X*50+(1-0.3+1)*20*(
1-(0.3-1)^x)/(1-0.3+1)
A=0
B=20
MinY=-1
MaxY=50
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 4

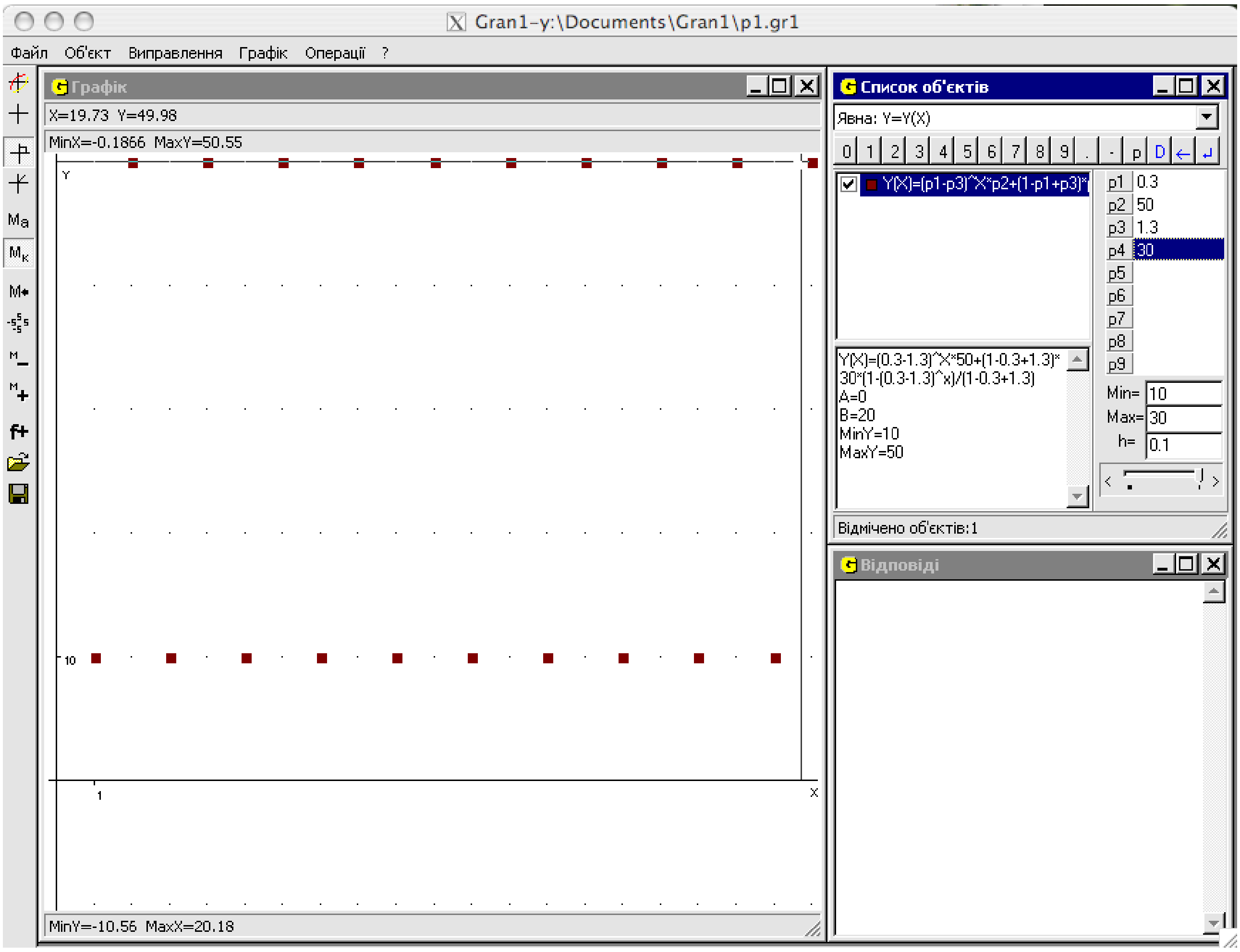
Gran1-y:\Documents\Gran1\p1.gr1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
X=19.73 Y=49.98
MinX=-0.1866 MaxY=50.55
Y
10
1
X
MinY=-10.56 MaxX=20.18
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=(p1-p3)^X*p2+(1-p1+p3)*
p1 0.3
p2 50
p3 1.3
p4 30
Y(X)=(0.3-1.3)^X*50+(1-0.3+1.3)*
30*(1-(0.3-1.3)^x)/(1-0.3+1.3)
A=0
B=20
MinY=10
MaxY=50
Min= 10
Max= 30
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 5

