

BIOMATEMATIKAI MODELLEK:

MODELLEK AZ ÖKOLÓGIÁBAN (POPULÁCIÓDINAMIKA) ÉS A
POPULÁCIÓGENETIKÁBAN

Kövér Szilvia

Biomatematikai modellek előadás, kötelező és ajánlott irodalom

Kötelező: KÖVÉR SZILVIA: Biomatematikai modellek előadások anyaga , www.univet.hu

Ajánlott:

- Sarah P. Otto & Troy Day: A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution, Princeton University Press, 2011
- GILLMAN, M.: An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution, Wiley-Blackwell, 2009
- WILSON, E.O. - BOSSERT, W.H.: Bevezetés a populációbiológiába, Budapest: Gondolat, 1981.
- SOETAERT, K. – HERMAN, P.M.J.: A practical Guide to Ecological Modeling, Springer, 2009
- HARTL, D. L. – CLARK, A. G.: Principles of Population Genetics, Sinauer Associates, Sunderland, 2007
- CASE, T. J. : An Illustrated Guide to Theoretical Ecology, Oxford University Press, New York, 2000

Előadások és gyakorlatok időpontja és helye

- Biomatematikai modellek előadás
 - hétfőnként 9.15-10.50 (5 perc szünettel),
Kabinet
- Számítógépes modellezés gyakorlat
 - hétfőnként 11.00-12.15 & 13.00-14.00,
PC-terem (Biológiai Intézet)

Bevezetés: mi a modell?

A modellezés célja

A modell elemei

A modell megadása és megoldása

MI A MODELL?

Gillman, 2009:

- „A model is some representation of reality.”
- talán túl általános..., de vegyük úgy mint a modell tágabb értelmezését.
- „In ecology and evolution the models are almost entirely of a mathematical nature.”
- Tehát a modell a valóság matematikai természetű reprezentációja

MI A MODELL?

Juhász-Nagy Pál:

- Ne nevezzünk mindent modellnek, a szaknyelvi fogalmaknak jól definiáltaknak kell lennie.
- A valóságot reprezentálni kell: ábrák, vegetációtérképek, diagramok, folyamatábrák, képletek – ez nem mind modell, sőt önmagában egyik sem!

MI A MODELL?

Juhász-Nagy Pál:

- Azt a reprezentációt nevezzük modellnek, amelyre igaz, hogy az eredeti objektum konkrét, a reprezentáció **absztrakt** (matematikai).
- Ha a reprezentáció is konkrét, akkor **maketről** van szó (Gillman: „physical models such a toy car”).

MI A MODELL?

- A MODELL: EGY HASZNOS MATEMATIKAI KONSTRUKCIÓ (a valóság képmása) AMELY NEM-MATEMATIKAILAG IS JÓL INTERPRETÁLT (Juhász-Nagy Pál).

MI A MODELL?

- A valóság egyes elemeit reprezentáljuk **változókkal**, és a köztük lévő kapcsolatot **képletekkel** írjuk le, melyekben konstans **paraméterek** szerepelnek.
- Pl. **változók**: a HIV vírusok sz., T4 sejtek sz.,
paraméterek: virulencia, rezisztencia, vírus, ill. fertőzött/nem fertőzött T4 sejt szaporodási és halálzási valószínűsége

MI A MODELL?

- A valóság más elemeit **elhanyagoljuk**. Ez szükségszerű!
- Pl. egy populáció **környezete**: mindazon tényezők, amelyek hatnak a populációra. Nem „minden”!
- Tehát a modell a valóságnak **egyszerűsített** képe. A modell használatakor, értékelésekor figyelembe kell venni, hogy mit hanyagoltunk el.

Mikor van szükségünk modellre?

- Ha modell nélkül nem tudunk válaszolni a kérdésre, esetleg a kérdés pontos megfogalmazása is nehéz, pl. stabilitás kérdése.
- Általában a biológiában egy időben lejátszódó folyamat sebességére és végeredményére, vagyis az egyensúlyi helyzetre vagyunk kíváncsiak.
- Meg tudjuk adni (feltételezzük) egy-két képlettel, hogy rövid távon milyen szabály szerint változnak a célváltozók, a modell segítségével szeretnénk jóslatot kapni a hosszú időre előre, mi fog történni, mi lesz a célváltozó egyensúlyi értéke, stabil-e?
- A modell néha annyira magától értetődően van a háttérben, hogy észre sem vesszük: pl. Mendel szabályok: klasszikus valószínűségi mező, függetlenség, a független események együttes bekövetkezésének valószínűsége = az események valószínűségeinek szorzata.

