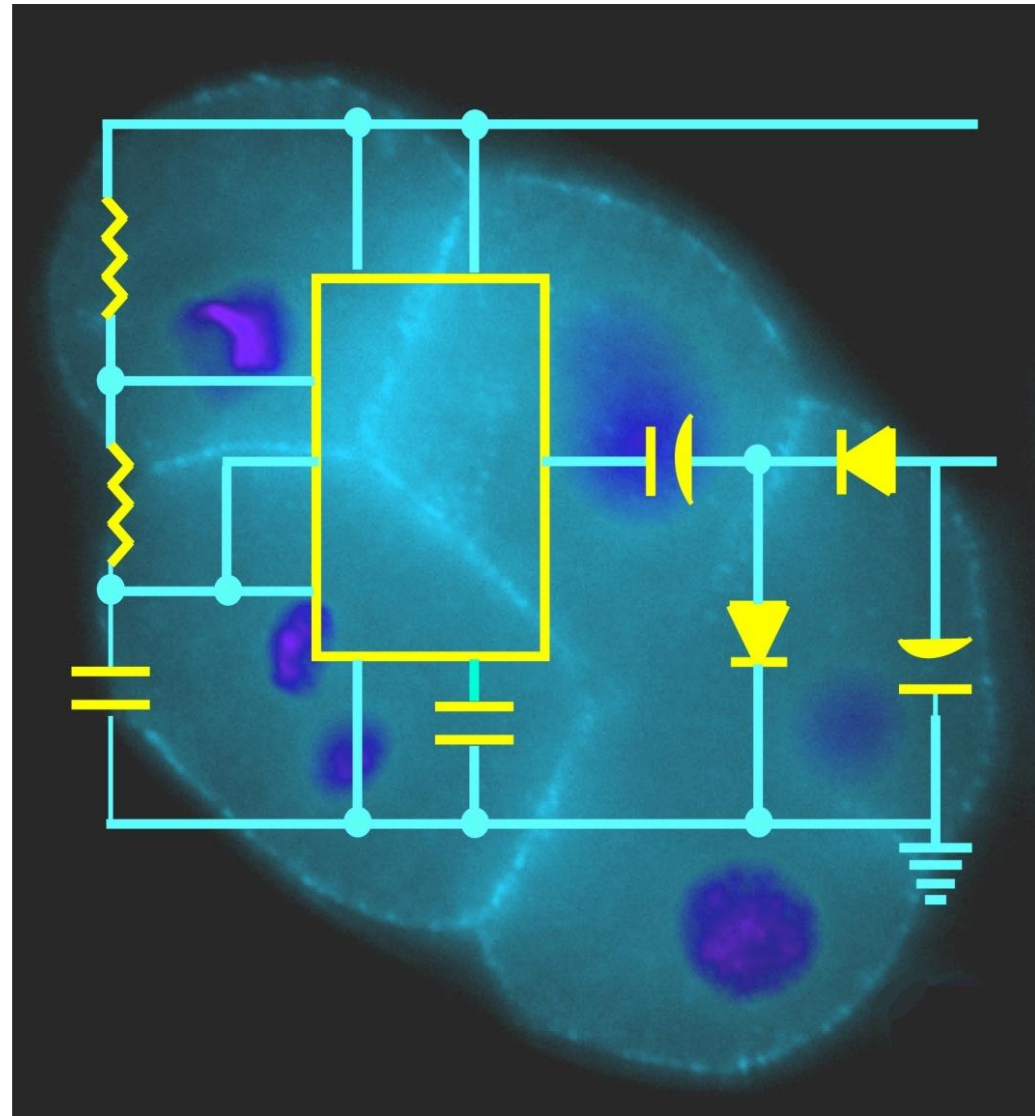


# Информационные технологии в биологических исследованиях

**Лекция 4: Принципы построения математических моделей.**

**Примеры:**

- популяционная модель (экспоненциальная, логистическая)
- взаимодействие двух популяций



