# 7. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

В природе существует много такого, что не может быть ни глубоко понято, ни достаточно убедительно доказано, ни достаточно умело и надежно использовано на практике без помощи и вмешательства математики.

Фрэнсис БЭКОН

Мы, естественно, даже и не станем пытаться охватить в рамках краткой лекции всю биологию, ограничившись лишь беглым знакомством с одним из ее разделов – ***динамикой популяции***[[1]](#endnote-1). Нам предстоит стать свидетелями драматических событий, связанных с сосуществованием различных биологических видов на ограниченной территории. Рассматриваемые процессы описываются дифференциальными уравнениями, как правило, нелинейными[[2]](#endnote-2).

Для начала рассмотрим эволюцию одного вида. Если его рождаемость преобладает над смертностью, то численность вида неуклонно возрастает. При неблагоприятных условиях с преобладанием смертности над рождаемостью вид, вымирает. Наличие ограничений на количество поступающей пищи при положительном естественном приросте численности вида приводит к стабилизации системы, т.е. к установлению такого значения численности вида, которому имеющееся количество пищи хватает в самый раз.

Более интересные и разнообразные процессы происходят в том случае, когда имеются два биологических вида. Их сосуществование возможно в различных формах. В одной из приведенных моделей исследуется конкуренция видов в борьбе за общую пищу, по ходу которой менее приспособленный вид вытесняется более сильным конкурентом. Во второй модели один из видов питается другим. Получаемая в результате знаменитая модель "хищник-жертва" описывается уравнениями Вольтерра – Лотки. Наконец, в третьем случае каждый из видов оказывает положительное воздействие на другой вид, что соответствует явлению симбиоза.

В Приложении отмечается аналогия между моделями биологической, химической и физической конкуренции. Выясняется, что колебание численности хищников и жертв аналогично изменению плодородия почвы и урожайности сельскохозяйственной культуры. Рассматривается сосуществование двух видов при условии, что каждый из них имеет определенное предпочтение в пище, что соответствует модели "*экологическая ниша*" и является обобщением модели конкуренции. Другим обобщением этой модели является модель антибиотикорезистентности, характеризующая привыкание микроорганизмов к действию антибиотиков.

### **ЛЕКЦИЯ**

#### **1. Эволюция биологического вида**

Рассмотрим сначала простейшую биологическую систему, представленную одним видом. Исследуемый процесс характеризуется ***численностью вида*** *х*, которая меняется со временем. Очевидно, скорость изменения численности вида определяется соотношением между его рождаемостью и смертностью. Таким образом, получаем уравнение

**

где величины *А* и *В* характеризуют соответственно, количество родившихся и умерших особей в единицу времени. Их значения, по-видимому, пропорциональны самой численности вида. Действительно, чем больше имеется особей, тем больше их родится и умрет за фиксированный промежуток времени. В результате получаем соотношения *A=ax*, *B=bx*, где положительные константы *a* и *b* являются параметрами процесса и характеризуют рождаемость и смертность вида.

Итак, рассматриваемый процесс описывается дифференциальным уравнением

 ****=***kx*, (7.1)

где коэффициент *k* **=** *a*–*b* называется ***приростом*** численности вида, определяет изменение численности вида в единицу времени и может принимать как положительные, так и отрицательные значения[[3]](#endnote-3). Уравнение (7.1) рассматривается с начальным условием

 *х*(0) = *х*0, (7.2)

где начальная численность вида *х*0является параметром задачи, принимающим любые положительные значения[[4]](#endnote-4). Данная математическая модель называется ***моделью Мальтуса***.

Решение задачи (7.1), (7.2) имеет вид *x*(*t*) = *x*0 exp(*kt*). Эта функция обладает качественно разными свойствами в зависимости от знака параметра *k*. При его положительных значениях мы наблюдаем экспоненциальный рост функции *х*. При *k*=0 решение задачи со временем не меняется. Наконец, для отрицательных значений этого параметра функция *х* монотонно убывает и с течением времени стремится к нулю. Варианты поведения решения задачи изображены на Рис. 7.1. Отметим также, что возрастание и убывание числа *k* приводит соответственно, к более резкому или более плавному изменению решения задачи, а изменение начального состояния системы не вносит качественных изменений в поведение исследуемого процесса.



Рис. 7.1. Варианты эволюции численности одного вида
при различных соотношениях между рождаемостью и смертностью.

Попытаемся интерпретировать полученные результаты. Отрицательные значения коэффициента *k* соответствуют тому прискорбному случаю, когда смертность вида преобладает над его рождаемостью. При этом в единицу времени численность вида сокращается на определенную величину. В следующий раз опять же умрет большее количество особей, чем родится. Поскольку в данной модели прирост численности вида считается неизменным, то мы наблюдаем его постепенное вымирание. Сей печальный исход характерен для вида, находящегося в крайне неблагоприятных жизненных условиях, вызываемых острой нехваткой пищи, резким ухудшением среды обитания, появлением естественных противников, распространением эпидемий и прочими неприятностями.

Положительные значения прироста численности вида соответствует превышению рождаемости над смертностью. Это означает, что на каком-либо интервале времени рождается большее число особей, чем умирает. Тогда на следующем интервале при том же приросте появится еще большее число особей. Таким образом, наблюдается неограниченный рост численности вида, что характерно для вида, находящегося в идеальных условиях, т.е. в отсутствие противников и конкурентов, при неограниченном запасе пищи и благоприятной среде обитания. Подобная ситуация возможна, например, для микроорганизмов, находящихся в питательной среде[[5]](#endnote-5).

Тривиальный случай нулевого прироста численности означает, что рождаемость и смертность сбалансированы. Число умерших особей здесь компенсируется вновь родившимися, а численность вида остается неизменной.

С математической точки зрения нулевое состояние является положением равновесия динамической системы, характеризуемой уравнением (7.1). При *k*<0 состояние системы монотонно убывает и стремится к положению равновесия, которое асимптотически устойчиво. При *k*>0 наблюдается неуклонное удаление системы от положения равновесия[[6]](#endnote-6).

Описанная модель имеет достаточно очевидный изъян. При положительном приросте вида здесь наблюдается экспоненциальный рост его численности, что плохо согласуется с реальностью. В природе возрастание численности вида сдерживается ограничениями на количество имеющейся пищи и свободной территории, наличием естественных противников и конкурентов и т.п. Мы ограничимся рассмотрением эволюции вида в условиях ограниченности поступления пищи. Тогда прирост численности вида в соотношении (7.1) будет уже существенным образом зависеть от функции *х*. Можно предположить, что эта зависимость имеет следующий вид *k*(*х*) *= а*(*D – qx*) – *b*, где *D –* количество поступающей пищи, *q* – коэффициент, характеризующие потребление пищи, *b –* естественная смертность вида (не связанная с нехваткой пищи), *а* – удельный прирост численности вида (прирост, соответствующий единице поступающей пищи). При сделанных предположениях рождаемость вида прямо пропорциональна превышению количества поступающей пищи над количеством необходимой пищи (с коэффициентом пропорциональности *а*). В случае нехватки пищи наблюдается соответствующее возрастание смертности вида.

Итак, уравнение состояние системы принимает следующий вид

 * =* [(*аD*–*b*) – *аqx*] *x*. (7.3)

Соотношение (7.3) называется ***уравнением Ферхюльста*** или ***логистическим уравнением***[[7]](#endnote-7). Оно описывает также (с точностью до вида коэффициентов) рассмотренные в предшествующей лекции процесс излучения фотонов в одномодовом лазере и изменение концентрации вещества *Х* в системе реакций *A* + *X* → 2*X*, *X* → *B*  при постоянном подводе вещества *А* (см. Таблица 7.1)[[8]](#endnote-8).