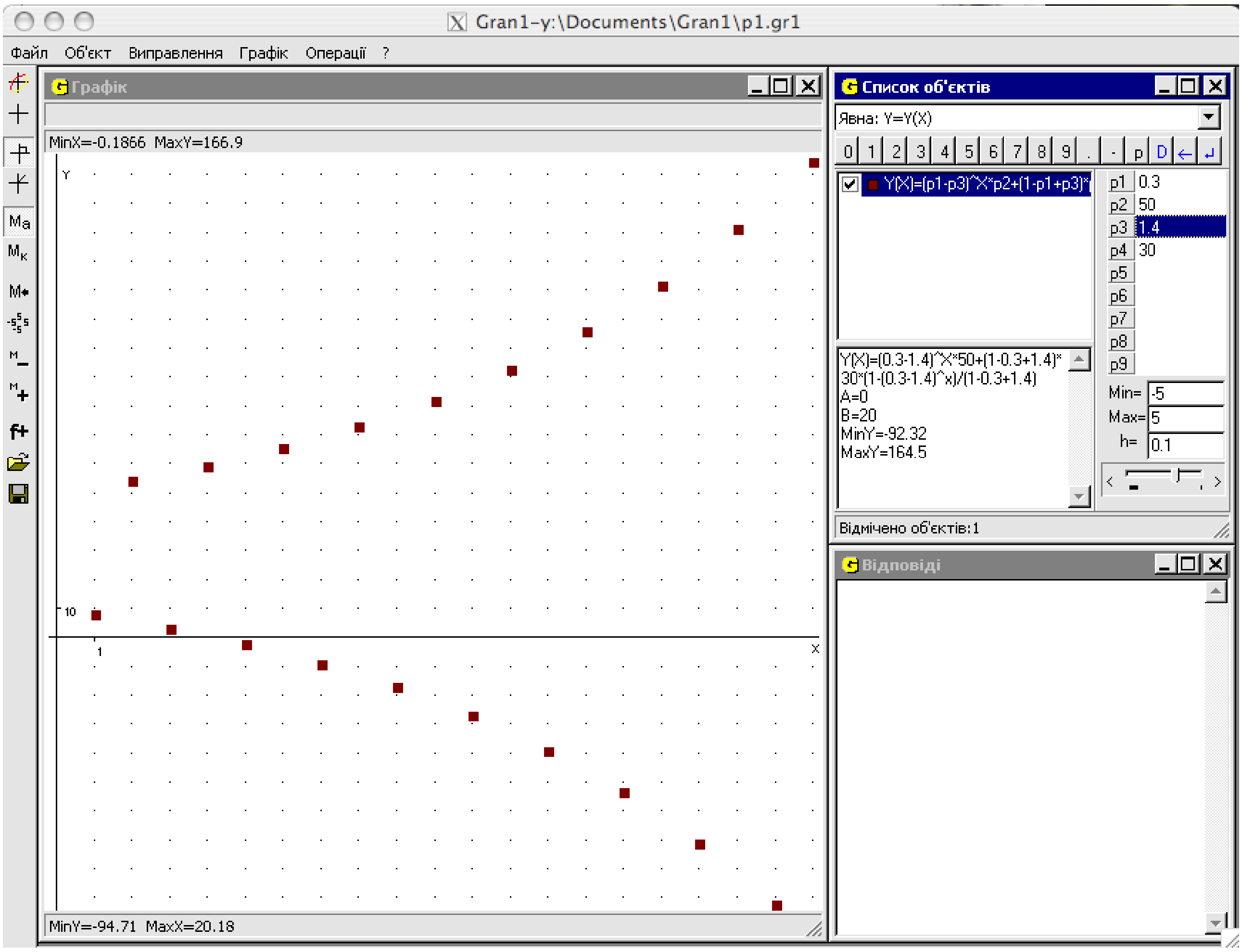
Gran1-y:\Documents\Gran1\p1.gr1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
MinX=-0.1866 MaxY=166.9
Y
10
1
X
MinY=-94.71 MaxX=20.18
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 . - p D
Y(X)=(p1-p3)^X*p2+(1-p1+p3)*
p1 0.3
p2 50
p3 1.4
p4 30
p5
p6
p7
p8
p9
Y(X)=(0.3-1.4)^X*50+(1-0.3+1.4)*
30*(1-(0.3-1.4)^x)/(1-0.3+1.4)
A=0
B=20
MinY=-92.32
MaxY=164.5
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 6