# Базовые модели

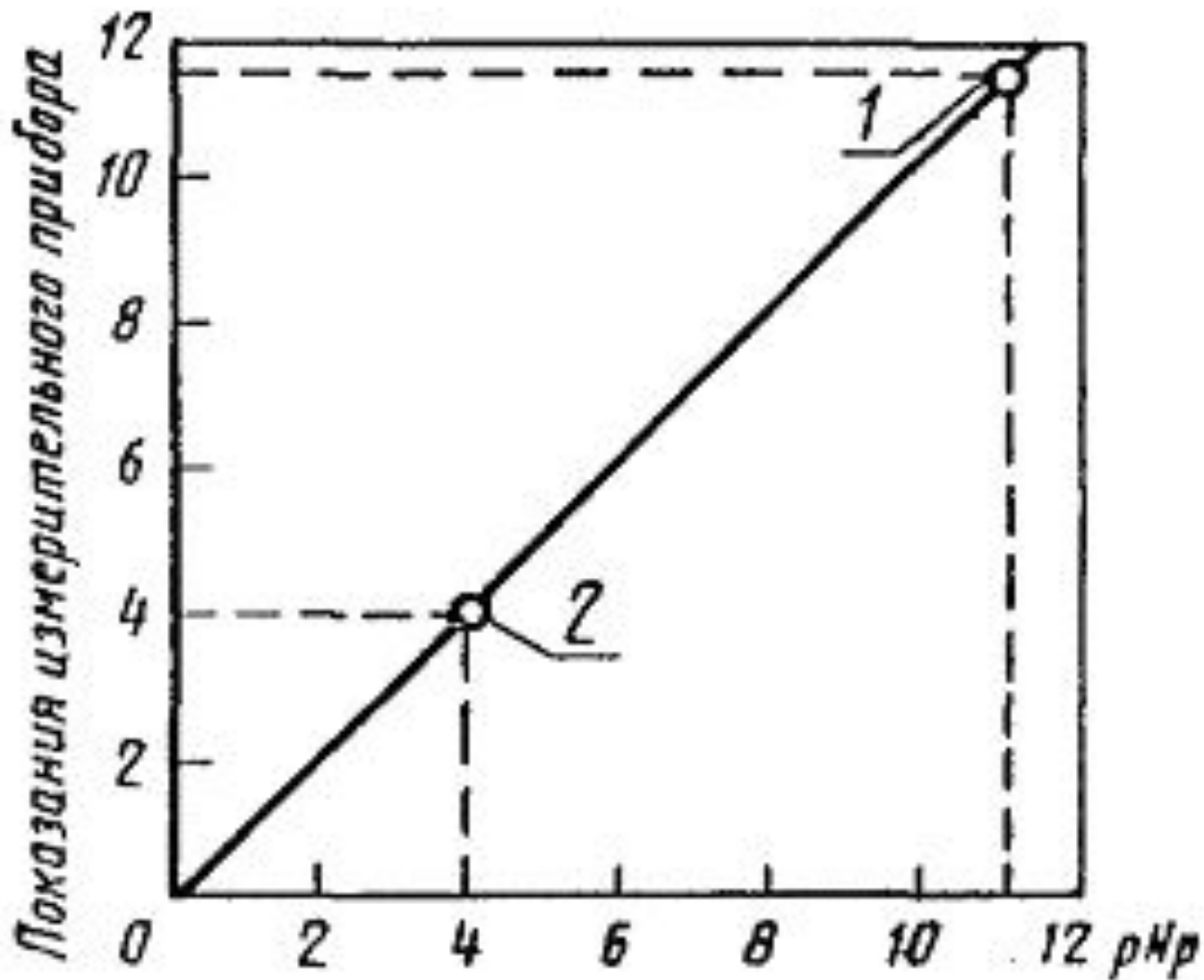
В любой науке существуют простые модели, которые поддаются аналитическому исследованию и обладают свойствами, которые позволяют описывать целый спектр природных явлений

Благодаря простоте и наглядности, базовые модели очень полезны при изучении самых разных систем

# Базовые модели в биологии

- Калибровочная зависимость
- Популяционные модели:
  - В отсутствии ограничений
  - С ограничениями – логистическая кривая
  - Взаимодействие популяций, хищник-жертва

Самая простая и очень нужная модель в биологии – калибровочная кривая, вернее процесс ее построения и использования.



