

Лекция 16. Моделирование роста в экологии

1. Скорость роста как фракция биомассы.
2. Уравнение роста.
3. Простой экспоненциальный рост с резкой отсечкой.
4. Мономолекулярное уравнение роста.
5. Логистическое уравнение роста в замкнутой системе.
6. Кривые роста Гомперца.
7. Кривые роста Ричардса.
8. Экспоненциальные полиномы и описание роста.
9. Аллометрические уравнения при описании роста.

1. Скорость роста как функция биомассы.

При изучении развития животных и растительных организмов используют функции роста, то есть математические выражения, в которых взаимосвязаны экспериментальные данные, относящиеся к росту организма или его части.

Использование функций роста обычно имеет эмпирическую основу: вид зависимости часто подбирают, исходя из анализа имеющегося экспериментального материала. Предпочтительно при этом попытаться выбрать или построить такую функцию, которая отличалась бы определенным биологическим правдоподобием и интерпретируемостью параметров, то есть отображала бы лежащие в основе изучаемого процесса физиологические и биохимические механизмы и ограничения. Так, автокатализ хорошо описывается кривой экспоненциального роста, рост в условиях дефицита питательных веществ – асимптотической кривой, старение или другие видоизменения организма, снижающие темп его роста, – уравнением Гомпертца. Ученые уже давно не питают наивных надежд отыскать универсальную аналитическую функцию, которая удовлетворительно описывала бы рост растения или животного в широком диапазоне внешних условий. Сейчас уже не вызывает сомнений, что дать простое описание такой сложной системы, как растение или животное, практически невозможно. Поэтому, при построении моделей используют две или более зависимостей, содержащих много параметров и основанных на применении различных численных методов и имитаций.

При моделировании роста целесообразно за единицу измерения времени принимать день, а за единицу измерения массы – килограмм.

Например, для описания функции роста, связывающей в общем виде массу сухого вещества W и время t можно использовать формулу

$$W=f(t), \text{ где } f \text{ – определенная функциональная связь.}$$

При анализе динамики количества сухого вещества W вводится понятие темпа или скорости роста, то есть производной dW/dt . Тогда скорость накопления сухого вещества можно выразить через $dW/dt=h(W)$, где h – некоторая функция биомассы.

2. Уравнения роста.

Самая простая модель роста может быть представлена замкнутой системой для которой верно, что на рассматриваемом отрезке времени она не получает из внешней среды и не теряет никакого материала. То есть предполагается, что материал субстрата S переходит в сухое вещество W без потерь.



Тогда:

$$\frac{dW}{dt} = -\frac{dS}{dt};$$

$$\frac{dW}{dt} + \frac{dS}{dt} = \frac{d(W+S)}{dt} = 0$$

$$W + S = \text{const} = W_0 + S_0 = W_t + S_t = C,$$

где W_0 и S_0 – исходные значения W и S в момент $t=0$, W_t и S_t – значения, к которым приближаются эти параметры при $t \rightarrow \infty$ (при условии, что система со временем приходит в стабильное состояние), C – постоянная величина.

Представим темп роста сухого вещества в виде функции $h(W)$:

$$\frac{dW}{dt} = h(W)$$

где h – функция только одной переменной состояния. Важно решить, такую функцию использовать в качестве h ?

Далее рассмотрим различные предположения относительно функции h , то есть несколько вполне определенных уравнений роста, каждое из которых можно интерпретировать в терминах описанной модели.

3. Простой экспоненциальный рост с резкой отсечкой.

Принимаются следующие допущения:

- 1) темп роста пропорционален количеству сухой массы W (чем больше биомасса, тем больше ее прирост);
- 2) темп роста максимален, пока существует питательная среда;
- 3) Рост необратим и прекращается с истощением среды.

Уравнение роста записывают следующим образом:

$$\frac{dW}{dt} = \mu \cdot W,$$

Где μ - параметр (удельный или относительный темп роста сухой массы). Он зависит от вида сухой массы и от скорости, с которой «работает» механизм роста.

Проинтегрировав уравнение $\frac{dW}{dt} = \mu \cdot W$

получаем: $W = W_0 e^{\mu t}$ при $0 \leq t \leq t_f$

$$W = W_f \text{ при } t > t_f$$

Когда $W = W_f$, $S = 0$, то $W_f = W_0 + S_0$.