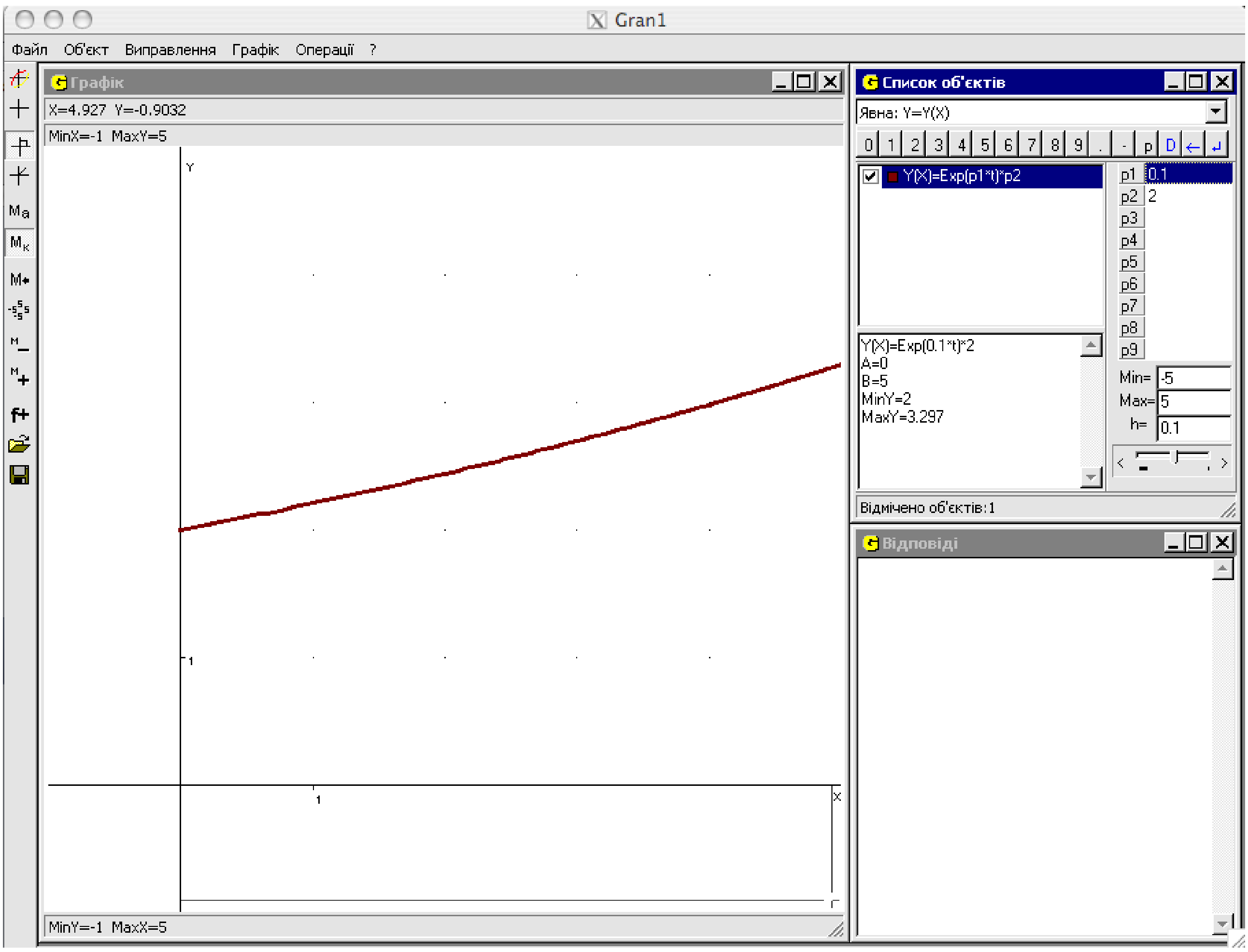
Gran1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
X=4.927 Y=-0.9032
MinX=-1 MaxY=5
Y
1
1
X
MinY=-1 MaxX=5
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 . - p D
Y(X)=Exp(p1*t)*p2
p1 0.1
p2 2
p3
p4
p5
p6
p7
p8
p9
Y(X)=Exp(0.1*t)*2
A=0
B=5
MinY=2
MaxY=3.297
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 7

