



ИЗДАТЕЛЬСТВО

«МИР»

MATHEMATICAL  
IDEAS  
IN BIOLOGY

*J. MAYNARD SMITH*

Dean of the School  
of Biological Sciences  
University of Sussex

CAMBRIDGE  
AT THE UNIVERSITY PRESS  
1968

*Дж. Смит*

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ  
ИДЕИ  
В БИОЛОГИИ

Перевод с английского А. Д. Базыкина

Под редакцией и с предисловием  
канд. физ.-мат. наук Ю. И. Гильдермана

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» МОСКВА 1970

Книга знакомит читателя с некоторыми математическими идеями и методами, полезными для биологов. Основное значение при этом уделяется не статистике, с которой биологи, по мнению автора, достаточно хорошо знакомы благодаря многочисленным руководствам и монографиям, а применению в биологии аппарата дифференциальных и рекуррентных уравнений и теории вероятностей.

Отдельные главы посвящены размерам животных, генетике популяций, теории мишени, процессам регулирования и т. д. В специальном приложении рассмотрены некоторые математические понятия, важные для усвоения основного текста (показательная, логарифмическая и тригонометрические функции, понятие о производной и интеграле и т. д.).

Предназначена для биологов и медиков всех специальностей, в первую очередь для студентов и аспирантов.

*Редакция биологической литературы*

## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

В последние годы и у нас в стране и за рубежом вышло довольно много книг, посвященных приложению математических методов в биологии. В предисловиях к ним и авторы и редакторы с большой убедительностью доказывают необходимость оснащения биологической науки математическим аппаратом. И хотя чаще энтузиастами такого оснащения выступают не биологи, а математики, и те и другие, по-видимому, единодушны в принципиальной постановке вопроса: современной биологии необходима математика.

Несмотря на все это, математизация биологии идет не так быстро, как хотелось бы. Можно указать две причины, тормозящие этот процесс. Первая состоит в том, что биологические явления, как правило, значительно более сложны, чем явления механики и физики, т. е. тех областей, где математика давно уже применяется с успехом. Кроме того, биологические явления сплошь и рядом имеют принципиально иные основы, нежели явления, с которыми приходится встречаться в технике и физике и к изучению которых хорошо приспособлен существующий математический аппарат. Отсюда следует, что биология требует, с одной стороны, более квалифицированной «старой» математики, а с другой — новых математических теорий (теория регулирования, теория самоорганизующихся систем и т. п.).

Указанное обстоятельство можно отнести к разряду «объективных причин», затрудняющих проникновение математики в биологию. Другая же причина носит явно субъективный характер. Она кроется в системе профессиональной подготовки биологов.

Начнем с того, что большая часть биологов (причем весьма квалифицированных) или вообще не знает

математики, или знакома лишь с элементами математической статистики, необходимыми для обработки результатов наблюдений или экспериментов. Другая часть (как правило, это молодые специалисты, недавние студенты) хотя и знакома с фундаментальными понятиями математики, но относится к ним как филателист к заморским маркам — владеет, но не использует. Усвоенные математические понятия остаются лишь неким экзотическим излишеством. Их не умеют применять, не знают, где их можно использовать, и постепенно забывают. Объясняется это и более чем скромным количеством часов, отводимых на математику во многих университетах, и отсутствием специальных учебников математики для биологов, и пока еще небольшим числом специалистов-биологов, использующих в своих исследованиях математику. Все это типичные трудности роста, и с годами они постепенно преодолеваются. В этом важном деле большую пользу приносят такие книги, как «Математические идеи в биологии» Дж. Мэйнарда Смита.

Эту книгу (как отмечает и сам автор) нельзя рассматривать как учебник. Во-первых, потому, что в ней используется довольно узкий ассортимент математических методов. Во-вторых, сведения об этих методах излагаются конспективно, в расчете главным образом на то, чтобы напомнить читателю уже известные ему понятия. Цель книги совсем иная. Автор стремится показать биологам «математику в действии», продемонстрировать, как работают те или иные математические методы при решении конкретных биологических проблем.

Круг рассмотренных задач достаточно широк: динамика численности популяций, генетические проблемы, кинетика химических реакций, диффузионные процессы и др. Дж. Смит сознательно ограничил набор математических методов и выбрал те из них, приложения которых еще мало известны биологам (рекуррентные и дифференциальные уравнения и т. п.).

При изложении материала автор большое внимание уделял педагогической стороне дела. Сначала рассматриваются сравнительно простые примеры, на ко-

торых поясняется основная идея. Затем задачи усложняются, обрастают подробностями. Наконец, указываются сходные с рассмотренными ситуации, в которых могут быть использованы те же средства. Кроме того, в конце каждой главы приведены интересные упражнения для самостоятельной работы.

В итоге получилась небольшая по размерам, легко читаемая и очень содержательная книжка. Ее с удовольствием прочтут биологи, желающие вооружиться математикой; она заинтересует и многих математиков, например тех, кто хотел бы открыть для себя новые области приложения математических методов, или тех, кто преподает математику биологам.

*Ю. Гильдерман*





## ВВЕДЕНИЕ

В этой книге я хотел показать плодотворность математического подхода к изучению некоторых биологических проблем.

Принято считать — такое мнение особенно распространено среди специалистов по статистике, — что единственная область математики, необходимая биологам, это статистика. Я не разделяю этой точки зрения. Статистика действительно необходима биологам, поскольку не существует двух тождественных организмов. Однако мне кажется, что роль статистики, и в частности тех ее разделов, которые имеют дело с критериями значимости, сильно переоценивается. Во всяком случае, существует множество превосходных учебников статистики, предназначенных для биологов, и поэтому проблем статистики я здесь касаться не буду.

В этой книге я затрону те области математики — это главным образом дифференциальные уравнения, рекуррентные уравнения и теория вероятностей, — которые можно использовать для описания биологических процессов. Далеко не все представляют себе, какую пользу могло бы принести биологам знание этих разделов математики. Причина такой недооценки, по-моему, заключается в следующем. Овладеть основами математического анализа сравнительно несложно, и существует много отличных книг, с помощью которых это можно сделать. Научиться же описывать биологические проблемы с помощью дифференциальных уравнений, к сожалению, очень трудно. Поэтому лишь очень немногие биологи берутся за изучение высшей математики, поскольку они не представляют себе, как ее можно использовать. Именно проблема «перевода» биологических задач на язык математики и является основной темой этой книги.

Книга написана в первую очередь для биологов, которым приходится все чаще сталкиваться с математикой при чтении статей и время от времени пользоваться ею в собственной работе. В сущности, если биолог в состоянии изучить математику настолько, чтобы чувствовать момент, когда становится полезным обсудить разрабатываемую проблему с коллегами-математиками, то уже ради одного этого стоит затратить известные усилия. Другими словами, я подхожу к математике, как подошел бы к изучению французского языка человек, собирающийся ехать в Париж, а не как студент, которому нужно сдать экзамен по французской грамматике. Важно начать пользоваться математикой как неким языком, а не как способом гарантировать себя от ошибок.

Однако я надеюсь, что книга привлечет также внимание и математиков, в особенности тех, кто преподает математику биологам или интересуется приложениями математики в различных областях биологии. У математика эта книга неизбежно должна вызывать раздражение, поскольку я решаю частные задачи, вместо того чтобы рассматривать общий случай, и пользуюсь грубыми методами там, где возможны тонкие. И тем не менее я надеюсь, что мне все же удалось показать, как можно приступить к применению математики в биологии.

Пытаясь математически описать какое-либо реальное явление, мы всякий раз проходим через три последовательных этапа. Предположим, например, что мы хотим математически исследовать поведение груза, подвешенного на пружине. Прежде всего мы вспоминаем все, что мы знаем о законах механики и свойствах пружин, для того чтобы вывести уравнение — обычно дифференциальное, — описывающее поведение груза, в данном случае уравнение

$$\frac{d^2x}{dt^2} + kx = 0.$$

Затем мы на время забываем и о пружине и о грузе и чисто математически «решаем» это уравне-

ние; в рассматриваемом случае решение имеет вид

$$x = a \sin \sqrt{k} t.$$

И наконец, мы снова возвращаемся к реальному объекту и интерпретируем решение уравнения как гармонические колебания груза с периодом  $2\pi/\sqrt{k}$ .

В биологии наиболее сложным является первый этап. Лишь в редких случаях законы, которым подчиняются компоненты биологических систем, известны настолько хорошо, чтобы можно было сколько-нибудь уверенно составить соответствующие уравнения. Если удалось составить уравнения, то обычно находится математик, способный их решить, или же в случае необходимости можно прибегнуть к помощи вычислительных машин. Интерпретация решений также, как правило, не представляет большого труда.

Соответственно основное внимание в этой книге сосредоточено на составлении уравнений, а не на описании способов их решения. В некоторых областях биологии — в первую очередь в генетике — существуют достаточно хорошо изученные «законы». Поэтому, например, в популяционной генетике можно создать математический аппарат подобно тому, как это делается в большинстве физических наук. Однако в других областях биологии практически не существует столь четких законов, как законы Менделя. Занимаясь популяционной генетикой, мы можем предсказать характер эволюции популяций, так как нам известны законы расщепления генов в процессе полового размножения. Но, как правило, мы знаем о поведении той или иной биологической системы больше, чем о поведении ее частей, и потому вынуждены выводить свойства отдельных частей дедуктивно из поведения системы как целого. Обычно прямого способа для этого не существует. Единственное, что мы можем сделать, — это предположить, что части системы обладают некоторыми определенными свойствами, а затем посмотреть, как вела бы себя система, состоящая из частей с такими свойствами. Сравнивая это поведение с известным нам истинным поведением системы, можно

судить о правильности сделанных нами предположений.

В качестве примера такого способа рассуждений можно привести теорию старения, предложенную физиком Л. Сцилардом. Эта теория основана на допущении, что старение обусловлено накоплением рецессивных мутаций в неделящихся клетках. Из нее вытекают некоторые следствия (одно из них состоит в том, что продолжительность жизни у инбредных животных должна быть больше, чем у аутбредных), которые в действительности не имеют места. Таким образом, теория принесла пользу в том смысле, что способствовала выявлению несостоятельности исходного допущения, хотя, надо полагать, ее автору это вряд ли доставило удовольствие.

Из этого следует, что попытки описания биологических задач на языке математики имеют некоторый смысл даже тогда, когда уровень наших знаний не позволяет нам дать точное описание. Кроме того, математическое описание помогает выявить, какие свойства частей системы необходимо знать для представления поведения системы в целом; другими словами, оно указывает, какие величины следует измерять.

В этой книге я ограничился исключительно биологической тематикой; однако многие из рассматриваемых математических методов полезны и при исследовании других систем, которые, не будучи биологическими, тем не менее важны для некоторых биологов, например при изучении кинетики химических реакций или поведения электрических цепей. Среди биологических задач я старался выбрать такие, в которых совсем простые математические методы позволяют значительно прояснить картину.

Все главы книги самостоятельны, и их можно читать в любой последовательности; друг за другом следует читать лишь гл. 2 и 3, а также гл. 4 и 5. Правда, некоторые математические идеи рассматриваются в разном контексте в нескольких главах. Одна из наиболее ценных особенностей применения математики заключается в том, что она позволяет выявить логическое и структурное сходство систем, на первый

взгляд совершенно различных. Так, например, любой специалист по управлению, ознакомившись с циклами колебаний численности рыси и зайца в Канаде или с чередованием подъемов и спадов в экономике, сразу же задает себе вопрос, в каком месте в цепи обратной связи имеется запаздывание.

Основная проблема, которую я должен был решить, — это проблема предполагаемого объема математических знаний читателя. Я считал, что, приступая к чтению книги, читатель знает только элементарную математику, в частности умеет решать квадратные уравнения, строить графики элементарных функций и может продифференцировать и проинтегрировать такие функции, как, например,  $3x^2$  или  $4x - 5x^5$ . Весь выходящий за рамки элементарной математики аппарат, требующийся при чтении книги, излагается в кратких приложениях. В этих приложениях в очень сжатой форме охвачен широкий круг вопросов (тригонометрические, экспоненциальная и логарифмическая функции, комплексные числа, линейные рекуррентные и дифференциальные уравнения). Гораздо более подробное и строгое изложение всех этих вопросов можно найти в учебниках математики. В мои намерения не входило давать строгие доказательства теорем, приводимых в приложениях. Вполне достаточно, если читатель поймет смысл этих теорем и поверит в их правильность. Я рекомендую читателю, впервые знакомящемуся с понятием комплексного числа или с представлением функции  $\sin \theta$  в виде бесконечного ряда, пользоваться этими понятиями, не слишком беспокоясь об их строгом обосновании. Исторически этими понятиями начали пользоваться задолго до того, как появились строгие определения и доказательства. Как только вы убедитесь в полезности равенства

$$e^{i\theta} = \cos \theta + i \sin \theta,$$

вам уже нетрудно будет убедить себя в его истинности.

Кое-где в этой книге я пользуюсь численными методами решения уравнений. Я убежден, что с самого начала полезно привыкнуть решать уравнения

численно. Следует также иметь в виду, что многие уравнения, которые аналитически не решаются, легко решить численно. Помню, первая проблема, с которой я столкнулся, начиная работать инженером, требовала вычисления интеграла  $\int x \operatorname{tg} x dx$ . Я потратил целый день, пытаясь найти аналитическое решение, прежде чем догадался построить на миллиметровке график и посчитать соответствующую площадь. Дополнительное соображение в пользу численных методов решения состоит в том, что с появлением электронно-вычислительных устройств эти методы перестали быть трудоемкими. Конечно, аналитическое решение все же предпочтительнее. Однако численное решение сложной задачи может быть предпочтительнее аналитического решения чрезмерно упрощенного варианта той же задачи.

И наконец, после каждой главы дано по несколько примеров. Биологи не всегда отдают себе отчет в том, что при изучении математики упражнения почти так же необходимы, как и при обучении игре на рояле. На мой взгляд, решать эти примеры довольно трудно. Однако я уверен, что время, потраченное на их решение, не будет потеряно зря, в частности потому, что некоторые из примеров представляют как биологический, так и математический интерес.

## Глава 1

### О РАЗМЕРАХ

В этой главе освещаются три круга вопросов: во-первых, мы рассмотрим связь между размерами животного, с одной стороны, и его формой и особенностями его поведения — с другой; во-вторых, применение законов механики к движению животных и, в-третьих, представление о том, что строение животного оптимизирует некоторые определенные функции.

#### А. ПОНЯТИЕ РАЗМЕРНОСТИ

Прежде всего рассмотрим проблему масштаба. На фиг. 1 показано, что если у одного куба ребро втрое больше, чем у другого, то площадь поверхности первого куба в 9, а объем — в 27 раз больше, чем второго. Обобщая, можно сказать, что:

1) если длины ребер двух кубов относятся как  $1 : L$ , то площади их поверхностей относятся как  $1 : L^2$ , а объемы — как  $1 : L^3$ ;

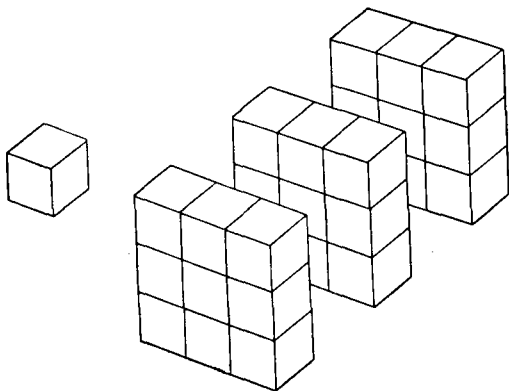
2) если два тела геометрически подобны и если расстояние между двумя точками на поверхности одного из них относится к расстоянию между соответствующими точками на поверхности другого как  $1 : L$ , то площади соответствующих поверхностей относятся как  $1 : L^2$ , а объемы — как  $1 : L^3$ .

В дальнейшем мы рассмотрим ряд геометрически подобных животных, различающихся только по величине, и обсудим характерные различия в выполнении ими различных функций. Если форма тела животных одинакова, а различны только их размеры и если форма одного из них известна, то любое другое животное можно охарактеризовать одним линейным

размером  $L$ , например общей высотой или длиной какой-нибудь определенной кости.

Наиболее хорошо известна зависимость между размером животного и способностью скелета выдерживать его вес. Мы рассуждаем следующим образом:

1. Способность кости выдерживать нагрузку на сжатие или на растяжение пропорциональна площади ее поперечного сечения, т. е.  $L^2$ . Например, если одно



Фиг. 1. Соотношение между линейными размерами и объемом.

животное втрое выше другого, то его конечности способны выдерживать в 9 раз больший вес.

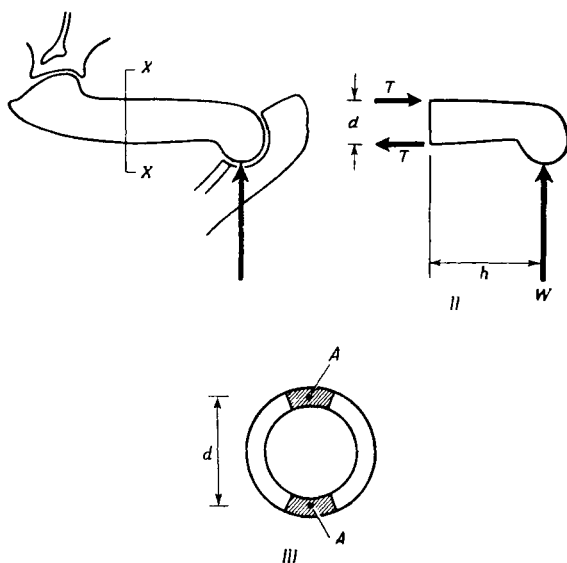
2. Вес тела, распределяющийся на конечности, пропорционален объему, т. е.  $L^3$ . Например, если одно животное втрое выше другого, то оно тяжелее его в 27 раз.

3. Следовательно, неограниченный рост наземного животного при неизменной форме приводит к тому, что скелет оказывается не в состоянии выдержать вес тела.

В сущности животные разных размеров не являются геометрически подобными; более крупные животные обладают сравнительно более прочными костями, а очень крупные животные всегда держат ноги прямо, не сгибая их и не подвергая нагрузке на изгиб.



В связи с последним замечанием возникает такой вопрос: если кости легче ломаются при нагрузке на изгиб, чем при такой же нагрузке на сжатие (а это так и есть в действительности), то имеют ли какое-нибудь значение предыдущие соображения, относящиеся лишь к нагрузкам на сжатие?



Фиг. 2. Напряжение на изгиб в плечевой кости млекопитающего.

На фиг. 2, I изображена плечевая кость млекопитающего, когда оно стоит. Сломается ли она в сечении XX? Это зависит от величины сил, действующих в этом сечении кости. Эти силы изображены на фиг. 2, II. Так как моменты сил должны быть равны, то

$$Wh = Td,$$

или

$$T = Wh/d.$$

Из соображений размерности следует, что  $W \sim L^3$ ,  $h \sim L$  и  $d \sim L$  (значок  $\sim$  обозначает пропорцио-

нальность). Следовательно,  $T \sim L^3 \cdot L/L$ , или  $T \sim L^3$ . Итак, вдоль кости с площадью сечения  $A$  действует сила  $T$  (см. фиг. 2, III, на которой в увеличенном масштабе изображено сечение XX).

Иными словами, на участок кости с площадью сечения  $A \sim L^2$  действует сила  $T \sim L^3$ . Таким образом, нагрузка на изгиб, так же как и нагрузка на сжатие, растет с увеличением размеров животного быстрее, чем прочность костей.

## Б. МОЩНОСТЬ

Менее изучена зависимость мощности, развиваемой животным, от его размера (мощность — это работа, проделываемая за единицу времени; размерность мощности: сила  $\times$  расстояние/время). В действительности мощность пропорциональна  $L^2$ , а не  $L^3$ , как можно было бы ожидать; это объясняется тремя причинами.

### 1. Скорость теплоотдачи

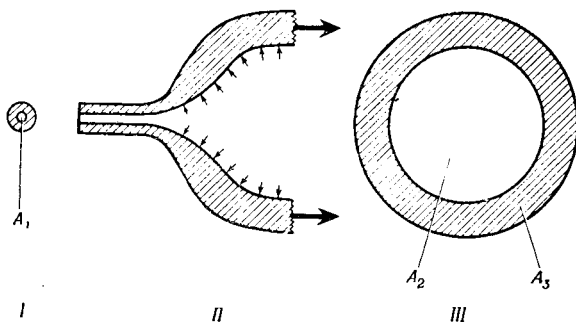
Мышцы превращают химическую энергию в механическую с коэффициентом полезного действия, равным примерно 25%; иными словами, из каждых 100 единиц потребляемой химической энергии 25 превращаются в механическую работу (приложенная сила  $\times$  пройденное расстояние), а остальные 75 — в тепло. Это тепло отдается в окружающую среду через поверхность тела, и, следовательно, при заданной разности температур между внешней средой и поверхностью тела скорость теплоотдачи пропорциональна  $L^2$ . Таким образом, если бы развиваемая животным мощность увеличивалась пропорционально  $L^3$ , то крупные животные должны были бы перегреваться.

Однако не это главное. Отдача тепла происходит главным образом в результате испарения воды с поверхности кожи и из легких. Если бы единственным фактором, ограничивающим увеличение мощности, была теплоотдача, то у крупных животных в процессе эволюции происходило бы относительное увеличение испаряющих поверхностей.

## 2. Скорость снабжения кислородом

Скорость снабжения ткани кислородом зависит от объема крови, омывающей ткань, а этот объем в свою очередь зависит от скорости кровотока. А как эта скорость зависит от размера?

На фиг. 3 схематически изображено сердце. Максимальная сила  $F$ , которая при сокращении сердечной мышцы действует на единицу площади сечения,



Фиг. 3. Схема сердца.

*I.* Поперечный разрез аорты. *II.* Продольный разрез части желудочка (аорта слева). *III.* Поперечный разрез желудочка. Поверхности разреза показаны штриховкой.

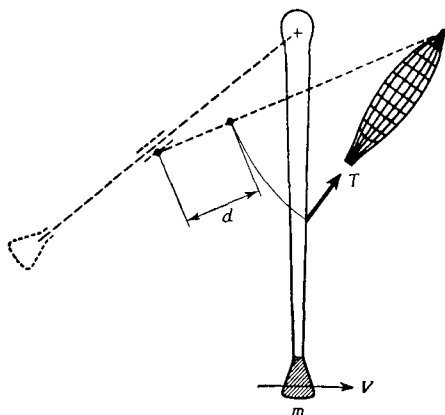
не зависит от размера животного. Если давление крови в сердце равно  $P$  (и  $F$  и  $P$  имеют размерность сила/площадь), то  $PA_2 = FA_3$ , где  $A_2$  и  $A_3$  — площади сечений, изображенных на фиг. 3. Так как  $F$  не зависит от размера, то не зависит от размера и  $P$ . Следовательно, скорость кровотока  $V$  в аорте не зависит от размера, поскольку она зависит лишь от  $P$ . (Для нас не имеет значения точный вид зависимости  $V$  от  $P$ ; важно лишь, что определенное давление в сердце вызывает определенную скорость кровотока в аорте; см. пример 2.)

Объем крови, проходящей за единицу времени через сердце, пропорционален площади  $A_1$  и, следовательно, пропорционален  $L^2$ . Это также ограничивает мощность, развиваемую животным.

Поскольку объем сердца пропорционален  $L^3$ , частота пульса должна быть пропорциональна  $L^2/L^3 = L^{-1}$ ; наблюдения подтверждают это предсказание.

### 3. Ограничения, обусловленные нагрузкой на кости и мышцы

Большая часть работы, совершаемой мышцами при беге, затрачивается на преодоление инерции конечностей. Так, когда конечность находится в край-



Фиг. 4. Схема конечности.

нем переднем положении, она неподвижна относительно туловища и ее кинетическая энергия равна нулю. Затем она начинает ускоренно двигаться назад, пока ее нижняя точка («ступня») не достигнет скорости  $V$  относительно туловища; туловище в этот момент движется вперед со скоростью  $V$  относительно ступни и относительно земли. Для того чтобы это произошло, мышца должна совершить работу, равную кинетической энергии конечности. Таким образом (фиг. 4),

$$Td = \frac{1}{2} mV^2. \quad (1.1)$$

(Для простоты мы предполагаем, что вся масса конечности сосредоточена в ступне; это не влияет на справедливость рассуждений.)

Поскольку  $T$  ограничено прочностью на разрыв мышцы и сухожилия, то  $T \sim L^2$ . Кроме того, ясно, что  $d \sim L$ , а  $m \sim L^3$ . Подставляя эти величины в (1.1), получаем

$$L^3 \sim L^3 V^2,$$

т. е.  $V$  не зависит от размера.

Если  $t$  — время, необходимое для сокращения мышцы, то

$$t \sim L/V \sim L.$$

Следовательно, мощность, развиваемая мышцей, равна  $Td/t \sim L^2$ .

Значительная часть кинетической энергии превращается в тепло в мышце-антагонисте в течение второй половины шага. Это цена, которую приходится платить животным за то, что у них нет колес; именно поэтому езда на велосипеде имеет преимущества перед хождением пешком.

## В. БЕГ, ПРЫЖКИ, НЫРЯНИЕ, ПОЛЕТ

Итак, мы привели три довода, позволяющие заключить, что мощность, развиваемая животным, пропорциональна  $L^2$ ; скорость теплоотдачи, скорость снабжения тканей кислородом и скорость, с которой можно совершать работу, преодолевая инерцию, — все эти три величины пропорциональны  $L^2$ . Рассмотрим теперь, к чему приводит этот вывод в отношении различных типов движения.

### 1. Бег по ровному месту

При беге по ровному месту энергия расходуется на преодоление сопротивления воздуха и на ускорение конечностей. У животных, передвигающихся прыжками, некоторая энергия затрачивается также на подъем центра тяжести; этот случай будет рассмотрен ниже.

При движении тела в воздухе сила, противодействующая движению, или лобовое сопротивление, пропорциональна площади поверхности тела и квадрату скорости, т. е. лобовое сопротивление  $\sim L^2V^2$ . Следовательно, мощность, затрачиваемая на преодоление сопротивления воздуха, пропорциональна  $L^2V^2 \cdot V = L^2V^3$ . Поскольку мощность, развиваемая животным, также пропорциональна  $L^2$ , то следует ожидать, что максимальная скорость перемещения у крупных и мелких животных одинакова. Тот же вывод следует из рассмотрения мощностей, необходимых для ускорения конечностей. Выше было показано, что мощность, затрачиваемая мышцами на преодоление инерции конечностей при движении с постоянной скоростью, пропорциональна  $L^2$ .

Этот вывод подтверждается для животных не мельче зайца и не крупнее лошади: скорость передвижения мало зависит от размеров. Для более крупных и более мелких животных в игру вступают новые факторы.

## 2. Бег в гору

Если у животного, взбегающего на гору, вертикальная составляющая скорости равна  $v$ , то мощность, затрачиваемая на преодоление земного притяжения, пропорциональна  $L^3v$ . Поскольку развиваемая животными мощность пропорциональна  $L^2$ , то для максимальной скорости можно записать:  $L^2 \sim L^3v$ , или  $v \sim L^{-1}$ . Другими словами, при подъеме на крутую гору скорость обратно пропорциональна размеру животного. Этот вывод также подтверждается наблюдениями: собака легко взбегает на холм, а лошадь при этом переходит на шаг.

## 3. Прыжки

На фиг. 5 показаны три последовательные стадии прыжка. Работа, производимая мышцами, равна  $Td$ , т. е. произведению силы давления на землю на расстояние, на котором действует эта сила. Если масса

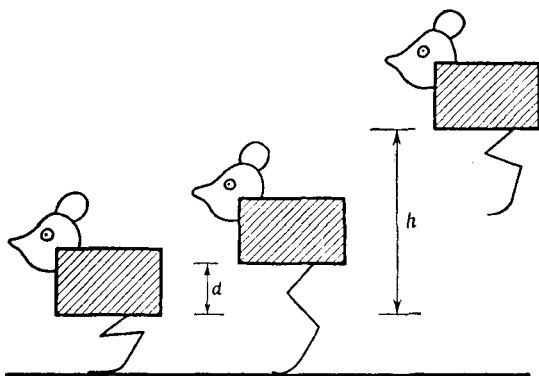
животного равна  $m$ , то

$$mgh = Td.$$

$T$  лимитируется механической прочностью конечности, т. е.  $T \sim L^2$  и, следовательно, высота прыжка

$$h = \frac{Td}{mg} \sim \frac{L^2 \cdot L}{L^3}.$$

Итак,  $h$  не зависит от размера. И в самом деле, маленький тушканчик может прыгнуть примерно так же высоко, как и крупный кенгуру.



Фиг. 5. Схематическое изображение прыгающего млекопитающего. Средняя схема соответствует моменту, когда животное только что коснулось ногами земли.

#### 4. Ныряние

Ныряющее млекопитающее должно унести с собой под воду весь необходимый ему запас кислорода либо в легких, либо, как у специализированных ныряющих млекопитающих, в крови, где он находится в химическом соединении с гемоглобином или миоглобином. В любом случае количество запасаемого кислорода пропорционально  $L^3$ . Скорость потребления кислорода пропорциональна  $L^2$ . Следовательно, время,

которое животное способно провести под водой, пропорционально  $L$ . Возможно, в этом состоит одна из причин того, что киты имеют такие большие размеры.

### 5. Полет

Для того чтобы определить зависимость мощности, потребляемой в полете, от размеров, нужно знать аэродинамику в объеме, выходящем за рамки этой книги. Однако мощность, потребляемую при свободном (парящем) полете, определить нетрудно. При парении птица создает направленный вниз поток воздуха, и количество движения этого потока, приходящееся на единицу времени, равно подъемной силе, т. е. весу птицы.

Пусть площадь сечения потока равна  $A$ , а его скорость —  $v$ . Масса воздуха, отбрасываемого вниз в единицу времени, равна  $\rho Av$ , где  $\rho$  — плотность воздуха. Если  $m$  — масса птицы, то, приравнивая вес птицы к количеству движения потока воздуха в единицу времени, получаем

$$mg = \rho Av^2. \quad (1.2)$$

Подставляя  $m \sim L^3$  и  $A \sim L^2$  (последнее справедливо для птиц, но неверно для мелких насекомых, вследствие малых размеров которых важно учитывать вязкость воздуха) в (1.2), получаем

$$v \sim L^{\frac{1}{2}}.$$

Мощность  $P$  обычно расходуется в основном на создание потока воздуха и равна кинетической энергии потока, отнесенной к единице времени. Таким образом,

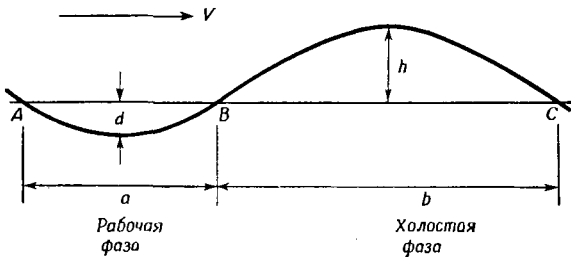
$$P \sim \frac{1}{2} \rho Av \cdot v^2 \sim L^{3.5}. \quad (1.3)$$

Вывод о том, что мощность, затрачиваемая при парящем полете, пропорциональна линейным размерам в степени 3,5, справедлив и для горизонтального полета. Так как развиваемая мощность  $\sim L^2$ , то существует верхний предел размеров для летающих животных: их вес не может превышать примерно 14 кг.



## Г. ОПТИМАЛЬНЫЙ АЛЛЮР

В этом разделе мы затронем другую проблему. При быстром передвижении млекопитающего в течение какого-то времени все четыре его конечности находятся в воздухе, а в остальное время одна или несколько конечностей касаются земли. Соответствующие отрезки времени можно назвать «холостой» и



Фиг. 6. Перемещение центра тяжести животного при галопе.

«рабочей» фазами аллюра. Мы обсудим возможную зависимость продолжительности холостой и рабочей фаз аллюра от скорости и размера животного.

На фиг. 6 изображено перемещение центра тяжести животного при галопе. В течение холостой фазы (BC) ускорение центра тяжести направлено вниз, а в течение рабочей фазы (AB) — соответственно вверх. Из фиг. 6 следует, что

$$d \approx h \cdot \frac{a}{b}. \quad (1.4)$$

Это уравнение было бы точным, если бы в течение рабочей фазы перемещение центра тяжести происходило равномерно ускоренно.

Чем продолжительнее холостая фаза, тем большую работу должно затратить животное на подъем центра тяжести, но тем реже требуется затрачивать энергию на ускорение конечностей. Следовательно, оптимальный аллюр должен быть компромиссным. Какой аллюр требует наименьшей затраты энергии при движении животного данного размера с данной

скоростью? Поскольку нами учитываются не все факторы, влияющие на выбор оптимального аллюра, полученный ответ неизбежно будет приближительным.

Пусть энергия, затрачиваемая на один «шаг», равна  $\bar{W} = W_f + W_s$ , где  $W_f$  — работа по подъему центра тяжести, а  $W_s$  — работа по ускорению конечностей. Тогда

$$W_f = (h + d) mg, \quad (1.5)$$

где  $m$  — масса животного.