**Самая простая и очень нужная модель в биологии – калибровочная кривая, вернее процесс ее построения и использования.**

**Формально, в случае линейной зависимости получается модель, основанная на уравнении регрессии**

$$y = mx + y_0 \quad \text{отсюда} \quad x = (y - y_0) / m$$

**$y$  – показание измерительного инструмента**

**$m$  – чувствительность системы измерения**

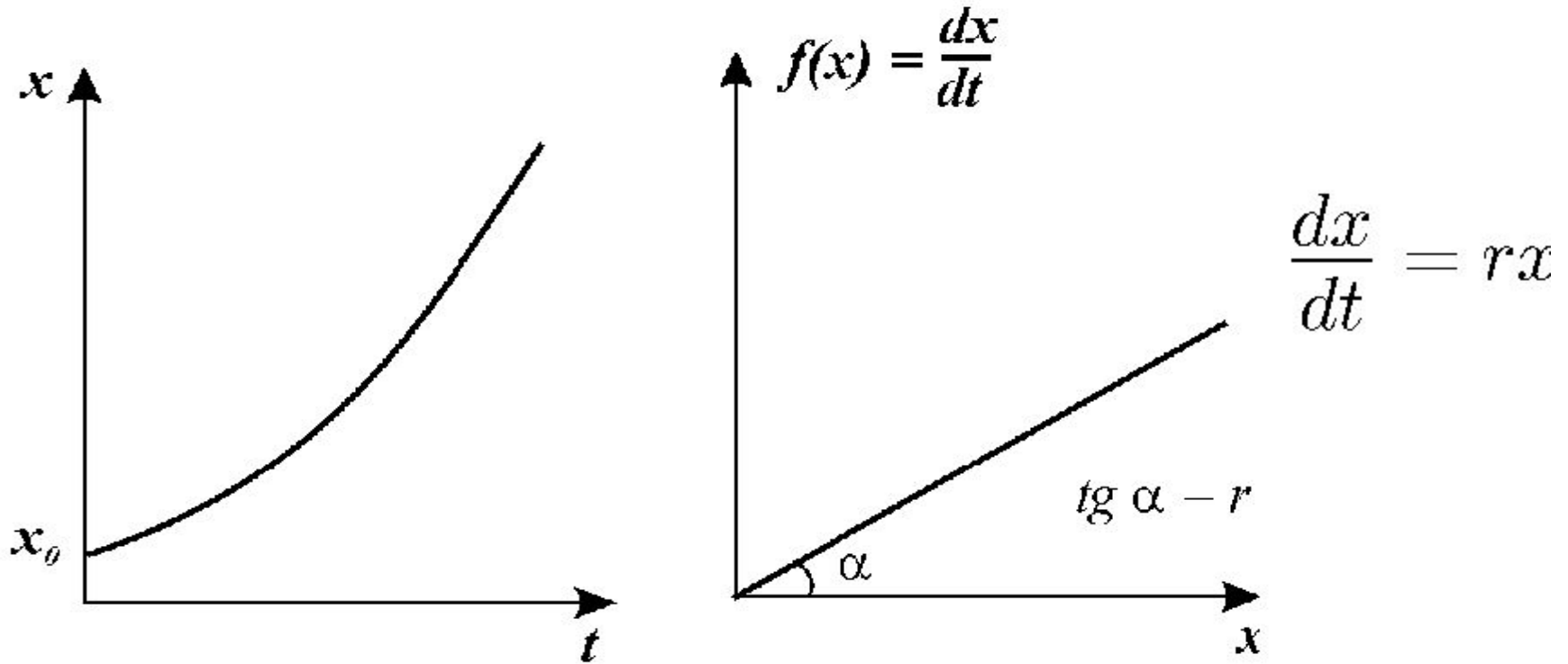
**$y_0$  – фон (шум прибора)**

**$x$  – неизвестная концентрация вещества**

# Модели роста численности популяции

Любой процесс происходит во времени.  
Скорость – изменение за единицу времени.  
Скорость может быть постоянной,  
уменьшаться или возрастать.

# Рост показателя и скорость его изменения



Фундаментальное предположение для модели роста - скорость роста пропорциональна численности популяции, будь то популяция зайцев или популяция клеток

# Рост колонии микроорганизмов

За время  $\Delta t$  прирост численности равен:

$$\Delta x = R - S,$$

где  $R$  — число родившихся и  $S$  — число умерших за время  $\Delta t$  особей.

Положим  $R(x)$  и  $S(x)$  - скорости рождения и смерти.