Рост внезапно прекращается, когда $t_f = \frac{\ln[(W_o + S_o) : W_o]}{\mu}$

Простой экспоненциальный рост, ограниченный реальными ресурсами окружающей среды, графически представлен на [рисунке 1](#).

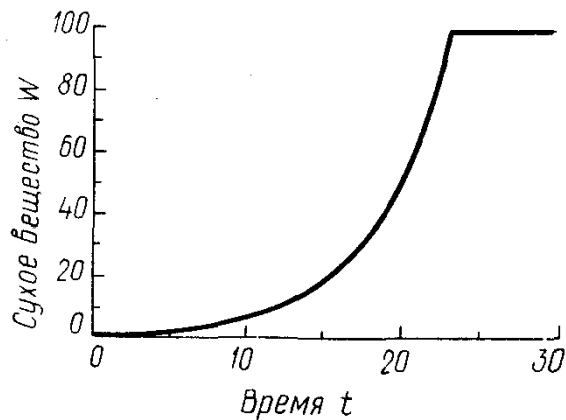


Рис. 1. Простой экспоненциальный рост с резкой отсечкой. Кривая задана при $W_o = 1$, $W_f = 100$, $\mu = 0,2$ и $t_f = 23$.

4. Мономолекулярное уравнение роста

Это уравнение описывает ход простой необратимой химической реакции первого порядка. Принимаются следующие допущения:

1. Количество энергии роста неизменно и не зависит от количества биомассы;
2. Скорость роста пропорциональна ресурсам питательной среды S.
3. Рост необратим.

Вместо $\frac{dW}{dt} = \mu \cdot W$ имеем $\frac{dW}{dt} = kS$

k – постоянная величина.

Учитывая, что $S(f) = 0$ и $S = Wf - W$ получаем $\frac{dW}{dt} = k(Wf - W)$

Проинтегрируем правую и левую части:

$$\int \frac{dW}{Wf - W} = k dt \quad \int \ln \frac{Wf - W_o}{Wf - W} = kt$$

Последнее выражение можно записать: $W = Wf - (Wf - W_o) \cdot e^{-kt}$

(т.к. логарифм – это степень, в которую возводим основание)

Если $W_o = 0$, то $W = Wf(1 - e^{-kt})$.

Эта зависимость графически представлена на [рисунке 2](#).

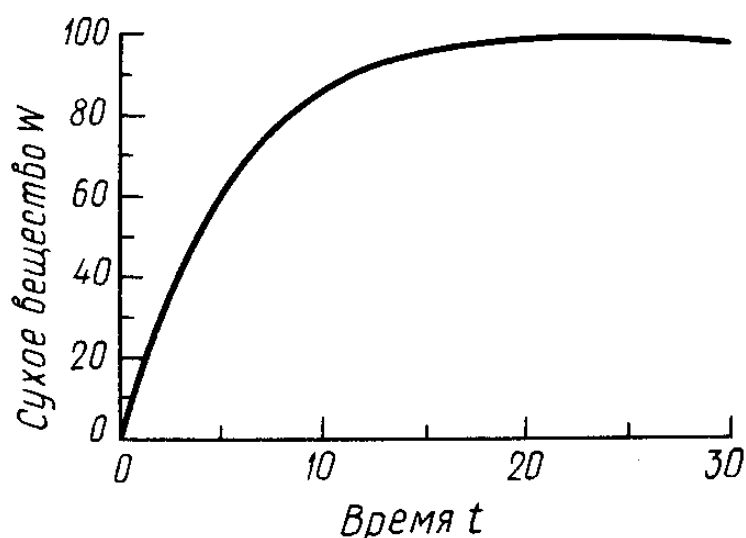


Рис. 2. Мономолекулярный рост. Кривая задана при $W_0 = 1$, $W_f = 100$, $k = 0,2$.

Темп роста непрерывно снижается и кривая роста не имеет точки перегиба.

5. Логистическое уравнение роста в замкнутой системе

Преыдущие модели роста описывали две крайние ситуации: 1. темп роста зависит только от биомассы и не зависит от ресурса питательной среды; 2. темп роста зависит только от ресурса питательной среды и не зависит от биомассы. При выводе уравнения логического роста делается двойное допущение: 1. Энергия роста пропорциональна сухой массе W ; 2. Скорость роста пропорциональна ресурсам питательной среды S . 3. Рост необратим.