Одновимірна модель динаміки популяції

Розглянуті вище моделі були дискретними. Розглянемо тепер неперервні моделі. Спочатку розглянемо ситуацію, коли ресурси для популяції необмежені. Тоді, якщо позначити через y чисельність популяції в момент t, a – коефіцієнт народжуваності, через b – коефіцієнт смертності, отримаємо:

$$y' = ay - by .$$

Якщо позначити $m = a - b$ – коефіцієнт природнього приросту, отримаємо

$$y' = my .$$

Розв'язком цього рівняння буде

$$y(t) = y_0 e^{mt} .$$

Скористаємося програмою Gran1 для дослідження цієї функції, позначивши m через $p1$, y_0 через $p2$.

Змінюючи параметр $m=p1$, можна помітити такі випадки:

1. При $m<0$ чисельність популяції прямує до нуля, тобто при перевищенні смертності над народжуваністю популяція вимирає.
2. При $m=0$ чисельність популяції залишається сталою завдяки балансу між народжуваністю і смертністю.
3. При $m>0$ чисельність популяції експоненційно зростає - спостерігається демографічний вибух.

Ця модель була розглянута Мальтусом в 1798 р. Він помітив, що ріст популяції (експоненційний) перевищує ріст кількості продуктів харчування (який тоді зростав лінійно), з чого зробив висновок, що в результаті цього через певний час наступить голод, а тому він запропонував обмежити народжуваність.

Проте існують фактори, через які чисельність популяції не може зростати нескінченно. Серед таких факторів може бути недостатність якого-небуть ресурсу (ресурсів), наприклад харчів. що призводить до конкуренції за цей ресурс, і в результаті популяція виходить на певний стаціонарний рівень. Для опису такої ситуації використовують модель Ферхлюста.

Модель Ферхюльста

Практично завжди у природі ресурси обмежені (як харчові, так і територіальні). Обмеженість ресурсів призводить до внутрішньовидової конкуренції. Поки чисельність популяції мала, конкуренція не впливає швидкість зростання популяції m. Коли ж чисельніс зростає і наближається до певного граничного значення K, швидкість зростання популяції падає до нуля. Значення K називають ємністю екологічної ніші популяції. Ця величина відповідає такій чисельності популяції, при якій швидкість розмноження в результаті конкуренції так знижується, що популяція в кожному новому поколінні може тільки відновлювати свою чисельність.

Якщо припустити, що залежність швидкості росту чисельності популяції від її наявної чисельності лінійна, отримаємо таке рівняння:

$$y' = y(m - my / K) .$$

Це рівнянн отримало назву «рівняння логічного росту» або рівняння Ферхюльста. В цьому рівнянні швидкість народжуваності (m) не залежить від часу і розміру популяції, а смертність пропорційна чисельності популяції. Збільшення смертності з ростом популяції може відбуватися через скученість особин популяції та зростаючій конкуренції між ними за харчові ресурси. Якщо розкрити дужки:

$$y' = my - my^2 / K ,$$

то перший доданок буде відповідати необмеженому зростанню чисельності популяції, а другий – впливу міжвидової конкуренції (негативному впливу взаємодії двох особин одного виду) на зростання чисельності популяції.

Розв'язуючи це диференціальне рівняння, отримаємо:

$$y(t)=Ky_0e^{mt}/(K-y_0+y_0e^{mt})$$

Скористаємося програмою Gran1 для побудови графіка отриманої функції, позначивши m через $p1$, y_0 через $p2$, K через $p3$:

При $t \to +\infty$ чисельність популяції прямує до значення K, тобто до величини екологічної ніші, причому, якщо $y0>K$, тобто розмір популяції в початковий момент часу більший за розмір екологічної ніші, то популяція буде зменшуватися до K (Рис. 8).