Тогда

$$R = R(x) \Delta t, \quad S = S(x) \Delta t.$$

Подставляем в первое уравнение и получим:

$$\Delta x = [R(x) - S(x)] \Delta t$$

Разделив на  $\Delta t$  и переходя к пределу при  $t \rightarrow 0$ , получим дифференциальное уравнение:

$$\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x)$$



# Рост колонии микроорганизмов

В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$\alpha$  скорость рождаемости, например, на 100 особей рождается 10 новых в день,  $\beta$  скорость смертности, , например, на 100 особей гибнут 5 в день - это рост, или 10 – это стационарное состояние, или 15 – это убыль численности.

Тогда можно записать

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x; \quad \alpha - \beta = r$$

$$\frac{dx}{dt} = rx.$$

# Решение уравнения

$$\frac{dx}{dt} = rx$$

Разделим переменные и проинтегрируем

Делим обе части равенства (уравнения) на одно и то же число  $rx$  и умножаем на  $dt$  - равенство не изменится.

Равенство **5 = 5**: умножаем на какое угодно число обе части – они остаются равными. То же самое относится к делению, и к другим математическим действиям.

$$\left[ \frac{dx}{dt} \right] \frac{dt}{rx} = [rx] \frac{dt}{rx} \quad \text{получаем} \quad \frac{dx}{rx} = dt$$

# Интегрирование – действие, обратное дифференцированию

$$\int \frac{dx}{rx} = \int dt \quad \text{получаем} \quad \ln x = rt + C$$

Интеграл от обратного  
Интеграл от дроби  
С – произвольная постоянная  
используем  
ln x = ln x + C  
ln x = ln x + C  
ln x = ln x + C  
I = e^{rt+C} = e^{rt} \cdot e^C = x\_0 e^{rt}

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

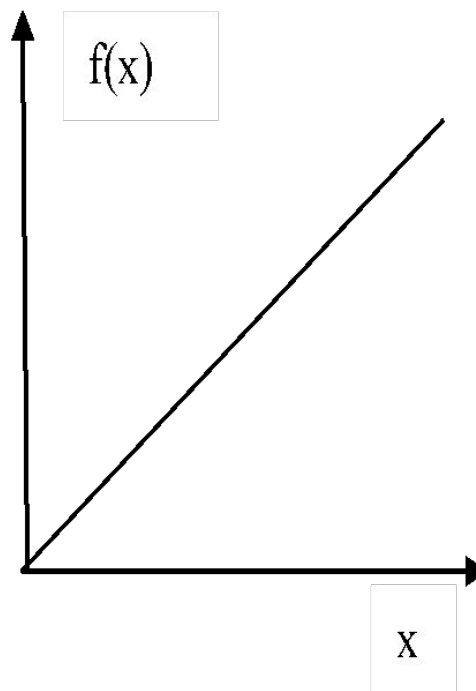
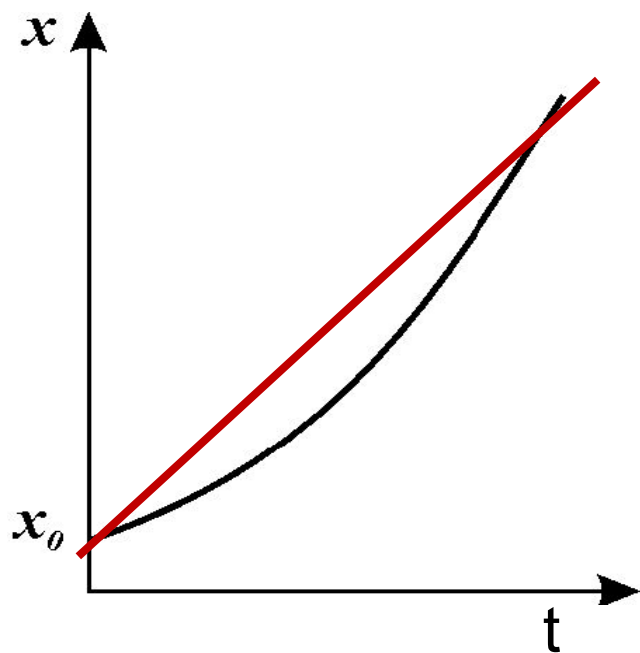
$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем

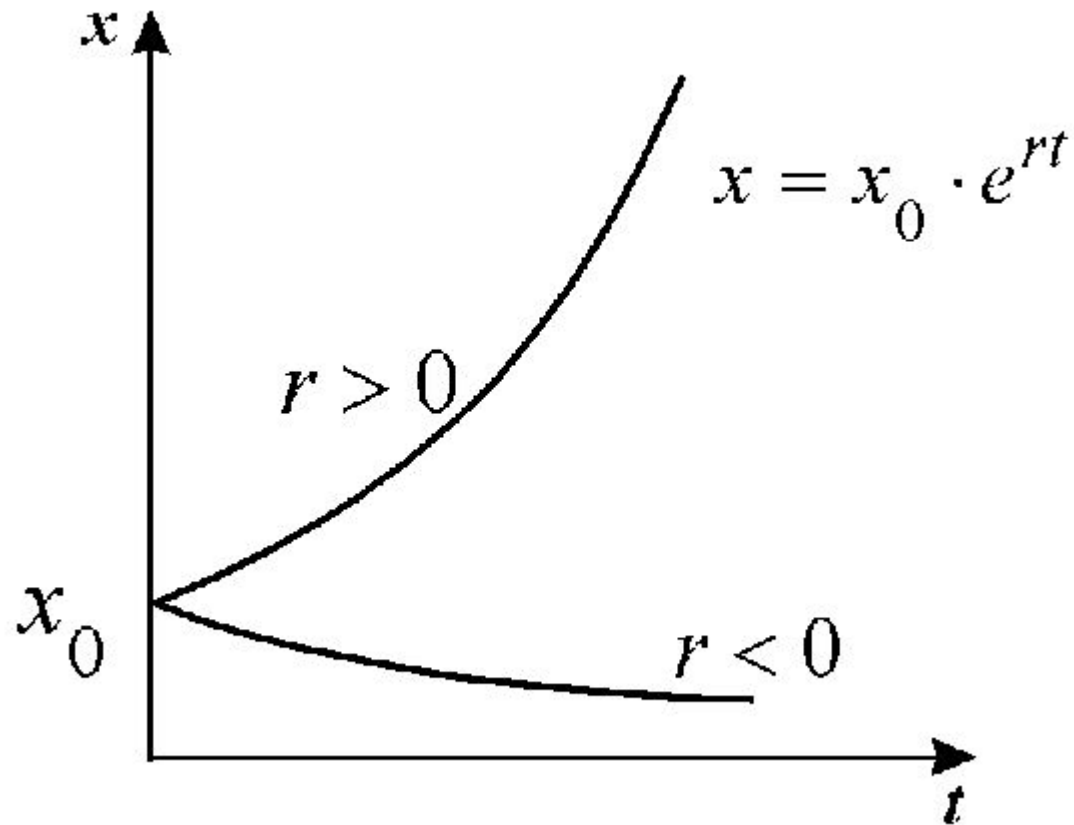
$$x = e^{rt + \ln x_0} \quad \text{окончательно} \quad x = x_0 e^{rt}$$

График зависимости численности от времени в соответствии с законом экспоненциального роста (слева), а справа представлена зависимость скорости роста

популяции – (правая часть уравнения  $\frac{dx}{dt} = rx$ ) от ее численности,  $x$



# Варианты динамики популяции



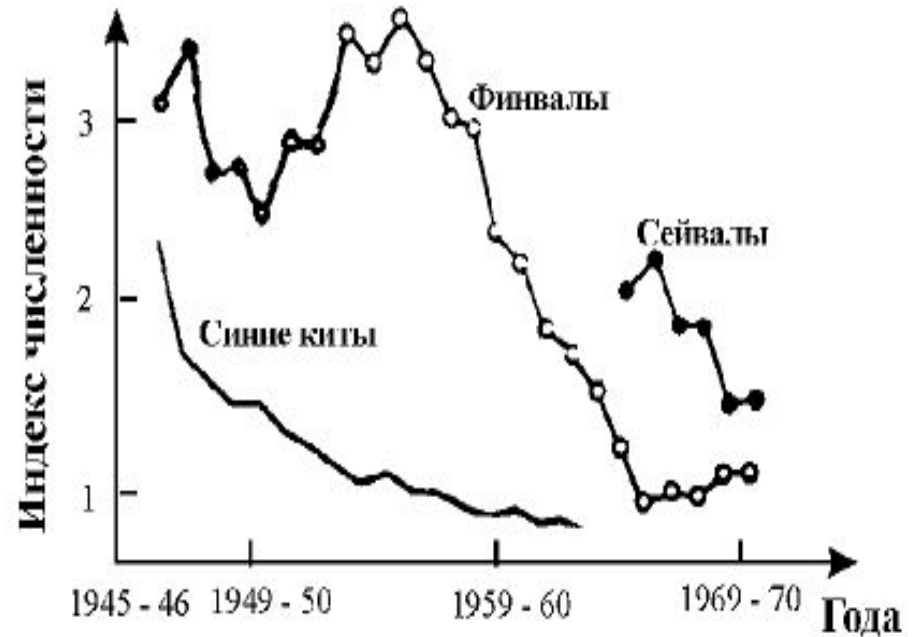
Только в условиях неограниченных ресурсов изолированная популяция развивалась бы в соответствии с экспоненциальным законом