Если  $V$  — скорость передвижения, то время  $t$  от начала холостой фазы  $B$  до достижения максимального подъема центра тяжести равно  $b/2V$ , и, следовательно,

$$h = \frac{1}{2} gt^2 = gb^2/8V^2.$$

Подставляя  $h$  и  $d$  в (1.5), получим

$$W_f = \frac{(a + b) bmg^2}{8V^2}. \quad (1.6)$$

Работу, затрачиваемую на ускорение конечностей в течение периода  $AB$ , можно определить, исходя из того, что, пока конечности касаются земли, они движутся со скоростью  $V$  относительно туловища. Если заменить массу всей конечности эквивалентной массой ступни  $m'$ , то  $W_s = \frac{1}{2} m'V^2$ . Здесь следовало бы учесть работу по возвращению конечности в начальное положение. В принципе это возможно, однако при этом возникнут довольно сложные алгебраические выкладки, и поэтому для простоты мы этой работой пренебрежем.

Итак,

$$\bar{W} = \frac{(a + b) bmg^2}{8V^2} + \frac{1}{2} m'V^2. \quad (1.7)$$

Время полного шага равно  $(a + b)/V$ , и, следовательно, работа  $\bar{P}$  за единицу времени равна

$$\bar{P} = \frac{\bar{W}V}{a + b} = \frac{bmg^2}{8V} + \frac{m'V^3}{2(a + b)}. \quad (1.8)$$

Мы можем теперь написать  $b = ja$ , где  $j$  можно считать мерой «прыгучести» аллюра. При каком значении  $j$  мощность минимальна?

Уравнение (1.8) можно записать в форме

$$\bar{P} = Aj \frac{L^4}{V} + B \frac{V^3 L^2}{(1+j)}, \quad (1.9)$$

где  $V$  — скорость передвижения,  $L$  — соответствующие линейные размеры животного, а  $A$  и  $B$  — постоянные. Дифференцируя по  $j$ , получаем

$$\frac{d\bar{P}}{dj} = A \frac{L^4}{V} - B \frac{V^3 L^2}{(1+j)^2} = 0 \text{ при минимальном } \bar{P}.$$

Отсюда

$$(1+j)^2 = \frac{B}{A} \frac{V^4}{L^2},$$

или

$$1+j \sim V^2/L. \quad (1.10)$$

Из (1.10) следует, что  $j$  растет с возрастанием  $V$  (сравните шаг, рысь, галоп) и убывает с возрастанием  $L$ . В действительности  $j$  оказывается примерно равным нулю для максимальной скорости слона, 0,3 для лошади и 1 для борзой. Однако зависимость  $j$  от  $L$  в действительности не столь существенна, как это следует из формулы (1.10), вероятно потому, что минимизация развиваемой мощности не единственный критерий, определяющий выбор аллюра.

## ПРИМЕРЫ

1. Скорость диффузии вещества через данную поверхность пропорциональна площади этой поверхности и градиенту концентрации. Какова ожидаемая зависимость максимальной механической мощности от размера у животных, не имеющих системы кровообращения?

2. Установлено, что скорость кровотока в аорте растет с увеличением разности давлений между сердцем и артериями. Исходя из этого, определите характер зависимости кинетической энергии артериальной крови от работы, производимой в единицу времени сердечной мышцей.

3. Животным пустыни приходится преодолевать большие расстояния между источниками воды. Как зависит максимальное

расстояние, которое способно преодолеть животное, от его размера?

4. Пусть сила тяжести на некой гипотетической планете составляет  $\frac{2}{3}$  земной, а атмосферное давление в 2 раза меньше, чем на Земле, однако парциальное давление кислорода то же, что и на Земле. Каков будет максимальный вес летающих животных на этой планете, если на Земле он составляет 14 кг? Каково будет в этих условиях отношение холостой фазы к рабочей ( $j$ ) у борзой при передвижении с максимально достигнутой на Земле скоростью, если предположить, что аллюр изменяется так, что затрачиваемая мощность по-прежнему минимизируется?

5. Какие факторы ограничивают размер животных, плавающих с помощью бегания ресничек? (*Наводящий вопрос*: как вы думаете, почему у личинок беспозвоночных реснички часто покрывают не всю поверхность тела, а располагаются узкими полосками?)

## Глава 2

# РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ: НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИЕСЯ ПОКОЛЕНИЯ

### А. ВВЕДЕНИЕ

Часто случается, что численность животных данного вида в данной местности либо остается примерно постоянной из года в год, либо колеблется с довольно четкой периодичностью около некоторого промежуточного значения. В этой и в следующей главе рассмотрены некоторые из возможных факторов, регулирующих численность животных и вызывающих ее колебания.

При любой попытке сформулировать эту проблему математически многие существенные факторы неизбежно остаются вне сферы нашего внимания. И тем не менее такие попытки плодотворны по двум причинам: во-первых, они намечают наиболее прямой путь к пониманию того, как влияют на поведение популяции взаимоотношения типа хищник — жертва, паразит — хозяин, территориальность, продолжительность периода до достижения зрелости и т. п.; во-вторых, они указывают, что именно следует измерять для того, чтобы можно было понять поведение какого-либо конкретного вида.

### Б. ПОСТОЯННАЯ СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Представим себе животных, размножающихся один раз в год, например летом, и погибающих до наступления следующего сезона размножения.

Пусть  $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$  — численности взрослых самок в начале сезона размножения 1-го, 2-го, 3-го, ...,  $n$ -го года.

Пусть из потомства каждой самки в среднем  $R$  самок доживает до сезона размножения следующего года.

Тогда

$$X_{n+1} = RX_n. \quad (2.1)$$

Это — «рекуррентное соотношение», с помощью которого, зная численность популяции в данный момент, мы можем определить ее численность в будущем году.

Это соотношение можно записать и по-другому, так, чтобы оно описывало *изменение* численности популяции за год, т. е.

$$\Delta X_n = X_{n+1} - X_n,$$

и тогда, очевидно,

$$\Delta X_n = (R - 1) X_n. \quad (2.2)$$

Вообще говоря,  $R$  зависит от  $X$ ; например, если популяция велика, то ей для дальнейшего роста может не хватить пищи, и  $R$  будет мало. Но сначала мы рассмотрим случай, когда  $R$  постоянно. Итак, нам нужно решить уравнение

$$X_{n+1} = RX_n.$$

При этом под «решением» уравнения мы понимаем определение  $X$  как функции номера поколения  $n$  и «начальных условий», в данном случае —  $X_1$ , т. е. численности популяции в первом поколении. Процесс решения рекуррентного уравнения обычно состоит из «угадывания» результата и доказательства того, что ответ угадан правильно, и в этом отношении напоминает интегрирование<sup>1</sup>.

В нашем случае легко догадаться, что решение имеет вид

$$X_n = a\lambda^n,$$

где  $a$  и  $\lambda$  — неизвестные постоянные.

Подставляя это выражение в уравнение, получим

$$a\lambda^{n+1} = Ra\lambda^n, \quad \text{или} \quad \lambda = R.$$

---

<sup>1</sup> Это не лучший способ решения рекуррентных уравнений. Во всяком случае, этот метод не напоминает интегрирование. Правильнее было бы сказать, что «угадывается» не окончательный результат, а общий характер решения. — *Прим. ред.*

Откуда

$$X_n = aR^n.$$

Определим  $a$  из начальных условий:

$$X_1 = aR, \text{ или } a = X_1/R.$$

Таким образом, решение найдено:

$$X_n = \frac{X_1}{R} \cdot R^n, \text{ или } X_n = X_1 R^{n-1}. \quad (2.3)$$

Итак, зная исходную численность популяции, скорость размножения  $R$  и число поколений, мы можем определить численность популяции в данном поколении. Так, например, если  $n=4$ ,  $X_1=1$  и  $R=2$ , то

$$X = 1 \cdot 2^3 = 8.$$

При желании тот же результат можно получить арифметически, посредством итераций, исходя из (2.2):

$n$	1	2	3	4
$X$	1	2	4	8
$\Delta X$		1	2	4

Если уравнение, как в нашем случае, может быть решено алгебраически, то прибегать к итерациям нет необходимости; однако этот метод понадобится нам в дальнейшем.

Возвращаясь к (2.3), заметим, что при  $R > 1$  численность популяции неограниченно возрастает, а при  $R < 1$  убывает, стремясь к нулю.

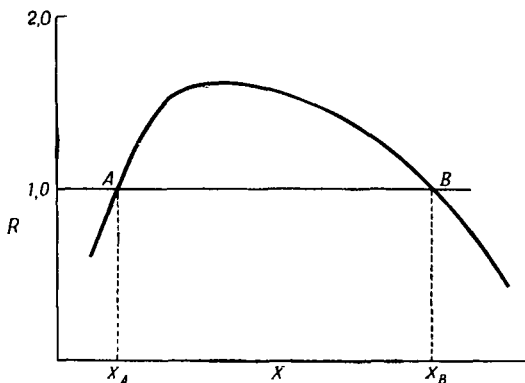
#### В. РАЗМНОЖЕНИЕ, ЗАВИСЯЩЕЕ ОТ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Вообще говоря, скорость размножения  $R$  зависит от численности популяции  $X$ . Возможный характер этой зависимости изображен на фиг. 7.

Если популяция жизнеспособна, то должна существовать некоторая область значений  $X$ , для которых  $R > 1$ . Вообще говоря,  $R$  становится меньше единицы, когда  $X$  очень велико. У некоторых видов  $R$  может становиться меньше единицы и при очень малых  $X$ ,

вероятно из-за того, что самки не находят себе партнеров. Эта ситуация изображена на фиг. 7.

При  $R = 1$  (т. е. в точках  $A$  и  $B$ ) популяция будет воспроизводить самое себя с постоянными численностями  $X_A$  и  $X_B$ ; точки  $A$  и  $B$  — это положения *равновесия*. Легко видеть, что  $B$  — это точка *устойчивого равновесия*, поскольку при  $X$ , больших  $X_B$ , значения  $R < 1$  и популяция уменьшается, а при  $X$ , меньших  $X_B$ ,



Фиг. 7. Зависимость скорости размножения  $R$  от плотности  $X$ .

значения  $R > 1$  и популяция увеличивается. Точно так же можно показать, что  $A$  — положение *неустойчивого равновесия*. Если  $X$  падает ниже  $X_A$ , то популяция обречена на вымирание.

Хотелось бы знать точнее характер поведения популяции в окрестности устойчивого равновесия  $X_B$ , например знать, происходят ли колебания около положения  $X_B$ , и если да, то уменьшается ли амплитуда этих колебаний со временем. Получить ответы на эти вопросы не очень трудно; мы воспользуемся приемом, который обычно применяется при исследовании малых отклонений от состояния равновесия в любых системах — химических, биологических или экономических.

Рассмотрим кривую, изображенную на фиг. 8. Прежде всего запишем  $X = X_B + x$ , т. е. будем рассматривать не абсолютную численность популяции ( $X$ ), а



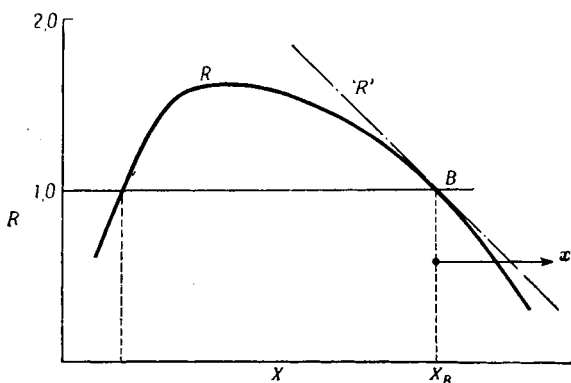
лишь отклонение численности от равновесной ( $x$ ). Заметим, что  $x$  может быть как положительным, так и отрицательным, тогда как  $X$  всегда положительно.

Заменим затем график  $R(X)$  прямой линией, касательной к  $R(X)$  в точке равновесия  $X_B$ .

Если  $x=0$ , то  $R=1$ ; поэтому эта прямая описывается уравнением

$$R = 1 - bx,$$

где  $b$  — тангенс угла наклона.



Фиг. 8. Линейное приближение.

Для малых отклонений от равновесного значения  $X_B$  истинная зависимость значения  $R$  от плотности может быть заменена прямой линией  $R'$ .

Уравнение (2.1) принимает при этом вид

$$X_{n+1} = (1 - bx_n) X_n.$$

Отсюда

$$X_B + x_{n+1} = (1 - bx_n)(X_B + x_n) = X_B + x_n - bX_B x_n - bx_n^2.$$

При малых отклонениях от состояния равновесия  $x_n^2$  пренебрежимо мало по сравнению с  $x_n$  и, следовательно,

$$x_{n+1} = x_n - bX_B x_n.$$

Обозначая постоянную  $bX_B$  буквой  $K$ , получаем

$$x_{n+1} = (1 - K) x_n, \quad (2.4)$$

или

$$\Delta x_n = -Kx_n.$$

Рассмотрение уравнения (2.4) показывает, что: если  $K$  отрицательно (т. е.  $R$  возрастает с увеличением  $X$ ), то отклонение от равновесия неограниченно увеличивается, т. е. равновесие неустойчиво;

если  $0 < K < 1$ , то популяция монотонно приближается к состоянию равновесия (колебаний около состояния равновесия не происходит); в технике такие системы называют «демпфированными»;

если  $1 < K < 2$ , то около состояния равновесия происходят колебания с убывающей амплитудой (т. е. «затухающие» колебания);

если  $K > 2$ , то около состояния равновесия происходят колебания с возрастающей амплитудой (т. е. «расходящиеся» колебания). Практически это означает, что амплитуда малых колебаний увеличивается. Справедливо это именно для малых отклонений от состояния равновесия. С ростом амплитуды в игру вступают новые факторы, так что неограниченного увеличения амплитуды может и не происходить.

Все эти утверждения относительно поведения уравнения (2.4) при различных  $K$  легко проверить, непосредственно подставляя разные  $K$  в уравнение и производя соответствующие вычисления. Так, например, при  $K = 1,5$

$n$	1	2	3	4
$x$	1	-0,5	0,25	-0,125
$\Delta x$	-1,5	+0,75	-0,375	и т. д.

С другой стороны, из (2.1) и (2.3) видно, что решением уравнения (2.4) будет

$$x_n = x_1 (1 - K)^{n-1}.$$

Анализ этого решения снова приводит нас к тем же самым выводам.

Из всего этого следует, что слишком «жесткая» регуляция (большое  $K$ ) может приводить к колебаниям.

## Г. РЕГУЛЯЦИЯ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ

Скорость размножения  $R$  может зависеть не только от плотности популяции в данный момент, но и от ее плотности в прошлом. Например, скорость размножения травоядных видов зависит от урожая растительной массы, а этот урожай в свою очередь — от того, сколько травы было съедено травоядными в предыдущем году.

Для того чтобы представить себе возможные следствия такого запаздывающего влияния плотности популяции на скорость размножения, рассмотрим крайне упрощенный пример. Предположим, что  $R$  зависит лишь от прошлогодней плотности популяции и не зависит ни от плотности популяции в другие предшествующие годы, ни от ее плотности в данный момент. Утверждение « $R$  зависит лишь от прошлогодней плотности популяции» можно записать формулой  $R = f(X_{n-1})$  ( $R$  является функцией  $X_{n-1}$ ). При этом имеется в виду, что, располагая соответствующими данными, мы могли бы построить график зависимости  $R$  от  $X_{n-1}$ , подобно тому как на рис. 7 построен график зависимости  $R$  от  $X$ .

Таким образом,

$$X_{n+1} = RX_n,$$

где

$$R = f(X_{n-1}),$$

или

$$X_{n+2} = X_{n+1}f(X_n). \quad (2.5)$$

Зная вид функции  $f(X)$ , уравнение (2.5) легко решить с помощью итерации. Общего аналитического способа решения таких уравнений не существует. Но, как и в случае, рассмотренном в предыдущем разделе, мы можем исследовать малые отклонения от равновесной плотности  $X_E$ .

Итак, запишем  $X_n = X_E + x_n$ , причем  $f(X_n) = 1$ , когда  $x_n = 0$ . Если для малых отклонений от  $X_E$  график зависимости  $R(X_n)$  представляет собой прямую линию, то это же самое справедливо и для графика зависимости  $R(x_n)$  и, следовательно,  $f(X_n) \approx 1 - bx_n$ ,

и, таким образом, для малых отклонений

$$X_E + x_{n+2} = (X_E + x_{n+1})(1 - bx_n);$$

пренебрегая членом  $x_n \cdot x_{n+1}$  и введя обозначение  $bX_E = k$ , получим

$$x_{n+2} - x_{n+1} + kx_n = 0. \quad (2.6)$$

Заменив  $n$  на  $n - 1$ , перепишем уравнение (2.6) в виде

$$x_{n+1} = x_n - kx_{n-1}$$

и сравним его с уравнением (2.4), которое можно переписать так:

$$x_{n+1} = x_n - Kx_n.$$

Различие между ними заключается в том, что в (2.6) «регулирующий» член  $kx_{n-1}$  «запаздывает» на одно поколение.

Прежде чем искать алгебраическое решение уравнения (2.6), можно получить некоторые представления о его поведении с помощью численных итераций, полагая  $k = 1,5$ ; напомним, что решением (2.4) при  $K = 1,5$  являются затухающие колебания.

Для того чтобы итерировать, мы должны задать начальные условия для двух последовательных значений  $x$ ; пусть  $x_1 = x_2 = 1$ . Тогда

Поколение	1	2	3	4	5	
$x$	1	1	-0,5	-2,0	-1,25	
$\Delta x = -kx_{n-1}$			-1,5	-1,5	+0,75	+3

*Продолжение*

Поколение	6	7	8	9
$x$	+1,75	+3,62	+0,99	-4,43
$\Delta x = -kx_{n-1}$		+1,87	-2,63	-5,42

— колебания явно расходящиеся. Затухающие колебания часто переходят в расходящиеся вследствие запаздывания в цепи обратной связи.

Значения  $k$ , при которых колебания затухают или расходятся, можно отыскать арифметически, действуя методом проб и ошибок. Однако легче найти аналитическое решение (2.6). Решение таких уравнений обсу-

ждается в приложении 4. По аналогии с (2.2) предположим, что решение имеет вид  $x_n = A\lambda^n$ . Тогда

$$A\lambda^{n+2} - A\lambda^{n+1} + kA\lambda^n = 0.$$

Отсюда

$$\lambda^2 - \lambda + k = 0;$$

последнее уравнение имеет два корня

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{1-4k}}{2}; \quad \lambda_2 = \frac{1}{2} - \frac{\sqrt{1-4k}}{2}.$$

И, следовательно, общее решение уравнения (2.6) имеет вид

$$x_n = A \left[ \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{1-4k}}{2} \right]^n + B \left[ \frac{1}{2} - \frac{\sqrt{1-4k}}{2} \right]^n, \quad (2.7)$$

где  $A$  и  $B$  — постоянные, определяемые из начальных условий.

Ясно, что если хотя бы один из корней  $\lambda$  больше единицы, то равновесие неустойчиво. Но это имеет место лишь при отрицательном  $k$ , т. е. когда плодовитость растет с ростом популяции.

Если  $0 < k < 1/4$ , то оба корня  $\lambda$  лежат между 0 и 1, равновесие устойчиво и колебаний нет.

Если  $k > 1/4$ , то  $\sqrt{1-4k}$  мнимое число. В приложении 4 показано, что в этом случае (2.7) можно записать в виде

$$x_n = k^{\frac{1}{2}n} [\alpha \cos n\theta + \beta \sin n\theta], \quad (2.8)$$

где  $\theta = \arccos(1/2\sqrt{k})$ , а  $\alpha$  и  $\beta$  — постоянные. Функция (2.8) описывает колебания, причем амплитуда колебаний растет с ростом  $n$ , если  $k > 1$ .

Теперь можно сравнить поведение выражений (2.4) и (2.6) при различных значениях  $K$  и  $k$ .

	Запаздывания нет	Запаздывание на одно поколение
Неустойчивое равновесие	$K < 0$	$k < 0$
Устойчивое равновесие, колебаний нет	$0 < K < 1$	$0 < k < \frac{1}{4}$
Затухающие колебания	$1 < K < 2$	$\frac{1}{4} < k < 1$
Расходящиеся колебания	$K > 2$	$k > 1$

### Д. ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Вернемся к уравнению (2.1) и попытаемся определить зависимость  $R$  от  $X$  более конкретно. Предположим, что существует равновесная численность  $X_E$  и что чем больше разность между равновесной и действительной численностью популяции, тем быстрее растет популяция. Точнее, предположим, что

$$\frac{X_{n+1} - X_n}{X_n} \sim (X_E - X_n), \quad (2.9)$$

Левая часть этого выражения — изменение численности популяции за год, отнесенное к численности популяции в этом году; в действительности именно эта величина и представляет наибольший интерес. В правой части стоит разность между равновесной численностью и численностью популяции в данный момент. Предположив, что эти две величины пропорциональны друг другу, мы приходим к «логистическому» уравнению; обычно, правда, этот термин используется лишь применительно к динамике численности популяции с перекрывающимися поколениями, рассматриваемой в следующей главе.

Соотношение (2.9) можно записать в виде

$$X_{n+1} - X_n = c(X_E - X_n)X_n,$$

или

$$X_{n+1} = (cX_E + 1 - cX_n)X_n. \quad (2.10)$$

Таким образом, при малых  $X_n$  максимальная скорость размножения

$$R_{\max} = cX_E + 1.$$

Чтобы получить примерное представление о том, как ведет себя рассматриваемое уравнение, разберем простой случай, когда максимальная скорость размножения довольно мала, например  $R_{\max} = 4$ . Тогда  $cX_E = 3$ , и, положив, например, равновесную плотность

$X_E = 60$ , получаем  $c = 1/20$ . Зададим начальную численность популяции  $X_1 = 50$  и проведем итерации:

Поколения	1	2	3	4	
$X_n$	50	75	18,7	57,4	
$X_E - X_n$	10	-15	41,3	2,6	
$\Delta X$		25	-56,3	+38,7	+7,5
					<i>Продолжение</i>
Поколения	5	6	7	8	
$X_n$	64,9	49,0	76,0	15,2	
$X_E - X_n$	-4,9	11	-16		
$\Delta X$		-15,9	+27,0	-60,8	

$$\Delta X = \frac{1}{20} (X_E - X_n) X_n$$

В данном случае численность популяции флуктуирует нерегулярным образом около состояния равновесия  $X_E = 60$ . Это можно было предвидеть.

Хотя угадать вид решения уравнения (2.10) и нелегко, зато нетрудно исследовать его поведение около состояния равновесия. Положим, как и прежде,  $X_n = X_E + x_n$ . Тогда

$$\Delta x = c(X_E - X_n)X_n = -cX_n x_n = -cX_E x_n - cx_n^2,$$

а для малых отклонений от равновесия

$$\Delta x = -cX_E x_n.$$

Поскольку  $cX_E > 2$ , то, как было показано в разделе В, амплитуда колебаний численности около состояния равновесия возрастает. В действительности амплитуда не возрастает бесконечно, поскольку при больших  $x_n$  уже нельзя пренебрегать величиной  $x_n^2$ .

Если  $R_{\max} < 2$  и, следовательно,  $cX_E < 1$ , то популяция достигает состояния равновесия, не совершая при этом колебаний. Если  $2 < R_{\max} < 3$ , то колебания будут затухающими.

## Е. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ХИЩНИК — ЖЕРТВА

Теперь можно проанализировать взаимоотношения между двумя видами, один из которых является хищником, а другой — его жертвой (т. е. тем видом, которым питается данный хищник).

Пусть  $X_n$  и  $Y_n$  — это численности популяции жертвы и хищника соответственно. Предположим прежде всего, что в отсутствие хищника численность жертвы ограничивается каким-то другим фактором. Динамика популяции при этом описывается логистическим уравнением

$$\Delta X_n = cX_E X_n - cX_n^2,$$

где  $X_E$  — равновесная численность жертвы в отсутствие хищника.

Для описания системы хищник—жертва в это уравнение следует ввести еще один член, описывающий уничтожение жертвы хищником. Этот член может быть записан в разных случаях по-разному. Например, если имеется «убежище», где может укрыться некоторое ограниченное число особей жертвы, а особи, «не помещающиеся» в убежище, уничтожаются хищником, то все особи жертвы сверх определенного числа будут уничтожены. Напротив, можно представить себе, что численность хищника невелика и ограничивается не численностью данного вида жертвы, а каким-то другим фактором (например, численностью каких-то других видов жертв). Тогда каждый хищник может уничтожить некоторое определенное число особей жертвы независимо от ее численности. В этом случае соответствующий член имеет вид  $-CY_n$ , где  $C$  — постоянная.

Более интересен случай, когда численность хищника ограничивается численностью жертвы. При этом численность жертвы, уничтожаемой одним хищником, должна уменьшаться с уменьшением общей численности жертвы; в противном случае изменения численности жертвы не могли бы оказывать регулирующего влияния на численность хищника. (Приемлемой альтернативой служит ситуация, когда каждый хищник уничтожает некоторое постоянное число особей жертвы, но по мере сокращения популяции жертвы вынужден все больше времени проводить на охоте, тем самым уменьшая собственные шансы на оставление потомства.)

Проще всего предположить, что при этом число уничтожаемых хищником жертв пропорционально об-



щей численности популяции жертвы и, следовательно,

$$\Delta X_n = cX_E X_n - cX_n^2 - CX_n Y_n. \quad (2.11)$$

Это предположение может быть справедливо, если каждый хищник охотится на определенном участке, охотничьи участки разных хищников не перекрываются и плотность жертвы по всему ареалу постоянна.

Теперь нужно написать уравнение для  $Y_n$ . Естественно предположить, что численность потомства, произведенного каждой особью хищника, пропорциональна численности уничтоженных им жертв; иными словами, мы допускаем существование некоторого постоянного «коэффициента превращения» поглощенной пищи в потомство. Поскольку численность жертвы, уничтожаемой одним хищником, равна  $CX_n$ , то численность потомства одного хищника можно записать в виде

$$\text{Const} \cdot CX_n = KY_n,$$

где  $K$  — постоянная; отсюда

$$Y_{n+1} = KY_n Y_n. \quad (2.12)$$

Решение уравнений (2.11) и (2.12) легче интерпретировать в терминах максимальных скоростей размножения жертвы и хищника ( $R$  и  $r$  соответственно).

Итак, пусть  $R$  — это скорость размножения жертвы при малой численности самой жертвы и в отсутствие хищника. Мы знаем (см. стр. 38), что  $R = cX_E + 1$  и, следовательно,  $c = (R - 1)/X_E$ . Подставляя это значение в (2.11), получаем

$$\Delta X_n = (R - 1)X_n - (R - 1)X_n^2/X_E - CX_n Y_n,$$

или

$$X_{n+1} = RX_n - (R - 1)X_n^2/X_E - CX_n Y_n. \quad (2.13)$$

Предположим теперь, что в начальный момент хищник отсутствует и численность жертвы имеет равновесное значение  $X_E$ , а затем появляется некоторое количество хищников; пусть начальная скорость размножения хищника равна  $r$ . Тогда из (2.12)

$$r = Y_{n+1}/Y_n = KY_n,$$

и, таким образом, (2.12) принимает вид

$$Y_{n+1} = rX_n Y_n / X_E. \quad (2.14)$$

В качестве первого шага в исследовании уравнений (2.13) и (2.14) рассмотрим конкретный числовой пример. Пусть  $R = 1,5$ ; при такой скорости размножения популяция жертвы в отсутствие хищника достигает равновесной плотности  $X_E$ , не совершая колебаний около равновесного значения.

Пусть  $X_E = 100$ ; в данном случае выбор конкретного значения не существен — оно зависит от выбора единицы измерения территории ареала.

Предположим далее, что при  $X_n = X_E$  каждый хищник уничтожает 50 жертв; таким образом,  $CX_E = 50$ , а  $C = 0,5$ . Мы также будем полагать, что такого рациона достаточно для того, чтобы хищник ежегодно удваивал свою численность; другими словами,  $r = 2$ .

Тогда наши уравнения принимают вид

$$X_{n+1} = (1,5 - X_n/200 - Y_n/2) X_n,$$

$$Y_{n+1} = \frac{1}{50} X_n Y_n.$$

В состоянии равновесия, когда численности и хищника и жертвы постоянны,

$$\frac{1}{50} X_n = 1, \quad \text{или} \quad X_n = 50;$$

$$1,5 - \frac{X_n}{200} - \frac{Y_n}{2} = 1, \quad \text{или} \quad Y_n = 0,5.$$

Эти уравнения легко итерировуются. На фиг. 9 показан результат итераций при начальной плотности жертвы, совпадающей с равновесной,  $X_1 = 50$ , и сравнительно низкой начальной плотности хищника  $Y_1 = 0,2$ . В результате получаются колебания с большим периодом и мало меняющейся во времени амплитудой.

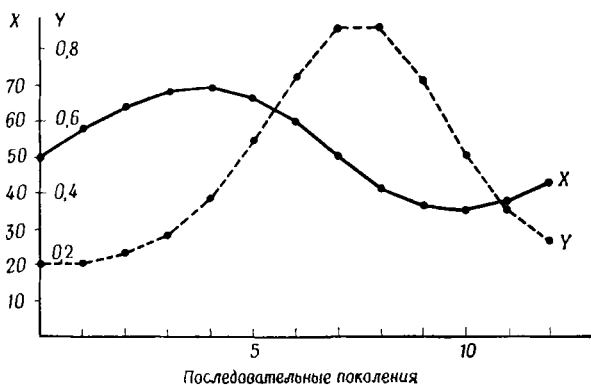
Уравнения (2.13) и (2.14) могут быть исследованы алгебраически. Эта процедура довольно сложна, и, прежде чем углубиться в детальное исследование, полезно выделить несколько последовательных этапов:

1. Находятся равновесные значения  $X$  и  $Y$ .

2. Составляются новые уравнения для малых отклонений от этих равновесных значений.

3. Из системы уравнений исключается одна из переменных, подобно тому как это делается при решении систем алгебраических уравнений.

4. В результате получается уравнение, подобное рассмотренному в приложении 4.



Фиг. 9. Колебания численности жертвы ( $X$ ) и хищника ( $Y$ ) в последовательных поколениях (воображаемый пример, рассмотренный в тексте).

Если обозначить равновесные значения  $X$  и  $Y$  через  $X_s$  и  $Y_s$  (мы не можем воспользоваться обозначениями  $X_E$  и  $Y_E$ , поскольку  $X_E$  уже использовано для обозначения равновесного значения  $X$  в отсутствие хищника), то

$$\text{из (2.14)} \quad Y_s = rX_s Y_s / X_E, \text{ или } X_s = X_E / r,$$

$$\text{из (2.13)} \quad 1 = R - \frac{(R-1)X_s}{rX_s} - CY_s,$$

или

$$Y_s = \frac{1}{C} \left( R - 1 - \frac{R-1}{r} \right).$$

Введем отклонения от этих равновесных значений, положив  $X_n = X_s + x_n$ ,  $Y_n = Y_s + y_n$ . Тогда (2.13)

примет вид

$$\begin{aligned} X_s + x_{n+1} &= \left\{ R - \frac{R-1}{rX_s} (X_s + x_n) - C(Y_s + y_n) \right\} (X_s + x_n) = \\ &= \left\{ R - \frac{R-1}{r} - \frac{(R-1)x_n}{rX_s} - R + \right. \\ &+ \left. \frac{R-1}{r} + 1 - Cy_n \right\} (X_s + x_n) = \\ &= \left\{ 1 - \frac{(R-1)x_n}{rX_s} - Cy_n \right\} (X_s + x_n). \end{aligned}$$

Для малых отклонений, пренебрегая членами  $x_n^2$  и  $x_n y_n$ , получаем

$$X_s + x_{n+1} = X_s + x_n - \frac{(R-1)x_n}{r} - CX_s y_n,$$

или

$$x_{n+1} = x_n \left( 1 - \frac{R-1}{r} \right) - \frac{CX_E}{r} y_n. \quad (2.15)$$

Уравнение (2.14) принимает вид

$$\begin{aligned} Y_s + y_{n+1} &= \frac{r}{X_E} (X_s + x_n) (Y_s + y_n) = \\ &= \frac{r}{X_E} \left\{ \frac{X_E Y_s}{r} + \frac{X_E y_n}{r} + x_n Y_s + x_n y_n \right\}; \end{aligned}$$

пренебрегая членом  $x_n y_n$ , получаем

$$Y_s + y_{n+1} = Y_s + y_n + \frac{rY_s x_n}{X_E},$$

откуда

$$y_{n+1} = y_n + \frac{r}{CX_E} \left( R - 1 - \frac{R-1}{r} \right) x_n. \quad (2.16)$$

Теперь нам нужно исключить одну из переменных,  $x_n$  или  $y_n$ . Из (2.16)

$$x_n = \frac{y_{n+1} - y_n}{\alpha},$$

откуда

$$x_{n+1} = \frac{y_{n+2} - y_{n+1}}{\alpha},$$

где

$$\alpha = \frac{r}{CX_E} \left( R - 1 - \frac{R-1}{r} \right).$$

Подставляя эти выражения в (2.15), получим

$$\frac{y_{n+2} - y_{n+1}}{\alpha} = \frac{y_{n+1} - y_n}{\alpha} \left(1 - \frac{R-1}{r}\right) - \frac{CX_E}{r} y_n,$$

или после приведения подобных членов

$$y_{n+2} - y_{n+1} \left[2 - \frac{R-1}{r}\right] + y_n \left[R - \frac{2(R-1)}{r}\right] = 0. \quad (2.17)$$

Рекуррентные уравнения такого типа рассмотрены в приложении 4.