Таблица 7.1. Интерпретации уравнения Ферхюльста.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| № | характеристика | **физика** | **химия** | **биология** |
| 1 | объект  | одномодовыйлазер | система реакций*А*+*Х*→2*Х*, *Х*→*В* | эволюция вида с ограниченной пищей |
| 2 | функция состояния | число фотонов | концентрациявещества *Х* | численность вида |
| 3  | ограничение | количествовозбужденных атомов | количествовещества *А* | количествопоступающей пищи |
| 4 | прирост функции состояния | излучениефотонов атомами | синтез вещества *Х* | рождаемость вида |
| 5 | убыль функции состояние | уход фотоновиз системы | распад вещества *Х* | смертность вида |

Полученное соотношение является частным случаем уравнения Бернулли, Мы рассматривали уравнение Бернулли при описании изменения концентрации в реакции второго порядка, см. Лекция № 5. Повторяя рассуждения из предшествующей лекции, находим следующий вид решения задачи (7.3), (7.2)



Согласно этому результату при *аD*≤*b* решение задачи с неограниченным возрастанием времени для любого начального состояния стремится к нулю, а при *аD***>***b* – к величине
*х*\* =(*D*–*b*/*а*)/*q*. В последнем случае при выполнения неравенства *х*0**<***х*\* функция *х* монотонно возрастает, а при *х*0**>***х*\* монотонно убывает (см. Рис. 7.2).

В дальнейшем нам придется иметь дело с существенно более сложными уравнениями, не допускающими, к сожалению, аналитического решения. В этой связи было бы желательным установить свойства уравнения (7.3), не прибегая к непосредственному решению задачи.

Отметим, что знак производной функции *х* определяется выражением в квадратных скобках правой части соотношения (7.3). При выполнении неравенства *аD*≤*b* эта производная заведомо отрицательна. Таким образом, функция *х* монотонно убывает. Однако по мере ее приближения к нулю неуклонно стремится к нулю и ее производная. Тем самым скорость убывания функции состояния постепенно замедляется, а ее значение стремится к нулю. При *аD***>***b* знак производной зависит от текущего состояния системы. Если начальная численность вида *х*0 меньше значения *х*\*, то производная ** в начальный момент времени положительна, а значит, функция *х* возрастает. Такая ситуация наблюдается все время, пока выполняется неравенство *х***<***х*\*. Однако по мере приближения *х* к критическому значению *х*\* согласно равенству (7.3) производная ** стремиться к нулю. Это говорит о том, что c ростом *t* значение *x*(*t*), возрастая, стремится к *х*\*.

При *x*0 **>***x*\* производная ** в начальный момент времени отрицательна, а следовательно, функция *х* убывает. По мере ее уменьшения значение *х* приближается к *х***\***, а производная ** стремится к нулю. Таким образом, при *t*→∞ функция *х* монотонно убывает и выходит на состояние *х*\*. Наконец, при *x*0**=***x*\* производная ** равна нулю, а значит, величина *х* не меняется, оставаясь равной *х*\*. Итак, вне зависимости от начального состояния системы решение уравнения (7.3) стремится к значению *х*\* (см. Рис. 7.2)[[9]](#endnote-9).



Рис. 7.2. Численность вида при ограниченности пищи
стремится к фиксированному значению *х*\*.

Полученные результаты имеют вполне естественную интерпретацию. Если начальная численность вида достаточно мала, то ограничение на запасы пищи не столь существенно, а количество особей неуклонно растет. Однако при этом непременно возрастает и объем потребляемой пищи (при неизменном ее поступлении). Неуклонно возрастающая нехватка пищи сдерживает рост численности вида. В результате постепенно устанавливается некоторое равновесное значение численности вида *х*\*, которое может поддерживаться при данном соотношении между количеством имеющейся пищи и ее потреблением. Если же изначально численность вида слишком велика, то наблюдается нехватка пищи, что приводит к сокращению численности вида. Однако по мере снижения численности вида уменьшается и потребление пищи. Таким образом, недостаток пищи постепенно снижается, а значит, роль отрицательных факторов, влияющих на поведение системы, постепенно сходит на нет. Так или иначе, со временем устанавливается одно и то же равновесное значение *х*\* численности вида[[10]](#endnote-10). Варианты эволюции рассматриваемой системы приводятся на Рис. 7.3.

Отметим, что факторами, сдерживающими значительное увеличение численности вида, могут служить также наличие конкурирующего вида, потребляющего ту же пищу, или естественных противников, для которых данный вид сам является пищей. Тем самым мы подходим к к исследованию сосуществования нескольких биологических видов. В этом случае определяющую роль играет принцип взаимодействия видов между собой.

***Модель Мальтуса описывает экспоненциальный рост популяции
в условиях неограниченности ресурсов.***

***Эволюция биолигического вида с ограниченными ресурсами
описывается уравнением Ферхюльста.
Численность вида в модели Ферхюльста стремится к положению равновесия.***



Рис. 7.3. Варианты эволюции вида в модели Ферхюльста.

#### **2. Модель "биологическая конкуренция"**

Рассмотрим два биологических вида, находящиеся на ограниченной территории. Будем полагать, что ни один из них не оказывает прямого воздействия на другой вид. Однако, потребляя одну и ту же пищу, они непременно вступают в острую конкуренцию между собой в виду ограниченности количества пищи[[11]](#endnote-11).

Установим математическую модель рассматриваемого процесса. Пусть *xi* есть численность *i*-ого вида. Очевидно, скорость ее изменения будет пропорциональна численности рассматриваемого вида

**

где *ki* – прирост численности *i*-ого вида, *i* = 1,2. В случае неограниченного количества пищи конкуренция между видами отсутствует, а прирост численности вида равен его естественному приросту. При ограничении на количество поступающей пищи прирост вида снижается. Повторяя рассуждения, проведенные для предшествующей модели, получаем уравнения



где *N* = *D* – (*q*1 *x*1 + *q*2 *x*2), *D* – количество поступающей пищи, *ai* – удельный прирост *i*-ого вида, *bi* – смертность *i*-ого вида, *qi* – потребление пищи *i*-ым видом, *i* = 1,2.

Итак, рассматриваемый процесс описывается следующей системой дифференциальных уравнений

  (7.4)

где *di* = *aiD–bi –* эффективный прирост *i*-ого вида. Соотношения (7.4) называются ***уравнениями конкуренции***. Они поразительно напоминают модель "химической конкуренции" и уравнения процессов для двухмодового лазера (см. Приложение), хотя это едва ли должно вызывать удивление, поскольку аналогия между различными классами явлений уже была обнаружена ранее для соответствующих процессов с единственной функцией состояния (см. Таблица 7.1).

Предполагается, что в начальный момент времени *t*=0 численность *i*-ого вида известна и равна *xi*0, т.е. выполняются начальные условия

 *xi*(0) = *xi*0, *i* =1,2. (7.5)

Система дифференциальных уравнений (7.4) с начальными условиями (7.5) и составляет математическую модель рассматриваемого процесса. В виду нелинейности уравнений (7.4) прямое решение задачи затруднительно. Однако, как это ни удивительно, прямое качественное исследование модели можно провести в самом общем виде. В частности, устанавливается равенство[[12]](#endnote-12)

 **** (7.6)

где *θ* = *d*1/*a*1*–d*2/*a*2 = *b*2/*a*2 *–b*1/*a*1.

Предположим для определенности, что выполняется неравенство *θ*>0. Это допущение не нарушает общности ситуации, поскольку за первый из видов мы вправе выбрать тот, у которого отношение *bi/ai* ниже. Совпадение же этих отношений для различных видов маловероятно и с практической точки зрения особого интереса не представляет (как видно из равенства (7.6), в этом случае его левая часть со временем не меняется). Тогда, переходя к пределу в соотношении (7.5) находим

 **** (7.7)

Условие (7.7) реализуется при неограниченном возрастании численности первого вида или при стремлении к нулю численности второго вида. Отметим, однако, что с ростом функции *x*1, начиная с некоторого момента времени, будет выполняться неравенство *q*1*x*1*+q*2*x*2>*d*1/*a*1. Тогда в соответствии с равенством (7.4) мы получаем отрицательный прирост численности первого вида, т.е. его уменьшение. Таким образом, в данной модели неограниченное возрастание функции *x*1 заведомо не реализуется. Следовательно, условие (7.7) может выполняться исключительно при стремлении к нулю численности второго вида.