A modell felépítése általában

- A változók függése a
- paraméterektől és a
- kezdeti feltételektől

A változók

- A változók meghatározása: azok a (populációs) jellemzők, amelyeket jósolni akarunk, (tipikusan: denzitás, allélgyakoriság) amelyek érdekelnek minket, hogy mitől és hogyan függenek. A változók időbeli és térbeli változása hogyan függ a paraméterektől.
- A változó egyensúlyi helyzete, és az egyensúly stabilitása gyakori kérdés.
- A változók térbeli homogenitása / heterogenitása, varianciája is fontosak lehetnek.

A paraméterek

- A paraméterek azok a tényezők, amelyekről lényegesen függenek a változók.
- A paraméterek számát igyekszünk csökkenteni, tehát a lehető legegyszerűbb modellt választani, amely még jól jósolja a változókat.

A kezdeti feltételek

- Kezdeti feltételek: a változók értéke a $t=0$ időpontban, pl. n_0 , p_0
- A változók kezdeti értéke befolyásolhatja, hogy melyik egyensúlyi értéket érik el, ha több egyensúly is van.

A modell megadása

- A modell megadásakor általában az tudjuk kifejezni egy képlettel, hogy a változókra rövid távon milyen befolyást gyakorolnak a paraméterek:
- $\Delta n = f(n, \text{paraméterek})$, differencia-egyenlet: változás 1 generáció alatt
- $dn/dt = f(n, \text{paraméterek})$, differenciál-egyenlet: pillanatnyi változási sebesség

A modell megoldása

- A megoldás azt jelenti, hogy tetszőleges idő múlva is tudjuk jósolni a változó értékét, illetve megadjuk az egyensúlyi értékét
- $N(t)=f(\text{paraméterek, kezdeti feltétel})$
- $\check{N}=f(\text{paraméterek, kezdeti feltétel})$

A modell megoldása

- Ha ezt sikerül egy képlettel megadni, akkor analitikusan megoldottuk a modellt.
- Ha a modell túl bonyolult ahhoz, hogy analitikusan megoldjuk, akkor
 - számítógép segítségével **numerikusan megoldhatjuk** a differenciál-egyenletet,
 - vagy **szimulációt** kell készíteni, ami a differencia-egyenletet felhasználva generációról generációra kiszámítja a denzitást, mint egy sorozatot

A modell megoldása

- Gyakori cél az egyensúlyi helyzetének megállapítása:
 - ökológia: Mekkora az egyensúlyi denzitás?
 - populációgenetika: Mekkora az egyensúlyi allélgyakoriság?
- Másik gyakori kérdés: Stabil-e az egyensúly?
 - Stabil: ha a változó értékét az egyensúlyból kimozdítjuk, az visszatér az egyensúlyba, vagyis az egyensúlytól való távolság csökkenni fog. Instabil, ha nő az egyensúlytól való távolság .
- Szerencsére az egyensúly stabilitásának megállapításához gyakran nem szükséges analitikusan megoldani a modellt.

Szimuláció és numerikus megoldás, hátrányok és előnyök

- A szimuláció és a numerikus megoldás hátránya, hogy végig kell pásztázni a paraméter-teret, vagyis sok paraméter-kombinációból és kezdeti feltételből kell kiindulni és kiszámoltatni a megoldás egyensúlyi helyzetét.
- A szimuláció és a numerikus megoldás előnye, hogy jól követhetőek a populációban időben lezajló változások, az egyensúlytól távoli helyzetek is tanulmányozhatóak.
- Szimulációval megoldani egy modellt általában nem kíván magas matematikai ismereteket, csak kitartást és gyakorlatot. A mai személyi számítógépek képességei lehetővé teszik pl. 10^5 egyedszámú 100 génlókuszos populáció vizsgálatát.