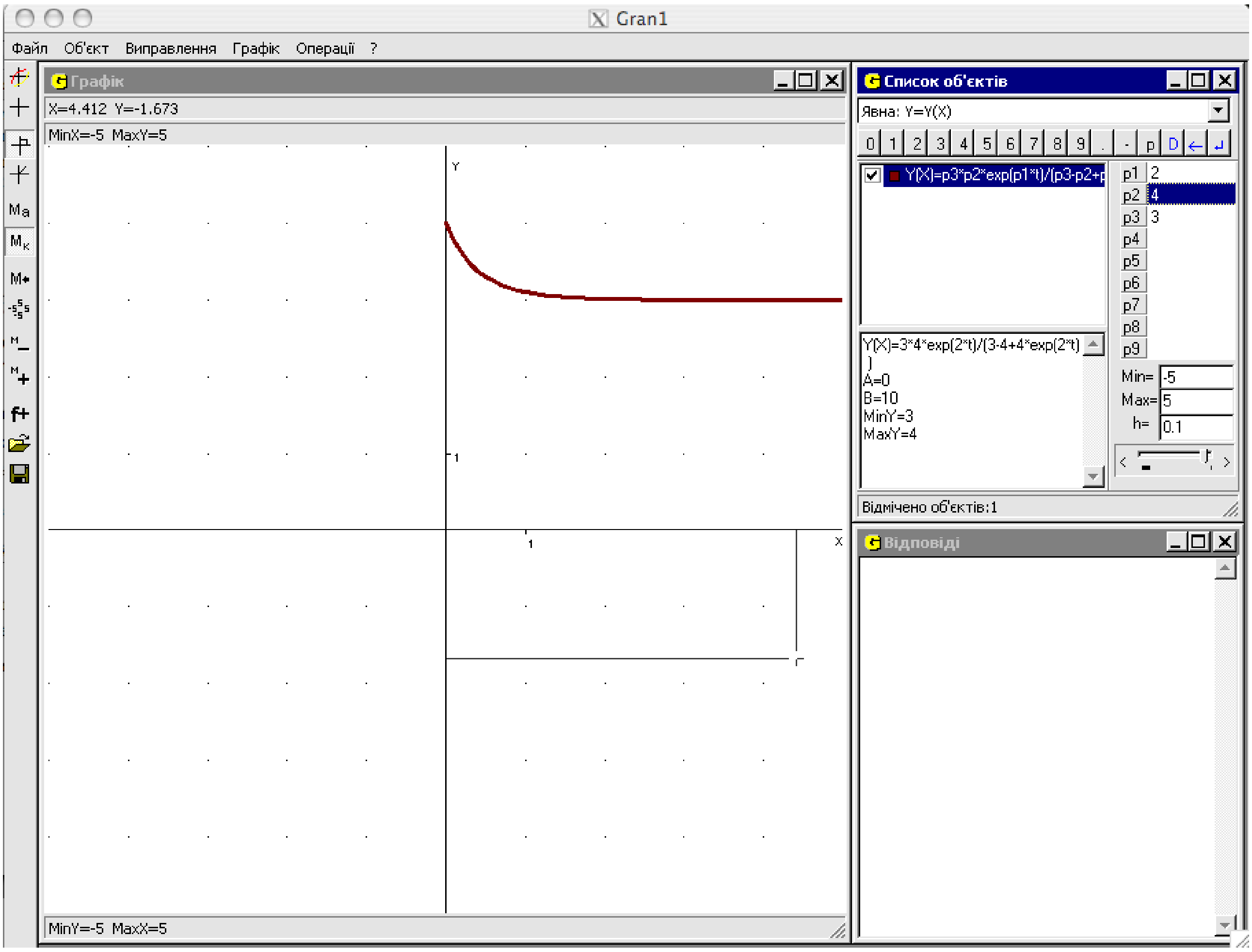
Gran1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
X=4.412 Y=-1.673
MinX=-5 MaxY=5
MinY=-5 MaxX=5
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=p3*p2*exp(p1*t)/(p3-p2+p
p1 2
p2 4
p3 3
Y(X)=3*4*exp(2*t)/(3-4+4*exp(2*t)
)
A=0
B=10
MinY=3
MaxY=4
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 8