Это уравнение позволяет выразить  $y_n$  через максимальные скорости размножения жертвы и хищника ( $R$  и  $r$ ) соответственно. Уравнение выглядит проще, если мы введем  $\beta = (R-1)/2r$ . Тогда

$$y_{n+2} - 2(1-\beta)y_{n+1} + (R-4\beta)y_n = 0. \quad (2.18)$$

Решением этого уравнения будет

$$y_n = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n, \quad (2.19)$$

где

$$\lambda_1 = 1 - \beta + \sqrt{(1+\beta)^2 - R}; \quad \lambda_2 = 1 - \beta - \sqrt{(1+\beta)^2 - R},$$

а  $A$  и  $B$  — постоянные.

К сожалению, непосредственно по виду решения нельзя еще ничего сказать о характере его поведения. Ясно, что поведение  $y_n$  зависит от значений  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ . Рассмотрим последовательно следующие ситуации:

$$1. R > (1+\beta)^2, \quad \lambda_1 \text{ и } \lambda_2 - \text{комплексные.} \quad (2.20)$$

В приложении 4 показано, что в этом случае (2.19) описывает некоторый колебательный процесс, причем амплитуда колебаний возрастает с увеличением  $n$  при  $R - 4\beta > 1$ , т. е. при

$$R > 1 + 4\beta. \quad (2.21)$$

$$2. R < (1+\beta)^2, \quad \lambda_1 \text{ и } \lambda_2 - \text{действительные.}$$

а) Если  $\lambda_1 > 1$ , то  $y_n$  неограниченно растет с ростом  $n$ . Это происходит, когда

$$1 - \beta + \sqrt{(1+\beta)^2 - R} > 1,$$

т. е. при  $1 + 2\beta > R$ , или переходя к  $r$ , при  $r < 1$ . Однако при  $r < 1$  хищник быстро вымирает и никакого равновесия не существует.

б) Если  $\lambda_2 < 0$ , то в системе будут происходить колебания. При этом

$$1 - \beta - \sqrt{(1 + \beta)^2 - R} < 0,$$

или

$$\sqrt{(1 + \beta)^2 - R} > 1 - \beta.$$

Поскольку  $R < (1 + \beta)^2$ , то последнее неравенство всегда выполняется при  $\beta > 1$ . Если  $\beta < 1$ , то

$$(1 + \beta)^2 - R > (1 - \beta)^2, \text{ или } R < 4\beta.$$

Итак, колебания в системе происходят при

$$\beta > 1 \text{ или } R < 4\beta. \quad (2.22)$$

с) Если  $\lambda_2 < -1$ , то амплитуда колебаний возрастает. Это происходит при

$$1 - \beta - \sqrt{(1 + \beta)^2 - R} < -1.$$

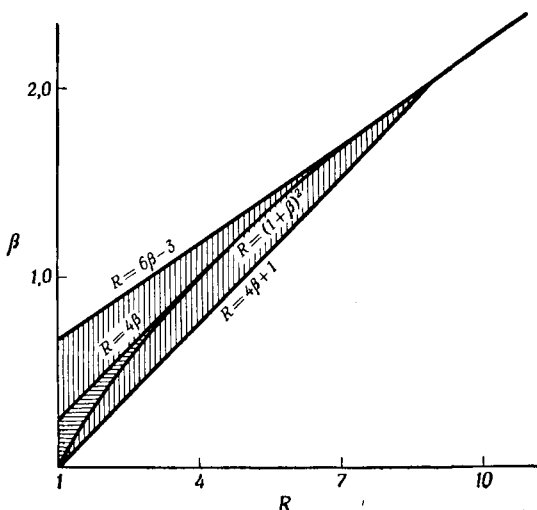
После преобразований, аналогичных проделанным в пункте б, получаем, что амплитуда колебаний растет, если

$$\beta > 2 \text{ или } R < 6\beta - 3. \quad (2.23)$$

Неравенства (2.20) — (2.23) сведены воедино на фиг. 10. Поскольку  $\beta = (R - 1)/2r$ , то мы можем перейти к фиг. 11, с помощью которой можно предсказывать характер поведения системы хищник — жертва, зная максимальные скорости размножения хищника ( $r$ ) и жертвы ( $R$ ). Заметим, что рассмотренный числовой пример ( $R = 1,5$ ;  $r = 2$ ) попадает — как и следовало ожидать, исходя из прямого расчета, — в область колебаний с постоянной амплитудой.

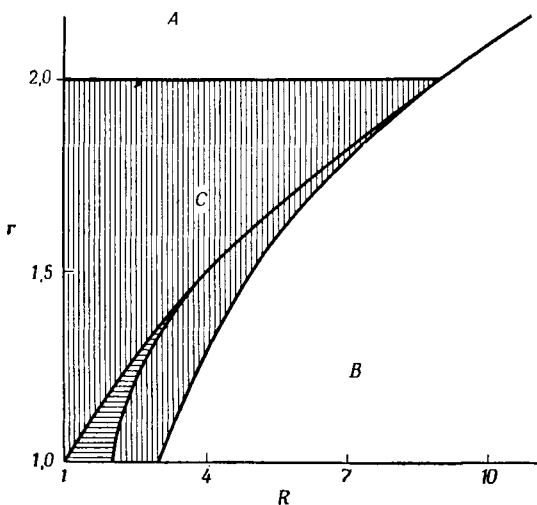
При достаточно больших  $R$  и  $r$  система всегда будет совершать колебания с возрастающей амплитудой.

В области  $B$  ( $R$  велико,  $r$  мало) численность жертвы будет совершать колебания даже в отсутствие хищника. Численность хищника совершает колебания вследствие колебаний численности жертвы, но не хищник является причиной этого колебательного процесса. Примером такой ситуации служат периодические



Фиг. 10. Поведение системы хищник—жертва.

Любая пара видов может быть представлена в виде точки на этой схеме. Незаштрихованная область соответствует системам с возрастающей амплитудой колебаний; область, заштрихованная вертикально, — системам с затухающими колебаниями; область, заштрихованная горизонтально, — системам, в которых нет колебаний.



Фиг. 11. Поведение системы хищник—жертва.

Здесь изображена та же зависимость, что и на фиг. 10, только по оси ординат отложена непосредственно скорость размножения хищника  $\gamma$ .

колебания численности некоторых животных в Канаде; причиной колебаний численности лисицы и рыси являются колебания численности зайца. Более того, наличие хищника может даже подавлять колебания численности жертвы: в области  $C$  эти колебания демпфированы, тогда как в отсутствие хищника наблюдалось бы возрастание их амплитуды.

В области  $A$  ( $R$  мало,  $r$  велико) фактором, вызывающим колебания, является хищник, так как в отсутствие хищника колебания были бы затухающими. В зависимости от других факторов, включающихся в игру, эти колебания, амплитуда которых возрастает, могут либо приводить, либо не приводить к вымиранию сначала жертвы, а затем и хищника. Например, жертва может избежать полного уничтожения при наличии некоторого ограниченного количества «убежищ», так что шансы жертвы выжить увеличиваются при низкой численности; хищник может избежать вымирания, если существует другой вид жертвы, на который он мог бы переключиться.

## Ж. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАРАЗИТ — ХОЗЯИН

Пример взаимоотношений между двумя видами, достаточно хорошо описываемый уравнениями, был теоретически рассмотрен Никольсоном и Бейли, а затем исследован в природных условиях Варли. Речь идет о таких ситуациях, когда одно насекомое, например наездник, паразитирует на другом насекомом, откладывая яйца в личинки хозяина. Был рассмотрен конкретный случай, когда в личинку хозяина откладывается либо лишь одно яйцо, либо, если откладывается несколько яиц, выживает лишь одно из них. Такое предположение приводит к математически простой ситуации, при которой из каждой личинки хозяина получается одна взрослая особь — либо хозяина, либо паразита.

Прежде всего нужно решить, как зависит относительное число зараженных личинок хозяина от плотности популяции паразита. С аналогичным вопросом мы столкнулись в предыдущем разделе: как зависит



относительное число уничтожаемых жертв от плотности популяции хищника? Тогда мы предположили, что охотничьи участки хищников не перекрываются. Такое предположение правдоподобно в отношении позвоночных хищников с территориальным поведением, но весьма сомнительно в отношении насекомых-паразитов.

Мы предположим, что каждый паразит «охотится» на определенном участке  $a$  и отыскивает на этом участке всех особей хозяина. Такое предположение в данном случае совершенно равноценно предположению о том, что каждый паразит охотится на участке  $ka$  ( $k > 1$ ) и обнаруживает  $1/k$  всех особей хозяина. Тогда  $a$  — это *эффективный* охотничий участок. Он может иметь любую форму и может перекрываться с соответствующими участками других особей.

Пусть на некоторой площади  $A$  (большой по сравнению с  $a$ ) обитает  $AU$  паразитов, где  $U$  — плотность популяции паразита. Нам нужно знать, какова вероятность того, что данная особь хозяина окажется зараженной паразитом. Как это часто бывает, легче рассчитать сначала вероятность того, что особь не будет заражена.

Вероятность того, что данная особь хозяина подвергнется заражению определенным паразитом, очевидно, равна  $a/A$ . Следовательно, вероятность того, что эта особь не будет заражена, равна  $1 - a/A$ .

Поскольку всего на рассматриваемом участке обитает  $AU$  паразитов и каждый из них ищет хозяина независимо от других (т. е. у них нет определенных охотничьих участков), то вероятность того, что данная особь хозяина не будет заражена ни одним из паразитов, равна

$$(1 - a/A)^{AU}.$$

В этом выражении  $a/A$  мало, а  $AU$  велико. Следовательно, нас интересует, как упростить выражение вида  $(1 - x)^N$ , где  $x$  мало, а  $N$  велико. В приложении 6 показано, что в этом случае  $(1 - x)^N \approx e^{-Nx}$ , откуда  $(1 - a/A)^{AU} \approx e^{-aU}$ .

Таким образом,  $e^{-aY}$  — незараженная доля особей хозяина,  $1 - e^{-aY}$  — доля особей, зараженных по крайней мере по одному разу.

Если в начале сезона размножения плотность самок паразита равна  $Y$ , а самок хозяина  $X$  и в среднем каждая самка хозяина откладывает  $2R$  яиц, доживающих до окукливания, то после заражения плотность незараженных куколок будет  $2RXe^{-aY}$ , а зараженных —  $2RX(1 - e^{-aY})$ . Обозначив долю особей, доживающих до следующего сезона размножения, через  $S$  (разумно предположить, что  $S$  имеет одно и то же значение и для хозяина и для паразита, поскольку и те и другие зимуют в куколке хозяина) и полагая, что отношение полов у обоих видов  $1 : 1$ , получаем

$$Y_{n+1} = RSX_n(1 - e^{-aY_n}) \quad \text{и} \quad X_{n+1} = RSX_n e^{-aY_n},$$

или, полагая  $RS = k$ ,

$$Y_{n+1} = kX_n(1 - e^{-aY_n}) \quad (2.24)$$

и

$$X_{n+1} = kX_n e^{-aY_n}. \quad (2.25)$$

Решаются эти уравнения так же, как уравнения (2.12) и (2.13).

Прежде всего найдем равновесные значения  $X_E$  и  $Y_E$ . Из (2.25)

$$ke^{-aY_E} = 1, \quad \text{или} \quad Y_E = \frac{1}{a} \ln k.$$

Подставляя эти величины в (2.24), получаем

$$\frac{1}{a} \ln k = kX_E \left(1 - \frac{1}{k}\right), \quad \text{или} \quad X_E = \frac{\ln k}{a(k-1)}.$$

Рассмотрим теперь малые отклонения от равновесия. Пусть

$$X_n = X_E + x_n, \quad Y_n = Y_E + y_n.$$

Тогда уравнение (2.25) принимает вид

$$\begin{aligned} X_E + x_{n+1} &= k(X_E + x_n) e^{-a(Y_E + y_n)} = \\ &= kX_E e^{-aY_E} e^{-ay_n} + kx_n e^{-aY_E} e^{-ay_n}; \end{aligned}$$

когда  $y_n$  мало,  $e^{-ay_n} \approx 1 - ay_n$ , а поскольку  $ke^{-aY_E} = 1$ , то

$$X_E + x_{n+1} = X_E(1 - ay_n) + x_n(1 - ay_n).$$

Пренебрегая членом  $x_n y_n$ , получим

$$x_{n+1} = -aX_E y_n + x_n,$$

или

$$x_{n+1} = x_n - \frac{\ln k}{k-1} y_n. \quad (2.26)$$

Точно так же получим

$$y_{n+1} = \frac{\ln k}{k-1} y_n + (k-1) x_n. \quad (2.27)$$

Исключим теперь одну из переменных. Тогда из (2.26)

$$y_n = \frac{k-1}{\ln k} (x_n - x_{n+1});$$

подставляя это выражение в (2.27), получим

$$\frac{(k-1)}{\ln k} (x_{n+1} - x_{n+2}) = (x_n - x_{n+1}) + (k-1) x_n,$$

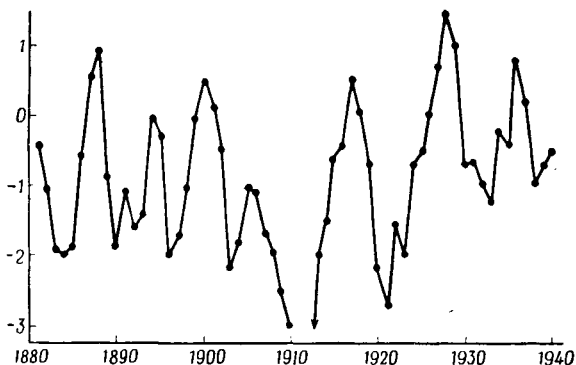
или

$$x_{n+2} - \left(1 + \frac{\ln k}{k-1}\right) x_{n+1} + \frac{k \ln k}{k-1} x_n = 0. \quad (2.28)$$

Это уравнение решается в точности так же, как уравнения (2.6) и (2.17); способ решения описан в приложении 4. В соответствии с обозначениями, принятыми в этом приложении, можно показать, что  $b^2 - 4c < 0$  и, следовательно, уравнение (2.28) описывает колебательный процесс. Поскольку  $k$  — это скорость роста популяции хозяина в отсутствие паразита, то  $k$  всегда больше 1. Можно показать, что если  $k$  положительно,  $\frac{k \ln k}{k-1} > 1$  и, следовательно, амплитуда колебаний возрастает.

Из этого следует, что отношения паразит — хозяин (если предполагать, что плотность хозяина ограничивается исключительно паразитом, а паразит использует куколки лишь одного вида хозяина) приводят

к колебаниям с большой амплитудой. Этот вывод использовал Варли для объяснения колебаний численности различных видов бабочек, обитающих в сосновых лесах (фиг. 12).



Фиг. 12. Колебания численности бабочки *Vupalus* в сосновых лесах, изображенные в логарифмическом масштабе.

По оси ординат отложен  $\lg x$ , где  $x$  — число личинок на  $1 \text{ м}^2$ . Видно, что максимальная численность примерно в 1000 раз превышает минимальную, причем до 1906 г. период колебаний составлял примерно 6 лет, а затем несколько увеличился. Возможно, что эти колебания отчасти вызваны паразитизмом.

### ПРИМЕРЫ

1. Если  $x_{n+2} + Cx_{n+1} + Cx_n = 0$  и  $n$  велико и продолжает расти, то при каких значениях  $C$  величина  $x_n$ :

- растет, не меняя знака;
- убывает, не меняя знака;
- совершает колебания с убывающей амплитудой;
- совершает колебания с возрастающей амплитудой?

2. Решите уравнение

$$y_{n+2} - y_{n+1} + Ky_n = 0$$

при  $K = 0,5$  и  $y_1 = y_2 = 1$  посредством итераций. Просчитайте достаточное число поколений, чтобы убедиться, что решение представляет собой затухающие колебания.

Отыщите алгебраическое выражение для  $y_n$  и убедитесь, что для  $n = 10$  оно даст значение, совпадающее с полученным посредством итераций.

3.  $X_n$  и  $Y_n$  — численности жертвы и хищника соответственно в  $n$ -м году. Взрослые особи обоих видов, участвовавшие в размножении в этом году, погибают до наступления следующего.

Каждая самка хищника дает потомство, из которого до следующего года доживает  $R = X_n/20$  особей. Каждая самка жертвы дает  $R' = 6/Y_n$  особей, доживающих до следующего года и участвующих в размножении.

- а) Найдите равновесные численности хищника и жертвы.
- б) Выпишите уравнение, аналогичное (2.17), для малых отклонений от состояния равновесия.
- в) Как ведет себя решение этого уравнения?
- г) Как зависит поведение решения от того, что в выражениях для  $R$  и  $R'$  взяты конкретные значения 20 и 6?
- д) Какое обобщение напрашивается при рассмотрении этого примера?

## РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ: ПЕРЕКРЫВАЮЩИЕСЯ ПОКОЛЕНИЯ

До сих пор мы рассматривали виды, размножающиеся один раз в год, допуская при этом, что особи, участвовавшие в размножении в данное лето, погибают до наступления следующего, так что поколения не перекрываются и особи, принадлежащие к одному поколению, никогда не скрещиваются с особями, принадлежащими к другому поколению. В качестве математического аппарата мы использовали в этом случае рекуррентные уравнения. В этой главе мы рассмотрим популяции, размножающиеся непрерывно; соответствующим аппаратом теперь будут служить дифференциальные уравнения.

Пусть  $x$  — плотность популяции в момент  $t$ . Для начала мы сделаем довольно искусственное предположение о том, что скорость изменения плотности популяции  $dx/dt$  зависит только от условий в момент  $t$  и не зависит от предшествующих состояний популяции. Это предположение искусственно, помимо всего прочего, еще и потому, что при этом игнорируется возрастная структура популяции. Так, например, внезапное увеличение пищевых ресурсов может повлечь за собой резкое повышение скорости откладки яиц половозрелыми самками, однако неизбежно пройдет некоторое время, прежде чем из этих яиц появятся на свет особи, нуждающиеся в пище, и еще большее время, прежде чем эти особи начнут размножаться. Таким образом, для адекватного описания популяции необходимо учитывать не только общую численность, но и численность каждой возрастной группы. И так как численность, например, 30-дневных особей зависит от условий, которые были 30 дней назад, то при аде-

кватном описании нельзя игнорировать историю популяции.

Влияние возрастной структуры популяции на динамику численности рассматривается в последнем разделе этой главы, а здесь оно учитываться не будет. Такое описание более всего соответствует динамике численности популяции микроорганизмов, размножающихся делением надвое, однако даже и для них оно не вполне адекватно.

#### А. ЛОГАРИФМИЧЕСКИЙ РОСТ

Рассмотрим сначала размножение вида в условиях неограниченного количества пищи, отсутствия хищников и конкурентов.

Пусть вероятность того, что произвольно взятая особь за промежуток времени  $\Delta t$  произведет на свет новую особь, равна  $a\Delta t$ . Пусть вероятность того, что произвольно взятая особь за тот же промежуток времени погибнет, равна  $b\Delta t$ . Заметим, что, полагая  $a$  и  $b$  постоянными, мы тем самым полагаем, что возрастная структура популяции не меняется со временем. Тогда

$$\Delta x = (a - b) x \Delta t = kx \Delta t,$$

или

$$dx/dt = kx,$$

т. е.

$$t = \int 1/kx \cdot dx,$$

откуда

$$\ln x = C + kt, \tag{3.1}$$

или

$$x = Ae^{kt}.$$

Такой тип роста часто называют логарифмическим, поскольку если по абсциссе откладывать  $t$ , а по ординате  $\ln x$ , то графиком будет прямая линия. Такая динамика численности характерна для логарифмической фазы роста колонии бактерий, когда все необходимые для роста питательные вещества имеются в избытке; по мере истощения запасов рост колонии

замедляется. В отсутствие гибели время  $T$  между двумя последовательными делениями равно времени, в течение которого происходит удвоение  $x$ . Следовательно, из (3.1)  $T = \ln 2/k$ .

### Б. ЛОГИСТИЧЕСКОЕ УРАВНЕНИЕ

Предположим теперь, что пищи достаточно для поддержания постоянной плотности популяции  $X_E$  и что скорость роста популяции пропорциональна  $(X_E - x)$ , где  $x$  — плотность в данный момент времени. Тогда по аналогии с уравнением (2.10)

$$dx/dt = C(X_E - x)x, \quad (3.2)$$

или

$$t = \int \frac{dx}{C(X_E - x)x}.$$

Этот интеграл берется следующим образом:

$$\frac{1}{(X_E - x)x} = \frac{R}{x} + \frac{S}{X_E - x},$$

где  $R$  и  $S$  — постоянные. Тогда

$$\frac{1}{(X_E - x)x} = \frac{R(X_E - x) + Sx}{(X_E - x)x}.$$

Отсюда

$$R(X_E - x) + Sx = 1,$$

или

$$RX_E - Rx + Sx = 1.$$

Таким образом,

$$R = S = 1/X_E$$

и

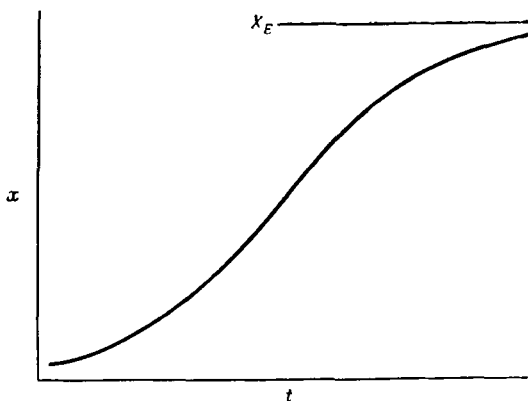
$$\begin{aligned} t &= \frac{1}{CX_E} \left\{ \int \frac{dx}{x} + \int \frac{dx}{X_E - x} \right\} = \\ &= \frac{1}{CX_E} \{ \ln x - \ln |X_E - x| \} + B, \end{aligned}$$

или

$$t = \frac{1}{CX_E} \ln \left| \frac{x}{X_E - x} \right| + B. \quad (3.3)$$



Уравнение (3.3) позволяет выразить  $t$  (время, за которое популяция достигает плотности  $x$ ) через равновесную плотность  $X_E$ , скорость роста популяции при малой плотности  $SX_E$  и произвольную постоянную  $B$ , определяемую из начальных условий. Заметим, что в (3.3) каждому значению  $x$  соответствует лишь одно значение  $t$ . Другими словами, (3.3) не описывает колебаний, при которых значение  $x$  достигалось бы многократно. Функция (3.3) изображена графически на фиг. 13.



Фиг. 13. Логистическая функция.

Решение уравнения (3.2) может быть доведено до конца, поскольку интеграл выражается через  $\ln x$ , т. е. такую функцию, для которой имеются таблицы значений. К сожалению, решение многих дифференциальных уравнений, описывающих различные процессы, не сводится к функциям, для которых составлены таблицы значений. Это не значит, что такие уравнения нельзя решить, т. е. что между  $x$  и  $t$  не существует зависимости, удовлетворяющей соответствующему уравнению; это просто означает, что зависимость выражается через функции, для которых никто не позаботился составить таблицы значений.

Если решение уравнения не выражается через функции, для которых составлены таблицы значений,

то тем не менее оно обычно может быть найдено приближенно при заданных значениях коэффициентов. Точно так же, как мы видели ранее, рекуррентные уравнения в частных случаях легко решаются численными методами.

Продемонстрируем метод численного решения дифференциального уравнения на примере уравнения (3.2) с тем, чтобы результат можно было сравнить с аналитическим решением.

Это уравнение можно записать в виде

$$\Delta x = C(X_E - x)x \Delta t. \quad (3.4)$$

Рассмотрим в качестве примера популяцию дафнии, динамика численности которой хорошо описывается логистическим уравнением (как правило, логистическое уравнение плохо описывает динамику популяций, поскольку оно не учитывает их возрастной структуры). Пусть равновесная плотность  $X_E$  составляет 10 особей на единицу объема, а начальная плотность — 1 особь на единицу объема. Предположим, что, пока плотность мала ( $x \ll X_E$ ), ежедневный прирост популяции составляет 4%. Тогда если  $t$  измеряется в днях, а  $x$  мало, то

$$\Delta x \approx CX_E x \Delta t,$$

или

$$\frac{\Delta x}{x} = 0,04 \Delta t = 10C \Delta t,$$

откуда

$$C = 0,004,$$

и уравнение (3.4) принимает вид

$$\Delta x = 0,004(X_E - x)x \Delta t. \quad (3.5)$$

Прежде чем вычислять по (3.5) последовательные значения  $x$ , мы должны выбрать промежуток времени  $\Delta t$  (шаг). Можно, например, взять в качестве шага 1 день. Однако ясно, что чем меньше  $\Delta t$ , тем более трудоемок расчет. Как же быть?

Заменяя дифференциальное уравнение уравнением (3.5), мы исходили из того, что наклон кривой в интервале между точками  $t$  и  $t + \Delta t$  остается постоянным

и равным его истинному значению в точке  $t$ . Следовательно, если мы хотим получить результат, не слишком отклоняющийся от истинного, то надо выбрать  $\Delta t$  таким, чтобы  $\Delta x$  не слишком сильно изменялось от шага к шагу.

Это условие можно удовлетворить, выбрав  $\Delta t$  равным 1 дню. Однако мы выберем гораздо больший шаг,  $\Delta t = 25$  дней, и затем посмотрим, сколь сильно изменится от шага к шагу  $\Delta x$ , а также сравним приближенное решение с точным.

Итак, для интервала времени  $\Delta t = 25$  имеем

$$\Delta x = 0,1 (X_E - x) x,$$

откуда

$t$ дней	0	25	50	75	
$x$	1	1,9	3,44	5,70	
$X_E - x$	9	8,1	6,56	4,30	
$\Delta x$		0,9	1,54	2,26	2,45
					<i>Продолжение</i>
$t$ дней	100	125	150	175	
$x$	8,15	9,66	9,99	10	
$X_E - x$	1,85	0,34	0,01	—	
$\Delta x$		1,51	0,33	0,01	

Это приближенное решение сравнивается с точным решением (уравнение 3.3) на фиг. 14. Мы видим, что, хотя  $\Delta x$  сильно меняется от шага к шагу, приближенное решение довольно близко к аналитическому. Конечно, оно было бы еще ближе, если бы за шаг был взят 1 день.

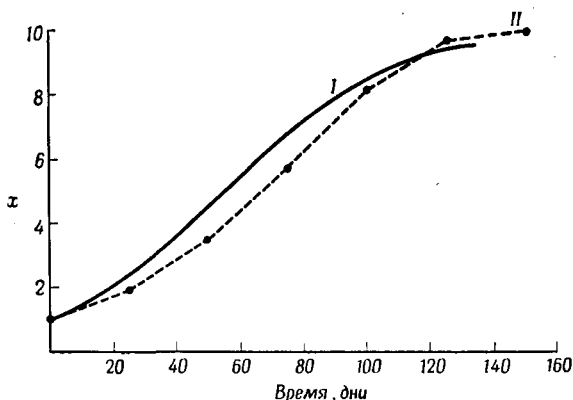
Разработано множество более уточненных методов численного решения дифференциальных уравнений. Однако обсуждать здесь эти методы не имеет смысла, в частности потому, что в наше время все громоздкие вычисления, необходимые для решения уравнений, следует проводить на вычислительных машинах.

Стоит отметить, что формально (3.4) эквивалентно (2.10), поскольку последнее можно записать в виде

$$X_{n+1} - X_n = \Delta X = c (X_E - X_n) X_n. \quad (3.6)$$

Хотя уравнение (2.10) описывает популяцию с непрерывными поколениями, однако при выборе этих

двух уравнений предполагалось, что скорость роста пропорциональна разности между равновесной плотностью и плотностью в данный момент времени. Но в (3.6)  $\Delta X$  — это изменение плотности за одно поколение, и оно может сильно меняться от поколения к поколению, тогда как в (3.4)  $\Delta t$  должно быть выбрано так, чтобы  $\Delta x$  менялось от шага к шагу не слишком сильно.



Фиг. 14. Сравнение точного решения логистического уравнения (I) с приближенным решением, полученным с помощью итераций (II).

Из этого различия следует, что уравнение (2.10) может приводить к колебаниям (затухающим или незатухающим), а уравнение (3.4) — не может. Это соответствует сделанному в предыдущей главе выводу о том, что причиной колебаний может быть запаздывание в цепи обратной связи.

#### В. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ХИЩНИК — ЖЕРТВА

Уравнения (2.15) и (2.16) можно записать в виде

$$x_{n+1} - x_n = \Delta x_n = -\frac{R-1}{r} x_n - \frac{CX_E}{r} y_n,$$

$$y_{n+1} - y_n = \Delta y_n = \frac{(R-1)(r-1)}{CX_E} x_n.$$

В этих уравнениях  $x_n$  и  $y_n$  не абсолютные численности жертвы и хищника, а отклонения их численностей от равновесных значений  $X_s$  и  $Y_s$ ;  $\Delta x_n$  и  $\Delta y_n$  — изменения  $x$  и  $y$  от года к году; эти изменения могут быть значительными.

Соответствующую систему уравнений можно получить для хищника и жертвы, размножающихся непрерывно. Не повторяя снова всех рассуждений (см. гл. 2, E), можно записать соответствующие уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{R-1}{r}x - \frac{CX_E}{r}y \quad (3.7)$$

и

$$\frac{dy}{dt} = \frac{(R-1)(r-1)}{CX_E}x, \quad (3.8)$$

где  $X = X_s + x$  — численность жертвы;

$Y = Y_s + y$  — численность хищника;

$X_s, Y_s$  — равновесные плотности жертвы и хищника соответственно;

$X_E$  — равновесная плотность жертвы в отсутствие хищника;

$R, r$  — максимальные скорости размножения, так что  $dX/dt = (R-1)X$  при малых  $X$  и в отсутствие хищника, а  $dY/dt = (r-1)Y$  при  $X = X_E$ .

При решении уравнений (3.7) и (3.8) прежде всего нужно исключить  $x$ :

$$x = \frac{CX_E}{(R-1)(r-1)} \frac{dy}{dt}; \quad \frac{dx}{dt} = \frac{CX_E}{(R-1)(r-1)} \frac{d^2y}{dt^2};$$

подставляя эти выражения в (3.7) и упрощая, получаем

$$\frac{d^2y}{dt^2} + \frac{R-1}{r} \frac{dy}{dt} + \frac{(R-1)(r-1)}{r} y = 0. \quad (3.9)$$

Это уравнение принадлежит к типу, рассмотренному в приложении 5. Так как и  $(R-1)$  и  $(r-1)$  положительны, то коэффициенты  $(R-1)/r$  и  $(R-1) \times (r-1)/r$  также положительны. В приложении показано, что если

$$\left(\frac{R-1}{r}\right)^2 - 4 \frac{(R-1)(r-1)}{r} > 0,$$

или, что то же самое,  $R > (2r - 1)^2$ , то система демпфирована; если  $R < (2r - 1)^2$ , то решение представляет собой затухающие колебания.

Таким образом, уравнение (3.9) при положительных коэффициентах не может давать колебания возрастающей амплитуды. Из этого не следует, что система хищник — жертва может совершать колебания с большой амплитудой лишь в том случае, если поколения не перекрываются. При выводе уравнений (3.7) и (3.8) предполагалось, что увеличение численности жертвы оказывает мгновенное влияние на рост численности хищника. Но даже для хищника, размножающегося круглый год, существует отрезок времени между появлением детенышей на свет и тем временем, когда они сами начинают охотиться. Такое «запаздывание» может приводить к колебаниям в этой, вообще говоря, демпфированной системе.

#### Г. КОНКУРИРУЮЩИЕ ВИДЫ

Уравнение (3.2) можно записать в виде

$$\frac{dx}{dt} = (a - bx)x;$$

в таком виде член  $-bx$  выражает подавляющее действие особей данного вида на размножение этого вида. Предположим теперь, что имеется два конкурирующих вида  $X$  и  $Y$ , плотности которых равны  $x$  и  $y$  соответственно. Конкуренция означает, что особи одного из этих видов оказывают угнетающее действие на размножение другого вида и наоборот.

Тогда мы можем записать

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (a - bx - cy)x, \\ \frac{dy}{dt} &= (e - fx - gy)y, \end{aligned} \tag{3.10}$$

где член  $-cy$  описывает угнетающее действие вида  $Y$  на размножение вида  $X$ , а член  $-fx$  — угнетающее действие  $X$  на размножение  $Y$ . Естественно, что для конкурирующих видов  $c$  и  $f$  положительны,

Относительно этих уравнений возникает интересный вопрос: существует ли такое состояние равновесия, при котором ни  $X$ , ни  $Y$  не равны нулю; другими словами, могут ли эти два вида сосуществовать в одном ареале? Альтернативная возможность — вымирание того или другого вида. Если равновесие существует, то устойчиво ли оно? Если равновесие не устойчиво, то даже при равновесных начальных плотностях видов любое малое возмущение будет приводить к вымиранию одного из них.

И само существование равновесия и его устойчивость можно исследовать графически.