Оценим изменение со временем численности первого вида. Поскольку функция *x*2 стремится к нулю при *t*→∞, по истечении достаточно большого количества времени на данной территории останется практически только первый вид. Тогда с достаточно большой степенью точности будет выполнено уравнение



эквивалентное рассмотренному ранее соотношению (7.3). Повторяя приведенные ранее рассуждения, установим, что со временем состояние этой системы будет стремиться к положению равновесия  Качественное поведение рассматриваемой системы при относительно малых начальных значениях численностей видов изображено на Рис. 7.8.

Очевидно, отношение *θi* = *bi/ai* характеризует жизнестойкость вида. Полученные результаты показывают, что в процессе борьбы за существование менее жизнестойкий вид (тот, у которого смертность высока, а прирост мал) вымирает, а численность более жизнестойкого вида со временем стабилизируется на некотором уровне, обеспечивающем баланс между естественным приростом его численности и количеством имеющейся пищи.



Рис. 7.8. Изменение численности видов в модели "*биологическая конкуренция*".

Естественно, природа не позволяет разыгрывать описанную выше драматическую ситуацию. Если бы на самом деле два вида рискнули вступить между собой в прямую конкуренцию, то со временем более приспособленный вид непременно вытеснил бы другой. Аналогичный результат наблюдается и в случае конкуренции трех и более видов[[13]](#endnote-13). Учитывая значительную продолжительность существования жизни, мы бы давно уже пришли к исходу, при котором остается более приспособленный вид. Отметим, однако, что в биологическом мире наблюдается ярко выраженная специализация, что характерно для рассматриваемой в Приложении модели "*экологическая ниша*"[[14]](#endnote-14).

Для полноты впечатления следует рассмотреть и вырожденный случай, соответствующий равенству *θ*1=*θ*2, когда оба вида обладают равной жизнестойкостью. При этом соотношение (7.6) принимает вид

****

откуда после возведения в степень можно найти функцию  где константа *с* однозначно определяется начальными состояниями системы. В результате второе уравнение (7.4) записывается следующим образом



Выражение в круглых скобках здесь является строго возрастающей функцией величины *x*2. Если изначально оно меньше отношения *d*2/*a*2, то правая часть последнего равенства положительна. Тогда функция *x*2 возрастает и будет возрастать до тех пор, пока величина в квадратных скобках остается положительной. Следовательно, со временем численность второго вида стремится к единственному решению алгебраического уравнения  Аналогичный результат (со сменой типа монотонности) получается и в том случае, когда упомянутое выше выражение изначально окажется больше или равно значения *d*2/*a*2. Для нахождения предельной численности первого вида достаточно воспользоваться установленным выше соотношением между численностями видов.

Итак, в случае одинаковой жизнестойкости видов ни один из них не вымирает, а численность каждого из них со временем принимает некоторое значение, соответствующее возможностям поддержания данного вида. Вытеснения одного вида другим не происходит, поскольку фактически в данном случае вся популяция оказывается однородной, т.е. два вида ведутся себя как единое целое. Если изначально численность одного из видов преобладает, то и в дальнейшем его преобладание сохраниться. Тем самым в данном случае имеется не один исход развития событий, а целое множество положений равновесия. Реализация конкретного положения равновесия определяется начальным состоянием системы. Варианты эволюции системы в модели конкуренции представлены на Рис. 7.9.



Рис. 7.9. Варианты эволюции вида в модели конкуренции.

**Задание 7.2. Биологическая конкуренция**. На основе численного решения системы (7.4) начальными условиями (7.5) провести следующий анализ.

1. Приравнивая нулю правые части уравнений (7.4), определить все возможные положения равновесия системы.

2. Провести расчеты с произвольным набором коэффициентов уравнений и сравнительно малыми начальными численностями видов. Установить вымирание слабейшего вида.

3. Оставляя без изменения коэффициенты уравнений, возобновить расчеты с достаточно большими начальными состояниями системы. Убедиться в том, тот же вид вновь вымирает, однако ход процесса при этом изменяется. Интерпретировать полученные результаты.

4. Поменять коэффициенты уравнений таким образом, чтобы вымирал второй вид.

5. Провести расчеты для случая, когда виды равны между собой по жизнестойкости. Обнаружить возрастание популяции при малых начальных значениях численностей видов и сокращение популяции, если начальные численности обоих видов достаточно велики.

***Модель конкуренции описывает сосуществование двух биологических видов,
потребляющих одну и ту же пищу.***

***Согласно модели конкуренции выживает сильнейший из видов.***

#### **3. Модель "хищник - жертва"**

Рассмотрим другую форму сосуществования двух биологических видов, когда первый из них служит пищей для второго. Если бы в данной среде обитал только первый вид (жертва), то он имел бы естественный прирост *ε*1, который считается постоянным и положительным (предполагается, что жертвы не испытывают недостатка в пище). Тогда в отсутствии хищников наблюдался бы экспоненциальный рост численности жертв, как это было в рассмотренной ранее модели эволюции вида при неограниченном количестве пищи. Если же второй вид (хищники) существует изолированно, то из-за нехватки пищи (т.е. жертв) он имел бы отрицательный прирост численности –*ε*2, коэффициент вымирания хищников в отсутствии жертв. Исходом здесь было бы полное вымирание хищников.

При сосуществовании видов на ограниченной территории они оказывают серьезное влияние друг на друга. Очевидно, прирост численности жертв должен сократиться, причем тем больше, чем выше число хищников. Это объясняется тем, что большее количество хищников нуждается в соответствующем количестве пищи, в качестве которой приходится выступать жертвам. С другой стороны, прирост хищников должен возрасти тем сильнее, чем выше численность жертв, поскольку в этих условиях большее число хищников будет обеспечено полноценной пищей. В результате получаем дифференциальные уравнения

  (7.8)

где коэффициенты *γ*1 и *γ*2 характеризуют изменения прироста жертв и хищников за счет их естественного взаимодействия между собой[[15]](#endnote-15). Уравнения (7.8) с соответствующими начальными условиями образуют широко известную математическую модель "***хищник - жертва***".

Для исследования полученной системы воспользуемся достаточно распространенным приемом, связанным с ***заменой переменных***[[16]](#endnote-16). Определим величины *τ* = *at*, *u*(*τ*) *= bx*1(*t*),
*v*(*τ*) = *cx*2(*t*), где константы *a*, *b* и *c* подбираются таким образом, чтобы получаемые уравнения имели как можно более простой вид. В результате установим соотношения



где *u*'и *v*' представляют собой производные от данных функций по переменной *τ*.

Определив параметры *a* = *ε*1, *b* = *γ*2/*ε*1, *c* = γ1/*ε*1, *m* = *ε*2/*ε*1, получаем соотношения

  (7.9)

называемые ***уравнениями Вольтерра – Лотки***. Системы (7.9) и (7.8) имеют один и тот же смысл. Действительно, функции состояния *u* и *v*, а также независимая переменная **отличаются от величин *x*1, *x*2 и *t* соответственно исключительно постоянными множителями. Таким образом, мы по-прежнему имеем дело с численностями видов и временем, но рассматриваемыми в другом масштабе.

Очевидно, уравнения (7.9) имеют два положения равновесия *u*1=0, *v*1=0 и *u*2=1, *v*2=1. Первое из них тривиально, реализуется при отсутствии обоих видов и не представляет никакого практического интереса. Существенно более интересно второе положение равновесия системы. Здесь число вновь родившихся за некоторое время жертв компенсируется их числом, съеденным за то же самое время хищниками. В свою очередь, у хищников рождаемость и смертность также совпадает. Вследствие этого численность обоих видов со временем не меняется, т.е. система находится в состоянии динамического равновесия.

Рассмотрим поведение исследуемой системы вне положения равновесия. Отметим, что численности видов заведомо не отрицательны. Равенство нулю начальной численности хищников при положительном значений начальной численности жертв приводит к уравнению
*u'=u*, решение которого экспоненциально возрастает. Таким образом, в отсутствии естественных противников и ограничений на пищу жертвы неограниченно размножаются. Отсутствие жертв в начальный момент времени позволяет получить следующее уравнение относительно численности хищников *v'=-mv*. Отсюда следует, что в отсутствии пищи хищники постепенно вымирают. Для дальнейших исследований достаточно рассмотреть систему с положительными начальными состояниями.