Тогда $\frac{dW}{dt} = rWS$, где r – постоянная величина.

Учитывая, что $S = W_f - W$ $St = 0$ можно получить $\frac{dW}{dt} = rW(W_f - W)$

После преобразования и перехода от величины k к уже известному параметру μ получим логистическое уравнение в виде:

$$W = \frac{W_0 \cdot W_f}{W_0 + (W_f - W_0)e^{-\mu t}}$$

Для малых значений t (начальные этапы роста) и $W_0 \ll W_f$ (когда $W_0 \approx 0$) справедливо приближенное равенство:

$$W \approx W_0 \cdot e^{-\mu t}$$

Это значит, что при указанных условиях имеет место экспоненциальный рост с начальным темпом μ . При $t \rightarrow \infty$ и $W \rightarrow W_f$ процесс роста носит асимптотический характер (т.е. на определенном участке график приближается к прямой - касательной к графику) (**Рис. 3**).

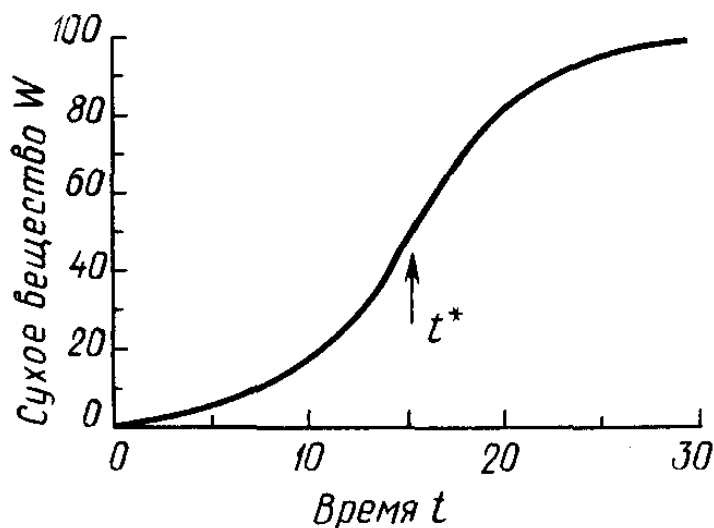


Рис. 3. Логистический рост.

Кривая задана при $W_0 = 1$, $W_f = 100$, $\mu = 0,3$, $t^* = 15,32$. Через t^* обозначена точка перегиба, которая существует при $W = \frac{1}{2}W_f$.

Точка перегиба соответствует моменту времени $t = t^* = \frac{1}{\mu} \ln\left(\frac{W_f - W_0}{W_0}\right)$.

6. Кривая роста Гомпертца

Принимаются следующие допущения: 1. Питательная среда не ограничена; 2. Энергия роста пропорциональна сухой массе W (коэффициент пропорциональности μ); 3. Эффективность энергии роста падает со временем, спад носит экспоненциальный характер (причины спада - деградация, развитие или старение вместо роста).

При выражении этих допущений в виде формулы получается:

$$\frac{dW}{dt} = \mu W, \text{ но теперь } \mu \text{ - не является постоянной величиной, а изменяется}$$

по закону:

$$\frac{d\mu}{dt} = -D\mu,$$

где D – дополнительный параметр, характеризующий уменьшение μ (интенсивность или темп деградации).

Проинтегрируем это уравнение:

$$\mu = \mu_0 \cdot e^{-Dt},$$

где μ_0 – значение μ в момент $t = 0$.

Подставим μ в основное уравнение: $\frac{dW}{dt} = \mu_0 \cdot W \cdot e^{-Dt}$

После преобразований получим:

$$W = W_0 \exp\left[\frac{\mu_0(1 - e^{-Dt})}{D}\right]$$

При малых значениях t (в начальный момент времени) $e^{-Dt} \approx 1 - Dt$, т.е. рост носит экспоненциальный характер: $W \approx W_0 \cdot e^{\mu_0 t}$.

Эта зависимость графически представлена на **рисунке 4**.