MODELL-TÍPUSOK

- Időben
 - diszkrét: differencia-egyenletek, pl. kukoricabogár
 - folytonos: differenciálegyenletek, pl. HIV
- A véletlen szerepe alapján
 - sztochasztikus (demográfiai sztochaszticitás): a szaporodásban, túlélésben, vándorlásban, stb. szerepe van a véletlennek is, a köv generáció denzitása / allélgyakorisága többféle érték lehet, különböző valószínűségekkel
 - determinisztikus

Megjegyzések a véletlen szerepével kapcsolatban

Populációgenetikában:

- A *determinisztikus* popgen modellekben az egyedszámot végtelennek tételezzük fel, (elég nagynak, ahhoz, hogy a véletlen szerepe elhanyagolható legyen) nem kívánjuk az egyedek sorsát és a különböző genotípusok egyedszámát modellezni, csak a genotípusgyakoriságok változása érdekes (arányok, elterjed/kihal-e egy allél).
- A *sztochasztikus* popgen modellekben az egyedeket nyilvántartjuk, az egyes genotípusok egyedszáma is fontos, pl. a *ritka* genotípusok kihalása / elterjedése. Itt az egyedek száma csak egész szám lehet.

Megjegyzések a véletlen szerepével kapcsolatban

Ökológiában: az egyedszám sosem végtelen és mindig fontos, az a fő változó.

- A *determinisztikus* ökológiai modellekben a jelen denzitásaiból egyértelműen kiszámíthatóak a köv generáció denzitásai. Az egyedszám / denzitás lehet tört szám is (folytonosan változó valós szám).
- A *sztochasztikus* ökológiai modellekben a szaporodás / túlélés / vándorlás során szerepe van a véletlennek is, így a köv. gen. egyedszámai többféle értéket is felvehetnek különböző valószínűségekkel. Előfordul, hogy az egyedek sorsát követi a modell (individual-based model), pl. sejtautomata. Egyedszám: egész szám.

MODELL-TÍPUSOK

- A környezeti változók
 - konstans paraméterek (tipikus)
 - random változnak: környezeti sztochaszticitás
- Térben
 - nem struktúrált: „jól kevert”, homogén
 - struktúrált: nem teljes a keveredés, a metapopuláció szubpopulációkból áll, amelyek között migráció van.

MODELL-TÍPUSOK

- A populáció
 - nyitott (van ki és bevándorlás)
 - zárt

Vigyázat, egyes esetekben (könyvekben) a zártság azt is jelenti, hogy születés és halálozás sincs. Pl. mark-release-recapture módszerek az állatökológiában.

MODELLEK AZ ÖKOLÓGIÁBAN

- Egy vagy több faj populációjának időbeli esetleg térbeli változásai = populációdinamika.
- A fő változók a populációk egyedszámai, a populációk egymásra való hatása (predáció, parazitizmus, mutualizmus, stb.)
- A fizikai környezet tényezői is gyakran a modell elemei (környezet = ami hat).

MODELLEK AZ ÖKOLÓGIÁBAN

- Kérdések:
 - Mely faj van jelen egy adott környezetben (általános indikátor-elv)? Mekkora egyedszámmal? Miért?
 - Hogyan változik egy vagy több populáció egyedszáma az időben?
 - Mely fajok jelennek meg együtt és miért?
 - Hogyan változnak ezek az időben (szukcesszió)?
 - Mik az egyensúlyi populációméretek? Stabilitás?

MODELLEK A POPULÁCIÓGENETIKÁBAN

- Egy populációban kettő vagy több genotípus gyakoriságának időbeli esetleg térbeli változásai. A fő változók a genotípusok gyakoriságai vagy egyedszámai, heterozigócia, beltenyésztettség.
- Többlokuszos modellben fontos a lokuszok közötti kapcsoltság változása.
- Genotípusok, kapcsoltság egyensúlyi értéke, egyensúly stabilitása.

Időben diszkrét, determinisztikus populációdinamikai modellek

Ökológiai modellek

- Ökológia alapkérdése: miért él egy faj adott egyedszámmal egy adott (fizikai és biológiai) környezetben?
- A legegyszerűbb ökológiai modellekben a célváltozó egy faj egy populációjának egyedszáma / denzitása / biomasszája.
- Populációdinamika: a denzitás hogyan változik az időben.
- Bonyolultabb esetekben az egyedek korcsoportokba vagy állapot-csoportokba tartoznak (age-structure, stage-structure) vagy nem egyenletesen oszlanak el a térben (térben explicit modellek).
Több, egymással kapcsolatban lévő faj denzitásának változását szeretnénk leírni: pl. préda-predátor vagy epidemiológiai modellek.