Как видно из уравнений (7.9), существует четыре области в фазовой плоскости, различающиеся между собой в смысле поведения рассматриваемой системы (см. Рис. 7.5). Если в некоторый момент времени *t* выполняются неравенства

 0<*u*(*t*)<1, 0<*v*(*t*)<1, (7.10)

то правая часть первого уравнения (7.9) положительна, а второго – отрицательна. Тогда справедливы неравенства *u*'(*t*)>0, *v*'(*t*)<0, а значит, функция *u* будет со временем возрастать, а *v* – убывать (см. Рис. 7.5).



Рис. 7.5. Направления эволюции системы в модели "*хищник*-*жертва*".

Подобное поведение системы сохраняется все время, пока выполнены соотношения (7.10). Эти условия могут нарушиться либо в том случае, когда в процессе возрастания значение функция *u* превысит единицу, либо при достижении функцией *v* нуля по мере ее убывания. Однако приближение значения *v* к нулю сопровождается и стремлением к нулю ее производной в соответствии со вторым уравнением (7.9). Таким образом, достижение функцией *v* нуля могло бы быть только асимптотическим. Однако с ростом функции *u* и убыванием *v* производная *u*' не только остается положительной, но даже растет. Следовательно, рано или поздно значение *u* превысит единицу, и мы окажемся в области, характеризуемой неравенствами

 *u*(*t*)>1, 0<*v*(*t*)<1. (7.11)

При этих условиях производные обеих функций положительны, а значит, их значения со временем будут возрастать. Такое поведение наблюдается всё время, пока выполнены соотношения (7.11). Очевидно, с ростом функции *v* она когда-либо превысит значение единицы, и в результате будут выполнены условия

 *u*(*t*)>1, *v*(*t*)>1. (7.12)

В дальнейшем наблюдается убывание функции *u* при одновременном росте величины *v*. Ситуация изменится лишь при нарушении одного из соотношений (7.12). Естественно, С ростом функции *v* второе из условий (7.12) нарушуться не может. Однако по мере убывания *u* в конце концов она станет меньше единицы, и будут выполнены неравенства

 0<*u*(*t*)< 1,*v*(*t*)>1. (7.13)

Это означает, что обе рассматриваемые функции убывают. Учитывая, что по мере приближения функции *u* к нулю стремится к нулю и ее производная, заключаем, что рано или поздно наступит момент времени, когда функция *v* станет меньше единицы при положительном значении *u*. Таким образом, вновь будут выполнены соотношения (7.10), а значит, описанный процесс повторяется, см. Рис. 7.7.



Рис. 7.7. Изменение численностей жертв и хищников
при значениях параметров *u*0 = 0.3, *v*0 = 0.8, *m=* 2.

Можно установить, что решения уравнений (7.9) оказываются периодическими функциями (см. Рис. 7.7). В фазовой плоскости им соответствуют замкнутые кривые. С положением равновесия подобного типа (центром) мы уже встречались при исследовании свободных незатухающих механических и электрических колебаний. В то же время, тривиальное положение равновесия (начало координат в фазовой плоскости) обладают принципиально иными свойствами. Очевидно, к нему стремятся лишь те состояния, которые лежат на координатной оси *v* в фазовой плоскости. Другие же фазовые кривые могут некоторое время приближаться к началу координат, но впоследствии неминуемо удалятся от него (см. Рис. 7.5). Таким образом, мы имеем дело с неустойчивым положением равновесия, которое является седлом.


Рис. 7.7. Функции состояния в модели
"*хищник-жертва*" являются периодическими.

Интерпретируем полученные результаты. Предположим, что в начальный момент времени численности жертв и хищников сравнительно малы. Ввиду малого количества жертв число хищников падает, а жертвы оказываются в более благоприятном положении из-за незначительного количества естественных врагов. В результате их поголовье возрастает. Наступление второго этапа обусловлено тем, что малое число хищников при возросшей численности жертв уже не будет испытывать недостатка в пище. Число хищников начинает расти, причем все быстрее и быстрее за счет наблюдаемого пока еще роста числа жертв. Третий этап начинается в тот момент времени, когда естественный прирост численности жертв компенсируется их уничтожением хищниками, число которых неуклонно растет. По мере дальнейшего увеличения популяции хищников поголовье жертв начинает постепенно снижаться, причем скорость возрастания числа хищников замедляется с уменьшением числа жертв. В конце концов, наступает момент, когда для возросшего числа хищников уже не хватает пищи, вследствие чего их количество начинает сокращаться. Однако продолжает уменьшаться и поголовье жертв, поскольку хищников остается еще слишком много. Скорость убывания жертв снижается за счет уменьшения численности хищников. Тогда поголовье жертв сокращается до некоторого минимального значения, после чего из-за продолжающегося уменьшения числа хищников количество жертв начинает расти. Это говорит о наступлении нового цикла рассматриваемого процесса с возвращением к исходному этапу[[17]](#endnote-17).

**Задание 7.1. Модель "хищник – жертва"**. На основе численного решения системы (7.8) с соответствующими начальными условиями провести следующий анализ.

1. Выполнить расчеты с произвольным набором параметров задачи. Установить периодическое изменение численностей обоих видов.

2. Задать следующие значения параметров задачи: *х*10 = 2, *х*20 = 3, *ε*1 = 3, *γ*1 = 1, *ε*2 = 2, *γ*2 = 1. Убедиться в том, что система находится в положении равновесия.

3. Провести исследование влияния начальной численности жертв на результаты расчетов, выбирая значения остальных параметров такими же, как в предшествующем варианте счета. Задать последовательно следующие значения параметра *х*10: 0.3, 0.8, 1.3, 2, 2.5, 3, 4, 7. Нарисовать график зависимости амплитуды колебания и периода колебания от начального состояния системы. Объяснить полученные результаты.

***Система «хищник–жертва» описывается уравнениями Вольтерра–Лотки.***

***Численность хищников и жертв меняются со временем периодически.***

#### **4. Модель "симбиоз"**

В принципе, возможны три формы сосуществования двух биологических видов, если, конечно, исключить тривиальный случай, когда виды не оказывают влияния друг на друга. Во-первых, они могут оказывать отрицательное воздействие друг на друга, что соответствует конкуренции. Во-вторых, один из видов может оказывать положительное воздействие на второй, а второй вид – отрицательное воздействие на первый. Именно этот случай реализуется в модели «хищник-жертва». Наконец, возможен еще и третий вариант сосуществоания видов, который соответствует положительному влиянию обоих видов друг на друга, что соответствует явлению симбиоза[[18]](#endnote-18).

Рассмотрим взаимодействие двух видов в условиях симбиоза, когда каждый из видов оказывает благоприятное воздействие на второй вид. Предполагается, что *i*-ый вид вымирает в отсутствии другого вида с некоторой скоростью *εi*, *i* = 1,2. В то же время, чем больше численность другого вида, тем выше прирост данного вида. Обозначив через *γi* коэффициент влияния *j*-ого вида на *i*-ый, определим следующий вид приростов численности *ki* = -*i**ixj*, *i*≠*j*. В результате математическая модель рассматриваемой системы характеризуется дифференциальными уравнениями

  (7.14)

которые отличаются от соотношений (7.8) лишь знаком в первом уравнений. Тем не менее, эти модели обладают существенно разными свойствами.

Приравнивая нулю правые части уравнений (7.14), установим два положения равновесия системы, одно из которых нулевое, а второе соответствует положительным значениям функций состояния. Это характерно и для системы (7.8). Как и в рассмотренном ранее случае, фазовая плоскость (точнее, первый квадрант, соответствующий положительным значениям обеих координат) разбивается на четыре области (см. Рис. 7.8).



Рис. 7.8. Направления эволюции системы в модели «*симбиоз*».