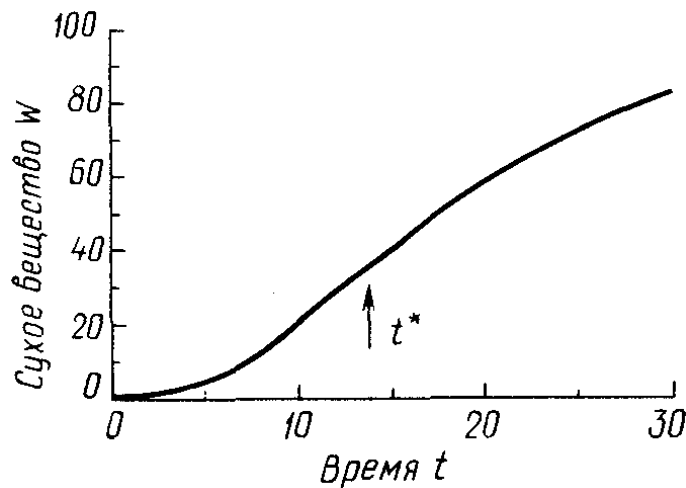


Рис. 4. Функция роста Гомпертца. Кривая задана при $W_0 = 1$, $W_f = 100$, $\mu = 0,5$, $D = 0,1086$.

Особенностью функции роста Гомпертца является то, что точка перегиба соответствует не половине результирующей массы, а массе, кривая меньше результирующей в e раз.

В сравнении с логистическим ростом при одних и тех же значениях исходной и результирующей массы и близких значениях времени, соответствующего точке перегиба, кривая Гомпертца отражает более быстрый рост в начальной фазе, более протяженный линейный участок около точки перегиба.

7. Уравнение роста Ричардса

Основным преимуществом уравнения роста Ричардса является его универсальность: при определенных значениях дополнительного параметра n функция Ричардса превращается в одно из рассмотренных ниже уравнений роста: при $n = -1$ – мономолекулярное;

$n = 1$ – логистическое;

$n = 0$ – Гомпертца.

Дифференциальное уравнение для функции Ричардса:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{kW(W_f^n - W^n)}{nWf^n},$$

где k , n и W_f – постоянные величины, k и W_f – положительны, а $n \geq -1$.

Эта зависимость графически представлена на [рисунке 5](#).

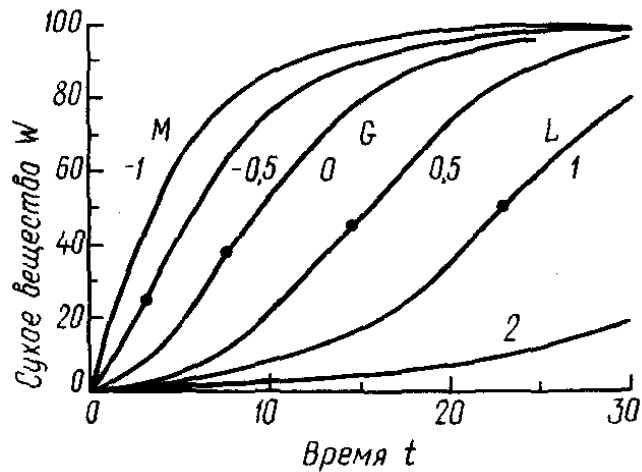


Рис. 5. Функция роста Ричардса. Кривые заданы при $W_0 = 1$, $W_f = 100$, $\mu = 0,2$, для шести значений параметра n ($-1 \dots 2$), при разных значениях получим 6 кривых.

В отличие от предыдущих уравнений точка перегиба может соответствовать любой доле результирующей сухой массы. Это объясняется тем, что n изменяется в пределах $-1 < n < \infty$.

8. Экспоненциальные полиномы и описание роста

Уравнения этого класса основываются на более сложных допущениях, чем предыдущие, они являются эмпирическими, их сложно интерпретировать. Экспоненциальные полиномы записывают в следующем виде:

$$W = \exp(a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + \dots + a_n t^n)$$

где $a_0, a_1 \dots a_n$ - постоянные коэффициенты.

В моделях роста живых систем целесообразно использовать квадратичные полиномы, с помощью которых можно рассчитать a_0, a_1, a_2 ($a_3 = a_n = \dots = 0$). Приблизительно определить эти параметры можно следующим образом:

$$a_0 = \ln W_0, \quad a_1 = \frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt}, \quad a_2 = -\left(\frac{a_1^2}{4}\right) / \left[\ln\left(\frac{W_f}{W_0}\right)\right]$$

Типичная экспоненциально-квадратичная кривая изображена на [рисунке 6](#).