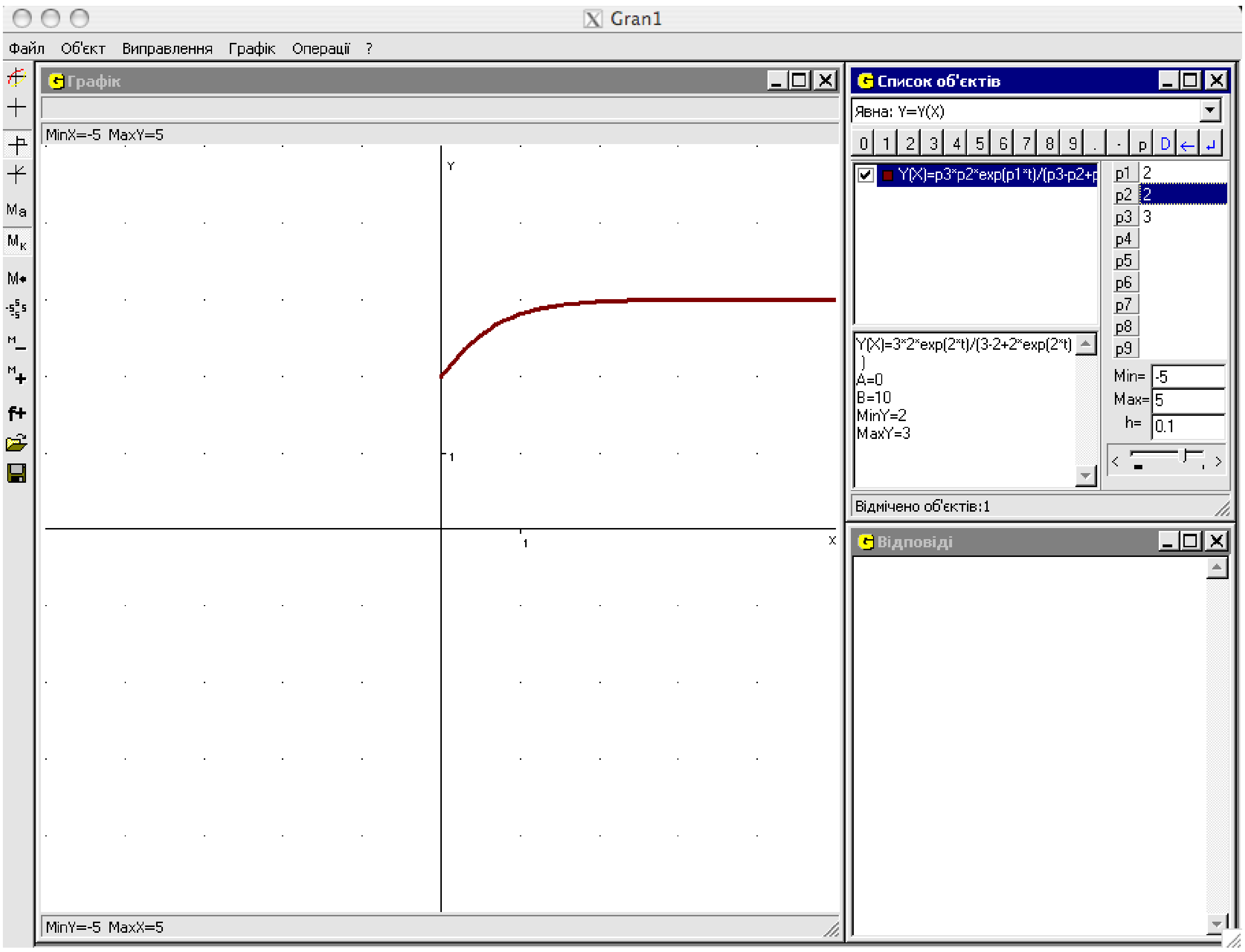
Gran1
Файл Об'єкт Виправлення Графік Операції ?
Графік
MinX=-5 MaxY=5
MinY=-5 MaxX=5
Список об'єктів
Явна: Y=Y(X)
Y(X)=p3*p2*exp(p1*t)/(p3-p2+p
p1 2
p2 2
p3 3
Y(X)=3*2*exp(2*t)/(3-2+2*exp(2*t)
)
A=0
B=10
MinY=2
MaxY=3
Min= -5
Max= 5
h= 0.1
Відмічено об'єктів:1
Відповіді