В реальных популяциях такое может иметь место только на начальных стадиях роста, когда численность еще мала, и ограничивающие факторы еще не действуют – например, сразу после начала культивирования микроорганизмов

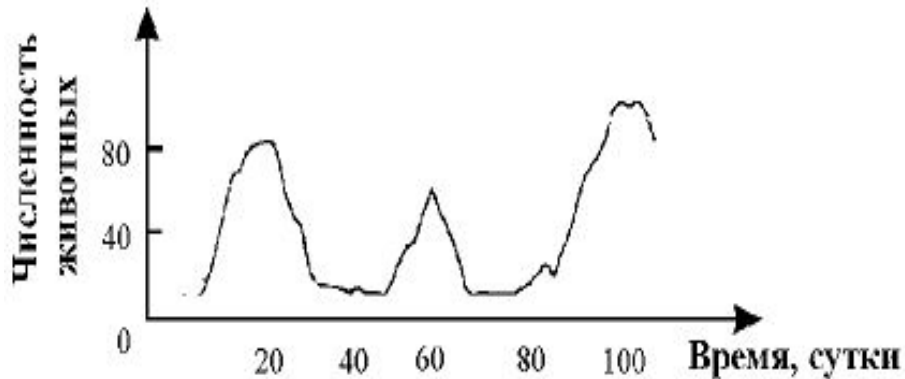
# Примеры динамики популяций



Численность поголовья овец на острове Тасмания (*Davidson, 1938*)



Динамика численности трех видов китов в Антарктике (приведена по изменению «индекса численности» убитых китов на 1 тыс. судо-тонно-суток, *Gulland, 1971*)



Изменение численности *Daphnia magna* (*Frail, 1943*)

## Ограниченный рост. Уравнение Ферхюльста

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

Уравнение получено эмпирически, из анализа результатов наблюдений и экспериментов

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2$$

$\delta x^2$ , второй член правой части - фактор торможения роста

Если он равен  $\delta x$ , мы получим рассмотренный только что неограниченный рост:  $x$  выносится за скобки, и постоянный множитель в зависимости от знака плюс или минус, будет определять рост численности или ее убывание



# Аналитическое решение уравнения

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

Произведем разделение переменных:

Интеграл от  $\frac{1}{x} dx$  равен логарифму  $x$   
 Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.  
 Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  
 $\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем  
 $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Представим левую часть в виде суммы

Интеграл от  $\frac{1}{x} dx$  равен логарифму  $x$   
 Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.  
 Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  
 $\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем  
 $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

После интегрирования получим

Интеграл от  $\frac{1}{x} dx$  равен логарифму  $x$   
 Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.  
 Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  
 $\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем  
 $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Интеграл от  $\frac{1}{x} dx$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим  $x = x_0 e^{rt}$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  $x = x_0 e^{rt}$   
 $\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем  $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Перейдем от логарифмов к переменным, помня, что экспонента от логарифма числа равна самому числу:

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = rt + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Здесь  $C$  — произвольная постоянная, которая определяется начальным значением  $X_0$ :