Моменты перегиба t^* располагаются симметрично моменту времени, соответствующему максимуму сухой массы:

$$t^* = -\frac{a_1}{2a_2} \pm \frac{1}{(-2a_2)^{1/2}}$$

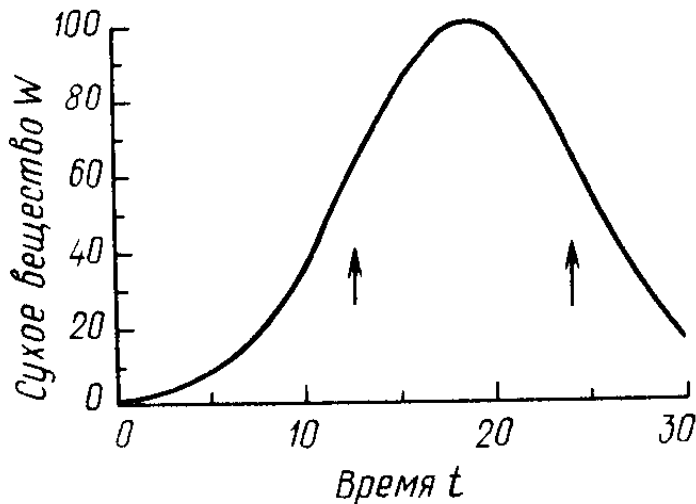


Рис. 6. Экспоненциально-квадратичная функция роста. Кривая задана при $a_0 = 0$, $a_1 = 0,5$, $a_2 = -0,0136$, $a_3 = a_4 = \dots = 0$, $W_0 = 1$, $W_f = 100$.

В экологических моделях кривая не может рассматриваться целиком, нужно пользоваться лишь частью этого графика, полагая, что он обрывается где-то в районе точки максимума.

Обычно экспоненциальные полиномы используются исключительно для аппроксимации зависимостей, построенных на экспериментальном материале. Но в одной из работ Торнли показано, что экспоненциально-квадратная функция хорошо описывает закон изменения числа клеток меристематической ткани, когда вероятность образования продуктов клеточного деления падает по экспоненте в зависимости от количества остающейся меристемы.

9. Аллометрические уравнения при описании роста

Аллометрическая зависимость впервые была использована Перселлом (1927) в связи с описанием роста растений, а затем Хаксли (1974) для прогнозирования роста животных и частей их организма.

Предположим, что P и Q – некоторые свойства организма (количественные характеристики). Например: P и Q – массы различных частей животного; или P – сухая масса растения, Q – площадь поверхности листьев. Поскольку организм растет и развивается, то P и Q будут изменяться с течением времени: $P = P(t)$; $Q = Q(t)$.

Аллометрическая зависимость выражается следующим образом: $P = a \cdot Q^b$, a и b – постоянные коэффициенты.

P и Q изменяются во времени таким образом, что соотношение сохраняет справедливость на всем интервале наблюдения.

Уравнение симметрично по отношению к P и Q , следовательно

$$Q = c \cdot P^d, \text{ где } c = \left(\frac{1}{a}\right)^{1/b} \text{ и } d = \frac{1}{b}$$

При описании роста растений зависимость $A=a \cdot W^b$ используется для установления связи между поверхностью листьев и сухой массой растения.

При моделировании роста животных аллометрия используется чаще. Например, Броди (1945) установил, что в процессе роста тела животного площадь его поверхности растет относительно быстрее, чем линейные размеры, а масса (объем) растет относительно быстрее, чем площадь поверхности. Другими словами, линейные размеры, площадь и масса тела животного связаны аллометрически.

Броди использовал аллометрическое уравнение для оценки зависимости массы животного от размера в обхвате; количества шерсти (перьев) – от живой массы; массы отдельных органов – от массы всего тела.

Применение уравнений этого типа ограничено, т.к. при определенных достоинствах эмпирического характера метод обладает низкой способностью к интерпретации.

Литература:

1. Франс, Дж. Математические модели в сельском хозяйстве / Дж.Франс, Дж.Торнли. М.: Агропромиздат, 1987. – 400 с.