Рис. 9

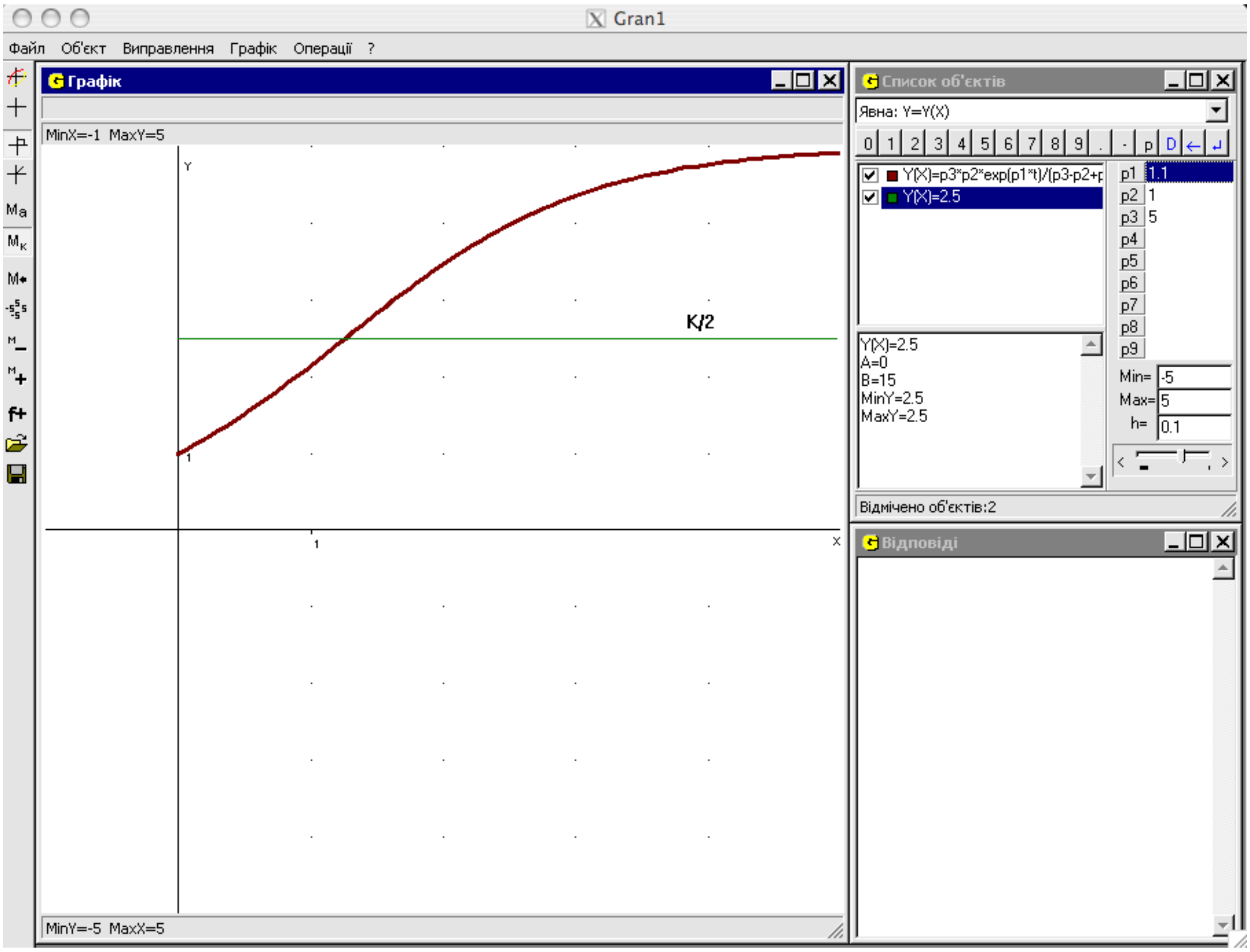

Рис. 10

Якщо початкова чисельність популяції менша за розмір екологічної ніші, тобто $y_0<K$, то з часом її розмір буде зростати, наближаючись до свого граничного значення K (Рис. 9), якщо при цьому початкова чисельність популяції складає менше половини екологічної ніші, тобто $y_0<K/2$, то на початковому етапі швидкість зростання чисельності популяції буде збільшуватися, поки чисельність популяції не досягне $K/2$, а потім почне знижуватись, прямуючи до нуля (Рис. 10).

Існують і більш складні моделі зміни чисельності популяції, наприклад модель з найменшою критичною чисельністю, але розглядати їх потрібно на спеціалізованих факультетах.

Література

1. http://www.biophis.msu.ru/material/mmb/pract/pract2.pdf
2. elar.usu.ru/bitstream/1234.56789/1353/4/1324624_lectures.ppt