Равновесие реализуется, когда  $dx/dt$  и  $dy/dt$  равны нулю, т. е. когда не происходит никаких изменений во времени:

$$\begin{aligned}x(a - bx - cy) &= 0, \\y(e - fx - gy) &= 0.\end{aligned}$$

Двум положениям равновесия будут соответствовать точки

$$x = 0, \quad y = e/g \quad \text{и} \quad y = 0, \quad x = a/b.$$

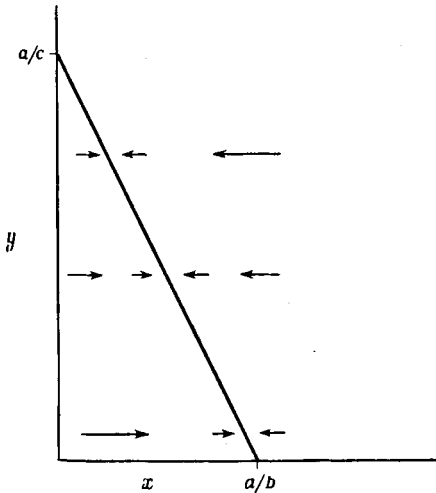
Эти значения соответствуют равновесным плотностям одного вида в отсутствие другого. Третье состояние равновесия находят из системы

$$\begin{aligned}a - bx - cy &= 0, \\e - fx - gy &= 0.\end{aligned}$$

Такая система легко решается алгебраически. Но поскольку нас, кроме того, интересует еще и устойчивость равновесия, то более наглядным будет графическое решение.

$a - bx - cy = 0$  — это уравнение прямой линии, изображенной на фиг. 15. Любая пара значений плотностей  $x$  и  $y$  этих двух популяций может быть изображена точкой на плоскости. (Поскольку плотности не могут быть отрицательными, эта точка всегда находится в изображенном на фигуре квадранте.) Для любой точки, лежащей сверху и справа от прямой, величина  $a - bx - cy$  будет отрицательной. Следовательно, согласно (3.10), отрицательной будет  $dx/dt$  и

$x$  будет уменьшаться. Если точка лежит снизу и слева от прямой, то  $x$  будет увеличиваться. Чем дальше находится точка от прямой, тем быстрее будет изменяться  $x$ . Направление и скорость изменения изображены стрелками на фиг. 15.



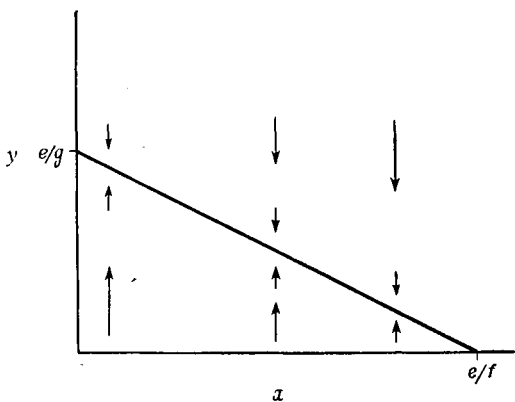
Фиг. 15. Изменение плотности популяции  $x$  при конкуренции между двумя видами.

Однако, глядя на фиг. 15, ничего нельзя сказать об изменении во времени плотности  $y$ . Поведение  $y$  становится ясным из рассмотрения фиг. 16, где изображена прямая  $e - fx - gy = 0$ .

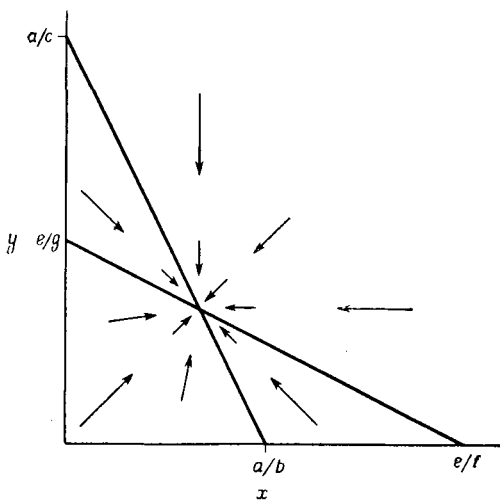
Если мы хотим знать, что происходит с популяциями, обладающими в начальный момент плотностями  $x$  и  $y$  соответственно, мы должны рассмотреть фиг. 17, полученную комбинированием фиг. 15 и 16. Направления изменений плотностей получают в результате векторного сложения стрелок, подобно тому как в механике равнодействующую силу получают путем сложения составляющих сил по правилу параллелограмма.

Ясно, что точка пересечения двух прямых соответствует состоянию устойчивого равновесия. При





Фиг. 16. Изменение плотности популяции  $y$  при конкуренции между двумя видами.



Фиг. 17. Изменение плотностей популяций  $x$  и  $y$  при конкуренции между двумя видами.

рассмотрении этой схемы мы предполагали, что

$$\frac{a}{c} > \frac{e}{g} \quad \text{и} \quad \frac{a}{b} < \frac{e}{f}. \quad (3.11)$$

Нетрудно понять биологический смысл этих предположений. Но сначала мы рассмотрим поведение системы в трех других возможных ситуациях:

$$1) \quad \frac{a}{c} > \frac{e}{g} \quad \text{и} \quad \frac{a}{b} > \frac{e}{f}.$$

В этих условиях не может быть равновесия, при котором оба вида сосуществуют; вид  $X$  всегда побеждает.

$$2) \quad \frac{a}{c} < \frac{e}{g} \quad \text{и} \quad \frac{a}{b} < \frac{e}{f}.$$

В этих условиях также не может быть равновесия, при котором оба вида сосуществуют, но побеждает всегда вид  $Y$ .

$$3) \quad \frac{a}{c} < \frac{e}{g} \quad \text{и} \quad \frac{a}{b} > \frac{e}{f}.$$

Существует неустойчивое равновесие. Победителем может оказаться либо тот, либо другой вид в зависимости от начальных плотностей популяций обоих видов.

Вернемся к вопросу о биологическом смысле условий устойчивого сосуществования двух видов:

$$\frac{a}{c} > \frac{e}{g} \quad \text{и} \quad \frac{a}{b} < \frac{e}{f}.$$

Заметим, что  $a$  и  $e$  — это характерные скорости роста соответствующих видов при малых плотностях. Предположим для простоты, что  $a = e$ . Тогда условия (3.11) принимают вид

$$\frac{1}{c} > \frac{1}{g}, \quad \frac{1}{b} < \frac{1}{f},$$

или, поскольку все постоянные положительные,

$$c < g, \quad b > f.$$

Эти условия означают следующее:

1) угнетающее действие вида  $Y$  на вид  $X$  слабее угнетающего действия  $Y$  на собственную популяцию;

2) угнетающее действие вида  $X$  на вид  $Y$  слабее угнетающего действия  $X$  на собственную популяцию.

Таким образом, если, например, фактором, ограничивающим численность видов, является пища, которая частью общая для обоих видов, а частью видоспецифична, то сформулированные выше условия были бы удовлетворены. Если же, например, рассматриваемые два вида представляют собой микроорганизмы, выделяющие в окружающую среду ядовитые вещества, которые действуют на популяцию конкурента сильнее, чем на собственную популяцию, то такая ситуация соответствует рассмотренной выше в п. 3, т. е. неустойчивому равновесию.

#### Д. ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

При полном анализе колебаний численности популяции с перекрывающимися поколениями необходимо учитывать, что и плодовитость и смертность зависят, причем часто довольно сложным образом, от возраста. За исключением тех случаев, когда плодовитость и смертность описываются совсем простыми функциями возраста, самое большее, что можно сделать, это решать конкретные задачи арифметическими методами. Связанные с этим вычисления, хотя они и не особенно сложны, могут оказаться весьма трудоемкими. Некоторые соображения относительно влияния возрастной структуры на колебания численности популяции можно получить, рассматривая совсем простые примеры.

Рассмотрим случай, когда имеется две стадии развития — личиночная и половозрелая («взрослая»), причем особи, находящиеся на разных стадиях, не конкурируют друг с другом за пищу или другие факторы. Допустим далее, что фактор, ограничивающий численность популяции, действует лишь на взрослых

особей, а пища и прочие ресурсы, необходимые личинкам, имеются в избытке.

Пусть  $x_t$  — суммарная численность взрослых особей всех возрастов в момент времени  $t$ . Мы будем считать, что вероятность гибели данной особи в течение данного промежутка времени постоянна и не зависит ни от ее возраста, ни от плотности популяции. Другими словами, численность особей, погибающих за время  $\Delta t$ , равна  $\mu x_t \Delta t$ , где  $\mu$  — постоянная. При этом мы фактически предполагаем, что лишь очень немногие особи доживают до такого возраста, когда смертность резко увеличивается за счет старческих изменений.

Существуют данные, подтверждающие справедливость этого предположения в отношении многих видов птиц, однако относительно продолжительности жизни насекомых (к которым более применимо деление жизненного цикла на личиночную и взрослую стадии) ничего не известно. Мы допустили, что  $\mu$  не зависит от плотности популяции, следовательно, фактор, регулирующий численность, действует на плодовитость, а не на смертность.

Мы предположим, что число яиц, откладываемое каждой взрослой особью (т. е. половина яиц, откладываемых каждой самкой при соотношении полов 1 : 1) за время  $\Delta t$ , подчиняется логистическому уравнению, т. е. равно  $(a - bx_t)\Delta t$ . При этом предполагается, что плодовитость, так же как и смертность, не зависит от возраста. Пусть вероятность того, что из данного яйца вырастет взрослая особь, равна  $C$ , а необходимое для этого время равно  $T$ . Поскольку ранее мы уже предположили, что на личиночную стадию никакие ограничивающие факторы не действуют, то  $C$  и  $T$  — постоянные, не зависящие от  $x$ .

Следовательно, число особей, переходящих за период времени от  $t$  до  $t + \Delta t$  из личиночной во взрослую стадию, равно

$$C(a - bx_{t-T})x_{t-T}\Delta t,$$

т. е. числу яиц, отложенному в популяции в течение периода времени от  $t - T$  до  $t - T + \Delta t$ , умноженному

на  $C$ , откуда

$$\Delta x = C(a - bx_{t-T})x_{t-T}\Delta t - \mu x_t \Delta t. \quad (3.12)$$

Это уравнение для конкретных значений  $C$ ,  $a$ ,  $b$ ,  $\mu$  и  $T$  легко решается численными методами.

Уравнение (3.12) может быть записано в виде

$$\Delta x = (A - Bx_{t-T})x_{t-T}\Delta t - \mu x_t \Delta t, \quad (3.13)$$

где  $A$  — число яиц, откладываемых одной особью за единицу времени и при этом доживающих при оптимальных условиях (малые  $x$ ) до половозрелости. Для численного расчета мы можем выбрать масштаб времени таким, чтобы при  $\Delta t = 1$  значение  $A$  было равно  $1/4$ ; при этом  $\Delta x$  будет мало по сравнению с  $x$ , что и требуется для того, чтобы приближенное решение было близко к истинному. Будем считать, что вероятность гибели данной особи за тот же промежуток времени равна  $1/20$  и что время, необходимое для того, чтобы из яйца выросла взрослая особь, составляет 30 шагов. Тогда

$$A = 0,25, \quad T = 30, \quad \mu = 0,05$$

и, следовательно,

$$\Delta x = (0,25 - Bx_{t-30})x_{t-30} - 0,05x_t.$$

Значение  $B$  определяется по равновесной плотности  $X_E$ . Так как в состоянии равновесия  $\Delta x = 0$  и

$$x_{t-30} = x_t = X_E,$$

то

$$(0,25 - BX_E)X_E - 0,05X_E = 0,$$

откуда

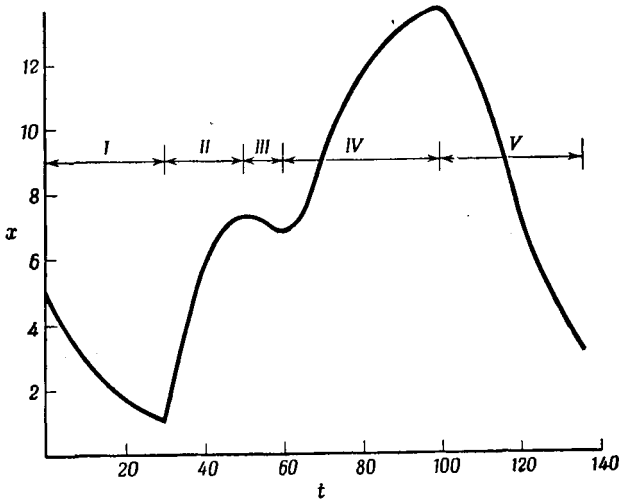
$$X_E = 0, \quad \text{или} \quad X_E = 0,20/B.$$

Таким образом, если мы выберем за единицу площадь, для которой равновесная численность составляет 10 особей, то  $B$  в этом случае равно 0,02. Тогда

$$\Delta x = (0,25 - 0,02x_{t-30})x_{t-30} - 0,05x_t. \quad (3.14)$$

Проанализируем численно случай, когда в начальный момент времени популяция состоит исключительно из взрослых особей, а их численность равна половине

равновесной. Таким образом,  $x_0 = 5$  в момент времени  $t = 0$  и для первых 30 шагов  $x_{t-30} = 0$ .



Фиг. 18. Изменение плотности популяции во времени для воображаемого примера, рассмотренного в тексте.

На протяжении первых 30 шагов численность популяции логарифмически убывает:

$$\Delta x = -0,05x_t, \quad \text{или} \quad x_{t+1} = 0,95x_t,$$

откуда

$$\begin{array}{cccccc} t = & 0 & 1 & 2 & \dots & 29 & 30 \\ x_t = & 5 & 4,75 & 4,51 & \dots & 1,095 & 1,040 \end{array}$$

Дальнейшее поведение численности популяции рассчитывается следующим образом:

$t$	30	31	32	33
$x_t$	1,04	1,738	2,388	2,991
$x_{t-30}$	5	4,75	4,51	—
$0,02 x_{t-30}$	0,100	0,095	0,090	—
$0,25 - 0,02 x_{t-30}$	0,150	0,155	0,160	—
$(0,25 - 0,02 x_{t-30}) x_{t-30}$	0,750	0,737	0,722	—
$0,05 x_t$	0,052	0,087	0,119	—
$\Delta x$	0,698	0,650	0,603	—

Результат такого расчета представлен на фиг. 18. Очевидно, что численность популяции колеблется. Более подробно поведение популяции описывается следующим образом:

- Период I. От  $t = 0$  до  $t = 30$ : численность уменьшается, поскольку взрослые особи гибнут, а новых пока не появляется.
- Период II. От  $t = 30$  до  $t = 50$ : численность увеличивается, поскольку из яиц, отложенных за период I, развиваются к этому времени взрослые особи.
- Период III. От  $t = 50$  до  $t = 60$ : некоторое уменьшение численности за счет того, что в этот период популяция пополняется взрослыми особями, развившимися из яиц, отложенных в промежуток между  $t = 20$  и  $t = 30$ , когда численность популяции была очень мала.
- Период IV. От  $t = 60$  до  $t = 100$ : новый подъем численности за счет взрослых особей «следующего поколения».
- Период V. От  $t = 100$  до  $t = 140$ : уменьшение численности. Пополнение взрослыми особями невелико, так как в период между  $t = 70$  и  $t = 110$  численность популяции была выше равновесной и яиц откладывалось мало. Заметим, что  $A - Bx$  (число яиц, откладываемое одной особью за единицу времени) при  $x$ , большем 12,5, становится отрицательным. Поскольку ясно, что животное не может откладывать отрицательное число яиц, то при  $x$ , большем 12,5, следует считать  $A - Bx$  равным нулю. Таким образом, в промежутке между  $t = 86$  и  $t = 106$  яиц не откладывалось вовсе и, следовательно, в промежутке между  $t = 116$  и  $t = 136$  в популяции не появлялось новых взрослых особей.

Эти колебания явно представляют собой результат запаздывания, равного промежутку между моментом откладки яиц и моментом достижения половой зрелости. Если взять  $T = 0$ , то уравнение (3.13) принимает вид

$$\Delta x = (A - Bx) x \Delta t - \mu x \Delta t, \text{ или } dx/dt = (A - \mu - Bx) x,$$

формально тождественный уравнению (3.2), которое, как мы видели, никогда не имеет колеблющихся решений.

Важно убедиться в том, что колебания, изображенные на фиг. 18, действительно вызваны указанным запаздыванием на 30 шагов, а не являются результатом того, что дифференциальное уравнение было заменено уравнением в конечных разностях. Если мы положим  $T=0$ , то уравнение (3.14) переходит в

$$\Delta x = (0,20 - 0,02x) x.$$

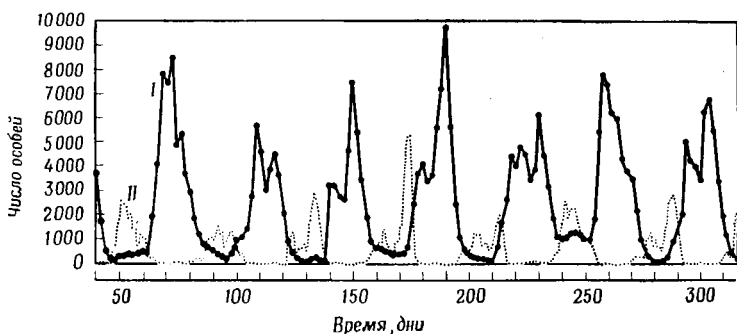
Как было показано ранее (см. гл. II, E), такое уравнение не приводит к колебаниям, пока постоянный член в скобках (в данном случае 0,20) меньше единицы. Таким образом, обнаруженные колебания не есть следствие приближенности метода решения. Этим подтверждается правильность выбора такого шага, при котором  $A = 0,25$ .

Колебания экспериментальной популяции в ситуации, отдаленно напоминающей рассмотренную выше, показаны на фиг. 19.

Этот пример влияния возрастной структуры популяции на характер колебаний ее численности был выбран из-за его простоты. Вообще говоря, и плодовитость и смертность особей, по-видимому, зависят от их возраста и от плотности популяции в данный момент времени, а возможно, также от многих других факторов. Для того чтобы предсказать поведение такой популяции, надо знать влияние на плодовитость и смертность возрастного состава популяции, ее плотности и других относящихся к делу факторов. Предсказание поведения такой популяции сталкивается лишь с техническими, но не с принципиальными трудностями. Для этого можно применить метод, сходный



с использованным выше, с той разницей, что вместо вычисления для каждого промежутка времени одного-единственного значения  $x$  — плотности взрослых особей — теперь требуется рассчитать множество отдельных значений:  $(x_0)_t, (x_1)_t, (x_2)_t, \dots$ , соответствующих численностям различных возрастных классов в данный момент времени. Как правило, мы слишком мало знаем о характере влияния различных факторов



Фиг. 19. Численность мух *Lucilia* в популяционном ящике.

Личинки получали корм в неограниченном количестве, а взрослые особи получали ежедневно 0,5 г печени, I — численность взрослых особей; II — число яиц, откладываемых за один день.

на плодовитость и смертность, чтобы имело смысл проделывать такие вычисления. Истинная ценность вычислений, приводящих к фиг. 18, да и вообще большей части вычислений, проделанных в этой и предыдущих главах, заключается в том, что они дают примерную картину влияния различных факторов на поведение популяции. И хотя эта картина лишь приблизительна, она все же более точна, чем та, которую могут дать чисто словесные построения.

### ПРИМЕРЫ

1. В результате логарифмического роста численность культуры бактерий за 5 час увеличилась от  $2 \cdot 10^8$  до  $3 \cdot 10^8$  клеток. Каков интервал между последовательными делениями, если: а) смертность отсутствует; б) 10% клеток, получившихся в результате одного деления, погибают до начала следующего?

2. Популяция бактерий растет, подчиняясь логистическому уравнению; равновесная плотность составляет  $5 \cdot 10^8$  клеток на 1 мл. При малой плотности популяция удваивается за 40 мин. Какова будет плотность популяции через 2 час, если начальная плотность равна: а)  $10^8$  клеток на 1 мл; б)  $10^9$  клеток на 1 мл?

3. Время (в минутах) между двумя последовательными делениями в культуре бактерий равно  $40 + 10^{-7}x$ , где  $x$  — число клеток на 1 мл. Сколько времени потребуется для того, чтобы плотность увеличилась от  $10^8$  до  $10^9$  клеток на 1 мл?

4. В популяционном ящике, где содержатся плодовые мушки (*Drosophila*), корм для взрослых особей имеется в избытке, а для личинок — в ограниченном количестве. Взрослые самки откладывают 10 яиц в день. Соотношение полов 1 : 1. Ежедневно гибнет 10% всех взрослых особей. Яйцо превращается в личинку спустя 24 час после того, как оно было отложено. Спустя 4 дня личинка окукливается, а через 5 дней после окукливания вылупляется взрослая особь. Смертность имеется лишь на личиночной стадии развития. Вероятность того, что данное яйцо доживет до окукливания, равна  $(1 + x/100)^{-1}$ , где  $x$  — число яиц, отложенных за четыре предыдущих дня; другими словами, это численность личинок в ящике в момент, когда вылупится рассматриваемая личинка (если пренебречь смертностью).

- а) Какова равновесная плотность взрослых особей в ящике? Какова будет равновесная плотность, если:
- б) каждая самка будет ежедневно откладывать вдвое больше яиц;
- в) ежедневная смертность взрослых особей вдвое уменьшится;
- г) изымать из ящика половину всех ежедневно появляющихся взрослых особей?

Если в начальный момент в ящике было 200 взрослых особей, то какой приблизительно будет численность взрослых особей в последующие 30 дней?

## ГЕНЕТИКА СЕМЕЙ

### А. ПОНЯТИЯ ВЕРОЯТНОСТИ И НЕЗАВИСИМОСТИ СОБЫТИЙ

Основное математическое понятие, с которым приходится иметь дело в генетике, — это понятие вероятности. Когда мы говорим о «вероятности» события, мы имеем в виду частоту, с которой это событие происходит в ряде последовательных испытаний. Так, вероятность того, что при бросании кубической кости выпадет шесть очков, приблизительно равна  $\frac{1}{6}$ . Приблизительно, но не точно, поскольку очки обычно обозначают на гранях кости маленькими углублениями, а следовательно, грань с шестью углублениями легче других и поэтому выпадает несколько чаще. Нам важно следующее:

1. Вероятность события определяется как частота, с которой это событие происходит в большой серии последовательных испытаний; другими словами, это отношение числа «успехов» (например, выпадение шести очков) к общему числу испытаний (бросаний кости). Таким образом, вероятность — это всегда число, лежащее между нулем (событие не происходит никогда) и единицей (событие происходит при каждом испытании).

2. Все утверждения относительно вероятностей в конечном счете основаны на эмпирических данных. Так, мы говорим, что вероятность выпадения шести очков равна  $\frac{1}{6}$ , не только потому, что у кости шесть граней, а и потому, что при многократном бросании костей шесть очков выпадает примерно в  $\frac{1}{6}$  случаев.

Рассмотрим теперь пример из области генетики. Вероятность того, что новорожденный ребенок окажется мальчиком, примерно равна  $\frac{1}{2}$ . В действительности доля мальчиков в общем числе новорожденных не всегда и не везде одинакова. Так, в настоящее

время в Англии и Уэльсе рождается примерно 106 мальчиков на каждые 100 девочек, но чтобы упростить рассуждения, мы будем считать, что мальчики составляют ровно  $\frac{1}{2}$  общего числа новорожденных.

А какова вероятность того, что в семье с двумя детьми оба ребенка мальчики? Казалось бы, здесь уместно следующее рассуждение: поскольку возможно три типа семей: 1) два мальчика, 2) две девочки и 3) один мальчик и одна девочка, то вероятность того, что в семье будет два мальчика, равна одной трети. Однако такое рассуждение неправильно, потому что семьи с одним мальчиком и одной девочкой более вероятны (т. е. встречаются чаще), чем семьи двух других типов.

В данном случае есть два способа получить правильный ответ. Первый из них основан на том, что если учитывать последовательность рождений, то число типов семей в действительности равно не трем, а четырем: мальчик—мальчик, мальчик—девочка, девочка—мальчик и девочка—девочка. Если предположить, что все четыре типа встречаются одинаково часто, то вероятность семьи с двумя мальчиками будет равна  $\frac{1}{4}$ . Наблюдения показывают, что это соответствует действительности, однако на каком основании мы предположим, что семьи всех четырех типов встречаются одинаково часто?

Это предположение становится несколько более понятным, если построить рассуждение несколько иначе, а именно: в половине всех семей с двумя детьми первый ребенок мальчик и в половине семей от этой половины второй ребенок также будет мальчик. Значит, вероятность того, что в семье будет два мальчика, равна  $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ . Рассуждая аналогичным образом, можно прийти к выводу, что вероятность и всех других типов семей также равна  $\frac{1}{4}$ . В этом рассуждении мы, кроме предположения, что половина общего числа новорожденных мальчики, неявно сделали еще одно предположение. Мы предположили, что, если первый ребенок мальчик, вероятность того, что и второй будет мальчиком, все равно остается рав-

ной  $1/2$ . Другими словами, мы предполагаем, что пол второго ребенка *не зависит* от пола первого.

Понятие независимости событий — важное понятие. Определяется оно следующим образом. Пусть имеется два события  $A$  и  $B$  и их вероятности равны  $P(A)$  и  $P(B)$  соответственно. События называются независимыми, если вероятность того, что произойдут оба события  $P(A \text{ и } B)$ , равна  $P(A) \cdot P(B)$ . Другими словами, два события независимы, если частота, с которой происходят оба события, равна произведению частот обоих событий, взятых отдельно. В нашем примере событие  $A$  заключается в том, что первый ребенок — мальчик, а событие  $B$  — в том, что второй ребенок тоже мальчик; мы принимаем вероятность того, что оба ребенка мальчики, равной  $P(A) \cdot P(B)$ .

Основаниями для суждения о независимости двух событий служат в конечном счете эмпирические данные. Так, если действительно в одной четверти всех семей с двумя детьми оба ребенка мальчики, то это можно расценивать как доказательство того, что пол второго ребенка не зависит от пола первого. В действительности семей с двумя мальчиками несколько больше, чем следовало бы ожидать, исходя из частоты рождения мальчиков. Это может объясняться различными причинами; например, возможно, что у одних женщин внутриматочная среда благоприятствует развитию зародышей мужского пола, а у других — женского. Однако влияние этих причин невелико, и в дальнейшем я буду считать, что пол ребенка не зависит от пола детей, родившихся в семье до него.

Подведем некоторые итоги.

1. Вероятностью события называется частота, с которой это событие происходит в большой серии последовательных испытаний. Если два события взаимно исключают друг друга, но одно из них происходит обязательно (например, орел или решка, мальчик или девочка), а вероятности их равны  $p$  и  $q$  соответственно, то  $p + q = 1$ .

2. Два события считаются независимыми, если вероятность того, что произойдут оба (т. е. что при двукратном бросании кости дважды выпадет шесть

очков), равна произведению вероятностей обоих событий, взятых отдельно (т. е.  $\frac{1}{6} \cdot \frac{1}{6} = \frac{1}{36}$ ).

3. Все утверждения относительно вероятностей и независимости событий в конечном счете опираются на эмпирические данные.

### Б. БИНОМИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Пусть отношение полов равно 1 : 1 и пол новорожденного не зависит от пола детей, родившихся в семье до него. Какова при этом вероятность того, что в семье с тремя детьми будут две девочки и один мальчик? Ответить на этот вопрос нетрудно, но стоит рассмотреть его подробнее в качестве примера более сложных задач того же класса.

Прежде всего зададимся вопросом: какова вероятность некоторой определенной семьи с мальчиком и двумя девочками, взятой с учетом последовательности рождения детей, например мальчик—девочка—девочка? Ответ ясен:  $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ .

Сколько может быть разных типов семей с одним мальчиком и двумя девочками? Ответ также очевиден: мальчик—девочка—девочка, девочка—мальчик—девочка, девочка—девочка—мальчик. Итого три типа. Значит, вероятность того, что в семье с тремя детьми будет один мальчик и две девочки, равна  $3 \cdot \frac{1}{8} = \frac{3}{8}$ .

Это пример так называемого биномиального распределения. Прежде чем излагать его в общем виде, рассмотрим более сложный пример. При скрещивании белой и серой мышей в  $F_1$  (гибриды первого поколения, полученные от скрещивания двух родительских типов) все мыши будут серыми, а в  $F_2$  (гибриды второго поколения, полученные от скрещивания двух гибридов из  $F_1$ ) «математическое ожидание» белых мышей будет равно  $\frac{1}{4}$ , т. е. в потомстве от большого числа таких скрещиваний на 3 серых мыши будет приходиться одна белая. Пусть у нас имеется один помет  $F_2$  из 5 мышей; какова вероятность того, что 3 мыши будут серыми, а 2 белыми?

Как и в предыдущем случае, мы сначала рассчитаем вероятность какого-либо определенного помета

с учетом последовательности рождений, например помета, в котором первые две мыши белые, а остальные серые:

Порядковый номер	1	2	3	4	5
Окраска	○	○	●	●	●

Вероятность того, что первые две мыши будут белыми, равна  $\frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4}$ , а того, что последующие три будут черными, равна  $\frac{3}{4} \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{3}{4}$ . Итак, вероятность такого помета равна  $(\frac{1}{4})^2 \cdot (\frac{3}{4})^3$ .

Теперь нужно определить, сколько существует типов пометов, с учетом последовательности рождений, в которых две мыши белые, а остальные серые. Эта задача эквивалентна следующей: «Сколькими способами из пяти номеров можно выбрать два, соответствующих двум белым мышам?» Первый номер может быть выбран 5 способами, и, поскольку один номер уже будет выбран, для выбора второго остается 4 возможности. Казалось бы, это означает, что существует  $5 \cdot 4 = 20$  типов пометов, содержащих по 2 белые мыши, однако это не так. Среди этих 20 типов мы помет каждого типа сосчитали дважды: помет, в котором обе первые мыши белые, мы сначала сосчитали как помет, в котором сперва был выбран первый номер, а потом второй, а затем — как помет, в котором сначала был выбран второй номер, а потом первый. То же самое относится и ко всем остальным типам помета, например к ○●●●○. Таким образом, общее число типов пометов равно  $\frac{1}{2} \cdot (5 \cdot 4) = 10$ . Правильность полученного результата можно проверить, перебрав все возможные типы пометов.

Итак, вероятность того, что в помете будет 2 белые мыши и 3 серые, равна

$$10 \cdot \left(\frac{1}{4}\right)^2 \cdot \left(\frac{3}{4}\right)^3 = 135/512.$$

Заметим, что этот результат можно записать в виде

$$\frac{5!}{2!3!} \left(\frac{1}{4}\right)^2 \left(\frac{3}{4}\right)^3,$$

где 5! означает  $5 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1$  и читается как «5 факториал». Обобщая полученный результат, можно

сформулировать следующую теорему: *если вероятность события равна  $p$ , то вероятность того, что это событие произойдет  $r$  раз в последовательности  $n$  независимых испытаний, равна*

$$\frac{n!}{r!(n-r)!} p^r (1-p)^{n-r}.$$

Или, введя, как обычно, обозначение  $1-p=q$ , можно сформулировать эту теорему в следующей форме: если вероятность события равна  $p$ , то вероятность того, что в последовательности  $n$  независимых испытаний оно произойдет  $0, 1, 2, \dots, r, \dots, n$  раз, задаются последовательными членами многочлена  $(q+p)^n \dots$ , т. е.

$$q^n, nq^{n-1}p, \frac{n(n-1)}{2} q^{n-2}p^2, \dots, \frac{n!}{r!(n-r)!} q^{n-r}p^r, \dots, p^n.$$

Мы не будем приводить формального доказательства этой теоремы. Оно аналогично ходу рассуждений в только что рассмотренном частном случае. Так, вероятность того, что первые  $r$  испытаний из  $n$  будут успешными, а остальные неудачными, равна  $p^r(1-p)^{n-r}$ , а число возможных способов выбрать  $r$  объектов (т. е. «удачных» испытаний) из  $n$  возможных (общего числа испытаний) равно  $\frac{n!}{r!(n-r)!}$ . С помощью этой биномиальной теоремы можно рассчитать вероятность семьи любого типа.

Существует еще один прием, часто применяемый при расчете вероятностей. Предположим, например, что нам надо рассчитать вероятность того, что в результате скрещивания белой и серой мышей в помете  $F_2$ , содержащем 8 мышей, по крайней мере одна будет белой. Можно, конечно, рассчитать вероятности пометов с 1, 2, 3, ..., 8 белыми мышами и затем сложить их. Но это очень громоздко, и, к счастью, в этом нет необходимости. Оказывается, достаточно вычислить вероятность того, что в помете не будет ни одной белой мыши,

$$P(0) = \left(\frac{3}{4}\right)^8 \approx 0,1001,$$



и вычесть ее из единицы, поскольку вероятность того, что в помете будет по крайней мере одна белая мышь, равна

$$P(\text{по крайней мере } 1) = 1 - P(0) \approx 0,8999.$$

Другими словами, если рассчитать вероятность какого-либо события трудно, попытайтесь рассчитать вероятность того, что это событие не произойдет.

### В. УСЛОВНЫЕ ВЕРОЯТНОСТИ

До сих пор мы рассматривали только независимые события. Но нам часто может понадобиться найти вероятность того, что произойдут два события, причем вероятность одного из них зависит от того, произошло или нет другое.