Предположим, что начальные состояния обеих рассматриваемых состояний досточно малы в том смысле, что выполняются неравенства

  (7.15)

Тогда в соответствии с равенствами (7.14) производные обеих функций отрицательны, а значит, сами функции убывают. Тем самым в последующие моменты времени неравенства (7.15) будут выполнены с еще большим основанием. Следовательно, производные так и останутся отрицательными. Таким образом, со временем функции будут неуклонно убывать и стремиться к нулю, т.е. к устойчивому положению равновесия (см. Рис. 7.9, кривая 1).

Пусть, напротив, оба начальных значения столь велики, что выполнены условия

  (7.16)

Тогда согласно равенствам (7.14) производные обеих функций состояния положительны, а значит, сами функции возрастают (см. Рис. 7.8). Следовательно, условия (7.16) будут выполнены и в последующие моменты времени, что приведет к возрастанию производных рассматриваемых функции. Тем самым мы наблюдаем их экспоненциальный рост (см. Рис. 7.9, кривая 2).

Наконец, одна из функций может оказаться достаточно большой, а другая – достаточно малой так, что справедливы неравенства

  (7.17)

Тогда производная первой из функций состояния отрицательна, а производная второй из них положительна. Тем самым, первая убывает функция, а вторая возрастает. Это происходит до тех пор, пока выполнены условия (7.17) (см. Рис. 7.8). Далее, возможны два варианта событий. Возможно, функция *x*1, убывая, становится меньше отношения  в то время, как функция *x*2, возрастая,еще не достигла значения . Таким образом, будут выполняться условия (7.15), а значит, обе функции будут стремиться к нулю (см. Рис. 7.9, кривая 3). Однако возможна и другая ситуация, когда функция *x*2, возрастая, превысит значение  раньше, чем функция *x*1, убывая, достигнет значения . Тем самым будут справедливы условия (7.16), а значит, обе функции неограниченно возрастают (см. Рис. 7.9, кривая 4).

Если первая из рассматриваемых функции достаточно мала, а вторая – достаточно велика, т.е. оба неравенства (7.17) заменяются на противоположные, то наблюдается картина, аналогичная предыдущей. При этом первая и вторая функции меняются местами (см. Рис. 7.9, кривые 5,6). На основании полученных результатов убеждаемся, что нетривиальное положение равновесие не устойчиво, в частности, является седлом[[19]](#endnote-19).



Рис. 7.9. Фазовые кривые в модели «*симбиоз*».

Полученным результатам можно дать следующую интепретацию. Малые начальные значения численностей обеих видов соответствуют вымиранию каждого из, поскольку имеющееся число особей данной популяции недостаточно для поддержания другой популяции. При наличии достаточно больших значений численности видов, оба они находятся в благоприятных условиях. Поэтому в отсутствии каких-либо сдерживающих факторов численность обоих видов неограниченно растет. Если же изначально численность одного из видов сравнительно велика, а численность другого вида – достаточно мала, то первый из видов находится в неблагоприятных условиях, а второй – в благоприятных. Вследствие этого численность первого вида снижается, а второго – растет. Далее возможно два исхода. Если численность первого из видов снизится раньше, чем численность второго вида, то со временем оба вида окажутся в неблагоприятных условиях, и вся популяция вымирает. В противном случае популяция неограниченно растет[[20]](#endnote-20).

**Задание 7.3. Модель «симбиоз»**. На основе численного решения системы (7.14) с соответствующми начальными условиями провести следующий анализ.

1. Найти нетривиальное положение равновесия системы (7.14). Задавая его в качестве начального состояния системы, убедиться в том, что функции состояния со временем не меняются.

2. Задать начальное состояние системы достаточно близким к нетривиальному положению равновесия. Убедиться в том, что это положение не устойчиво.

3. Провести расчеты для малых начальных состояний системы. Убедиться в том, что оба вида вымирают.

4. Провести расчеты для больших начальных состояний системы. Убедиться в том, что численности обоих видов неограниченно возрастают.

5. Задавая большой численность одного вида и малой численность второго вида, обнаружить режим, когда численности обоих в конце концов неограниченно возрастают, хотя одна из функций состояния меняется не монотонна.

7. Подобрать начальные состояния системы таким образом, чтобы оба вида вымирали, но численность одного из них менялась не монотонно.

**Задание 7.4. Система биологических видов**. Написать математическую модель следующей системы биологических видов. Первый и второй виды находятся в состоянии симбиоза. Третий и четвертый вид конкурируют между собой и питаются вторым видом. Пятый вид питается третьим видом.

***Модель симбиоза описывает сосуществование двух биологических видов,
оказывающих положительное воздействие друг на друга.***

***Согласно модели симбиоза виды либо вымирают, либо неограниченно размножаются.***

**Направление дальнейшей работы**. В последующей лекции мы убедимся в том, что рассмотренные выше математические модели динамики популяций описывают также и некоторые экономические системы.

### **ПРИЛОЖЕНИЕ**

Модель "*биологическая конкуренция*" имеет естественные физические и химические аналоги, а уравнения Вольтерра – Лотки, лежащие в основе модели "*хищник-жертва*", описывают также изменение концентраций соответствующей системы автокаталитических реакций и изменение урожайности сельскохозяйственной культуры и плодородия почвы[[21]](#endnote-21). Если же в модели "*биологической конкуренция*" допустить, что каждый вид, потребляя общую пищу, отдает некоторое предпочтение своему типу пищи, то получается модель "*экологическая ниша*", которая допускает сосуществование обоих видов[[22]](#endnote-22). Далее рассматривается одна модель эпидемиологии. Другим обобщением модели конкуренции является модель антибиотикорезистентности, описывающая привыкание микроорганизмов к действию антибиотика.

#### **1. Модели "химической" и "физической" конкуренции**

Как мы уже знаем из предыдущей лекции, система химических реакций



при условии постоянного подвода исходного вещества Аописывается уравнениями



При выполнении условия  мы приходим к системе, аналогичной (7.4). На основе проведенного выше анализа заключаем, что со временем одно из промежуточных веществ (какое именно, зависит от сочетания параметров системы) полностью прореагирует, а второе достигнет некоторого предельного значения.

В предшествующей лекции отмечалось, что уравнение типа (7.4) описывает также излучение фотонов в двухмодовом лазере. Полученные результаты говорят о том, что со временем одна из мод лазера непременно подавит другую. Таким образом, со временем лазер будет излучать фотоны одной и той же длины волны. Тем самым мы убеждаемся, что установленная ранее аналогия между явлениями физической, химической и биологической природы оказывается достаточно глубокой[[23]](#endnote-23).

#### **2. Колебания урожайности и плодородия**

Рассмотрим некоторую сельскохозяйственную культуру. Ее урожайность в значительной степени зависит от содержания минеральных веществ в почве. В свою очередь, плодородие почвы связано с урожайностью культуры, поскольку растения потребляют содержащиеся в почве питательные вещества. Будем полагать, что в отсутствии минеральных веществ урожайность культуры *х*2 убывает со скоростью *ε*2, а в отсутствии растений поле восстанавливает свое плодородие *х*1 со скоростью *ε*1. Чем выше урожайность культуры, тем больше потребляется минеральных веществ, что приводит к пропорциональному (с коэффициентом пропорциональности *γ*1) снижению плодородия почвы. С другой стороны, рост урожайности культуры прямо пропорционален (с коэффициентом пропорциональности *γ*2) плодородию почвы. В результате вновь приходим к хорошо знакомым уравнениям (7.8)



Зная свойства этой системы, заключаем, что урожайность культуры и плодородие почвы меняются со временем периодически. Рост урожайности со временем приводит к истощению почвы, что в свою очередь, влечет снижение урожайности. По мере сокращения числа растений, произрастающих на поле, происходит постепенное восстановление содержания минеральных веществ в почве, что со временем приводит к росту урожайности. Сравнительный анализ химической, биологической и сельскохозяйственной моделей, описываемых уравнениями (7.8), приводится в Таблице 7.2.

Таблица 7.2 Характеристика моделей типа "*хищник*-*жертва*".