Egypopulációs modellek (térben homogén)

➤ Célváltozó:

- n_t , a populáció egyedszáma /denzitása /biomasszája
- korcsoport eloszlása (1, 2, 3... évesek egyedszámai)
- állapotok közötti eloszlása (pete, lárva1, lárva2, ...imágó egyedszámai)

➤ Paraméterek:

- (max) szaporodási ráta
- (max) születési ráta (korcsoportonként)
- (min) halálozási ráta (korcsoportonként)
- környezet eltartóképessége

➤ Kezdeti feltétel:

- kezdeti egyedszám n_0 , korcsoportok kezdeti egyedszámai

Korlátlan populációnövekedés diszkrét modellje (geometric growth)

Ha diszkrét időpontokban történik a szaporodás, pl. évente egyszer, a legegyszerűbb generációváltási szabály (update rule):

$$n_{t+1} = Rn_t$$

$$\Delta n = (R - 1)n_t$$

R : diszkrét populáció-növekedési ráta, konstans (nem függ n -től, vagyis denzitásfüggetlen), reproductive factor

n_t : egyedszám / denzitás / biomassa a t -ik időpontban.

Cenzus = népszámlálás az életciklus meghatározott pontján, pl. éppen peterakás előtt vagy újszülött korban.

Korlátlan populációnövekedés diszkrét modellje (geometric growth)

- Nem átfedő generációk esetén R jelentése: egy egyed átlagosan hány utódot ad a köv. generációba, aki meg is éri azt az életkort, amikor összeszámláljuk (R -ben benne van a termékenység mellett az utódok túlélése is). Gyakorlati okokból: egy nősténynek hány nőstény-utódja lesz?
- Ha átfedő generációk vannak, akkor R jelentése: bizonyos valószínűséggel túlél az eredeti egyed is + hány utódot ad a köv. generációba, aki túl is él

$$R = 1 - \text{halálozási valószínűség} + \text{utódok száma}$$

Általában bonyolítja a szaporodás és túlélés modellezését, hogy a különböző korú egyedek szaporodási és túlélési esélye nem uaz. Mego: korcsoportstruktúra a modellben (Leslie-mátrix, ld. később).

Korlátlan populációnövekedés diszkrét modellje (geometric growth)

A modell megoldása: (mennyi az egyedszám t időpontban, matematikailag egy geometriai sorozat):

$$n_t = R^t n_0$$

Itt R -t konstansnak tételeztük fel, tehát nem függ a denzitástól, (születési és halálozási ráta állandó):

$R > 1$: korlátlan, egyre gyorsuló növekedés, geom sor szerint

$R < 1$: geom sor szerinti csökkenés

$R = 1$: konstans egyedszám (irreális, hogy R hájszálpontosan sokáig = 1)

Korlátlan populációnövekedés diszkrét modellje (geometric growth)

A korlátlan populációnövekedést denzitásfüggetlen-nek is szokták mondani, mert a születési és halálozási ráta (amelyek különbsége R) nem függ a denzitástól; az egy főre eső születések száma nem csökken és a halálozások száma nem nő a denzitással, ami nyilván csak rövid távon lehet igaz.

Gyakran ezt a modellt, nem geometriai növekedésnek, hanem kissé pontatlanul **exponenciális** növekedésnek nevezik. Precízen az exponenciális növekedés az időben folytonos denzitásfüggetlen modell ($dN/dt=rN$) megoldása.

Ez a pontatlanság nem nagy baj, mert a geometriai sor szerinti diszkrét, és az exponenciális fv szerinti folytonos növekedés hasonló abban, hogy **egyre gyorsuló**.

A (rövid ideig) egyre gyorsuló növekedésre való képesség az ÉLET alapvető tulajdonsága.

Korlátozott populáció-növekedés diszkrét modellje (diszkrét logisztikus)

Denzitás-függés: a növekedési ráta csökkenjen az egyedszámmal, mert nő a halálozás vsz-e és csökken a túlélés, update rule:

$$n_{t+1} = n_t + rn_t \left(1 - \frac{n_t}{K} \right)$$

$$\Delta n = rn_t \left(1 - \frac{n_t}{K} \right)$$

r : a növ. ráta nagyon kis egyedszámnál (határértékben = geom. növ., ekkor $R=1 + r$), Malthus-i paraméter, per capita growth rate

K : a környezet eltartóképessége

Korlátozott populáció-növekedés diszkrét modellje (diszkrét logisztikus)

$$n_{t+1} = n_t + rn_t \left(1 - \frac{n_t}{K} \right)$$

Sajnos itt a megoldás nem ismert „zárt alakban”, nincs olyan egyszerű képlet: $n_0 \rightarrow n_t$, csak 1 időegységre tudunk előre számolni egy lépésben.

Mit tegyünk? → szgépes szimuláció, Id. szgmod gyak. 1-2