Какова, например, вероятность того, что из двух карт, наугад вынутых из колоды, обе окажутся пиковой масти? Вероятность того, что первой картой будет пиковая, равна  $\frac{13}{52} = \frac{1}{4}$ . После того как одна пиковая карта уже вынута, в колоде остается 51 карта, из них 12 — пики. Следовательно, вероятность того, что второй картой будет пиковая, при условии, что пиковой уже была первая, равна  $\frac{12}{51}$ , т. е. не равна  $\frac{1}{4}$ . Отсюда вероятность того, что обе карты будут пиками, равна  $\frac{1}{4} \cdot \frac{12}{51} = \frac{1}{17}$ . (А следовательно, и вероятность того, что из двух карт, вынутых одновременно, обе окажутся пиками, также равна  $\frac{1}{17}$ .)

Задачи такого типа возникают не только в карточных играх. Пусть, например, мы знаем, что в семье с тремя детьми есть девочка, и нас интересует вероятность того, что у этой девочки есть старший брат. Очевидно, вероятность зависит от того, старшая, средняя или младшая из детей эта девочка. Для того чтобы решить эту задачу, мы должны четко представлять себе, что означает в данном случае вероятность. Мы определили вероятность как отношение числа «успешных испытаний» к общему числу «испытаний». В данном случае мы можем представить себе, что собрали всех девочек страны и отобрали из них тех, в семье которых есть, кроме них, еще два ребенка. Эти

отобранные девочки и будут представлять собой «испытания». Те из них, у кого есть старший брат, соотвествуют «успешным испытаниям».

Из отобранных нами девочек:

$\frac{1}{3}$  будут старшими в семье и у них старших братьев не будет;

$\frac{1}{3}$  будут средними и у половины из них будут старшие братья;

$\frac{1}{3}$  будут младшими и по крайней мере один старший брат будет у  $\frac{3}{4}$  из них (так как вероятность того, что из двух старших детей по крайней мере один мальчик, равна  $1 - \frac{1}{4} = \frac{3}{4}$ ).

Итак, искомая вероятность равна

$$\frac{1}{3} \cdot 0 + \frac{1}{3} \cdot \frac{1}{2} + \frac{1}{3} \cdot \frac{3}{4} = \frac{5}{12}.$$

В сложных случаях рассуждения, подобные приведенным выше, облегчаются введением новых обозначений. Мы обозначим

$P(A)$  — вероятность  $P$  того, что событие  $A$  произойдет;

$P(A|H)$  — вероятность того, что событие  $A$  произойдет в ситуации  $H$ .

Тогда если  $H_1$ ,  $H_2$  и  $H_3$  — три ситуации, из которых всегда реализуется одна и только одна, то

$$P(A) = P(A|H_1) \cdot P(H_1) + P(A|H_2) \cdot P(H_2) + P(A|H_3) \cdot P(H_3). \quad (4.1)$$

Мы не будем приводить формального доказательства этой теоремы. Это просто краткая запись хода рассуждений при решении задачи «девочка и ее старший брат», где  $A$  означает «у девочки есть старший брат», а  $H_1$ ,  $H_2$  и  $H_3$  означают, что девочка — первый, второй или третий ребенок в семье соответственно.

$H_1$ ,  $H_2$  и т. д. иногда называют «гипотезами», но этот термин неудобен, поскольку это совпадает с термином, употребляемым для утверждений, в отношении которых понятие вероятности не имеет смысла. Так, например, бессмысленно говорить о частоте, с которой выполняется гипотеза Авогадро. В рассмот-

ренном примере  $H_1$ ,  $H_2$  и т. д. означают определенные ситуации, реализующиеся каждая в некоторой доле случаев.

Полезность формулы (4.1) станет особенно ясной в следующей главе, но несколько примеров мы приведем и здесь. Допустим, что из поколения  $F_2$ , полученного от скрещивания белой и серой мышей, взяли одну серую мышью (назовем ее Минни) и скрестили ее с белой. В помете оказалось 5 мышат. Какова вероятность того, что все пять будут серыми?

Это явно зависит от того, гомозиготна ли Минни по гену, определяющему серую окраску ( $CC$ ), или гетерозиготна по гену альбинизма ( $Cc$ ). В первом случае все ее потомство будет серым, а во втором случае можно ожидать отношения 1 : 1. Таким образом, мы можем написать  $P$  (все 5 серые) =  $P$  (все 5 серые | Минни  $CC$ )  $\times$   $P$  (Минни  $CC$ ) +  $P$  (все 5 серые | Минни  $Cc$ )  $\times$   $P$  (Минни  $Cc$ ) =  $1 \cdot \frac{1}{3} + (\frac{1}{2})^5 \cdot \frac{2}{3} = \frac{17}{48}$ .

Рассмотрим теперь более сложный пример. Предположим, что у людей голубой цвет глаз — рецессивный признак, а карий — доминантный, т. е. что у  $BB$  и  $Bb$  глаза карие, а у  $bb$  голубые (это верно лишь приблизительно). Предположим также, что в некоторой популяции людей 36% голубоглазых, 16% гомозиготных по гену, определяющему карий цвет глаз, и 48% гетерозиготных. Какова вероятность того, что случайно взятый человек окажется голубоглазым, если при этом известно, что у него есть голубоглазый брат?

Ясно, что это зависит от того, были ли его родители, например, оба  $bb$ , и тогда он, разумеется, будет голубоглазым, или оба они были, например,  $Bb$ , и тогда он может быть кареглазым.

Прежде всего мы составим таблицу (табл. 1), в которую запишем различные типы родительских пар, их частоту и долю голубоглазых в их потомстве.

Выписывая частоты родительских пар, мы допускали, что ни генотип, ни цвет глаз, например, жены не зависит от цвета глаз и генотипа мужа. Это предположение может оказаться и неверным, если, например, голубоглазые мужчины предпочитают голубоглазых же женщин. Однако для того, чтобы

Таблица 1

Отец × Мать	Частота родительских пар $f$	Доля голубоглазых в потомстве $p$	Относительная частота голубоглазых в популяции $n = f \times p$
$BB \times BB$	$0,16 \times 0,16$	0	0
$BB \times bb$	} $2 \times 0,16 \times 0,36$	0	0
$bb \times BB$			
$BB \times Bb$	} $2 \times 0,16 \times 0,48$	0	0
$Bb \times BB$			
$Bb \times Bb$	$0,48 \times 0,48$	$1/4$	0,0576
$Bb \times bb$	} $2 \times 0,48 \times 0,36$	$1/2$	0,1728
$bb \times Bb$			
$bb \times bb$	$0,36 \times 0,36$	1	0,1296
Итого			0,3600

получить ответ на поставленный вопрос, необходимо сделать хоть какие-то допущения.

При составлении такого рода таблиц очень легко ошибиться; к счастью, здесь возможно несколько способов проверки. Во-первых, поскольку существует 3 типа родителей, то число возможных родительских пар равно 9, и мы перечислили их все. Во-вторых, мы можем убедиться, что сумма всех чисел в колонке  $f$  равна единице. (Решающим доказательством служит совпадение частоты голубоглазых детей — 0,3600 — с частотой голубоглазых родителей. Но эта проверка относится лишь к тому случаю, когда заранее предполагается «случайное скрещивание» и выбранные частоты родительских генотипов удовлетворяют отношению Харди — Вайнберга.)

Из табл. 1 следует, что у 0,0576/0,3600 голубоглазых детей оба родителя кареглазые, у 0,1728/0,3600 кареглазый один из родителей и у 0,1296/0,3600 детей оба родителя голубоглазые.

Теперь мы можем использовать (4.1) и рассчитать вероятность  $P$  того, что у человека, у которого есть

голубоглазый брат, глаза тоже голубые:

$$\frac{0,0576}{0,3600} \cdot \frac{1}{4} + \frac{0,1728}{0,3600} \cdot \frac{1}{2} + \frac{0,1296}{0,3600} \cdot 1 = 0,64.$$

Для чего может понадобиться найти такую вероятность, станет ясно в дальнейшем, при обсуждении близнецового метода.

### Г. ОБРАТНЫЕ ВЕРОЯТНОСТИ

Вычисление вероятностей всегда начинают с некоторых общих допущений (например, что половина новорожденных мальчики, что пол последующего ребенка не зависит от пола предыдущего и т. п.), а затем рассчитывают вероятность (т. е. частоту) некоторого определенного события (например, вероятность того, что в семье есть две сестры и два брата). При расчете обратных вероятностей задача состоит в том, чтобы, исходя из некоторого имевшего место события или группы событий, определить вероятность того, что некоторое общее утверждение истинно. В такой форме задача явно неразрешима и, более того, бессмысленна, если под «вероятностью» мы имеем в виду «частоту события». Общее утверждение не может быть истинным лишь в некоторой доле случаев.

Допустим, например, что мы ставим эксперимент по скрещиванию дрозофил, несущих гены *vestigial* и *aristapedia*, с целью проверки закона Менделя и получаем в  $F_2$  распределение, близко отвечающее «ожидаемому» соотношению 9 : 3 : 3 : 1. Мы не можем вычислять вероятность того, что закон Менделя справедлив, поскольку вероятность — это мера частоты, а закон Менделя в отношении генов *vestigial* и *aristapedia* не может быть иногда верным, а иногда — нет.

Мы можем рассчитать вероятность получения данного результата в предположении, что закон Менделя выполняется. Мы можем пойти дальше и, по-прежнему считая закон Менделя справедливым, рассчитать вероятность того, что наблюдаемое распределение будет совпадать с ожидаемым не лучше, чем

то, которое мы получили, — это величина, которая обычно рассчитывается при использовании различных «критериев значимости». Однако существует класс задач, в которых «обратное рассуждение» применяется для вычисления вероятности того, что некоторое утверждение истинно. Утверждение может не носить общего характера и быть иногда истинным, а иногда ложным. Приведем пример, поясняющий этот метод.

Предположим, что женщина с группой крови  $O$  выходит замуж за мужчину с группой  $AB$  и у нее рождаются двое мальчиков-близнецов с группой крови  $B$ . Если это все, что нам известно, то какова вероятность того, что эти близнецы однояйцовые, т. е. развились из одного яйца?

Трудность заключается в следующем: если бы мы знали, что двое близнецов, родившихся от такого брака, однояйцовые, то было бы нетрудно рассчитать вероятность принадлежности их обоих к группе  $B$ , но ведь нам предложено решить обратную задачу. Начнем с простого. Генетическая схема наследования интересующих нас групп крови будет иметь следующий вид:

$$\begin{array}{c} O \times A \\ O \quad B \\ \hline \begin{array}{cc} | & | \\ \frac{1}{2} \frac{O}{A} & \frac{1}{2} \frac{O}{B} \end{array} \end{array}$$

т. е. группа  $A$       т. е. группа  $B$

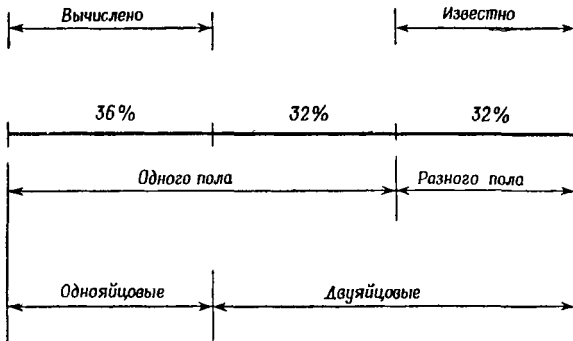
Таким образом, вероятность того, что оба двуйцовых близнеца имеют группу  $B$ , равна  $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ . В случае однояйцовых близнецов вероятность того, что первый будет иметь группу  $B$ , равна  $\frac{1}{2}$ ; второй будет, разумеется, иметь ту же группу. Таким образом, вероятность того, что оба однояйцовых близнеца будут иметь группу  $B$ , равна  $\frac{1}{2}$ .

Используя обозначения, введенные в предыдущем разделе, мы можем записать:

$$P(2B | \text{дв.}) = \frac{1}{4}; \quad P(2B | \text{одн.}) = \frac{1}{2}.$$

Нам же нужно определить  $P$  (одн. | 2В), т. е. вероятность того, что близнецы однояйцовые, при условии, что оба они имеют группу крови В. Эту задачу можно решить, лишь если нам заранее известна относительная частота рождений однояйцовых и двуяйцовых близнецов одного пола.

Эти относительные частоты можно рассчитать, исходя из того, что пол близнецов различен в 32% всех



Фиг. 20. Определение частоты однояйцовых близнецов.

близнецовых пар. Ясно, что эти пары двуяйцовые, и так как число двуяйцовых пар, в которых пол одинаков, равно числу двуяйцовых пар, в которых пол различен, то еще 32% близнецовых пар — это двуяйцовые близнецы одного пола; следовательно, двуяйцовые близнецы составляют 64% общего числа близнецовых пар. Остальные 36% — это однояйцовые двойни. На фиг. 20 вышеизложенное рассуждение проиллюстрировано графически.

Из этого следует, что из всех близнецовых пар одного пола  $0,36/0,68$  однояйцовые, а  $0,32/0,68$  — двуяйцовые.

Следовательно, среди всех пар мальчиков-близнецов от браков  $O$  (мать)  $\times$   $AB$  (отец)

$$\frac{0,32}{0,68} \cdot \frac{1}{4} \text{— двуяйцовые и оба имеют группу крови В;}$$

$$\frac{0,36}{0,68} \cdot \frac{1}{2} \text{— однояйцовые и оба имеют группу крови В.}$$

Итак, вероятность того, что данная пара мальчиков-близнецов однойцовые близнецы, если оба они имеют группу крови В, равна

$$P(\text{одн.} | 2В) = \frac{0,36}{0,68} \cdot \frac{1}{2} : \left( \frac{0,36}{0,68} \cdot \frac{1}{2} + \frac{0,32}{0,68} \cdot \frac{1}{4} \right) = \frac{9}{13}.$$

Это и есть решение нашей задачи. Заметим, что если априорные вероятности того, что близнецы одного пола однойцовые и двухйцовые, обозначить  $P(\text{одн.})$  и  $P(\text{дв.})$  соответственно, то решение примет вид

$$P(\text{одн.} | 2В) = \frac{P(2В | \text{одн.}) \cdot P(\text{одн.})}{P(2В | \text{одн.}) \cdot P(\text{одн.}) + P(2В | \text{дв.}) \cdot P(\text{дв.})}.$$

Это выражение представляет собой частный случай теоремы Байеса. Предположим, что  $H_1$  и  $H_2$  — утверждения, из которых одно, и притом только одно, истинно, а  $B$  — некоторый результат, вероятность которого зависит от того, какое из утверждений истинно. Вероятность того, что  $H_1$  и  $B$  истинны, можно обозначить  $P(H_1 + B)$ . Тогда

$$P(H_1 + B) = P(H_1) P(B | H_1)$$

и аналогично

$$P(H_1 + B) = P(B) P(H_1 | B),$$

откуда

$$P(H_1 | B) = \frac{P(B | H_1) P(H_1)}{P(B)},$$

$$P(B) = P(B | H_1) P(H_1) + P(B | H_2) P(H_2)$$

и, наконец,

$$P(H_1 | B) = \frac{P(B | H_1) P(H_1)}{P(B | H_1) P(H_1) + P(B | H_2) P(H_2)}. \quad (4.2)$$

Последнее равенство и есть теорема Байеса. Эту теорему можно обобщить на случай трех и более альтернативных утверждений. Ее можно использовать для вычисления апостериорной вероятности некоторого утверждения  $H_1$  после того, как известен результат  $B$ , в предположении, что:

1) известны априорные вероятности  $H_1$  и не  $H_1$  в отсутствие данных относительно  $B$ ;

2) зная истинность  $H_1$  или не  $H_1$ , можно вычислить вероятность  $B$ .



Решающим является первое условие; в рассмотренном примере была известна доля однояйцовых пар среди близнецов одного пола.

Теорему Байеса можно применять в близнецовом методе даже в тех случаях, когда генотипы родителей неизвестны, но при условии, что мы знаем частоту генотипов в популяции и что скрещивание происходит случайно. Например, какова вероятность того, что два голубоглазых мальчика-близнеца однояйцовые? Используя известные обозначения, запишем

$$P(\text{одн.} | 2b) = \frac{P(2b | \text{одн.}) P(\text{одн.})}{P(2b | \text{одн.}) P(\text{одн.}) + P(2b | \text{дв.}) P(\text{дв.})}.$$

Если мы примем такую же частоту генотипов, как на стр. 84, то у 36% населения глаза голубые; иными словами,  $P(2b | \text{одн.}) = 0,36$ .

Мы уже рассчитали для пары братьев и, следовательно, для пары двояйцовых близнецов вероятность того, что один из братьев будет голубоглазым, если известно, что другой голубоглаз. Эта вероятность равна 0,64. Следовательно,

$$P(2b | \text{дв.}) = 0,36 \cdot 0,64.$$

И предполагая, как и выше, что

$$P(\text{одн.}) = 0,36/0,68 \quad \text{и} \quad P(\text{дв.}) = 0,32/0,68,$$

получаем

$$P(\text{одн.} | 2b) = 0,36 \cdot \frac{0,36}{0,68} : \left( 0,36 \cdot \frac{0,36}{0,68} + \right. \\ \left. + 0,36 \cdot 0,64 \cdot \frac{0,32}{0,68} \right) = 0,638.$$

Пока не стало известно, что оба близнеца голубоглазые, вероятность того, что они однояйцовые, была равна  $0,36/0,68 = 0,530$ ; дополнительная информация повысила эту вероятность до 0,638.

#### ПРИМЕРЫ

1. Какова вероятность того, что при бросании двух костей выпавшие очки: а) в сумме равны 9; б) отличаются на 2; в) не равны между собой?

2. Бросаются красная и зеленая кости. Какова вероятность того, что:

- а) на красной кости выпадет четное число очков, а на зеленой — меньше 3;
- б) на красной кости выпадет меньше 3 или на зеленой кости — больше 3 очков;
- в) если на красной кости выпадет 5 очков, то сумма очков на обеих костях будет больше 8?

3. Из обычной колоды в 52 карты вынимают 5 карт. Какова вероятность того, что: а) все они будут одной масти;

- б) среди них будет 4 туза?

4. Альбинизм у мышей обусловлен одним рецессивным геном. Альбинос был скрещен с серой мышью из чистой линии, и во втором поколении ( $F_2$ ) получили помет из четырех мышей (ожидаемое расщепление 3 серые : 1 белая). Какова вероятность того, что в помете будет:

- а) 3 серые и 1 белая;
- б) по крайней мере 1 белая;
- в) 1 белая, 2 гетерозиготы и 1 гомозигота по гену серой окраски;
- г) 2 белые самки и 2 серых самца?

5. Какова доля семей с четырьмя детьми, в которых у девочек есть по крайней мере два старших брата?

6. а) Серая мышь по кличке Минни из помета  $F_2$ , описанного в 4-м вопросе, при скрещивании с самцом-альбиносом дает помет из 5 особей. Какова вероятность того, что по крайней мере один из них будет альбиносом?

- б) Известно, что все 5 мышей в помете серые; какова вероятность того, что Минни гетерозиготна по гену альбинизма?

7. Из трех заключенных — Мэтью, Марк и Люк — двое должны быть казнены, но Мэтью не знает, кто именно. Он обращается к тюремщику с таким вопросом: «Так как либо Марк, либо Люк все равно должен быть казнен, то вы не сообщите мне ничего нового о моей собственной судьбе, если назовете имя одного из осужденных на казнь». Подумав, тюремщик отвечает, что будет казнен Марк. После этого Мэтью воспрянул духом, решив, что если до слов тюремщика вероятность его казни была равна  $\frac{2}{3}$ , то теперь она составляет лишь  $\frac{1}{2}$ , поскольку казнен будет либо он, либо Люк.

Были ли у Мэтью основания воспрянуть духом?

## ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Основным понятием генетики популяций является частота гена. Рассмотрим популяцию диплоидных организмов и предположим, что некий определенный локус представлен в этой популяции только двумя аллелями  $A$  и  $a$ . Следовательно, в популяции будут встречаться три генотипа  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Можно рассчитать относительные частоты этих генотипов  $PAa : QAa : Raa$ , где  $P + Q + R = 1$ . (Практически гетерозиготы  $Aa$  обычно трудно отличить от гомозигот  $AA$  или  $aa$ .)  $P$ ,  $Q$  и  $R$  — это частоты генотипов. Частоты генов —  $pA$  и  $qa$  — выражают через частоты генотипов следующим образом:

$$p = P + \frac{1}{2} Q; \quad q = \frac{1}{2} Q + R. \quad (5.1)$$

При этом мы исходим из того, что в гомозиготе  $AA$  содержится два гена  $A$ , в гомозиготе  $aa$  — два гена  $a$ , а в гетерозиготе  $Aa$  — один ген  $A$  и один ген  $a$ .

## А. ОТНОШЕНИЕ ХАРДИ — ВАЙНБЕРГА

Соотношения (5.1) справедливы для любых «аутосомных» (т. е. не сцепленных с полом) локусов в популяции диплоидных организмов независимо от способа размножения. Эти соотношения позволяют рассчитывать  $p$  и  $q$ , если нам известны  $P$ ,  $Q$  и  $R$ . Так, если 60% популяции составляют особи  $AA$ , 10% —  $Aa$  и 30% —  $aa$ , то  $p = 0,65$  и  $q = 0,35$ . Заметим, что обратное не верно: мы не можем рассчитать  $P$ ,  $Q$  и  $R$ , если нам известны только  $p$  и  $q$ . Однако можно определить  $P$ ,  $Q$  и  $R$ , зная  $p$  и  $q$ , если допустить, что скрещивание происходит случайно. Другими словами, мы

предполагаем, что вероятность скрещивания данной особи с особью  $AA$ ,  $Aa$  или  $aa$  не зависит от ее собственного генотипа.

Тогда если в данном поколении частоты генов  $A$  и  $a$  равны  $p$  и  $q$  соответственно, то вероятность того, что особь, принадлежащая к следующему поколению, получит от отца ген  $A$ , равна  $p$ . Вероятность того, что та же особь получит ген  $A$  от матери, также равна  $p$  и, если скрещивание происходит случайно, не зависит от того, получен ли уже такой же ген от отца.

Таким образом, вероятность того, что ген  $A$  будет получен от обоих родителей, равна  $p^2$  и в то же время равна частоте генотипа  $AA$  в популяции. Аналогичное рассуждение справедливо и для других генотипов (табл. 2).

Таблица 2

Ген от отца	Ген от матери	Генотип	Частота
$A$	$A$	$AA$	$p^2$
$A$	$a$	$Aa$	$pq$
$a$	$A$	$Aa$	$pq$
$a$	$a$	$aa$	$q^2$

Итак, мы пришли к «закону Харди — Вайнберга», утверждающему, что если в диплоидной популяции два аллельных гена представлены в соотношении  $pA : qa$ , то в результате случайного скрещивания в популяции зигот устанавливается следующее соотношение генотипов:  $p^2AA : 2pqAa : q^2aa$ . При случайном скрещивании это отношение достигается за одно поколение независимо от частоты генотипов в родительской популяции.

В популяционной генетике принято считать, что отношение Харди — Вайнберга, как правило, выполняется. В действительности это предположение справедливо лишь в том случае, если скрещивание в отношении рассматриваемых генотипов случайно. Как можно определить, случайно ли их скрещивание? В общем случае это невозможно, но если в популяции

идентифицируются все три генотипа, то мы можем определить их частоты и посмотреть, соответствуют ли они отношению Харди — Вайнберга. Если реальные частоты генотипов удовлетворяют этому отношению, то это подтверждает случайность скрещивания. Например, было показано, что скрещивание довольно близко к случайному у людей в отношении разных групп крови, а у лондонских кошек в отношении масти (черной, рыжей или «черепашковой»). Однако известно, что мужчины высокого роста чаще женятся на высоких женщинах, а низкие — на низких, так что в отношении генов, определяющих рост, скрещивание нельзя считать случайным. Наконец, если мы, определяя в популяции половозрелых особей частоты генотипов, обнаруживаем, что они значительно отклоняются от отношения Харди — Вайнберга, то это еще не обязательно свидетельствует о неслучайности скрещивания; такое расхождение равным образом может быть вызвано дифференцированной смертностью.

#### Б. ОТБОР

Пусть в случайно скрещивающейся популяции присутствуют два аллельных гена  $A$  и  $a$ , причем  $A$  доминантен, а вероятности того, что из оплодотворенного яйца со временем вырастут половозрелые особи, равны

$$\begin{array}{l} \text{для } AA \text{ и } Aa \quad - \quad S, \\ \text{для } aa \quad \quad \quad - \quad S(1-k). \end{array}$$

Таким образом, если  $k$  положительно, то приспособленность  $aa$  ниже приспособленности  $AA$  и  $Aa$ . Предполагается, что плодовитости всех трех генотипов одинаковы. Как будет изменяться такая популяция и сколь быстро будут происходить эти изменения? Предположим для простоты, что поколения не перекрываются. В таком случае нам нужно выразить частоту гена в данном поколении через его частоту в предыдущем поколении (на той же стадии жизненного цикла).

Пусть частота гена  $A$  у взрослых особей в  $n$ -м поколении равна  $p_n$ . При случайном скрещивании

частоты зигот в следующем  $(n + 1)$ -м поколении будут

$$p_n^2 AA : 2p_n(1 - p_n) Aa : (1 - p_n)^2 aa,$$

а относительные частоты взрослых особей в  $(n + 1)$ -м поколении

$$Sp_n^2 AA : 2Sp_n(1 - p_n) Aa : S(1 - p_n)^2(1 - k) aa. \quad (5.2)$$

Теперь можно вычислить  $p_{n+1}$  — частоту гена  $A$  у взрослых особей в  $(n + 1)$ -м поколении — как долю гена  $A$  в популяции с относительными частотами генотипов (5.2). Однако выражение, определяющее  $p_{n+1}$  через  $p_n$ , получается довольно громоздким. Формула будет более компактной, если оперировать с величиной  $u_n = p_n/(1 - p_n)$ , т. е. с отношением частоты генов  $A$  к частоте генов  $a$ .

Тогда, поделив каждый член (5.2) на  $(1 - p_n)^2$ , мы получаем относительные частоты генотипов в популяции взрослых особей в  $(n + 1)$ -м поколении в виде

$$Su_n^2 AA : 2Su_n Aa : S(1 - k) aa,$$

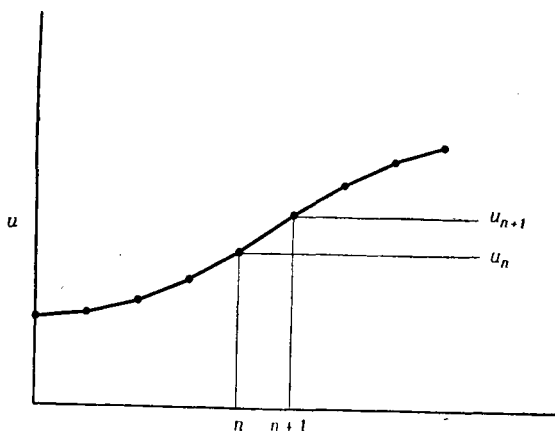
откуда

$$u_{n+1} = \frac{2Su_n^2 + 2Su_n}{2Su_n + 2S(1 - k)} = \frac{u_n(u_n + 1)}{u_n + 1 - k}. \quad (5.3)$$

Получено рекуррентное уравнение, позволяющее вычислять частоту гена  $A$  в  $(n + 1)$ -м поколении через его частоту в  $n$ -м поколении. Зная начальную частоту гена  $A$  и «коэффициент отбора»  $k$  против гомозигот  $aa$ , мы можем посредством численных итераций рассчитать частоту гена  $A$  в любом поколении.

Хорошо было бы найти аналитическое решение уравнения (5.3), чтобы можно было, например, вычислить  $u_{100}$  через  $u_0$  и  $k$ , не производя 100 последовательных итераций. К сожалению, в общем случае это невозможно. Аналитическое решение, однако, нетрудно получить в том важном случае, когда  $k$  мало (скажем, равно 0,01 или еще меньше). Поскольку при этом изменение  $u_n$  за одно поколение не слишком сильно отличается от изменения  $u_n$  в предыдущем или последующем поколении, то мы можем перейти от (5.3) к дифференциальному уравнению. На фиг. 21

изображена одна из возможных зависимостей  $u_n$  от  $n$ , удовлетворяющая этому условию. Такой график, представляющий собой ломаную линию, вполне можно заменить гладкой кривой, наклон которой в зави-



Фиг. 21. Решение рекуррентного уравнения в случае, когда его можно безболезненно заменить дифференциальным уравнением.

симости от номера поколения  $n$  задается выражением

$$\frac{u_{n+1} - u_n}{(n+1) - n} = u_{n+1} - u_n,$$

т. е. кривой, уравнение которой имеет вид

$$\frac{du_n}{dn} = u_{n+1} - u_n.$$

Таким образом, мы заменяем уравнение (5.3) уравнением

$$\frac{du_n}{dn} = u_{n+1} - u_n = \frac{ku_n}{u_{n+1} - k}. \quad (5.4)$$

Прежде чем приступить к решению (5.4), заметим, что при малом  $k$  не происходит сильных изменений  $u_{n+1} - u_n$  от поколения к поколению, так что рекуррентное уравнение вполне можно заменить дифференциальным уравнением. Кроме того, при малом

$k$  (5.4) можно заменить на

$$\frac{du_n}{dn} = \frac{ku_n}{u_n + 1}. \quad (5.5)$$

Последнее представляет собой уравнение с разделяющимися переменными:

$$\int (1 + 1/u_n) du_n = k \int dn = kn,$$

откуда

$$kn = [u_n + \ln u_n]_0^n = u_n - u_0 + \ln \frac{u_n}{u_0}. \quad (5.6)$$

Рассмотрим действие 1%-ного отрицательного отбора ( $k = 0,01$ ) на рецессивный ген, начальная частота которого равна 99,9%. Тогда  $u_0 = \frac{0,001}{0,999} \approx 0,001$  и, следовательно,

$$kn = u_n - 0,001 + \ln \frac{u_n}{0,001}. \quad (5.7)$$

Из (5.7) можно рассчитать, сколько должно пройти поколений, чтобы могла быть достигнута данная частота гена (табл. 3).

Таблица 3

$p_n$	$u_n$	$\frac{u_n}{0,001}$	$\ln \frac{u_n}{0,001}$	$kn$	$n$
0,001	0,001	1	0	0	0
0,01	0,01	10	2,303	2,312	231
0,1	0,111	111	4,71	4,82	482
0,5	1,0	1000	6,91	7,91	791
0,9	9	9000	9,11	18,11	1811
0,99	99	99000	11,52	110,52	11052
0,999	999	999000	13,83	1012,83	101283

Так, при 1%-ном отборе частота первоначально редкого доминантного гена возрастает от 0,1 до 10% за 482 поколения, от 10 до 90% за 1329 поколений, а для изменения частоты от 90 до 99,9% требуется почти 100 000 поколений. Столь длительное время, необходимое для полной элиминации рецессивного гена, объясняется тем, что редко встречающийся рецессив-



ный ген почти всегда находится в гетерозиготном состоянии и, следовательно, не подвергается отбору; по этой же причине частота «выгодных», но редких рецессивных генов увеличивается очень медленно.

#### В. ОТБОР ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ ВСЕХ ТРЕХ ГЕНОТИПОВ

Если приспособленности трех генотипов удовлетворяют соотношению

$$AA < Aa < aa,$$

то аллель  $a$  будет вытеснять из популяции аллель  $A$ , так же как и в случае, когда  $AA = Aa < aa$ , но только с большей скоростью, в особенности при низкой частоте  $a$ . Однако если  $AA < Aa > aa$ , то поведение популяции будет иным; мы покажем, что в этом случае существует равновесие, при котором в популяции присутствуют оба аллеля  $A$  и  $a$ .

Пусть  $p$  — частота гена  $A$  в популяции взрослых особей в  $n$ -м поколении, а  $q = 1 - p$  — частота гена  $a$ . Пусть относительные приспособленности трех генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  равны соответственно  $1 - K : 1 : 1 - k$ . Если при каждом случайном скрещивании образуется  $N$  зигот, то мы получим результаты, представленные в табл. 4.

Таблица 4

Генотип	Число зигот	Число зигот, доживших до стадии взрослых особей в $(n+1)$ -м поколении
$AA$	$Np^2$	$Np^2(1-K)$
$Aa$	$2Npq$	$2Npq$
$aa$	$Nq^2$	$Nq^2(1-k)$
Всего . . . $N$		$N(1 - Kp^2 - kq^2)$

Число генов  $A$  в популяции взрослых особей будет равно

$$2Np^2(1-K) + 2Npq = 2Np(p - pK + q) = 2Np(1 - pK),$$

откуда

$$p' = \frac{2Np(1-pK)}{2N(1-Kp^2-kq^2)}, \quad (5.8)$$

где  $p'$  — частота гена  $A$  в  $(n+1)$ -м поколении.

Если популяция находится в состоянии равновесия, то  $p$  не меняется от поколения к поколению; другими словами,  $p = p'$  и, следовательно, в состоянии равновесия

$$\text{либо } p = 0, \quad \text{либо } 1 - Kp^2 - kq^2 = 1 - pK.$$

Подставляя  $q = 1 - p$  и приводя подобные члены, получаем

$$(K+k)p^2 - (K+2k)p + k = 0,$$

откуда

$$(p-1)[(K+k)p - k] = 0, \quad (5.9)$$

т. е. в состоянии равновесия  $p$  равно либо 0, либо 1, либо  $k/(k+K)$ .