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **обозначение** | **химия**  | **биология**  | **сельское хозяйство** |
| *х*1 | концентрация вещества 1 | численность жертв | плодородие почвы |
| *х*2 | концентрация вещества 2 | численность хищников | урожайность культуры |
| *ε*1 | скорость образования 1 вещества | прирост жертв | восстановлениеплодородия |
| *ε*2 | скорость распада 2 вещества | убыль хищников | снижениеурожайности |
| *γ*1 | скорость преобразования вещества 1 в вещества 2 | убыль жертв за счет съедания их хищниками | истощение плодородия с ростом урожайности |
| *γ*2 | скорость преобразования  вещества 2 в вещество 1 | прирост хищников за счет потребления жертв | рост урожайности за счет минеральных веществ в почве |

#### **3. Модель "экологическая ниша"**

Как известно, сосуществование на ограниченной территории двух различных видов, потребляющих одну и ту же пищу, неминуемо ведет к вымиранию менее приспособленного вида. Тем не менее, в природе наблюдается неисчислимое многообразие живых организмов. Это свидетельствует о наличии некоторого механизма, вследствие чего сосуществование нескольких видов оказывается возможным. В частности, выживание обоих видов можно было бы ожидать в том случае, когда виды оказывают некоторое предпочтение какому-либо своему типу пищи, что соответствует модели "***экологическая ниша***". Она характеризуется следующей системе дифференциальных уравнений

 

где *х****i*** – численность *i*-ого вида, *εi* = (*ai*1*D*1+*ai*2*D*2–*bi*) – эффективный прирост численности *i-*ого вида, *αij* **=** (*ai*1*qj*1+*ai*2 *qj*2) – эффективный коэффициент потребления *i*-ым видом пищи *j*-ого сорта, *Dj* – количество *j*-ой пищи, *aij* – удельный прирост *i-*ого вида, определяемый потреблением *j*-ой пищи, *qij* – потребление *i*-ым видом пищи *j*-ого сорта, *i*,*j*= 1,2. Согласно этим соотношениям каждый из видов имеет положительный естественный прирост численности, однако он снижается за счет ограниченности пищи. Имеется два типа пищи, которые потребляются обоими видами, но в разной степени, определяемой коэффициентами *αij*. Количество потребляемой пищи считается прямо пропорциональным численности видов.

Анализ этой модели проводится в последующей лекции (в экономической интерпретации). В частности, будет показано (применительно к биологическому случаю), что при выполнении условий

****

означающих, что каждый из видов отдает предпочтение своему типу пищу, оба конкурента могут сосуществовать без ущерба друг для друга. Этим и объясняется использование для данной модели наименования "*экологическая ниша*". Подобные результаты проливают определенный свет на чрезвычайно высокую степень специализации, наблюдаемую в живой природе[[24]](#endnote-24).

**Задание 7.4. Модель «экологическая ниша»**. На основе численного решения системы провести следующий анализ.

1. Подобрать параметры системы таким образом, чтобы первый вид вымирал для любых начальных состояний системы.

2. Подобрать параметры системы таким образом, чтобы первый вид вымирал для любых начальных состояний системы.

3. Подобрать параметры системы таким образом, чтобы при одних начальных состояниях системы вымирает первый вид, а для других – второй.

4. Подобрать параметры системы таким образом, чтобы оба вида не вымирали.

#### **4. Модель SIR распространения эпидемии**

Рассмотрим одну математическую модель эпидемиологии[[25]](#endnote-25). В этом модели рассматривается некоторая популяция, которая разбита на три группы индивидуумов – восприимчивых (susceptible), т.е. здоровых, которые могут заболет, инфицированных (infected), т.е. больных, и выздоровевших (recovered), которые считаются иммунизированными, а значит, уже не могут заболеть[[26]](#endnote-26). ***Модель*** ***SIR*** характеризуется следующей системой дифференциальных уравнений

  

где через *S*, *I* и *R* обозначены численности восприимчивых, инфицированных и выздоровевших, *N* – общая численность популяции, т.е. сумма индивидуумов всех трех выше указанных групп, *β* – параметр, характеризующий интенсивность контактов между индивидуумами, а *γ* – параметр, характеризующий интенсивность выздоровления инфицированных индивидов.

Согласно первому из рассматриваемых уравнений количество здоровых индивидуумов уменьшается пропорционально как числу здоровых, так и числу больных, поскольку больные заражают здоровых. Согласно второму уравнению численность больных возрастает в силу заражения здоровых и уменьшается за счет выздоровления больных. Наконец, численность выздоровевших возрастает пропорционально числу больных. Приведенные уравнения пополняются начальными условиями.

**Задание 7.5. Модель SIR**. Выполнить следующие действия.

1. Складывая все три уравнения, убедиться в том, что что сумма всех трех групп индивидуумов, т.е. численность популяции *N* со временем не меняется.

2. Установить положение равновесие системы. Проанализировать полученные результаты.

3. Решая численно приведенные уравнения с начальными условиями, убедится в справедливости выводов, сделанных в предшествующих пунктах.

4. С помощью компьютерного эксперимента установить зависимость максимального числа заболевших от начальной численности инфицированных, а также интенсивности контактов и интенсивности выздоровления.

5. С помощью компьютерного эксперимента установить зависимость времени достижения максимального числа заболевших (пика эпидемии) от выше указанных параметров.

#### **5. Модель антибиотикорезистентности**

Рассмотрим одну математическую модель динамики популяций, связанную с медициной[[27]](#endnote-27). Имеется организм, подверженный заражению некоторыми микроорганизмами. Их популяция, попав в благоприятную среду, начинает резко расти. Через какое-то время для лечения зараженного организма применяется антибиотик. Вследствие этого численность микроорганизмов резко снижается. Однако со временем микроорганизмы адаптируются к действию антибиотика. Это происходит за счет появления мутантов, не чувствительных к данному антибиотику. В результате начинается рост популяции мутантов. Указанное явление называется антибиотикорезистентностью.

В рассматриваемой системе действуют два типа бактерий – исходная популяция и мутанты. Поскольку и те, и другие другие развиваются в одном и том же организмы, можно прдположить, что в основе их сосуществования лежит конкуренция. Однако в отличие от рассматриваемой системы (7.4) необходимо учитывать также мутации, т.е. потомками одного типа бактерий могут быть бактерии другого типа. Наконец, следует учитывать действие антибиотика, который оказывается резко отрицательное воздействие на основную популяцию и не оказывает влияние на мутантов.

Обратимся к построению математической модели рассматриваемой системы. Мы имеем бактерии, чувствительные и не чуствительные (резистентные) к действию антибиотиков. Поскольку они потребляют одну и ту же пищу и сосуществуют в одном организме, берем за основу модель конкуренции,



где *x*1 есть численность чувствительных бактерий, *x*2 есть численность резистентных бактерий, а все коэффициенты имеют тот же смысл, что и раньше.

Далее следует учесть, что резистентные бактерии получаются в результате мутаций основной популяции (первой) бактерий[[28]](#endnote-28). Очевидно, чем больше имеется бактерий первого типа, тем больше появится бактерий второго типа за счет мутаций. В результате второе из рассматриваемых уравнений нужно заменить на следующее соотношение

  (7.18)

где параметр *b*1 характеризует частоту появления резистентных бактерий за счет мутаций чувствительных бактерий. Если предположить, что в процессе мутаций резистентные бактерии могут утратить свойство резистентности, то первое из уравнений следует записать в виде



Нам еще предстоит учесть действие антибиотика. Предполагаем, что антибиотик уничтожает первый тип бактерий и не оказвает никакого влияния на второй тип[[29]](#endnote-29). В этой связи в последнее уравнение добавляем отрицательное слагаемое. В результате получаем

  (7.19)

где *c* и *θ* – некоторые положительные параметры.

Итак, рассматриваемый процесс будет характеризоваться уравнениями (7.18), (7.19) с естественными начальными условиями. Для более точного описания процесса можно внести следующие ограничения на параметры системы.

1) Начальный момент времени соответствует начальной стадии заражения. В этой связи начальная численность основной популяции бактерий достаточно мала, в то время как численность второго типа бактерий (мутантов) можно считать равной нулю.

