щении мышцы (§ 26 и § 27). В дальнейшем модель Дещеревского (§ 28) объяснила физический смысл констант уравнения Хилла.

В медико-биологических исследованиях применяется в ряде случаев метод "черного ящика". При этом изучаются только входные и выходные параметры исследуемой системы, без учета его внутренней структуры и внутренних процессов. В этом случае изучаются зависимости выходных параметров от входных, так называемые передаточные функции. Примером может служить используемый в нейрокибернетике "формальный нейрон".

В биологии и медицине важное значение имеют модели роста численности и фармакокинетическая модель.

§ 31. Математические модели роста численности популяции

Основоположником математических популяционных моделей принято считать Т.Мальтуса, работавшего в конце 18-го века. Закон Мальтуса, определяющий экспоненциальный рост популяции, имеет смысл лишь на ограниченных временных интервалах. Модели, предложенные в дальнейшем, стали описывать часто наблюдаемую в природе стабилизацию численности популяции, например, за счет внутривидовой конкуренции (модель Ферхюльста). Следующим крупным шагом считается моделирование взаимодействия двух и более видов, начатое в 20-х годах нашего столетия работами А. Лоттки и В.Вольтерра.

Все процессы в сообществах живых объектов происходят во времени и в пространстве. В ряде случаев можно считать, что во всех частях рассматриваемого объема процессы синхронны. В этом случае простейшие точечные модели описываются системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx_i}{dt} = F(x_1, x_2, \ldots, x_n) \qquad (i = 1, 2, \ldots, n),$$

где x_i – численность i-й популяции (кинетические уравнения).

Величины $F(x_1, x_2, \ldots, x_n)$ – нелинейные функции. Как правило, они состоят из нескольких слагаемых. Положительные члены описывают прибыль компонента, отрицательные – его убыль.

Рассмотрим три математические модели, позволяющие найти зависимость изменения численности популяции от времени для различных условий функционирования системы.

I. Модель естественного роста численности популяции (модель Мальтуса)

Создание модели проведем по вышеописанной схеме.

Реальная система: имеется некоторая популяция одного вида (микроорганизмы, зайцы и т.п.), в которой происходят жизненные процессы во всем их многообразии.

Постановка задачи. Найти законы изменения численности популяции во времени.

Основные допущения.

1. Существуют только процессы размножения и естественной гибели, скорости которых пропорциональны численности особей в данный момент времени.
2. Не учитываем биохимические, физиологические процессы.
3. Нет борьбы между особями за место обитания, за пищу (бесконечно большое пространство и количество пищи).
4. Рассматриваем только одну популяцию, нет хищников.

Модель.

Введем величины:

x – численность популяции в момент t;

R – скорость размножения, γ – коэффициент размножения;

S – скорость естественной гибели, σ – коэффициент естественной гибели;

$\frac{dx}{dt}$ – скорость изменения численности популяции, ε – коэффициент роста.

Тогда $R = \gamma x$, $S = -\sigma x$.

Составим дифференциальное уравнение баланса. Изменение численности особей в единицу времени определяется количеством рожденных за это время и умерших:

$$\frac{dx}{dt} = (\gamma - \sigma)x,$$

или

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x, \qquad (8.1)$$

Начальное условие: при $t = 0$ численность особей $x = x_0$.

Решим уравнение:

$$\int_{x_0}^{x} \frac{dx}{x} = \int_0^t \varepsilon dt, \qquad \ln\frac{x}{x_0} = \varepsilon t,$$

отсюда

$$x = x_0 \cdot e^{\text{åt}} \tag{8.2}$$

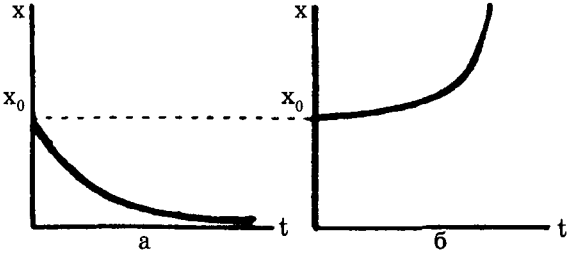

Рис. 8.1. Изменение численности популяции в отсутствие конкуренции между особями при $\varepsilon < 0$ (а) и при $\varepsilon > 0$ (б)

Анализ решения.

а) $\varepsilon < 0$ (при $\sigma > \gamma$), то есть скорость гибели больше скорости размножения. Численность особей со временем упадет до нуля (рис. 8.1а);

б) $\varepsilon > 0$ (при $\gamma > \sigma$), то есть скорость размножения больше скорости гибели. Численность особей неограниченно растет со временем (рис. 8.1б);

в) $\varepsilon = 0$ (при $\gamma = \sigma$), то есть скорость гибели равна скорости размножения. Численность особей не изменяется, оставаясь на начальном уровне.

Модель при $\varepsilon > 0$ адекватна реальности лишь до определенных значений времени. Согласно данной модели, рассматривающей уменьшение численности особей только за счет естественной гибели, их численность должна бесконечно возрастать со временем (рис. 8.1б), что не соответствует реальности. При большом количестве особей возможно уменьшение их численности за счет других механизмов, например, за счет борьбы за место обитания, за пищу.

II. Модель изменения численности популяции с учетом конкуренции между особями (модель Ферхюльста)

Усложним рассмотренную выше модель. С целью получения решения, лучше описываемого изучаемый объект, среди допущений, приведенных в модели I, снимем допущение 3. Пусть существует борьба между особями, например, за место обитания, тем самым добавляется дополнительный источник гибе-

ли. Считая, что скорость гибели за счет конкуренции между особями пропорциональна вероятности встреч двух особей, можно записать $S = -\delta x \cdot x - \sigma x$ (δ – коэффициент пропорциональности). Тогда уравнение баланса численности особей:

$$\frac{dx}{dt} = \gamma x - \sigma x - \delta x^2,$$

или

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x - \delta x^2. \qquad (8.3)$$

Это нелинейное дифференциальное уравнение. Сделаем замену переменных: $U = (\varepsilon x - \delta x^2)$. Тогда с учетом, что при $t = 0$ $x = x_0$, получим:

$$\ln (x / x_0) - \ln ((\varepsilon - \delta x)/(\varepsilon - \delta x_0)) = \varepsilon t.$$

Отсюда

$$x(t) = \frac{x_0 \varepsilon}{(\varepsilon - \delta x_0) e^{-\varepsilon t} + \delta x_0}.$$

График зависимости x(t) приведен на рис. 8.2.

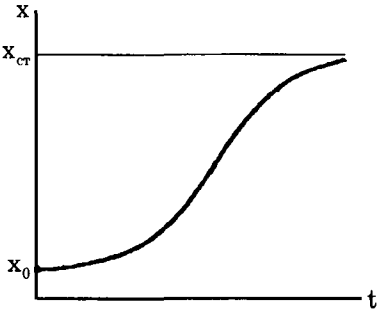

Рис. 8.2. Изменение численности популяции с учетом конкуренции между особями

Видно, что с течением времени x не уходит в бесконечность, а выходит на стационарный уровень, $x_{ст} = \frac{\varepsilon}{\delta}$

Модели I и II являются основой моделирования процессов в биотехнологии (например, для установления оптимальных режимов выращивания различных микроорганизмов).