В отличие от тривиальных случаев равновесия, отвечающих  $p = 0$  или 1, равновесие при  $p = \frac{k}{k+K}$  представляет большой интерес. Это равновесие имеет смысл лишь при  $p$ , лежащем между 0 и 1, т. е. лишь если  $k$  и  $K$  имеют одинаковый знак. Другими словами, равновесие существует, если приспособленность гетерозигот выше ( $K$  и  $k$  положительны) или ниже ( $k$  и  $K$  отрицательны) приспособленностей обеих гомозигот.

Устойчивы ли эти равновесия? Предварительный ответ на этот вопрос можно получить, рассматривая изменение частоты генов  $A$  и  $a$  при  $p$ , близком к 0 и 1. Рассмотрим случай, когда  $K$  и  $k$  положительны. При низкой частоте гена  $A$  большая часть генов  $A$  находится в гетерозиготном состоянии (т. е. генотип  $Aa$  встречается гораздо чаще, чем  $AA$ ). Поскольку  $k$  положительно, приспособленность генотипа  $Aa$  выше приспособленности  $aa$ , и поскольку генотип  $AA$  встречается слишком редко для того, чтобы как-то влиять на результат, частота гена  $A$  будет возрастать. Точно так же будет возрастать частота гена  $a$ , если последний встречается относительно редко, а  $K$  положи-

Из этого следует, что если  $k$  и  $K$  положительны (гетерозиготный генотип обладает наибольшей приспособленностью), то равновесие устойчиво, а если  $K$  и  $k$  отрицательны, то оно неустойчиво.

Проведенное рассуждение, однако, не позволяет сделать никаких заключений о том, колеблется ли  $p$  около равновесного значения при положительных  $K$  и  $k$ .

Для того чтобы решить этот вопрос, исследуем малые отклонения от состояния равновесия. Пусть в  $n$ -м поколении  $p = \frac{k}{K+k} + \delta$ , где  $\delta$  — малое отклонение от состояния равновесия, а  $p' = \frac{k}{K+k} + \delta'$ . Подставим эти выражения в уравнение (5.8). Получим

$$\frac{k}{K+k} + \delta' = \left[ \frac{k}{K+k} + \delta \right] \left[ 1 + K\delta / \left( 1 - \frac{Kk}{K+k} \right) \right].$$

Поскольку  $\delta$  мало, членами порядка  $\delta^2$  можно пренебречь. В результате получаем

$$\delta' = \frac{K+k-2Kk}{K+k-Kk} \delta. \quad (5.10)$$

Пусть  $\frac{K+k-2Kk}{K+k-Kk} = R$ . Тогда при  $R$ , лежащем между 0 и 1, равновесие устойчиво и колебаний не происходит. Это условие выполняется, когда приспособленность гетерозигот выше приспособленности обеих гомозигот. В этом случае  $K$  и  $k$  положительны и притом меньше единицы, поскольку если, например,  $K > 1$ , то приспособленность генотипа  $AA$  будет отрицательной, а отрицательная приспособленность не имеет смысла. Легко видеть, что если  $K$  и  $k$  лежат между 0 и 1, то и  $R$  также лежит между 0 и 1.

Если  $K$  и  $k$  отрицательны, то  $R > 1$  и равновесие неустойчиво. Если  $K$  и  $k$  имеют разные знаки, то, как уже было показано, равновесия не будет вовсе.

#### Г. РАВНОВЕСИЕ МЕЖДУ ОТБОРОМ И МУТАЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

Какова будет частота гена, постоянно возникающего в результате мутаций, но обладающего пониженной приспособленностью?

Прежде всего рассмотрим этот вопрос для вредного доминантного гена. Пусть приспособленность «нормальной» рецессивной гомозиготы  $aa$  равна 1, а приспособленности  $AA$  и  $Aa$  равны  $1 - K$ , где  $K$  лежит между 0 и 1.

Обозначим частоту мутаций гена  $a$  в ген  $A$  через  $\mu$ . При этом имеется в виду следующее: каждый ген, содержащийся в зиготе, возникает в результате ряда репликаций из гена, находившегося в той зиготе, из которой развился один из родителей. Частота мутаций  $\mu$  — это вероятность возникновения мутации за период времени, соответствующий одному поколению.

Зная  $\mu$  и  $K$ , мы хотим найти  $p_E$  — равновесную частоту гена  $A$ . Прежде чем переходить к подробному рассмотрению, наметим общую линию наших рассуждений.

1. Предположим, что в некотором поколении частота гена  $A$  в популяции зигот равна  $p$ , а частота гена  $a$  равна  $q$ , где  $p + q = 1$ .

2. Затем последовательно рассчитаем действие на  $p$  отбора и мутационного процесса и, следовательно, определим значение  $p'$  — частоты гена  $A$  в зиготах следующего поколения — через  $\mu$  и  $K$ .

3. Поскольку в состоянии равновесия частота гена не меняется, равновесную частоту найдем из условия  $p_E = p = p'$ .

Если скрещивание случайно, то в исходной популяции зигот разные генотипы будут представлены в соотношении  $p^2AA : 2pqAa : q^2aa$ . Таким образом, если начальная популяция состоит из  $N$  зигот и, следовательно,  $2N$  генов, то отбор приведет к результатам, представленным в табл. 5.

Как показывает табл. 5, суммарное число генов вдвое превышает суммарное число особей.

Мутационный процесс не меняет общего числа генов, а лишь увеличивает число генов  $A$  на  $\mu(2q - 2pqK)$  и на столько же уменьшает число генов  $a$ . Таким образом, в результате отбора и мутаций частота гена  $A$  становится равной

$$p' = \frac{2p(1 - K) + 2\mu q(1 - pK)}{2 - 2K(p^2 + 2pq)} = \frac{p - pK + \mu q - \mu pqK}{1 - Kp(p + 2q)}. \quad (5.11)$$

Таблица 5

Генотипы	Число зигот после отбора $\times \frac{1}{N}$	Гены	Число генов после отбора $\times \frac{1}{N}$
AA Aa aa	$p^2(1-K)$ $2pq(1-K)$ $q^2$	A a	$(2p^2 + 2pq)(1-K) = 2p(1-K)$ $2q^2 + 2pq(1-K) = 2q - 2pqK$
Итого . . . $1 - K(q^2 + 2pq)$		Итого $2 - 2Kp(1+q) =$ $= 2 - 2K(p^2 + 2pq)$	

Это выражение можно сильно упростить, допустив, что  $p$  очень мало. Такое допущение оправданно, поскольку частота мутаций мала (порядка  $10^{-5}$  или еще меньше) и, следовательно, мутационный процесс может поддерживать частоту генов с пониженной приспособленностью лишь на очень низком уровне.

Если  $p$  мало, то  $1 - Kp(p + 2q) \approx 1$  и  $\mu pqK$  в числителе мало по сравнению с  $\mu q$ . В результате (5.11) принимает вид

$$p' = p - pK + \mu q,$$

и равновесная частота находится из уравнения

$$p_E = p_E - Kp_E + \mu(1 - p_E),$$

откуда

$$p_E = \frac{\mu(1 - p_E)}{K} \approx \frac{\mu}{K}. \quad (5.12)$$

Этот простой результат можно получить и быстрее, если с самого начала предположить, что  $p$  мало. Заметим, что это предположение справедливо лишь при  $\mu \ll K$ .

Уравнение (5.12) иногда позволяет определить частоту мутаций в человеческой популяции. Предположим, что нам известна  $F$  — частота среди новорожденных наследственной аномалии, обусловленной доминантным геном  $A$ . Тогда в предположении, что различий в эмбриональной смертности между нормальными и аномальными индивидуумами не существует,

вует и скрещивания происходят случайно, получаем  $F = p^2 + 2pq$ , или, если  $p$  мало,  $F \approx 2p$ , откуда

$$\mu = pK = \frac{FK}{2}. \quad (5.13)$$

Если приспособленность аномальных индивидуумов очень низка либо в результате стерильности, либо вследствие того, что они не доживают до репродуктивного возраста, то  $K \approx 1$  и частота мутаций равна половине частоты аномальных новорожденных.

Для редкого и вредного рецессивного гена  $a$ , если приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  относятся как  $1 : 1 : 1 - k$ , в состоянии равновесия

$$\mu = kp^2, \quad (5.14)$$

где  $p$  — равновесная частота гена  $a$ .

Если вновь допустить случайность скрещивания и отсутствие внутриутробной смертности, то частота данной аномалии среди новорожденных будет равна  $p^2$ . Однако мы не можем использовать уравнение (5.14) для оценки частоты мутаций по частоте аномальных новорожденных по двум причинам.

1. Уравнение (5.14) предполагает случайное скрещивание. Но в человеческой популяции браки между двоюродными братьями и сестрами и другие родственные браки происходят достаточно часто, для того чтобы оказывать сильное влияние на частоту особей, гомозиготных по вредным генам (см. пример 6 в конце главы). Влияние родственных браков еще можно было бы учесть, однако есть и другая причина.

2. Никогда нельзя быть уверенным в том, что приспособленности генотипов  $AA$  и  $Aa$  одинаковы. Если же приспособленность генотипа  $Aa$  хотя бы немного выше приспособленности  $AA$ , то частота гена  $A$  будет значительно выше той, которую могли бы обусловить одни лишь мутации.

#### Д. ИНБРИДИНГ

При браке между двоюродными братом и сестрой у их ребенка в каком-либо локусе может оказаться пара генов, каждый из которых произошел путем ря-

да репликаций от одного и того же гена, принадлежащего общему деду (или бабушке) родителей. Другими словами, в генотипе ребенка могут сойтись две молекулы ДНК, являющиеся «копиями» одной и той же молекулы.

В дальнейшем мы будем считать, что два гена, являющиеся копиями одного и того же гена, имевшегося у общего предка, тождественны, т. е. мы пренебрегаем возможностью (весьма незначительной) того, что этот ген в недавнем прошлом мутировал. Обозначим  $P_0$  вероятность того, что два гена, находящиеся в данном локусе и не имеющие в ближайшем прошлом общего предка, являются тождественными; в общем случае значение  $P_0$  нам не известно.

Дадим теперь определение «коэффициента инбридинга» и «коэффициента родства».

$I$  — коэффициент инбридинга — является характеристикой особи и выражает вероятность того, что у данной особи в некотором аутосомном локусе оба гена окажутся идентичными.

$R$  — коэффициент родства — является характеристикой пары особей и выражает вероятность того, что два гена, каждый из которых случайным образом выбран из некоторого аутосомного локуса одной из особей, окажутся идентичными.

Из этих определений следует, что если у  $A$  и  $B$  есть потомок  $C$ , то

$$R_{AB} = I_C. \quad (5.15)$$

Рассчитаем сначала значение  $I$  для особи  $C$  при схеме скрещивания, изображенной на фиг. 22. В этом случае  $C$  — потомок от скрещивания полусибсов. Рассмотрим у  $C$  пару генов, лежащих в некотором аутосомном локусе:

$$I_C = P_s + (1 - P_s)P_0,$$

где  $P_s$  — вероятность того, что оба эти гена у  $C$  — копии одного и того же гена самца  $G$ .

Рассмотрим ген, который  $C$  получил от  $A$ : с вероятностью  $1/2$   $A$  получил этот ген от  $G$ . В таком случае, с вероятностью  $1/2$  этот же ген могла получить от

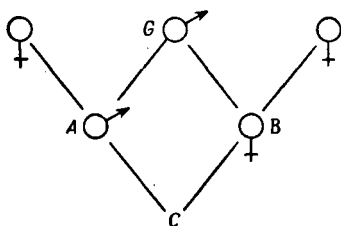
$G$  и особь  $B$ , и если она его получила, то с вероятностью  $1/2$  идентичный ген  $C$  получил и от  $B$ . Таким образом,

$$P_s = \left(\frac{1}{2}\right)^3$$

и

$$I_C = \frac{1}{8} + \frac{7}{8} P_0.$$

Коэффициент родства между полусибсами также равен  $1/8 + 7/8 P_0$ .



Фиг. 22. Схема скрещивания полусибсов.

Рассуждения, с помощью которых было получено значение  $P_s$ , можно обобщить. Можно сказать, что если  $C$  получил некоторый ген от  $A$ , то с вероятностью  $1/2$  этот ген идентичен гену, полученному  $A$  от  $G$ ,  $G$  от  $B$  и  $B$  от  $C$ . Мы приходим к следующему общему утверждению: если родители  $A$  и  $B$  особи  $C$  имеют одного общего предка  $G$  и если «петля»  $C - A - X - Y - G - Z - B - C$  насчитывает  $n$  звеньев, соединяющих родителей и потомков, то

$$I_C = R_{AB} = \left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} + \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}\right] P_0. \quad (5.16)$$

А как обстоит дело, если у родителей два общих предка, как, например, при скрещивании между братом и сестрой (фиг. 23)?

В этом случае может реализоваться одна из трех возможностей:

1) с вероятностью  $1/8$  оба гена у  $C$  являются копиями соответствующего гена у  $G_1$ ;



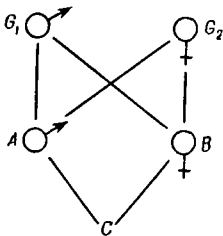
2) с вероятностью  $1/8$  оба гена у  $C$  являются копиями соответствующего гена у  $G_2$ ;

3) с вероятностью  $1 - 1/8 - 1/8 = 3/4$  пара генов у  $C$  не являются копиями одного и того же гена одного из недавних предков.

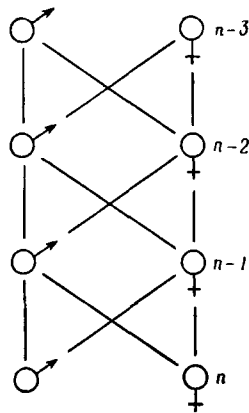
Таким образом,

$$I_C = R_{AB} = \frac{1}{8} + \frac{1}{8} + \frac{3}{4} P_0 = \frac{1}{4} + \frac{3}{4} P_0.$$

Теперь мы готовы решать проблему о скорости «гомозиготизации» при последовательных скрещиваниях между братьями и сестрами (фиг. 24). Предположим, что в качестве исходной пары (нулевое поколение) выбраны самец и самка из большой популя-



Фиг. 23. Схема скрещивания сибсов.



Фиг. 24. Схема скрещивания братьев с сестрами на протяжении ряда последовательных поколений.

ции, так что в каждом из  $N$  локусов все 4 гена (по 2 у каждой из родительских особей) различны.

Тогда, обозначив через  $I_n$  и  $R_n$  коэффициенты инбридинга и родства соответственно в  $n$ -м поколении, мы можем, исходя из (5.15), записать

$$I_0 = 0 \quad \text{и} \quad R_0 = I_1 = 0. \quad (5.17)$$

(Если бы мы предположили, что обе «исходные» родительские особи были гомозиготны по всем локусам, но при этом в  $N$  локусах гомозиготны по разным

аллелям, то начальными условиями для этих локусов были бы  $I_0 = 1$ ,  $R_0 = I_1 = 0$ .)

Мы хотим определить  $I_n$  — долю тех  $N$  локусов, прежде гетерозиготных, по которым данная особь в  $n$ -м поколении гомозиготна; так как  $I_n = R_{n-1}$ , то эта величина является также мерой генетического сходства между членами данной популяции.

Рассмотрим определенный локус у какой-либо особи  $n$ -го поколения. Может реализоваться одна из трех возможностей:

1. С вероятностью  $1/8 + 1/8 = 1/4$  оба гена являются копиями одного и того же гена одного из дедов (или бабок); в этом случае вероятность того, что гены идентичны, равна 1.

2. С вероятностью  $1/4$  оба гена являются копиями разных генов, принадлежащих одному из дедов (или бабок). В этом случае вероятность того, что гены идентичны, равна  $I_{n-2}$ .

3. С вероятностью  $1/2$  каждый из генов является копией гена, принадлежащего разным дедам (или бабкам). В этом случае вероятность того, что гены идентичны, равна  $R_{n-2} = I_{n-1}$ .

Таким образом,

$$I_n = \frac{1}{4} + \frac{1}{4} I_{n-2} + \frac{1}{2} I_{n-1},$$

или

$$4I_n = 1 + I_{n-2} + 2I_{n-1}. \quad (5.18)$$

Прежде чем искать аналитическое решение уравнения (5.18), исследуем это решение численно. Поскольку  $I_0 = I_1 = 0$ , то

$$I_2 = \frac{1}{4} (1 + 0 + 0) = 0,25$$

$$I_3 = \frac{1}{4} (1 + 0 + 0,5) = 0,375$$

$$I_4 = \frac{1}{4} (1 + 0,25 + 0,75) = 0,5$$

$$I_5 = \frac{1}{4} (1 + 0,375 + 1) = 0,594$$

$$I_6 = \frac{1}{4} (1 + 0,5 + 1,188) = 0,672 \text{ и т. д.}$$

Таким образом, после шести скрещиваний между братом и сестрой в шести последовательных поколениях примерно две трети первоначально гетерозиготных локусов становятся гомозиготными.

Заметим, что уравнение (5.18) очень напоминает уравнение, рассматриваемое в приложении 4, аналитическое решение которого имеет вид  $x = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n$ . Такой вид решения не подходит для уравнения (5.18), поскольку в его правую часть входит постоянная слагаемая. Однако решение в виде

$$I_n = 1 + A\lambda_1^n + B\lambda_2^n$$

удовлетворяет (5.18); поскольку при подстановке постоянные взаимно уничтожаются, а для  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  получается уравнение

$$4\lambda^2 - 2\lambda - 1 = 0,$$

откуда

$$\lambda_1 = +0,808, \lambda_2 = -0,308.$$

$A$  и  $B$  можно выбрать так, чтобы соблюдались начальные условия.

Так, если  $I_0 = 0$ , то  $A + B = -1$ , а если  $I_1 = 0$ , то  $0,808A - 0,308B = -1$ ; отсюда

$$A = 1,172 \text{ и } B = 1,172.$$

Итак,

$$I_n = 1 - 1,172 \cdot 0,808^n + 0,172(-0,308)^n. \quad (5.19)$$

Подставляя в (5.19) различные значения  $n$ , получаем

Поколения	$I_n$
6	0,672
10	0,861
50	$1 - 2,75 \cdot 10^{-5}$

### ПРИМЕРЫ

1. Исходная популяция дрозофил содержит 300 особей, гомозиготных по гену *vestigial*, 100 гомозигот дикого типа и 200 гетерозигот; в каждой группе число самок и самцов одинаково. Полагая скрещивание случайным, выпишите частоту различных типов скрещивания и следующие из них частоты всех трех генотипов в следующем поколении. Проверьте, удовлетворяют ли полученные результаты отношению Харди — Вайнберга. Какие

допущения, кроме случайности скрещивания, были при этом сделаны?

2. Группы крови у человека определяются системой трех аллелей  $A$ ,  $B$  и  $O$ . Генотипы  $AA$  и  $AO$  соответствуют группе  $A$ , генотипы  $BB$  и  $BO$  — группе  $B$ ,  $AB$  — группе  $AB$  и  $OO$  — группе  $O$ . В Англии имеет место следующее распределение по группам крови: 32,1%  $A$ ; 22,4%  $B$ ; 7,1%  $AB$  и 38,4%  $O$ . Не противоречит ли такое распределение предположению о случайности скрещивания?

3. Вероятность выживания гомозигот по рецессивному гену  $rr$  на 2% выше, чем выживание генотипов  $RR$  и  $Rr$ . Исходная частота гена  $r$  составляет 0,1%. Скрещивание случайно. Через сколько поколений частота гена  $r$  достигнет 50%?

4. Ген серповидноклеточности  $S$  вызывает у людей с генотипом  $S/S$  смерть от анемии вскоре после рождения. Однако в местностях, где некоторые из индивидуумов  $+/+$  погибают в детском возрасте от малярии, индивидуумы  $S/+$  к малярии невосприимчивы. В одной из областей Африки 10% взрослого населения имеет генотип  $S/+$ . Если эта частота устойчива, то какова доля индивидуумов  $+/+$ , погибших в детстве от малярии? (В этом примере истинная картина наследования гена, определяющего серповидноклеточную анемию, несколько упрощена.)

5. Выведите уравнение (5.14).

6. Каков коэффициент родства двоюродных братьев (или сестер)? Частота вредного рецессивного гена в популяции равна  $1/200$ . Какова частота гомозигот у потомков: а) от браков между людьми, не состоящими в родстве; б) от браков между двоюродными братьями и сестрами?

7. Некий гермафродитный организм размножается самооплодотворением. Каков будет коэффициент инбридинга в  $n$ -поколении, если коэффициент инбридинга у исходной особи равен  $I_0$ ?

## ТЕОРИЯ МИШЕНИ

В некоторых областях биологии удобно пользоваться теорией мишени. Согласно этой теории, каждая клетка или организм представляют собой «мишени», а происходящие с ними изменения — результат случайных ударов (попаданий) при бомбардировке этих мишеней. Особенно широко применяют такие теории для объяснения действия ионизирующего излучения. Эти теории естественным образом были расширены для объяснения «спонтанных» вредных изменений, в частности изменений, связанных с процессами старения, а также действия различных факторов помимо ионизирующего излучения.

В этой главе рассмотрены математические методы, использующиеся при построении подобных теорий. Существует два приема, постоянно применяемых в теории мишени, но с которыми мы уже встречались в других главах:

1. Если нельзя рассчитать вероятность наступления какого-либо события, рассчитайте вероятность того, что это событие не произойдет.

2. Если  $x$  мало, а  $n$  велико, то  $(1 - x)^n \approx e^{-nx}$ . Последнее равенство (доказательство см. в приложении 6) уже использовалось в гл. 2, Ж при анализе «случайных» встреч между паразитом и хозяином; в этой главе оно будет использовано при анализе случайных попаданий ионизирующих частиц в мишень.

Усвоив эти два приема, довольно легко научиться применять аппарат, используемый в этой главе, и к другим проблемам. Для читателя, не интересующегося радиационной биологией, замечу, что те же самые математические идеи находят применение и во многих других областях биологии, в частности в экологии.

## А. ОДНОУДАРНАЯ ТЕОРИЯ; МУТАГЕНЕЗ

Предположим, что клетка содержит  $N$  мишеней и попадание (удар) в любую из них приводит к гибели клетки или вызывает какой-либо другой заметный эффект. Какая часть клеток останется в живых после получения определенной дозы излучения, т. е. после бомбардировки определенным числом «снарядов»?

Существует ряд биологических проблем, для которых весьма существенно иметь ответ на этот вопрос. Вот две из них:

1. Сперма дрозофилы бомбардируется нейтронами («снаряды»). В X-хромосомах этой спермы имеется множество генов («мишеней»), каждый из которых важен для нормального развития. Существуют методы скрещивания, позволяющие определить, в какой доле сперматозоидов один или несколько из этих генов мутировали. Как изменяется эта доля сперматозоидов в зависимости от дозы?

2. Половозрелое гаплоидное насекомое (например, трутень) облучается рентгеновскими лучами. Предположим, что в каждой клетке содержится  $N$  генов, каждый из которых существен для ее нормального функционирования. Как зависит от дозы доля клеток, перестающая функционировать в результате облучения?

В обоих примерах мишенями являются гены. В гаплоидной клетке содержится только по одному экземпляру каждого гена, и поэтому каждое попадание в мишень результативно. Многие органеллы, например митохондрии или рибосомы, содержатся в клетке в большом количестве, и, следовательно, маловероятно, чтобы единичное попадание оказалось эффективным. Однако других органелл, например жгутиков у некоторых жгутиковых, имеется по одной на клетку, и в этих случаях одноударная модель вполне приемлема.

Предположим, что клетка содержит  $N$  мишеней и подвергается действию дозы в  $K$  частиц. Пусть вероятность того, что определенная частица попадет в определенную мишень, равна  $p$ ; ясно, что  $p$  очень

мало. Вероятность того, что данная мишень *не будет* поражена данной частицей, равна  $1 - p$ .

Следовательно, вероятность того, что данная мишень не будет поражена ни одной из  $K$  частиц, равна

$$(1 - p)^K \approx e^{-Kp}.$$

Поскольку имеется  $N$  мишеней, то, если вероятность поражения данной мишени не зависит от поражения остальных мишеней, вероятность того, что не будет поражена ни одна из мишеней, равна

$$(e^{-Kp})^N = e^{-NKp}.$$

Рассмотрим два случая:

1. Доля пораженных клеток мала. В этом случае  $NKp$  мало и  $e^{-NKp} \approx 1 - NKp$ . Доля пораженных клеток при этом равна  $NKp$ , т. е. пропорциональна дозе. Например, доля сперматозоидов, в которых возникают сцепленные с полом мутации (при условии, что эта доля мала), пропорциональна дозе облучения.

2. Долю пораженных клеток нельзя считать малой. В этом случае доля клеток, оставшихся непораженными,  $S$  равна  $e^{-NKp}$ , откуда

$$\ln S = -NKp, \quad (6.1)$$

т. е. в соответствии с одноударной теорией  $\ln S$  убывает пропорционально дозе.

Разъясним более подробно, что мы имеем в виду, говоря о «попадании в мишень». Рассмотрим, например, действие излучения на вирусную или фаговую частицу. Некоторые из попаданий, т. е. повреждений ДНК, могут быть ограничены одной «функциональной единицей», или цистроном; в этом случае вирусная ДНК утратит способность кодировать некоторый определенный белок, однако кодирование всех остальных белков не нарушится. При таком подходе число мишеней в вирусной частице равно числу локусов, т. е. числу участков ДНК, кодирующих отдельные белки. Однако в других случаях повреждения могут сделать невозможной репликацию вирусной ДНК. При этом каждая вирусная частица представляет собой единую мишень.

Из этого следует, что каждая конкретная экспериментальная ситуация характеризуется определенным числом мишеней различного «размера» и с различными вероятностями поражения. Если считать, что единичное попадание в любую мишень влечет за собой гибель организма, то тогда действительно  $\ln S$  линейно убывает с увеличением дозы.

Предположим теперь, что доза составляет  $K$  частиц и имеется  $n_1$  мишеней, для которых вероятность поражения определенной мишени определенной частицей равна  $p_1$ , и  $n_2$  мишеней, для которых соответствующая вероятность равна  $p_2$ . Тогда вероятность того, что ни одна из мишеней не будет поражена, равна

$$S = e^{-n_1 K p_1} e^{-n_2 K p_2} \text{ или } \ln S = -(n_1 p_1 + n_2 p_2) K,$$

т. е. по-прежнему  $\ln S$  линейно зависит от дозы.

### Б. МНОГОУДАРНАЯ ТЕОРИЯ

Предположим теперь, что в каждой клетке содержится по  $r$  мишеней каждого из  $N$  типов. Если  $r = 3$ , то это можно представить следующим образом:

$$\begin{array}{l} ABC \dots N, \\ ABC \dots N, \\ ABC \dots N. \end{array}$$

Предположим, кроме того, что клетка погибает, если поражены все  $r$  мишеней какого-либо одного типа. Приведем два примера:

1. В триплоидной клетке ( $r = 3$ ) имеется  $N$  локусов, каждый из которых необходим для ее жизнедеятельности. Повреждения генов рецессивны, т. е. до тех пор, пока в каждом локусе имеется хотя бы один непораженный ген, клетка продолжает жить.

2. Бактерия заражена  $r$  одинаковыми частицами бактериофага, каждая из которых содержит  $N$  «необходимых» генов. Если в каждом из  $N$  локусов фага содержится по одному неповрежденному гену, то путем рекомбинации может возникнуть нормально функционирующий фаг. Какая доза излучения необходима для подавления деятельности бактериофага?



Как и прежде, вероятность того, что после воздействия дозой  $K$  данная мишень будет поражена, равна  $1 - e^{-pK}$ .

Следовательно, предполагая независимость поражения различных мишеней, вероятность того, что все  $r$  мишеней окажутся пораженными по крайней мере в одном из своих локусов, равна  $(1 - e^{-pK})^r$ , а вероятность того, что в данном локусе по крайней мере один ген останется неповрежденным, равна

$$1 - (1 - e^{-pK})^r.$$

Наконец, вероятность того, что во всех локусах останется по крайней мере по одному неповрежденному гену, равна

$$S = [1 - (1 - e^{-pK})^r]^N,$$

где  $S$  — доля выживших бактериальных клеток. Предположим, что вероятность для отдельной мишени оказаться непораженной мала, т. е. мало  $e^{-pK}$ . Тогда

$$S = (1 - 1 + re^{-pK})^N = r^N e^{-NpK},$$

откуда

$$\ln S = N \ln r - NpK. \quad (6.2)$$

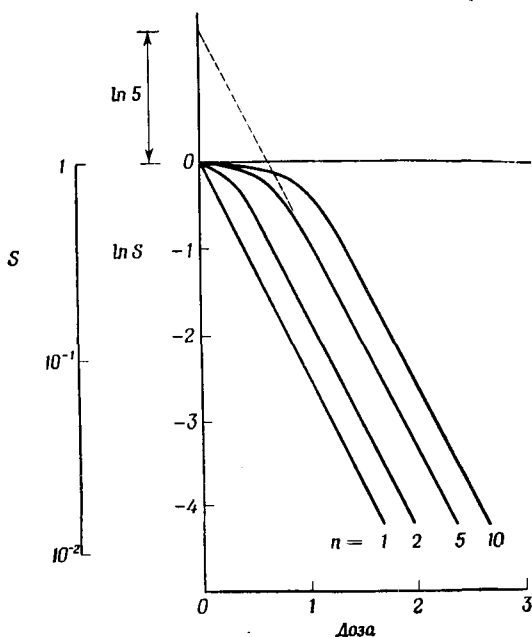
Уравнение (6.2) можно использовать для изучения размножения вируса в бактериальной клетке. Допустим, что бактерия заражена одной вирусной частицей. Вирусная ДНК при этом реплицируется, так что, скажем, через  $x$  минут в бактерии присутствует уже  $r$  копий вирусной частицы. Затем бактерию облучают ультрафиолетом. Если доза облучения достаточно велика, чтобы вывести из строя все  $r$  вирусных частиц, то бактерия перестает быть «инфекционной», т. е. уже не передает вируса другим бактериям.

Таким образом, в этом эксперименте  $S$  — доля инфекционных бактерий. Так как мы предположили, что одно-единственное попадание выводит из строя вирусную частицу, то  $N = 1$ ; тогда из (6.2) следует, что

$$\ln S = \ln r - pK.$$

Таким образом, если наша теория верна, то следует ожидать, что  $\ln S$  изменяется в зависимости от дозы

и от времени, прошедшего после заражения (фиг. 25). В идеале в результате такого эксперимента мы можем определить, сколько копий первоначальной ви-



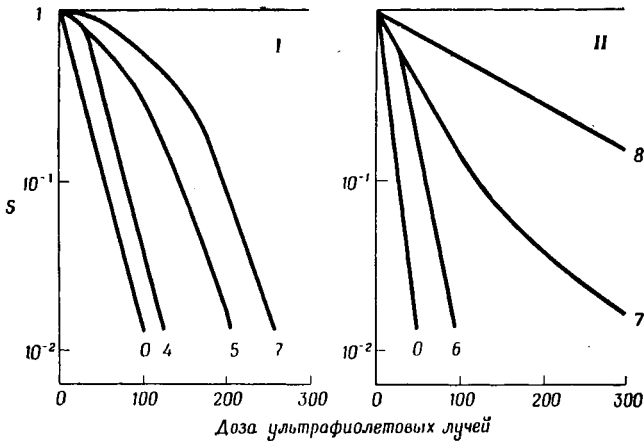
Фиг. 25. Теоретические графики зависимости инфекционности ( $S$ ) от дозы для случаев, когда каждая бактерия заражена 1, 2, 5 и 10 частицами фага.

русной частицы возникло в течение данного промежутка времени после заражения.

На фиг. 26, / изображены результаты такого эксперимента, проведенного на фаге T7 и бактерии *E. coli*. Они достаточно хорошо совпадают с теорией. При больших дозах кривые, снятые по прошествии различного времени после заражения, имеют одинаковый наклон, однако у последней кривой есть «плечо», указывающее на наличие не одной, а нескольких мише-

ней. Совпадение не вполне точное; например, для 7-минутной кривой такая форма получается, если предположить, что в различных бактериях содержится различное число фаговых частиц.

На фиг. 26, II показаны результаты такого же эксперимента с фагом T2. Они совершенно не совпадают с предсказаниями теории. Наиболее правдоподобное



Фиг. 26. Экспериментальные графики зависимости инфекционности ( $S$ ) от дозы для бактерий, облучавшихся через различные промежутки времени после заражения.

Цифры на концах кривых — время после заражения в минутах. I — фаг T7; II — фаг T2.

объяснение такого расхождения заключается в том, что фаг T2 способен к генетической рекомбинации в бактерии. Допустим, что бактерия заражена четырьмя фаговыми частицами и что все они были поражены, но при этом в разных участках; тогда в результате генетической рекомбинации может возникнуть неповрежденная частица. В таком случае «инфекционность» может сохраняться и при гораздо более высоких дозах.