2) На начальной стадии заражения заболевание еще не выявлено, и лечение не началось. В этой связи величину *c* можно считать зависящей от времени (ее можно интерпретировать как приеняемую дозу антибиотка), равной нулю на ранней стадии заражения.

3) Коэффициент *b*1 (как, впрочем, и *b*2) достаточно мал, поскольку мутации являются достаточно редкими. Их влияние становится ощутимым, когда численность основной популяции бактерии сравнительно велика. Тогда на ранней стадии заражения в отсутсвии изначально второго типа бактерий и при малых значениях численности первого типа бактерий можно пренебречь вторым уравнением системы. В этих условиях первое уравнение системы фактически сводится к уравнению Мальтуса (см. Раздел 7.1). Следовательно, численность популяции бактерий экспоненциально растет, т.е. болезнь обостряется.

4) На стадии обострения болезни численность основной популяции бактерий достаточно велика. Здесь уже начинает сказываться нехватка пищи, т.е. первое уравнение близко к уравнению Ферхюльста. Кроме того, влияние последнего слагаемого в уравнении (7.18) становится существенным, т.е. за счет мутаций появляются бактерии второго типа. Их влияние на систему в целом незначительно не только в силу того, что их численность много меньше численности бактерии первого типа, но и потому, что при естественных условиях (в отсутствии антибиотика) основная популяция бактерий является более жизнеспособной. В условиях модели конкуренции (см. Раздел 7.2) это соответствует неравенству *d*1/*a*1 > *d*2/*a*2.

5) При достаточно большой численности популяции бактерий начинается лечение антибиотиком. Следовательно, величина *c* уже отлична от нуля. В правой части уравнении (7.19) последний член отличен от нуля. Слагаемое, характеризующее в уравнении рождаемость, является линейным относительно *x*1. Нехватка пищи характеризуется квадратичным членом относительно *x*1. Для того чтобы влияние антибиотика стало определяющим, показатель степени *θ* выбирается больше двух. В результате выражение в правой части уравнения (7.19) становится отрицательным, причем достаточно большим по модулю, поскольку численность данного типа бактерий весьма велика. Вследствие этого численность бактерий резко снижается.

И вот теперь можно убедиться в том, что приведенная модель действительно описывает явление антибиотикорезистентности. Возможно, численность бактерий за счет действия антибиотика упала до некоторой достаточно малой величины так, что организм можно считать вылечившимся. Однако в условиях значительного сокращения численности бактерий основной популяции (результат лечения) уже имеющееся пока незначительная популяция бактерий-мутантов оказывается в благоприятных условиях. Их популяция растет, поскольку антибиотик не оказывается на нее никакого влияния, а первый тип бактерий (конкурирующий вид) подавлен антибиотиком. Численность резистентных мутантов растет, и со временем именно этот тип бактерий становится определяющим. Тем самым эффективность антибиотика постепенно падает, и со временем его дальнейшее применение не имеет смысла[[30]](#endnote-30).

### **КОММЕНТАРИИ**

1. Задачи динамики популяций рассматриваются, например, в Allman, Bratus, Edelstein, Muller, SerovajskyLP, Turchin, Volterra, Williamson. О других математических моделях биологии, см. Allman, Burghes, Deutsch1, Deutsch2, Dym, Haubold, Muller, Murray, Romanovsky, SmithB, Turchin, Thornley, Witelski. [↑](#endnote-ref-1)
2. В Лекции № 9 будет показано, что задачи борьбы за существование биологических видов с учетом их миграции по некоторой территории характеризуются уравнениями с частными производными. Математические модели различных биологических систем, описываемые уравнениями в частных производных, рассматриваются в Edelstein, Murray, Muller. Отметим также дискретные модели (см. Bratus, Edelstein, Muller, Segel) и стохастические модели (см. Allman, ClarkC, Muller, Turchin) биологических систем. [↑](#endnote-ref-2)
3. Данное уравнение, как при положительных, так и при отрицательных значениях параметра *k* рассматривалось в Лекции № 5. [↑](#endnote-ref-3)
4. Численность вида отрицательной быть не может, а случай *х*0 = 0 в силу своей тривиальности особого интереса не представляет [↑](#endnote-ref-4)
5. Фактически мы столкнемся с уравнением Мальтуса при описании явления антибиотикорезистентности на стадии заражения организма, см. Приложение. [↑](#endnote-ref-5)
6. Мы уже отмечали эти свойства в Лекции № 5. [↑](#endnote-ref-6)
7. Подобно рассмотренному в предшествующей лекции уравнению бимолекулярной реакции, мы имеем дело с уравнением с квадратичной нелинейностью, т.е. с уравнением типа Риккати. Еще один вариант такого уравнения возникает при описании ***падения тела*** с учетом сопротивления воздуха, где сила сопротивления пропорционально квадрату скорости. Аналогичным образом мы описывали движение зонда в Лекции № 1. Действительно, согласно второму закону Ньютона, имеем . Тогда скорость тела  будет удовлетворять уравнению с квадратичной нелинейностью . [↑](#endnote-ref-7)
8. В последующей лекции мы убедимся в том, что уравнению Ферхюльста можно придать и экономическую интерпретацию. [↑](#endnote-ref-8)
9. Отметим, что нам удалось установить важнейшие качественные свойства исследуемой системы без обращения к его аналитическому решению. Подобным приемом мы будем пользоваться в дальнейшем, поскольку, к сожалению, факт нахождения аналитического решения нелинейных дифференциальных уравнений следует признать событием крайне редким и являющимся верным свидетельством относительной простоты рассматриваемой системы. Остается, правда, возможность приближенного решения задачи. Надо отметить, что практически все достаточно серьезные математические модели исследуются как раз численно, причем с применением вычислительной техники. Однако возможности численных методов в плане анализа общих свойств математической модели и исследования влияния на систему различных входящих в нее величин явно ограничены. В лучшем случае мы с некоторой степенью точности находим решение задачи на фиксированном интервале времени для конкретного набора входных параметров. При этом никакой информации о том, что произойдет с системой впоследствии или при других значениях параметров мы при этом не получаем. Можно, конечно, провести расчеты многократно. Так обычно и поступают за неимением чего-либо более приемлемого. Однако при этом нет решительно никаких гарантий, что мы не упустим самые интересные события, тем более что многие нелинейные системы могут качественно менять свойства решения при незначительном изменении параметров. Надо также иметь в виду, что наблюдаемое нестандартное поведение решения зачастую очень легко спутать со всевозможными неполадками численного алгоритма. В этой связи, при анализе моделей желательно пользоваться разумным сочетанием качественных и количественных методов, если, конечно, это возможно (а удается это далеко не всегда). [↑](#endnote-ref-9)
10. Полученные результаты имеют естественный смысл с точки зрения экологии. Каждая территория способна прокормить вполне определенное количество особей данного вида. Это особо актуально, например, для заповедников, ориентированных на сохранение какого-то определенного вида. Математические модели экологии рассматриваются, например, в Danilina, Kemeny, MarchukE, Muller, Penenko, Petrosyan, Poluektov, SmithE, Turchin. [↑](#endnote-ref-10)
11. Конкуренция видов может происходить не только за пищу, но и за среду обитания. Однако при математическом анализе системы предмет биологической конкуренции принципиальной роли не играет. [↑](#endnote-ref-11)
12. Из соотношений (7.4) найдем выражение

****

Таким образом, справедливы равенства

****

Вычитая из первого соотношения второе, будем иметь

****

где *θ* = *d*1/*a*1*–d*2/*a*2 = *b*2/*a*2 *–b*1/*a*1. Тем самым сокращается нелинейный член, составляющий основную сложность уравнений (7.4).