# Находим произвольную постоянную C

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

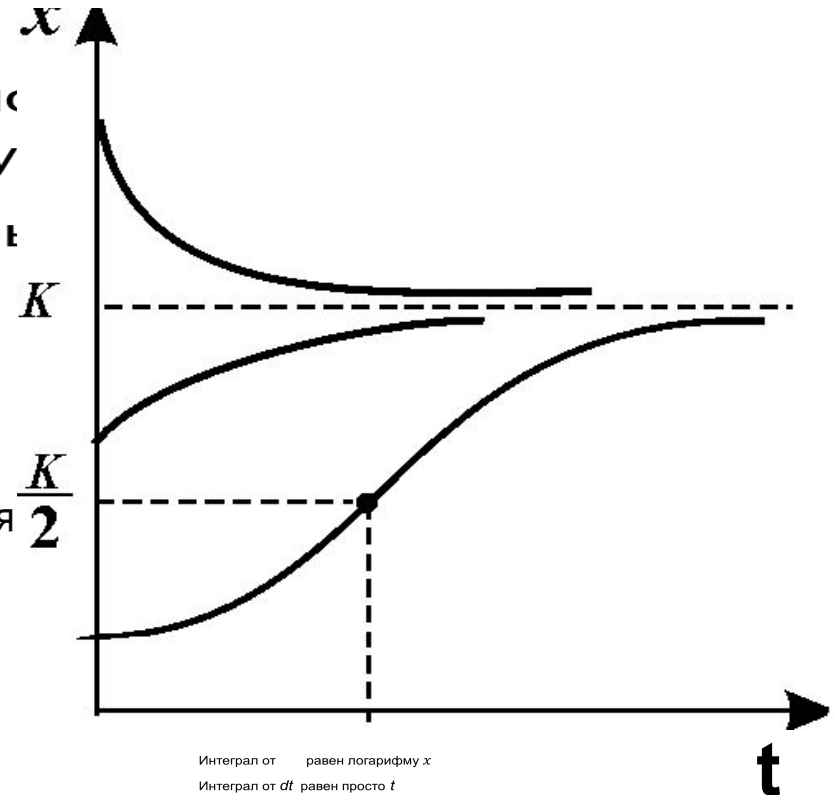
$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$



Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

## Критические уровни численности

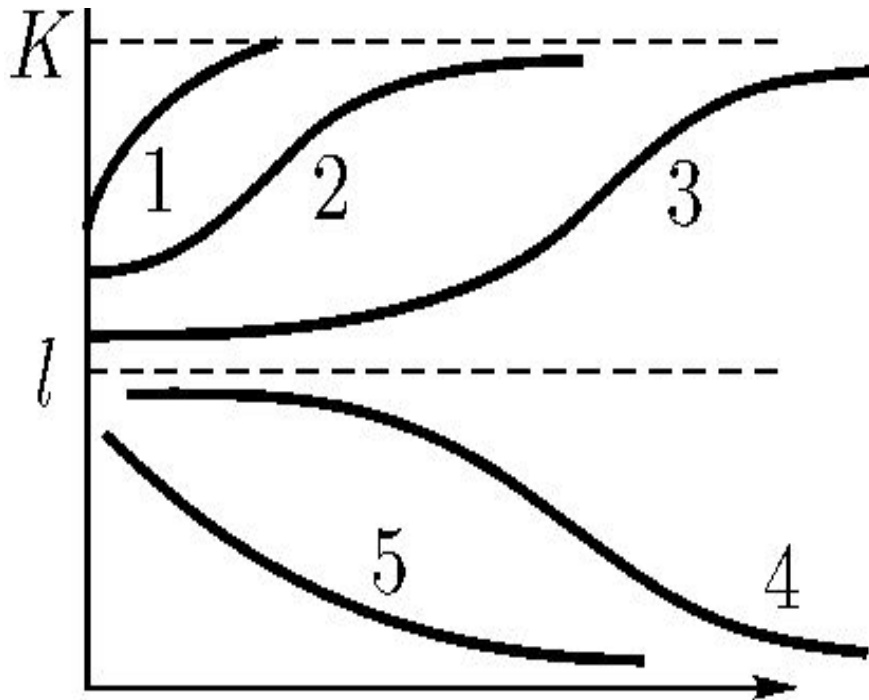
$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2.$$

Первый член в правой части описывает размножение двуполой популяции, скорость которого пропорциональна квадрату численности (вероятности встреч особей разного пола) для малых плотностей и пропорциональна числу самок — для больших плотностей популяции.

Второй член описывает смертность, пропорциональную численности,

Третий — внутривидовую конкуренцию, подобно тому, как это было в логистическом уравнении

# Критические уровни численности



Кривые 1-5 соответствуют различным начальным численностям.