Как правило, в биологии математические идеи оказываются особенно стимулирующими в тех случаях,

когда они противоречат результатам экспериментов. В данном случае различия между фиг. 26, I и II наводят на мысль о возможности генетической рекомбинации вируса; если бы не было математической теории, то не возникло бы и мысли о какой-либо аномальности фиг. 26, II.

В приведенном выше примере мы рассчитывали вероятность того, что каждая из  $r$  тождественных мишеней получит по одному удару. В других случаях нам может понадобиться определить вероятность того, что данная мишень будет поражена  $r$  раз. Например, для возникновения инверсии необходимо, чтобы хромосома получила по крайней мере два удара и чтобы в ней возникло не менее двух разрывов. Поскольку разорванные концы хромосомы стремятся вновь соединиться, то в результате двух разрывов средний участок может оказаться перевернутым (инвертированным).

Предположим, что вероятность разрыва данной хромосомы в результате попадания данной частицы равна  $p$ , где  $p$  мало. Тогда вероятность того, что хромосома останется неповрежденной после облучения дозой  $k$ , равна  $(1 - p)^k$ .

Мы рассмотрим только тот случай, когда доза  $k$  такова, что в большинстве клеток хромосомы остаются неповрежденными, т. е. случай, когда  $(1 - p)^k \approx 1$ .

В соответствии с биномиальным распределением (см. гл. 3, Б) вероятность возникновения в хромосоме именно двух разрывов равна

$$\frac{k(k-1)}{2} p^2 (1-p)^{k-2} \approx \frac{k^2 p^2}{2} (1-p)^k \approx \frac{1}{2} k^2 p^2. \quad (6.3)$$

Поскольку число клеток, в которых возникает больше двух разрывов, мало по сравнению с числом клеток, в которых произошло в точности два разрыва, то частота инверсий будет пропорциональна квадрату дозы  $k$ . Этот вывод справедлив лишь при малой частоте инверсий; напомним, что, как мы установили ранее, частота сцепленных с полом рецессивных мутаций пропорциональна дозе.

## В. РЯД ПУАССОНА

Рассмотренный пример естественно подводит нас к некоторому видоизменению биномиального распределения, широко используемому в биологии. Биномиальное распределение означает, что если вероятность данного события при однократном испытании равна  $p$ , то вероятности того, что оно произойдет 0, 1, 2, 3... раз в ряду  $n$  последовательных испытаний, задаются соответствующими членами ряда

$$q^n + npq^{n-1} + \frac{n(n-1)}{2} p^2 q^{n-2} + \frac{n(n-1)(n-2)}{3!} p^3 q^{n-3} + \dots$$

$$\dots = q^n \left[ 1 + n \frac{p}{q} + \frac{n(n-1)}{2} \left( \frac{p}{q} \right)^2 + \right.$$

$$\left. + \frac{n(n-1)(n-2)}{3!} \left( \frac{p}{q} \right)^3 + \dots \right]. \quad (6.4)$$

Предположим теперь, что  $p$  очень мало, но  $n$  достаточно велико, так что величина  $np$  не является пренебрежимо малой. Тогда (6.4) можно переписать в виде

$$(1-p)^n \left( 1 + np + \frac{1}{2} (np)^2 + \frac{1}{3!} (np)^3 + \dots \right) =$$

$$= e^{-np} \left( 1 + np + \frac{1}{2} (np)^2 + \frac{1}{3!} (np)^3 \dots \right). \quad (6.5)$$

Заметим, что выражение, стоящее в скобках, равно  $e^{np}$ , так что сумма всех членов ряда (6.5) равна единице; соответствующие члены представляют собой вероятности того, что в последовательности из  $n$  испытаний интересующее нас событие произойдет 0, 1, 2... раз, и сумма всех вероятностей, естественно, должна быть равна единице.

Ряд (6.5) называется рядом Пуассона. Он используется во многих областях биологии. Он применим везде, где можно представить себе длинную последовательность независимых испытаний с малой вероятностью «успеха» в каждом испытании. Интуитивно ясно, что среднее число успехов  $m$  в последовательности  $n$  испытаний равно  $np$ . Ряд Пуассона дает

вероятность данного числа успехов в последовательности  $n$  испытаний:

Число успехов	0	1	2	...	$r$ ...
Вероятность	$e^{-m}$	$me^{-m}$	$\frac{1}{2} m^2 e^{-m}$	...	$\frac{1}{r!} m^r e^{-m} \dots$

Как уже было показано, сумма этих вероятностей равна единице. Здесь мы лишь покажем, что среднее число успехов, как утверждается выше, равно  $m$ . Среднее число успехов равно

$$0 \times e^{-m} + 1 \times me^{-m} + 2 \times \frac{1}{2} m^2 e^{-m} + \dots + \frac{r}{r!} m^r e^{-m} + \dots$$

$$\dots = me^{-m} \left( 1 + m + \dots + \frac{1}{(r-1)!} m^{r-1} + \dots \right) = m,$$

что и требовалось доказать.

При исследовании действия излучения рассуждения в терминах теории мишени представляются вполне естественными. Однако этот же математический аппарат можно применять в задачах, в которых аналогия с мишенями и снарядами выражена менее явно. Предположим, например, что большая популяция из  $N$  бактерий смешана с популяцией  $kN$  фаговых частиц. Какова будет доля незараженных бактерий, если допустить, что заражение происходит случайно и все фаговые частицы проникают в бактерии? Может быть поставлена и обратная задача: по сколько вирусных частиц приходится в среднем на одну бактерию, если доля бактерий, оставшихся незараженными, равна  $F$ ?

Если рассматривать бактерии как мишени, а фаговые частицы как снаряды, то вероятность того, что данная бактерия будет заражена данной фаговой частицей, равна  $1/N$ . Следовательно, вероятность того, что данная бактерия избежит заражения, равна  $(1 - 1/N)^{kN} = e^{-k}$ . Соответственно доли бактерий, зараженных 0, 1, 2... фаговыми частицами, задаются членами ряда

$$e^{-k} (1 + k + k^2/2 + k^3/3! + \dots).$$

Аналогичная задача возникает при подсчете клеток с помощью специальной сетки. Предположим, напри-

мер, что капля крови, содержащая  $N$  эритроцитов, размазана по предметному стеклу, разделенному на 400 одинаковых квадратов. В предположении, что эритроциты распределены по стеклу равномерно, вероятность того, что данный эритроцит попадет в данный квадрат, равна  $1/400$ , и, следовательно, ожидаемые числа квадратов с  $0, 1, 2 \dots$  эритроцитами задаются членами ряда

$$400e^{-N/400} \left[ 1 + \frac{N}{400} + \frac{1}{2} \left( \frac{N}{400} \right)^2 + \frac{1}{3!} \left( \frac{N}{400} \right)^3 + \dots \right].$$

Если, например, в 61 из 400 квадратов нет ни одного эритроцита, то

$$400e^{-N/400} \approx 61 \text{ или } N \approx 752.$$

Если известно, что эритроциты распределены случайно, то таким способом можно быстро определить их примерное число.

#### Г. ПРИЛОЖЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ

В экологии ряд Пуассона используют для того, чтобы выяснить, действительно ли организмы в пространстве распределены случайно. Данный участок разбивают на много мелких квадратов и подсчитывают число особей данного вида растений или животных в каждом квадрате. Если участок слишком велик для того, чтобы исследовать его таким образом, то выбирают наугад несколько квадратов и в каждом из них подсчитывают число особей. В любом случае числа квадратов, на которых обнаружено  $0, 1, 2 \dots$  особей, сравнивают с ожидаемыми в соответствии с пуассоновским распределением. Если наблюдаемые и ожидаемые значения совпадают довольно хорошо, то можно сделать вывод, что распределение близко к случайному. В противном случае есть две возможности:

1. Особи избегают друг друга или же препятствуют обоснованию поблизости от себя других особей. В таких ситуациях если, например, среднее число особей на квадрат равно трем, то квадратов с ровно тремя особями будет слишком много, а квадратов, в

которых нет ни одной особи или, наоборот, много особей, будет слишком мало.

2. Особи «скучиваются», например, потому, что они привлекают друг друга, или потому, что лишь в некоторых местах рассматриваемого участка имеются условия, благоприятные для их существования. В этом случае будет слишком много как пустых квадратов, так и квадратов с большим количеством особей.

При этом случайным распределением клеток на покровном стекле или сорняков в поле называется распределение, аналогичное тому, которое получается в результате следующего процесса:

1) рассматриваемую площадь делят на большое число маленьких равновеликих квадратов;

2) объекты помещают один за другим на случайно (например, с помощью бросания монетки) выбираемые квадраты. При этом вероятность выбора данного квадрата совершенно одинакова для всех квадратов и не зависит от того, содержит ли уже этот квадрат один или несколько объектов.

### ПРИМЕРЫ

1. На некотором участке было расставлено 543 ловушки. Мелкие млекопитающие, попадая в ловушку, не могут из нее выбраться. По прошествии некоторого времени в ловушках было обнаружено:

Число животных в ловушке	0	1	2	3	4	5	6	7
Число ловушек	468	41	16	11	2	4	0	1

Можно ли считать, что некоторые из ловушек более эффективны, чем другие? Если нельзя, то каково должно быть ожидаемое число пустых ловушек при том же общем числе пойманных животных?

2. Лужайка разделена на 900 одинаковых квадратов. В 221 из этих квадратов маргариток нет. Если маргаритки распределены по лужайке случайно, то каково ожидаемое число квадратов с тремя маргаритками?

3. В соответствии с одной из теорий старения в ядрах неделящихся клеток возникают рецессивные мутации. Клетка погибает, *либо* когда мутируют оба аллеля в некотором локусе, *либо* когда в организме, изначально гетерозиготном по рецессивному летальному гену в каком-либо локусе, мутирует второй аллель этого локуса. Когда доля погибших клеток достигает  $f$  от первоначального числа клеток, организм погибает.



Докажите, что если вероятность возникновения мутации в течение небольшого промежутка времени  $\Delta t$  равна для всех локусов  $\mu \Delta t$ , то вероятность того, что ген к возрасту  $t$  мутирует, равна  $1 - e^{-\mu t}$ , т. е. равна  $\mu t$  при малом  $\mu t$ .

Пусть у определенного вида имеется 500 диплоидных локусов, необходимых для того, чтобы клетка оставалась живой. Продолжительность жизни особи, не несущей рецессивных леталей, равна  $L_0$ . Докажите, что

$$L_0 \approx \frac{1}{\mu} \sqrt{\frac{-\ln(1-f)}{500}}$$

и что

$$n\mu L_n + (500 - n)\mu^2 L_n^2 = -\ln(1-f),$$

где  $L_n$  — продолжительность жизни особи, изначально гетерозиготной по  $n$  рецессивным леталям.

Определите  $n$  при  $L_n = \frac{1}{2} L_0$  и  $f = 0,1$ .

4. Некая болезнь неизлечима, но не изменяет продолжительности жизни. В соответствии с одной из теорий болезнь возникает в результате двух доминантных мутаций в различных локусах одной из многих «иммунологически компетентных» клеток. Если скорость мутаций и число клеток не зависят от возраста, то как будет зависеть от возраста  $t$  доля людей  $P$ , подверженных этой болезни?

## РЕГУЛЯЦИЯ И УПРАВЛЕНИЕ

## А. УПРАВЛЕНИЕ МЫШЕЧНЫМ ДВИЖЕНИЕМ

В качестве примера, иллюстрирующего подход к задачам об управлении, мы рассмотрим управление движением конечности. Что происходит, например, когда человек берет ложку и отправляет ее себе в рот? Эта задача схематически представлена на фиг. 27.

Рука  $ОН$  вращается вокруг точки  $O$ ; на самом деле суставов может быть несколько (например, плечо, локоть и запястье), но это лишь усложняет задачу, не внося в нее ничего принципиально нового. Конечность требуется переместить из начального положения  $OA$  в требуемое положение  $OB$ ; в качестве величины, характеризующей положение, удобно выбрать угол  $\theta$  между начальным и требуемым положением. Конечность приводится в движение мышцей и соответствующая сила  $P$  прилагается на расстоянии  $a$  от точки опоры  $O$ , а движение в противоположном направлении осуществляется с помощью мышцы-антагониста, и соответствующая сила  $R$  прилагается на расстоянии  $b$  от  $O$ .

Таким образом, момент сил, сообщаемый мышце ускорение в направлении по часовой стрелке ( $\theta$  уменьшается), равен  $Pa - Rb$ , и если момент инерции конечности относительно оси вращения  $O$  равен  $I$ , то

$$Pa - Rb = -I \frac{d^2\theta}{dt^2},$$

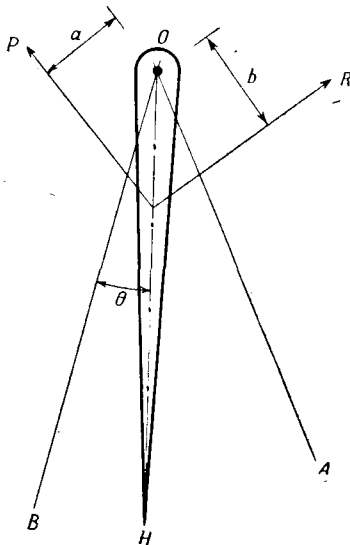
или

$$I \frac{d^2\theta}{dt^2} + Pa - Rb = 0. \quad (7.1)$$

В процессе перемещения конечности  $a$  и  $b$  будут слегка меняться, но эти изменения не влияют на су-

щество задачи, и в дальнейшем мы будем считать, что  $a$  и  $b$  постоянны и равны друг другу.

Ясно, что если конечность должна остановиться в положении  $OB$ , то  $P$  и  $R$  должны меняться в зависимости от  $\theta$ , и при  $\theta = 0$  выражение  $Pa - Rb = a(P - R)$  должно быть равно нулю. Значения  $P$



Фиг. 27. Схема движения конечности.

и  $R$  определяются сигналами, поступающими в данный момент в мышцу по двигательному нерву. Следовательно, эти сигналы должны каким-то образом зависеть от  $\theta$ , а значит, в головной или спинной мозг должна поступать информация относительно  $\theta$ . Характер и природа этой информации в настоящий момент нас не интересуют.

Простейшим предположением о характере зависимости  $R$  и  $P$  от  $\theta$ , удовлетворяющем условию  $Pa - Rb = 0$  при  $\theta = 0$ , будет следующее: предположим, что  $R = 0$  и  $P = k\theta$  при положительном  $\theta$  и что  $P = 0$  и  $R = -k\theta$  при отрицательном  $\theta$ , т. е. мы

считаем, что если мышца растянута сверх той длины, которую она должна иметь в требуемом положении, то развиваемая ею сила пропорциональна этому растяжению. Уравнение (7.1) принимает при этом вид

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} + \frac{ka}{I} \theta = 0. \quad (7.2)$$

Решением этого уравнения будет (см. приложение 5)

$$\theta = A \sin \sqrt{\frac{ka}{I}} t, \quad (7.3)$$

что соответствует незатухающим колебаниям.

Ясно, что нужно искать более приемлемую зависимость между  $P$  и  $R$ , с одной стороны, и  $\theta$  — с другой. Заметим, что мышца, даже и не получающая в данный момент «приказа» о сокращении, тем не менее будет оказывать некоторое сопротивление движению за счет собственной вязкости. Такое вязкое сопротивление будет приводить к постепенному затуханию колебаний, описываемых уравнением (7.3), однако этого недостаточно, чтобы объяснить быстро затухающие движения, на которые способна мышца. В дальнейшем мы для простоты пренебрежем вязким сопротивлением.

Так как простейшее предположение приводит к незатухающим колебаниям, то нужно сделать более сложные предположения относительно характера зависимости  $P$  и  $R$  от  $\theta$ . Для начала мы сделаем самое общее предположение, что

$$P = f_1(\theta); \quad R = f_2(\theta). \quad (7.4)$$

Тогда  $Pa - Rb = af_1(\theta) - bf_2(\theta) = F(\theta)$ , где  $F(\theta)$  — просто некоторая функция. Другими словами, предполагается, что момент сил, действующий на мышцу, как-то зависит от  $\theta$ . Поскольку известно, что  $F(\theta) = 0$  при  $\theta = 0$ , то мы можем применить прием, который уже несколько раз использовали ранее: для малых отклонений от состояния равновесия заменим функцию  $F(\theta)$  прямой линией;  $F(\theta) = C\theta$ , где  $C$  — постоянная; уравнение (7.1) принимает вид

$$I \frac{d^2\theta}{dt^2} + C\theta = 0. \quad (7.5)$$

Другими словами, рука по-прежнему будет совершать колебания около требуемого состояния. Итак, даже если силы  $P$  и  $R$ , развиваемые главной мышцей и мышцей-антагонистом, зависят от  $\theta$  произвольным образом, то все равно мы приходим к выводу, что рука будет совершать колебания около состояния равновесия; правда, теперь этот вывод относится лишь к малым отклонениям.

Как же должна быть устроена конечность, чтобы она могла достигать требуемого положения, не совершая колебаний? Или, строго говоря, каким признакам, предотвращающим колебания, благоприятствовал естественный отбор? Ответ на этот вопрос известен каждому инженеру: нужно ввести в систему силу, которая изменяется в зависимости не от смещения  $\theta$ , а от скорости движения  $d\theta/dt$ .

Все еще не затрагивая конкретных механизмов, предположим, что две мышцы создают момент сил, который может быть представлен в виде суммы двух моментов, один из которых вызывает движение мышцы в сторону требуемого состояния и пропорционален отклонению  $\theta$ , а другой действует в противоположном направлении и пропорционален скорости  $d\theta/dt$ . Тогда момент, действующий по часовой стрелке, равен

$$k\theta + l \frac{d\theta}{dt}$$

и, следовательно,

$$I \frac{d^2\theta}{dt^2} + l \frac{d\theta}{dt} + k\theta = 0, \quad (7.6)$$

где  $k$  и  $l$  — положительные постоянные.

Решение этого уравнения (см. приложение 5) имеет вид

$$\theta = \exp\left(-\frac{l}{2I}t\right) \left\{ A \exp\left(\frac{\sqrt{l^2 - 4kl}}{2I}t\right) + B \exp\left(-\frac{\sqrt{l^2 - 4kl}}{2I}t\right) \right\}, \quad (7.7)$$

где  $A$  и  $B$  — постоянные.

Ясно, что для того, чтобы мышца приходила в состояние покоя,  $l$  должно быть положительным. Если

$l^2 > 4kl$ , то  $\theta$  будет убывать, не меняя знака, т. е. никаких колебаний не будет. Если  $l^2 < 4kl$ , то, как показано в приложении 5, решение можно записать в виде

$$\theta = \exp\left(-\frac{l}{2I}t\right)\left\{\alpha \cos \frac{\sqrt{4kl-l^2}}{2I}t + \beta \sin \frac{\sqrt{4kl-l^2}}{2I}t\right\}, \quad (7.8)$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  — постоянные. Формула (7.8) описывает колебания с убывающей амплитудой.

Таким образом, для того чтобы не было колебаний, нужно, чтобы  $l^2 \geq 4kl$ ; при этом  $ld\theta/dt$  — сила, замедляющая движения конечности,  $k\theta$  — сила, действующая в направлении заданного состояния, а  $I$  — момент инерции.

До сих пор мы считали, что можно сделать так, чтобы  $P$  и  $R$  зависели от  $\theta$  и  $d\theta/dt$ , и не касались вопроса о том, как этого можно достигнуть. Однако ясно, что для этого необходимы какие-то сенсорные сигналы, поскольку вязкое сопротивление движению слишком слабо, чтобы эффективно подавлять колебания. Существует 4 типа сенсорных сигналов, которые могут в этом участвовать:

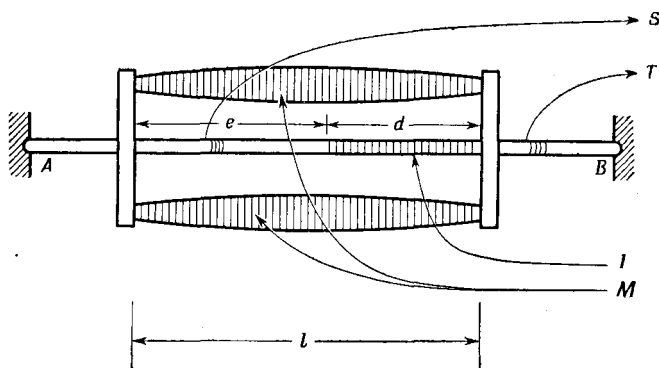
1. Человек видит, где находятся его конечности. Однако, поскольку он и в темноте не пронесет ложку мимо рта, зрительная информация вряд ли необходима.

2. В сухожилиях имеются специальные рецепторы, непосредственно измеряющие силы  $P$  и  $R$ . Эти рецепторы представляют собой грозди чувствительных окончаний, имеющих очень высокий порог раздражения, и они вряд ли участвуют в тонком управлении движением; возможно, они важны для предотвращения перегрузок в конечностях.

3. В суставах также существуют рецепторы, измеряющие непосредственно отклонение  $\theta$ . Они довольно медленно реагируют на изменение состояния, и поэтому их главная роль, вероятно, состоит в том, чтобы удерживать конечность в фиксированном положении.

4. Органы чувств имеются и в самих мышцах. Эти так называемые мышечные веретена схематически изображены на фиг. 28.

На этом рисунке точки  $A$  и  $B$  соответствуют местам прикрепления мышцы. Изображены два мышечных волокна и мышечное веретено между ними. Последнее состоит из двух последовательно расположенных частей: сократительной части длиной  $d$  и чувствительной части длиной  $e$ , так что  $d + e = l$ , т. е. длине мышечного волокна. К мышце подходят два



Фиг. 28. Схема мышцы и ее рецепторов.

типа эфферентных нервных волокон: двигательные волокна  $M$ , вызывающие сокращение мышцы, и «интрафузальное» волокно  $I$ , вызывающее сокращение сократительной части веретена. Существуют также два типа афферентных нервных волокон: волокно  $T$ , поставляющее информацию о сокращении сухожилия, и волокно  $S$ , поставляющее информацию об изменении длины  $e$ .

Рассмотрим сначала, что происходит, когда конечность находится в неподвижном состоянии в результате равновесия между мышцами-антагонистами. Если конечность сдвинулась так, что мышца растянулась, то  $l$  и  $e$  возрастают. Любое увеличение  $e$  вызывает возрастание частоты импульсов в волокне  $S$ , и в результате спинального рефлекса по волокну  $M$  поступает сигнал, вызывающий сокращение мышцы. Именно таким образом осуществляется «коленный рефлекс»;

удар по сухожилию растягивает мышечное веретено, и в ответ на это мышца сокращается.

Один из возможных путей управления движениями конечности заключается в следующем. Предположим, для движения требуется, чтобы длина  $l$  уменьшилась на величину  $\Delta l$ . При этом прежде всего по волокну  $I$  поступает сигнал, вызывающий уменьшение  $d$  на  $\Delta l$ ; судя по имеющимся данным, иногда движение конечности в самом деле начинается с такого сигнала. Может показаться, что мы этим ничего не достигаем: если по волокну  $I$  может поступить сигнал, вызывающий сокращение  $d$  на величину  $\Delta l$ , то почему по волокну  $M$  не может поступить сигнал, непосредственно вызывающий сокращение  $l$  на  $\Delta l$ ? Ответ прост: изменение длины  $d$  практически безынерционно, зато вязкость, вызывающая затухание, значительна; поэтому сигнал, приходящий по  $I$ , не вызывает колебаний. При уменьшении  $d$  на  $\Delta l$  длина  $e$  увеличивается на  $\Delta l$  и по волокну  $S$  передается соответствующий сигнал, формирующий об этом событии. В результате по волокну  $M$  будут поступать сигналы до тех пор, пока  $e$  не восстановит первоначального значения в результате уменьшения  $l$ .

Как мы уже видели, сигналы, поступающие по волокну  $M$ , должны зависеть не только от  $e$ , но также от  $de/dt$ , если необходимо, чтобы движение происходило без колебаний. Этого можно достигнуть двумя способами:

1) частота импульсов в волокне  $S$  может зависеть исключительно от  $e$ , возрастая с увеличением  $e$ . Затем центральная нервная система перерабатывает эти сигналы, «дифференцируя» их, так что в результате будет учитываться не только частота импульсов в  $S$ , но и скорость изменения этой частоты;

2) само мышечное веретено может быть устроено таким образом, что изменение длины соответствующей его части и, следовательно, сигнал, проходящий по волокну  $S$ , зависят не только от  $e$ , но и от  $de/dt$ .

В действительности, вероятно, реализуются оба механизма.



Итак, управляемое неколебательное движение возможно постольку, поскольку силы  $P$  и  $R$  определяются таким образом, что они зависят и от  $\theta$  и от  $d\theta/dt$ ; при этом используется информация относительно  $\theta$ , доставляемая мышечными веретенами.

Поучительно сравнить такой способ предотвращения «проскакивания» состояния равновесия и возникающих при этом колебаний со способом, который применил бы в аналогичном случае инженер (во всяком случае, инженер старой формации). Инженер, которому нужно получить силу  $R$ , зависящую от скорости движения, вернее всего использует для этого какое-нибудь демпфирующее устройство, например поршень, помещенный в заполненный маслом цилиндр несколько большего диаметра. Такое устройство, установленное, например, на шасси самолета, предотвращает подсакивание при резком приземлении. Если бы руки нам были нужны только для того, чтобы отпирать в рот пищу, то устройство, основанное на вязком демпфировании, было бы вполне удовлетворительно. Но иногда нам может понадобиться произвести очень резкие движения, не слишком беспокоясь о «проскакивании». Например, может понадобиться нанести сильный удар. При любом таком действии демпфирующее устройство было бы крайне неудобно.

Правда, если член  $ld\theta/dt$  зависит от сенсорной информации, поступающей по волокну  $S$ , то в случае крайней необходимости этот сигнал можно игнорировать и послать по  $M$  сигнал, вызывающий максимальное сокращение мышцы, независимо от сигнала, поступающего по  $S$ . Однако, даже нанося сильный удар, искусный боксер помнит, что в случае промаха он должен удержаться на ногах; его кулак лишь на несколько дюймов проскакивает за точку предполагавшегося столкновения с челюстью противника. Как это достигается, если информацией, поступающей по волокну  $S$ , пренебрегают, по крайней мере в первый момент?

Один из возможных ответов на этот вопрос состоит в следующем. В процессе накопления опыта человек узнает, что определенные последовательности сигналов,

посылаемые по двигательным нервам мышц-антагонистов, приводят к определенным результатам. Ясно, что при этом может запоминаться не только последовательность посылаемых сигналов, но и точные промежутки времени между ними. Основной смысл большинства спортивных тренировок состоит, вероятно, в том, чтобы выработать и запечатлеть в центральной нервной системе множество таких «программ», которые, как известно из опыта, обеспечивают определенные движения.

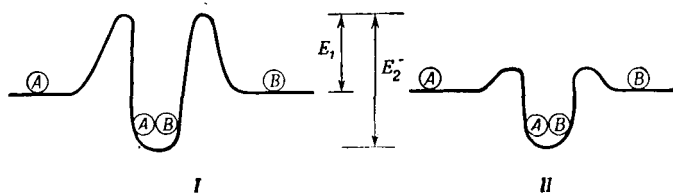
При движениях конечности основным фактором, который может вызывать проскакивание и колебания, является инерция — конечность, приведенная в движение, продолжает двигаться, пока что-либо ее не остановит. Запаздывание в цепи обратной связи играет сравнительно меньшую, хотя иногда все же заметную роль. В большинстве биологических систем нет аналога инерции: растущая популяция не обладает внутренне присущей ей тенденцией продолжать рост в случае изменения внешних условий, если не считать того, что возрастная структура популяции может несколько задержать ее реакцию на такое изменение. Точно так же частота какого-либо гена, возраставшая при одних условиях, при изменении направления отбора сразу же начинает уменьшаться. Аналогичным образом не обладают «инерцией» и химические реакции: как только изменяются условия, сразу же меняется направление реакций. Наиболее близким аналогом инерции служит индуктивность катушки с током: пропускаемый по катушке ток создает магнитное поле, препятствующее изменению силы тока. Именно поэтому так легко создать колебательный контур и вывести поведение механических систем на основании поведения аналогичных электрических цепей.

## Б. КИНЕТИКА ХИМИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

В регуляции синтеза белка также участвует система обратной связи, сходная с системой, управляющей мышечными движениями. Однако, прежде чем выписывать соответствующие уравнения, нам надо полу-

чить некоторое представление о том, как зависят скорости химических реакций от концентраций реагирующих веществ.

Рассмотрим для начала реакцию, в которой некое соединение распадается на два компонента:  $AB \rightarrow A + B$ . Для того чтобы молекула  $AB$  распалась, она должна обладать достаточным запасом энергии, так называемой «энергии активации». При данной температуре вероятность того, что молекула  $AB$  в течение заданного промежутка времени приобретет достаточный запас энергии, постоянна. Следовательно, скорость реакции  $AB \rightarrow A + B$  прямо пропорциональна числу молекул  $AB$ , т. е. концентрации  $AB$ .



Фиг. 29. Энергетическая схема для реакции  $A + B \rightleftharpoons AB$  в отсутствие (I) и при наличии (II) фермента.

Рассмотрим теперь обратную реакцию  $A + B \rightarrow AB$ . Снова для того, чтобы началась реакция, требуется некоторая минимальная энергия (не обязательно такая же). На фиг. 29 изображены энергии активации прямой и обратной реакций для случая, когда синтез молекулы  $AB$  из молекул  $A$  и  $B$  сопровождается выделением тепла.

Для данной молекулы  $A$  вероятность того, что она на протяжении данного промежутка времени соединится с молекулой  $B$ , равна вероятности ее столкновения с молекулой  $B$ , умноженной на вероятность того, что запас энергии при таком столкновении будет превышать энергию активации. Последняя вероятность при постоянной температуре постоянна, а вероятность столкновения пропорциональна концентрации молекул  $B$ . Таким образом, при постоянной температуре

скорость реакции  $A + B \rightarrow AB$  пропорциональна произведению концентраций  $A$  и  $B$ .

Для того чтобы выяснить зависимость скорости реакции от температуры, надо знать распределение молекул по энергии. Состояния различных молекул не одинаковы; одни относительно быстро движутся, в других происходят более интенсивные внутренние колебания. В соответствии с больцмановским распределением (вывод которого выходит за рамки этой книги) в системе из  $N$  молекул, находящейся в равновесии, доля молекул, энергия которых больше или равна  $E$ , составляет

$$N_E/N = e^{-E/RT}, \quad (7.9)$$

где  $R$  — универсальная газовая постоянная, а  $T$  — абсолютная температура.

Рассмотрим теперь обратимую реакцию  $A + B \rightleftharpoons AB$ . Пусть  $x_A$ ,  $x_B$  и  $x_{AB}$  — концентрации  $A$ ,  $B$  и  $AB$ , а  $E_1$  и  $E_2$  — энергии активации прямой и обратной реакций. Это означает, что при реакции  $A + B \rightarrow AB$  выделяется количество тепла, равное  $E_2 - E_1$ . Частота столкновений между молекулами  $A$  и  $B$  равна  $Cx_Ax_B$ , где  $C$  зависит от скоростей движения этих молекул. Можно показать, что в диапазоне температур, характерных для живых систем, эти скорости изменяются не слишком сильно, так что  $C$  можно считать постоянной. Доля столкновений, при которых энергия превосходит  $E_1$ , равна  $e^{-E_1/RT}$ , и, следовательно, скорость реакции  $A + B \rightarrow AB$  равна

$$Cx_Ax_Be^{-E_1/RT}. \quad (7.10)$$

Рассуждая точно так же, убеждаемся, что доля молекул  $AB$ , энергия которых превышает  $E_2$ , составляет  $e^{-E_2/RT}$  и, следовательно, скорость реакции  $AB \rightarrow A + B$  равна

$$C'x_{AB}e^{-E_2/RT}. \quad (7.11)$$

При равновесии скорости прямой и обратной реакций одинаковы и, следовательно,

$$\frac{x_Ax_B}{x_{AB}} = Ke^{(E_1 - E_2)/RT}, \quad (7.12)$$

где  $K = C'/C$  меняется с температурой не слишком сильно. Заметим, что положение равновесия зависит от температуры. При постоянной температуре отношение  $x_A x_B / x_{AB}$  постоянно. Из этого следует, что доля непрореагировавшего вещества  $A$ , т. е.  $x_A / (x_A + x_{AB})$ , не постоянна, а увеличивается при разбавлении компонентов реакции.

Выражения (7.10), (7.11) и (7.12) относятся к реакциям в отсутствие фермента. Фермент уменьшает энергии активации  $E_1$  и  $E_2$ , т. е. снижает высоту энергетического «барьера» вокруг «ямы» на фиг. 29. Снижая энергии активации, фермент увеличивает число столкновений, в которых энергия достаточна для реакции, и тем самым увеличивает скорость реакции.

Однако фермент не может изменить количество энергии, освобождающейся при реакции; если бы это было возможно, то с помощью катализатора можно было бы создать вечный двигатель. Из (7.12) следует, что фермент не меняет равновесного значения  $x_A x_B / x_{AB}$ .