Полученное ранее равенство может быть преобразовано к виду

****

Интегрируя это выражение с учетом начальных условий (7.5), установим

****

В лекции № 8 мы приведем качественный анализ системы уравнений (7.4) (естественно, с другой интерпретацией модели) без использования их аналитического преобразования. [↑](#endnote-ref-12)
13. Конкуренция произвольного числа биологических видов по аналогии с системой (7.4) описывается уравнениями



Очевидно, справедливо соотношение

****

Предположим, что индекс *j* соответствует тому из видов, у которого отношение *di*/*ai* принимает наибольшее значение. Тогда по аналогии с соотношением (7.6) устанавливается равенство

****

откуда следует, что *i*-ый вид со временем вымирает. Таким образом, сосуществование многих видов, потребляющих одну и ту же пищу, приводит к выживанию лишь одного из видов, оказавшегося наиболее жизнестойким. Аналогичные результаты могут быть получены и для аналогов рассматриваемой модели, относящихся к другим предметным областям. В частности, для многомодового лазера наблюдается подавление одной из мод всех остальных вне зависимости от их количества, см. Приложение. [↑](#endnote-ref-13)
14. К сожалению, условия применимости модели "*биологической конкуренции*" может искусственно создать доблестный "властелин природы", решившись по недомыслию перемещать виды из одного место в другое. Подобная ситуация сложилась, к примеру, в Австралии, куда некие завезли кроликов, ставших конкурентами австралийским овцам. Довольно скоро выяснилось, что кролики существенно превосходят овец по плодовитости. Последствия не замедлили сказаться. [↑](#endnote-ref-14)
15. С аналогичными уравнениями мы уже сталкивались в Лекции № 6 при описании специфической системы химических реакций. В частности, уравнения (7.8) при *γ*1 = *γ*2 (снижение численности жертв и повышение численности хищников за счет съедания первых вторыми одинаково) с точностью до физического смысла входящих в них величин описывает систему реакций



Эти уравнения имеют и другие интерпретации, см. Приложение и последующие лекции. [↑](#endnote-ref-15)
16. Переход к ***безразмерным переменным*** от системы (7.8) к уравнениям (7.9) позволил существенным образом сократить числа параметров системы, а значит, упростить процедуру качественного исследования рассматриваемой задачи. Если в исходной постановке уравнения состояния включали в себя четыре коэффициента, то в преобразованном виде модель содержит единственный параметр *m*, не оказывающий к тому же существенного влияния на качественное поведения системы. Серьезным упрощением уравнений состояния и сокращением числа параметров системы и объясняется достаточно высокая популярность указанного приема, составляющего смысл теории подобия, см. Лекция № 11. [↑](#endnote-ref-16)
17. Полученные результаты имеют определенный смысл с позиции экологии. Хищники в отсутствии жертв вообще существовать не могут. С другой стороны, отсутствие хищников приводит к резкому увеличению популяции жертв, что также имеет отрицательные последствия, вызывая нарушение экологического равновесия. Однако сосуществование хищников и жертв придает рассматриваемой системе определенную стабильность. Наличие хищников предотвращает нежелательный рост популяции жертв, а наличие жертв обеспечивает возможность существования популяции хищников. [↑](#endnote-ref-17)
18. Явление симбиоза широко распространено в живой природе, см. Douglas. Так, насекомые, опыляя растения, питаются их нектаром. Актиния защищает рака-отшельника, который перемещает актинию с места на место. Муравьи защищают тлю, питаясь ее выделениями. [↑](#endnote-ref-18)
19. В последних двух случаях, в принципе, возможна ситуация, когда, к примеру, при выполнении условии (7.17) по мере приближения значения функции *x*1 к  функция *x*2, возрастая,приближается к отношению . Таким образом, выражения в правых частях обоих равенств (7.14) стремятся к нулю, а значит, производные обеих функций также стремятся к нулю. В результате система стремится к нетривиальному положению равновесия (см. Рис. 7.9, кривая 7). Такая ситуация характерна для седла: существуют две фазовые кривые (вторая соответствует случаю, когда оба условия (7.17) заменяются на противоположные неравенства, см. Рис. 7.9, кривая 8), стремящиеся к этому положению равновесия. [↑](#endnote-ref-19)
20. В рассматриваемой модели при достаточно большой численности обоих видов происходит их неуклонный рост, что плохо согласуется с реальной ситуацией. Сдерживание роста численности видов может происходить за счет ограниченности пищи. В частности, можно предположить, что снижение прироста зависит от численности видов квадратично, а каждый вид питается своей пищей, приходим к следующим уравнениям:



где коэффициенты *β*1 и *β*2 характеризуют потребление пищи. Выбрав квадратичный характер зависимости в выражении, описывающем снижение прироста численности вида из-за нехватки пищи при линейной зависимости в члене, характеризующем симбиоз, мы подчеркиваем, что при достаточно большой численности видов отрицательной влияние недостатка пищи будет преобладать над положительным влиянием симбиоза. Если численности обоих видов достаточно малы, то ограничениями на количество пищи можно пренебречь, а поведение системы аналогично предшествующему случаю, т.е. вся популяция вымирает. Если численность хотя бы одного из видов сравнительно велика, то начинается рост численности второго вида, и со временем начинается сказываться нехватка пищи. При этом либо недостаток пищи и низкая численность обоих видов приведет к их полному вымиранию, либо возможна стабилизация их численности. [↑](#endnote-ref-20)
21. Математические модели сельского хозяйства рассматриваются в France. [↑](#endnote-ref-21)
22. Более подробно модель ниши рассматривается в последующей лекции в ее экономической интерпретации. [↑](#endnote-ref-22)
23. В последующих лекциях мы убедимся в том, что рассмотренным в настоящей лекции уравнениями можно придать совершенно иную интерпретацию. [↑](#endnote-ref-23)
24. Естественно, специализация видов может осуществлять не только в пище, но и в среде обитания. [↑](#endnote-ref-24)
25. Математические модели эпидемиологии рассматриваются, например, в Beckley, Brauer, Diekmann. [↑](#endnote-ref-25)
26. Среди других моделей эпидемиологии отметим ***модель SEIR***, в которой дополнительно выделяется также группа контактных (exposed) индивидуумов. В ней учитывается, что болезнь имеет некоторый инкубационный период, т.е. человек, находившийся в контакте с больным, заболевая не сразу. Кроме того, какая-то часть заболевших умирает. [↑](#endnote-ref-26)
27. Математические модели медицины рассматриваются, например, в Andrews, Bailey, Berger, Deutsch1, Marchuk, Rashevsky, Shvitra, Segel. Рассматриваемая модель антибиотико резистентности приводится в SerovajskyMed. [↑](#endnote-ref-27)
28. В принципе, в природе происходят разнообразные мутации. Однако нас интересуют только единственное свойство – чувствительность бактерий к действию антибиотика. Тем самым все бактерии, обладающих этим свойствам, мы относим к первому типу, а не обладающие – ко второму типу. [↑](#endnote-ref-28)
29. Тем самым мы рассматриваем бактерицидный антибиотик. Существуют также бактериостатические антибиотики, не уничтожающие бактерии, а подавляющие их рождаемость. Для описания таких антибиотиков можно не добавлять к уравнению дополнительное отрицательное слагаемое, а модифицировать параметр *d*1, ответственный за рождаемость первого типа бактерий. В частности, если разделить его на некоторую степень *x*1, больше единицы, то модель будет описывать снижение рождаемости чувствительных бактерий под действием антибиотика. Можно рассмотреть также антибиотики смешанного (как бактерицидного, так и бактериостатического) действия, вводя в первое уравнения обе рассматриваемые модификации одновременно, см. SerovajskyMed. [↑](#endnote-ref-29)
30. Если организм не выздравел до того момента, когда численность резистентных бактерий стала ощутимой, то следует сменить тактику лечения. Можно попытаться подобрать другой антибиотик, действующий на господствующий на данный момент тип бактерий. Таким способом можно вылечить больного, хотя не исключено, что со временем появятся мутанты, не чувствительные действию уже нового антибиотика. Кстати, если прекратить лечение на стадии, когда исходная популяция бактерий недостаточно сократилась (организм недолечен), то мы возвращаемся к дейстию модели конкуренции. Тогда популяция бактерий увеличивается в численности и вытесняет мутантов, менее жизнестойких отсутстии антибиотика. [↑](#endnote-ref-30)