$x = 0$  и  $x = K$  —

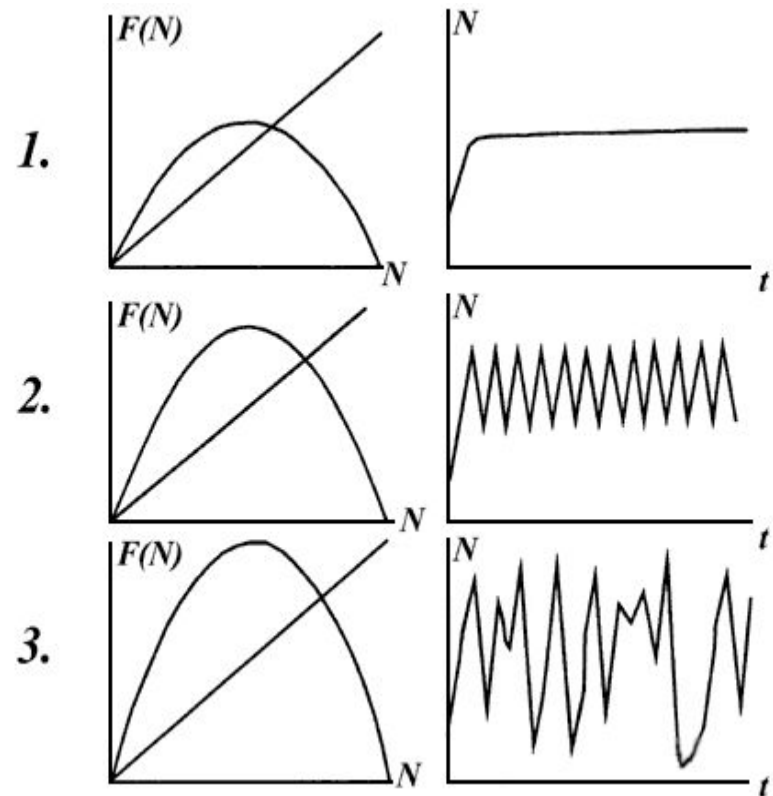
устойчивые стационарные состояния,

$x = L$  — неустойчивое, разделяющее области влияния устойчивых состояний равновесия

Величины  $L$  и  $K$  различны для разных популяций и могут быть определены из наблюдений и экспериментов.

# Колебания численности популяций

Тип поведения зависит от величины константы собственной скорости роста  $r$ . Кривые зависимости значения численности в данный момент времени  $(t+1)$  от значений численности в предыдущий момент  $t$  представлены слева. Справа - кривые динамики численности - зависимости числа особей в популяции от времени. Сверху вниз значение параметра собственной скорости роста  $r$  увеличивается.



# Модели взаимодействия двух популяций

Интеграл от  $\frac{dx}{x}$  равен логарифму  $x$   
 Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.  
 Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  
 $\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем  
 $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

Интеграл от  $\frac{dx}{x}$  равен логарифму  $x$   
 Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$   
 $C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.  
 Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$   
 $C = \ln x_0$  подставляем и получим  
 $\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем  
 $x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

$a$  — константы собственной скорости роста видов,  
 $C$  — константы внутри-видовой конкуренции,  
 $b$  — константы взаимодействия видов

<b>СИМБИОЗ</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	$b_{12}, b_{21} > 0$
<b>КОММЕНСАЛИЗМ</b>	<b>+</b>	<b>0</b>	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
<b>ХИЩНИК-ЖЕРТВА</b>	<b>+</b>	<b>-</b>	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
<b>АМЕНСАЛИЗМ</b>	<b>0</b>	<b>-</b>	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
<b>КОНКУРЕНЦИЯ</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	$b_{12}, b_{21} < 0$
<b>НЕЙТРАЛИЗМ</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	$b_{12}, b_{21} = 0$

# Модель хищник-жертва

$X_1$  - численность популяции хищника,  
 $X_2$  - численность популяции жертвы

Интеграл от  $\frac{1}{x}$  равен логарифму  $x$

Интеграл от  $dt$  равен просто  $t$

$C$  – произвольная постоянная, которая определяется из начальных условий.

Когда  $t = 0$ ,  $x = x_0$  тогда  $\ln x_0 = r \cdot 0 + C$

$C = \ln x_0$  подставляем и получим

$\ln x = r t + \ln x_0$  Потенцируем

$x = e^{rt + \ln x_0}$  окончательно  $x = x_0 e^{rt}$

При различных соотношениях параметров в системе возможно выживание только жертвы, только хищника (если у него имеются и другие источники питания) и сосуществование обоих видов



Если начальное значение  $X_0 < K/2$ , кривая роста имеет точку перегиба. Если  $X_0 > K$ , численность со временем убывает.

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