Наконец, представляет интерес зависимость скорости реакции от температуры. Сравним скорости  $k_1$  и  $k_2$  реакции  $A + B \rightarrow AB$  при температурах  $T_1$  и  $T_2$ . Отношение этих скоростей равно

$$\begin{aligned} k_2/k_1 &= C x_A x_B e^{-E_1/RT_2} : C x_A x_B e^{-E_1/RT_1} = \\ &= \exp \left[ \frac{E_1}{R} \left( \frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right) \right]. \quad (7.13) \end{aligned}$$

Из этого следует, что чем больше энергия активации, тем сильнее меняется скорость реакции при изменении температуры.

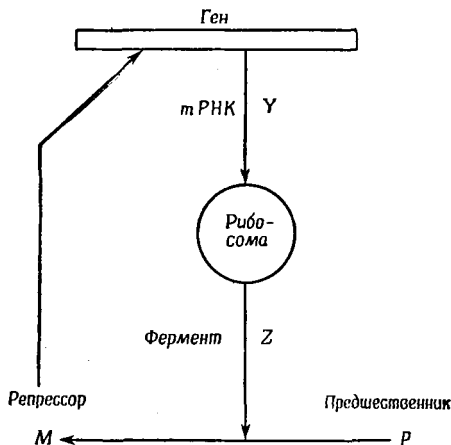
## В. РЕГУЛЯЦИЯ СИНТЕЗА БЕЛКА

Простейшая из возможных моделей регуляции синтеза белка изображена на фиг. 30.

По этой схеме в ядре синтезируется информационная РНК; концентрация ее в каждый данный момент обозначена буквой  $Y$ . В рибосомах осуществляется «перевод» сообщения, заключенного в молекуле РНК, и синтезируется молекула фермента; концентрация

фермента обозначена через  $Z$ . Этот фермент затем катализирует реакцию превращения неактивного «предшественника» (концентрация  $P$ ) в репрессор (концентрация  $M$ ). Затем молекула репрессора в свою очередь взаимодействует с геном, блокируя его, в результате чего синтез  $m$ РНК подавляется.

Это простейший пример такого рода регулирующей системы. Как будет вести себя такая система?



Фиг. 30. Простой механизм регуляции действия гена.

Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны знать, как изменяются  $Y$ ,  $Z$  и  $M$  во времени, т. е. нам нужны уравнения для  $dY/dt$ ,  $dZ/dt$  и  $dM/dt$ .

1. Уравнение для  $dY/dt$ . Пусть число генов в клетке постоянно (в диплоидной клетке равно двум). Тогда скорость синтеза  $Y$  зависит от доли времени  $p$ , в течение которого ген не блокирован репрессором. Величина  $p$  соответствует доле генов в большой популяции  $N$  (т. е. в  $N/2$  клетках), в данный момент не блокированных репрессором. Таким образом, можно считать, что репрессором заблокировано  $N(1-p)$  генов, и существует некоторая вероятность  $a$  того, что в течение данного промежутка времени определенная молекула репрессора «деблокирует» ген. Следователь-

но, скорость, с которой уменьшается число заблокированных генов, равна  $aN(1 - p)$ .

Число нерепрессированных генов равно  $Np$ , а скорость, с которой молекулы репрессора присоединяются к нерепрессированным генам, пропорциональна произведению концентраций неблокированных генов и репрессора, т. е.  $MNp$ .

Таким образом, при равновесии

$$aN(1 - p) = bMNp,$$

т. е. доля нерепрессированных генов равна

$$p = a/(a + bM).$$

Из этого следует, что скорость синтеза  $m$ РНК равна  $c/(a + bM)$ , где  $a$ ,  $b$  и  $c$  — постоянные.

Скорость, с которой молекулы  $m$ РНК распадаются, также, по всей вероятности, пропорциональна их концентрации. Таким образом,

$$\frac{dY}{dt} = \frac{c}{a + bM} - kY. \quad (7.14)$$

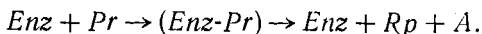
2. Уравнение для  $dZ/dt$ . Если предположить, что рибосомы всегда имеются в избытке, то скорость синтеза фермента будет пропорциональна концентрации соответствующей  $m$ РНК. Скорость же распада фермента будет пропорциональна его собственной концентрации. Следовательно, уравнение для скорости изменения концентрации фермента имеет вид

$$\frac{dZ}{dt} = eY - fZ, \quad (7.15)$$

где  $e$  и  $f$  — постоянные.

3. Уравнение для  $dM/dt$ . Обозначим концентрации фермента, предшественника и репрессора через  $Enz$ ,  $Pr$  и  $Rp$  соответственно. Если фермент катализирует реакцию  $Pr \rightarrow Rp + A$ , где  $A$  — побочный продукт реакции, то первой стадией реакции будет объединение фермента с предшественником в некоторый комплекс, а второй — распад этого комплекса на фермент, репрессор и побочный продукт  $A$ . Реакцию в целом

можно изобразить следующим образом:



В этой цепи первая стадия протекает обычно гораздо быстрее, чем вторая и, следовательно, скорость процесса в целом лимитируется этой второй стадией. Таким образом, если предшественник  $Pr$  всегда имеется в нужной концентрации, то большая часть молекул фермента все время будет связана с предшественником и скорость образования репрессора будет пропорциональна концентрации фермента.

Если, кроме того, сделать вполне правдоподобное предположение о том, что скорость удаления репрессора пропорциональна его концентрации, то

$$\frac{dM}{dt} = gZ - hM, \quad (7.16)$$

где  $g$  и  $h$  — постоянные.

Итак, мы имеем три уравнения с тремя неизвестными  $Y$ ,  $Z$  и  $M$ . Однако ситуацию можно упростить, сделав некоторые дополнительные предположения. Реакция  $Pr \rightarrow Rp$  протекает в одну стадию и притом катализируется ферментом, тогда как синтез  $mРНК$  и синтез белка представляют собой длинные и сложные последовательности реакций. Следовательно, для уравнения (7.16) равновесное значение достигается гораздо быстрее, чем для уравнений (7.14) и (7.15). Значит, если нас интересует поведение  $Y$  и  $Z$ , мы можем без всякого риска считать, что  $M$  всегда имеет равновесное значение, определяемое концентрациями  $Y$  и  $Z$  в каждый данный момент. Полагая в (7.16)  $dM/dt = 0$ , получаем  $M = gZ/h$ .

Подставляя последнее выражение в (7.14) и вводя обозначение  $l = bg/h$ , получаем систему уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dY}{dt} &= \frac{c}{a + lZ} - kY, \\ \frac{dZ}{dt} &= eY - fZ. \end{aligned} \quad (7.17)$$



Интересно выяснить, существуют ли в этой системе устойчивые колебания или же любое возмущение быстро затухает.

Для того чтобы ответить на этот вопрос, мы должны проделать три операции:

1) рассматривая малые отклонения от состояния равновесия, заменить систему (7.17) линейной системой (7.20);

2) избавиться от одной из переменных и перейти к уравнению (7.21);

3) решить уравнение (7.21) (см. приложение 4) и посмотреть, описывает ли полученное решение колебания.

Прежде всего рассмотрим малые отклонения от равновесных концентраций  $Y_E$  и  $Z_E$ . Поскольку в состоянии равновесия  $dY/dt = dZ/dt = 0$ , то равновесные концентрации находят из системы

$$\begin{aligned} \frac{c}{a+lZ_E} - kY_E &= 0, \\ eY_E - fZ_E &= 0. \end{aligned} \quad (7.18)$$

Исключая  $Z_E$ , получаем квадратное уравнение относительно  $Y_E$ . Однако, для того чтобы исследовать поведение системы (7.17), решать уравнения (7.18) не обязательно.

Итак, пусть

$$Y = Y_E + y; \quad Z = Z_E + z.$$

Тогда

$$\frac{dY}{dt} = \frac{dy}{dt} = \frac{c}{a+lZ_E+lz} - kY_E - ky.$$

Заметим, что первый член в правой части этого уравнения можно было бы сильно упростить, если бы выразить его как

$$\frac{c}{a+lZ_E} + \phi(z) - kY_E - ky = \phi(z) - ky,$$

разумеется при условии, что  $\phi(z)$  не окажется слишком сложным. В таком случае мы могли бы действо-

вать (см. приложение 6) следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{c}{a + lZ_E + lz} &= \frac{c}{a + lZ_E} \cdot \frac{a + lZ_E}{a + lZ_E + lz} = \\ &= \frac{c}{a + lZ_E} : \frac{a + lZ_E + lz}{a + lZ_E} = \\ &= \frac{c}{a + lZ_E} \left\{ 1 + \frac{lz}{a + lZ_E} \right\}^{-1}; \end{aligned}$$

поскольку  $z$  мало, то  $(1 + Rz)^{-1} \approx 1 - Rz$  и

$$\frac{c}{a + lZ_E + lz} = \frac{c}{a + lZ_E} \left\{ 1 - \frac{lz}{a + lZ_E} \right\}$$

и окончательно

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dk} &= - \frac{clz}{(a + lZ_E)^2} - ky, \\ \frac{dz}{dt} &= ey - fz. \end{aligned} \tag{7.19}$$

Уравнения (7.19) можно переписать в виде

$$\begin{aligned} dy/dt &= -Kz - ky, \\ dz/dt &= ey - fz, \end{aligned} \tag{7.20}$$

где все постоянные  $K$ ,  $k$ ,  $e$  и  $f$  положительны.

Перейдем теперь ко второму этапу исследования и исключим одну из переменных. Для этого продифференцируем обе части первого уравнения (7.20):

$$\frac{d^2y}{dt^2} = -K \frac{dz}{dt} - k \frac{dy}{dt}.$$

Подстановка  $dz/dt$  из (7.20) дает

$$\frac{d^2y}{dt^2} = -K(ey - fz) - k \frac{dy}{dt}.$$

Используя снова (7.20), получаем

$$z = -\frac{1}{K} \left( \frac{dy}{dt} + ky \right);$$

после приведения подобных членов окончательное уравнение принимает вид

$$\frac{d^2y}{dt^2} + (f + k) \frac{dy}{dt} + (fk + Ke)y = 0. \tag{7.21}$$

Решение этого уравнения (см. приложение 4) имеет вид

$$y = \alpha e^{\lambda_1 t} + \beta e^{\lambda_2 t},$$

где

$$\lambda_{1,2} = \frac{-(f+k) \pm \sqrt{(f+k)^2 - 4(jk + Ke)}}{2} = \\ = \frac{-(f+k) \pm \sqrt{(f-k)^2 - 4Ke}}{2}$$

Если при этом выражение под знаком радикала отрицательно, то решение описывает затухающие колебания, так как член  $-(f+k)$  отрицателен. Если же выражение под знаком радикала положительно, то тогда, поскольку

$$(f+k) > + \sqrt{(f-k)^2 - 4Ke}$$

(как это должно быть, когда все четыре постоянные положительны),  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  соответственно отрицательны и в системе не происходит колебаний.

Таким образом, в такой системе регуляции либо происходят только затухающие колебания, либо они не происходят вовсе. Однако небольшое видоизменение этих уравнений, учитывающее время, необходимое для перехода молекулы  $m$ РНК из ядра в рибосому, приводит к системе, имеющей колебательные решения.

Возникающее при этом запаздывание можно приближенно учесть следующим образом. Напишем вместо уравнений (7.14) — (7.16) систему

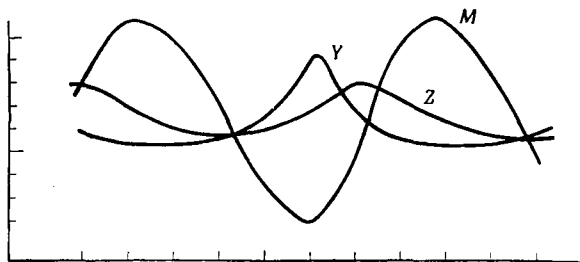
$$\begin{aligned} \frac{dY}{dt} &= \frac{c}{a+bM} - kY, \\ \frac{dZ}{dt} &= eY_{t-T} - fZ, \\ \frac{dM}{dt} &= gZ - hM. \end{aligned} \quad (7.22)$$

В этих уравнениях  $Y$  — концентрация  $m$ РНК в ядре в момент времени  $t$ , а  $Y_{t-T}$  — концентрация в момент  $t-T$ . Единственное дополнительное допущение, которое при этом делается, состоит в том, что скорость синтеза фермента пропорциональна концентрации  $m$ РНК в ядре в момент  $(t-T)$ . Это гождест-

венно предположению, что концентрация  $mРНК$  в цитоплазме сходна с концентрацией в ядре на  $T$  секунд раньше.

Уравнения (7.22) можно решить на ЭВМ. Введенное запаздывание на  $T$  секунд приводит к тому, что система становится колебательной. На фиг. 31 изображен один из возможных типов ее поведения.

Как показывает фиг. 31, амплитуда колебаний со временем не меняется. В действительности же если



Фиг. 31. Решение системы уравнений (7.22), полученное на вычислительной машине.

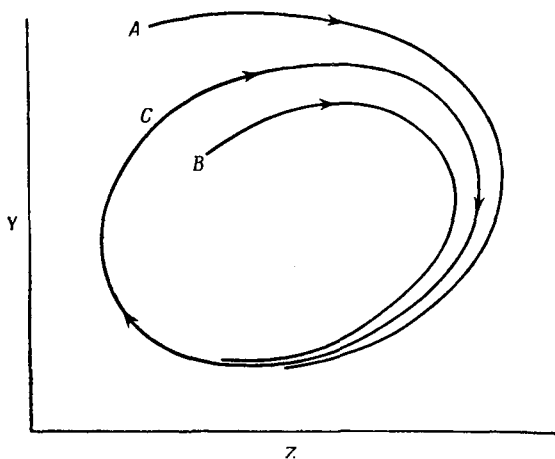
$Y$  — концентрация  $mРНК$  в ядре;  $Z$  — концентрация  $mРНК$  в цитоплазме;  $M$  — концентрация фермента.

начальные колебания системы меньше изображенных на рисунке, то амплитуда колебаний будет увеличиваться, если больше — то уменьшаться. О такой системе принято говорить, что она достигает «предельного цикла».

Смысл этого термина станет более понятным, если представить решение (7.22) несколько иначе. Вместо графиков зависимости  $Y$ ,  $Z$  и  $M$  от времени  $t$  построим кривую зависимости  $Y$  от  $Z$  (фиг. 32). Полученная замкнутая кривая соответствует колебаниям с постоянной амплитудой, а спиральные траектории показывают, как система достигает этой постоянной амплитуды, или предельного цикла.

Фиг. 32 представляет собой пример «фазовой диаграммы». Состояние системы в любой момент времени может быть описано определенными значениями

переменных, например концентрацией  $m$ РНК в ядре  $Y$  и концентрацией фермента  $Z$ . Если состояние системы полностью описывается двумя переменными, то оно может быть изображено точкой на плоскости; строго



Фиг. 32. Фазовое пространство и предельный цикл.

Состояние системы, описываемой уравнениями (7.22), определяется значениями  $X$ ,  $Y$  и  $Z$ ; таким образом, состояние системы может быть изображено точкой в трехмерном „фазовом пространстве“. На фигуре изображены лишь две переменные из трех. Зная состояние системы в какой-нибудь момент, мы можем определить с помощью уравнений, как будет изменяться это состояние в дальнейшем; изменения состояния можно изобразить траекторией в фазовом пространстве. Если в начальный момент точка, соответствующая состоянию исследуемой нами системы (7.22), находилась на замкнутой кривой  $C$ , то в дальнейшем эта точка будет двигаться по этой кривой; другими словами, система будет совершать колебания с постоянной амплитудой, изображенные на фиг. 31. Если точка, соответствующая состоянию системы в начальный момент, лежит вне ( $A$ ) или внутри ( $B$ ) замкнутой кривой, то в дальнейшем эта точка будет двигаться по спиральной траектории, приближаясь к „предельному циклу“  $C$ . (Для наглядности форма предельного цикла несколько изменена так, чтобы он был более похож на окружность.)

говоря, мы должны были бы учитывать также  $M$ , и тогда состояние системы изображалось бы точкой в трехмерном пространстве. Такое пространство называется «фазовым пространством» и может иметь любое число измерений. Поведение системы при этом можно изобразить, «прикрепляя» к каждой точке фазового пространства стрелку (или «вектор»), указывающую направление движения системы. Следуя вдоль

этих стрелок, мы получаем траектории; именно такие траектории и изображены на фиг. 32.

Другим примером фазовой диаграммы может служить фиг. 17 (гл. 3); в этом случае состояние экологической системы определяется численностями двух видов. Аналогичные диаграммы широко используются в популяционной генетике при описании систем с расщеплением генов по более чем одному локусу; при этом состояние системы описывается, например, частотами  $p_1, p_2, p_n$  доминантных аллелей в каждом из  $n$  локусов. Фактически очень часто фазовая диаграмма дает более наглядное представление о поведении системы, чем графики зависимости переменных от времени.

### ПРИМЕРЫ

1. Придумайте численный метод решения уравнения

$$\frac{d^2x}{dt^2} + 2 \frac{dx}{dt} + 3x = 0.$$

Найдите методом итераций максимальное отрицательное значение  $x$  и время, за которое оно достигается, если в начальный момент времени  $x = 1$  и  $dx/dt = 0$ . Найдите аналитическое решение уравнения и сравните полученные результаты.

2. Сокращая бицепс, нужно быстро согнуть руку в локте так, чтобы угол между начальным и конечным положениями составлял  $30^\circ$ . Момент инерции предплечья относительно локтя равен  $5 \cdot 10^5 \text{ г} \cdot \text{см}^2$ . Сухожилия как бицепса, так и его антагониста — трицепса — прикреплены на расстоянии 4 см от оси движения в локтевом суставе. Сила  $P$  (в граммах), развиваемая бицепсом, равна  $2 \cdot 10^5 \theta$ , где  $\theta$  — угол (в радианах) между требуемым положением и положением предплечья в каждый данный момент. Сила трицепса  $R$  (в граммах) равна  $Kv$ , где  $v$  — скорость (в см/сек) увеличения длины трицепса. Если кисть проскакивает требуемое положение, то силы  $P$  и  $R$  меняются местами.

- а) Найдите значение  $K$ , если: 1) движение происходит на границе колебательного режима; 2) кисть на  $3^\circ$  проскакивает положение равновесия;
- б) постройте график зависимости  $\theta$  от времени и определите по нему момент, в который кисть находится на расстоянии  $3^\circ$  от требуемого положения (для обоих случаев);
- в) то же движение рука проделывает, держа груз в 1 кг; расстояние от груза до оси движения (локтя) равно 30 см.  $K$  соответствует границе колебательного режима

для руки без груза. На сколько градусов в этом случае рука будет проскакивать требуемое положение? (Движение происходит в горизонтальной плоскости, так что силу тяжести можно не учитывать.)

3. Два вещества реагируют по схеме  $A + B \rightleftharpoons AB$ ; концентрации равны  $x_A$ ,  $x_B$  и  $x_{AB}$  соответственно. Скорость прямой реакции равна  $Kx_Ax_B$ , обратной —  $kx_{AB}$ . Составьте уравнение, связывающее  $dx_A/dt$  и  $x_A$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $k$ ,  $K$ , где  $A$  и  $B$  — исходные концентрации  $x_A$  и  $x_B$ . Исходная концентрация  $x_{AB}$  равна нулю.

Читатели, умеющие интегрировать выражение  $1/(a + bx + cx^2)$ , могут решить это уравнение и убедиться в том, что оно не приводит к колебаниям.

4. Видоизмените уравнения (7.17), предполагая, что  $m$ РНК и фермент распадаются с постоянной скоростью, не зависящей от их концентраций. Покажите, что при малых отклонениях от состояния равновесия система будет совершать колебания с периодом

$$\frac{2\pi}{k} \sqrt{\frac{c}{le}}.$$

5. Нарисуйте примерную фазовую диаграмму системы хищник — жертва, описываемую уравнениями (3.7) — (3.8) при  $R = r = 2$  и  $CX_E = 1$ .

## ДИФФУЗИЯ И АНАЛОГИЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ

## А. ПОНЯТИЕ ЧАСТНОЙ ПРОИЗВОДНОЙ

В этом разделе мы не будем рассматривать какую-либо конкретную биологическую проблему, а введем новое математическое понятие — понятие дифференцирования функции нескольких переменных, полезное во многих различных областях биологии. До сих пор мы рассматривали уравнения, описывающие поведение одной или нескольких «зависимых переменных», например частоты генов или длины мышцы, как функции одной «независимой переменной» — обычно времени. Однако существует класс задач, в которых нас интересует поведение зависимой переменной как функции двух или более независимых переменных. Такие задачи приводят к уравнениям в частных производных.

К сожалению, нахождение аналитических решений таких уравнений требует знания математики в объеме, которого мы не в праве требовать от читателя этой книги. Однако знакомство с понятием частной производной даст возможность читателю следить за выкладками, даже если сам он и не в состоянии их проделать. Именно поэтому рассмотрение этого понятия и включено в настоящую главу.

Пример, иллюстрирующий понятие частной производной, представлен на фиг. 33. На ней изображен холм, высота которого над уровнем моря задается функцией

$$h = y \sin x, \quad (8.1)$$

причем ось абсцисс направлена с запада на восток, а ось ординат — с юга на север.

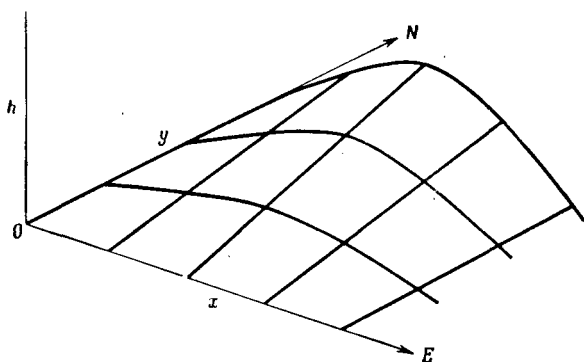
Представим себе человека, идущего на восток по прямой, проходящей на расстоянии  $y_1$  севернее точ-



ки  $O$ . В любой момент времени его высота над уровнем моря составляет  $h = y_1 \sin x$ , а наклон его пути равен

$$\frac{dh}{dx} = y_1 \cos x. \quad (8.2)$$

Удобно было бы ввести какое-нибудь короткое обозначение для этого наклона, т. е. для скорости изменения  $h$  в зависимости от  $x$  при постоянном  $y$ . Этот



Фиг. 33. Воображаемый холм, иллюстрирующий понятие частной производной.

наклон принято записывать как «частную производную» по  $x$ :

$$\frac{\partial h}{\partial x} = y \cos x, \quad (8.3)$$

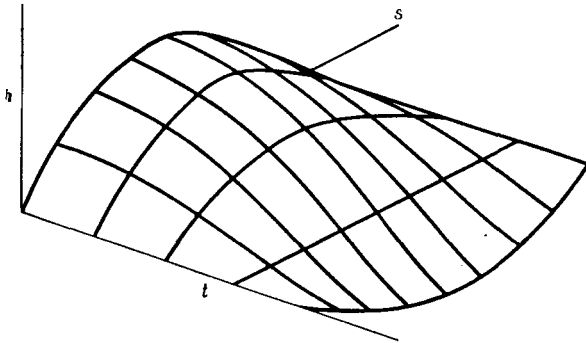
и точно так же скорость изменения  $h$  в зависимости от  $y$  при постоянном  $x$  записывается как

$$\frac{\partial h}{\partial y} = \sin x. \quad (8.4)$$

Таким образом, считая  $y$  постоянным и дифференцируя функцию  $h = y \sin x$  по  $x$ , мы получаем (8.3), а считая постоянным  $x$  и дифференцируя эту функцию по  $y$ , получаем (8.4).

В этом примере обе независимые переменные  $x$  и  $y$  — это расстояния. В примерах, рассматриваемых в

этой главе в дальнейшем, одной из независимых переменных является расстояние, а другой — время. Таким образом, мы будем описывать поведение зависимой переменной, изменяющейся во времени и пространстве. В качестве примера такой переменной на фиг. 34 изображена высота  $h$  над землей некоторой точки на скакалке как функция времени и расстояния по горизонтали от одного из концов этой скакалки.



Фиг. 34. Движение скакалки.

В этом случае  $\partial h/\partial s$  означает наклон скакалки относительно земли в данный момент времени, а  $\partial h/\partial t$  — вертикальную составляющую скорости фиксированной точки скакалки.

Таким образом, если приблизительно считать, что

$$h = \sin \alpha s \cdot \cos \beta t,$$

то

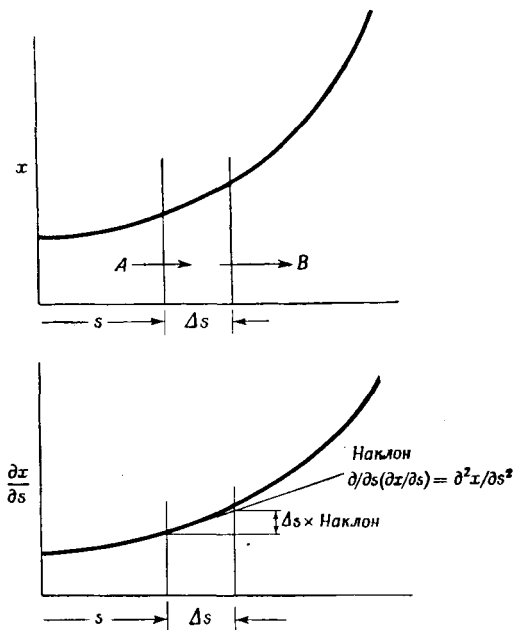
$$\frac{\partial h}{\partial s} = \alpha \cos \alpha s \cos \beta t;$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = -\beta \sin \alpha s \sin \beta t.$$

#### Б. ДИФФУЗИЯ

Первая задача, к которой применимо понятие частной производной, — это диффузия вдоль трубки. На фиг. 35 изображено изменение концентрации  $x$  неко-

того вещества в зависимости от расстояния от конца трубки  $s$ . Если площадь сечения трубки равна  $a$ , то  $ax$  — это количество вещества на единицу длины трубки и, следовательно, количество вещества, содер-



Фиг. 35. Геометрический вывод уравнения диффузии.

жащееся в коротком отрезке трубки длиной  $\Delta s$ , равно  $ax\Delta s$ .

Скорость увеличения количества вещества в элементе  $\Delta s$  равна  $A - B$ , где  $A$  и  $B$  — скорости диффузии слева направо через обе «стенки» элемента.

Таким образом,

$$\frac{\partial}{\partial t} (ax \Delta s) = a \Delta s \frac{\partial x}{\partial t} = A - B. \quad (8.5)$$

Скорость диффузии вещества через поверхность пропорциональна площади этой поверхности и произ-

водной концентрации в направлении, перпендикулярном поверхности.

Таким образом,

$$A = -a\mu \left. \frac{\partial x}{\partial s} \right|_s; \quad B = -a\mu \left. \frac{\partial x}{\partial s} \right|_{s+\Delta s},$$

где  $\mu$  — постоянная, зависящая от температуры и природы диффундирующего вещества, а знак минус появился потому, что при положительной  $\partial x/\partial s$  диффузия происходит справа налево, так что  $A$  и  $B$  отрицательны.

Итак,

$$A - B = -a\mu \left[ \left. \frac{\partial x}{\partial s} \right|_s - \left. \frac{\partial x}{\partial s} \right|_{s+\Delta s} \right],$$

а выражение в квадратных скобках, как показано графически на фиг. 35, равно  $-\Delta s \partial^2 x / \partial s^2$ .

Подставляя это выражение вместо  $A - B$  в (8.5), получаем уравнение

$$\frac{\partial x}{\partial t} = \mu \frac{\partial^2 x}{\partial s^2}, \quad (8.6)$$

представляющее собой уравнение в частных производных, описывающее диффузию в трубке. Смысл этого уравнения заключается в следующем: утверждается, что если график зависимости  $x$  от  $s$  выпуклый (кривая загибается вверх), то  $x$  растет во времени, и наоборот.

Уравнение (8.6) имеет аналитическое решение, но найти его довольно трудно. Однако на некоторые интересные вопросы, касающиеся диффузии, можно ответить и не отыскивая общего решения.

Рассмотрим сначала трубку длиной  $l$  и сечением  $a$ , соединяющую два больших резервуара, в которых поддерживаются различные концентрации  $X_0$  и  $X_1$ . Какова будет скорость потока вещества в трубке после установления стационарного состояния и как, в частности, она будет зависеть от длины трубки  $l$ ? Эта задача тождественна задаче о двух растворах, разделенных слоем ткани толщиной  $l$  с площадью поверхности  $a$ .

Когда стационарное состояние достигнуто, то  $\partial x/\partial t = 0$ , т. е. концентрация вещества в любой точке трубки не зависит от времени. Следовательно, (8.6) переходит в уравнение

$$\frac{\partial^2 x}{\partial s^2} = 0.$$

Решением последнего уравнения будет  $x = cs + d$ , где  $c$  и  $d$  — постоянные. Если  $s = 0$ , то  $x = X_0$ , а если  $s = l$ , то  $x = X_1$  и, следовательно,

$$\begin{aligned} X_0 &= d; \\ X_1 &= cl + d = cl + X_0, \end{aligned}$$

откуда

$$c = \frac{1}{l} (X_1 - X_0)$$

и окончательно

$$x = X_0 - \frac{(X_0 - X_1)s}{l}. \quad (8.7)$$

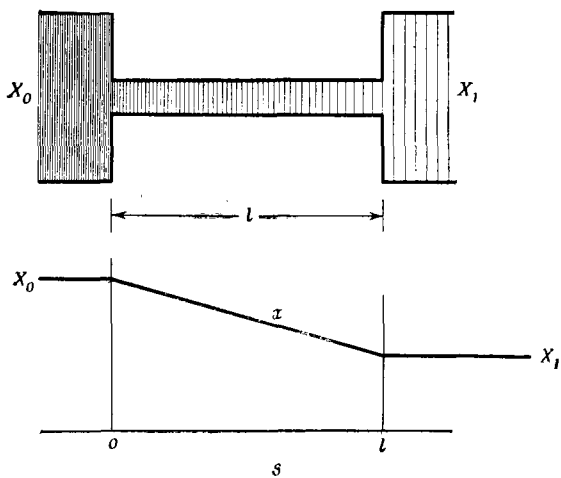
Это решение изображено на фиг. 36. На графике видно, что концентрация вещества равномерно убывает вдоль трубки; другими словами, градиент концентрации вдоль трубки постоянен и равен  $-(X_0 - X_1)/l$ . Скорость диффузии в трубке, следовательно, равна

$$a(X_0 - X_1)/l,$$

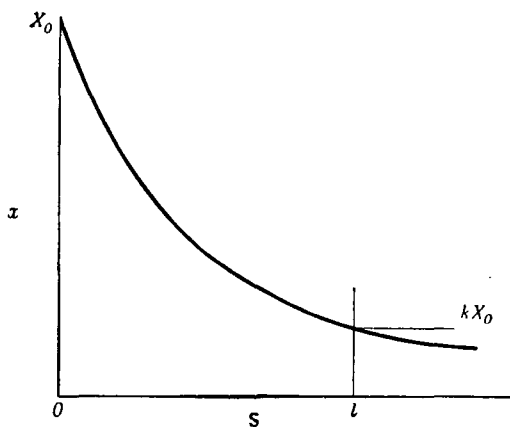
т. е. обратно пропорциональна длине трубки.

Рассмотрим теперь ситуацию, предшествующую установлению стационарного состояния. Предположим, что трубка присоединяется к резервуару, в котором концентрация вещества поддерживается равной  $X_0$ , и в начальный момент времени  $t = 0$  концентрация в трубке равна нулю. Сколько требуется времени, чтобы концентрация в некоторой точке трубки достигла определенного значения? Другими словами, как зависит  $T$  от  $l$ , если  $l$  — расстояние от резервуара, а  $T$  — время, за которое достигается заданная концентрация  $kX_0$  ( $k < 1$ )?

Приблизительный ответ на этот вопрос можно получить из графика на фиг. 36, на котором изображено распределение концентраций в трубке в момент  $T$ ,



Фиг. 36. Диффузия вдоль трубки.



Фиг. 37. Распределение концентрации диффундирующего вещества вдоль трубки, когда стационарное состояние еще не достигнуто.

когда концентрация  $kX_0$  достигнута на расстоянии  $l$  от резервуара. Правдоподобными представляются следующие утверждения:

1) количество вещества, «продиффундировавшего» из резервуара в трубку к моменту времени  $T$ , равно площади под кривой на фиг. 37 и пропорционально  $l$ ;

2) скорость диффузии вещества в трубку пропорциональна градиенту концентрации в точке  $s = 0$ , и в момент времени  $T$  этот градиент пропорционален  $1/l$ . Средняя скорость, с которой вещество поступает в трубку в течение промежутка времени от  $t = 0$  до  $t = T$ , также, по-видимому, пропорциональна  $1/l$ .

Если эти предположения справедливы, то

$$T \sim l : 1/l, \text{ т. е. } T \sim l^2.$$

Другими словами, время, необходимое для достижения в некоторой точке трубки определенной концентрации вещества, пропорционально квадрату расстояния от этой точки до резервуара. Аналитическое решение уравнения (8.6) подтверждает правильность этого вывода.

#### В. МОРФОГЕНЕЗ;

#### ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Уравнение (8.6), быть может, не представляет большого интереса, поскольку оно не дает ничего такого, чего нельзя было бы усмотреть, по крайней мере качественно, не прибегая к аппарату частных производных. Однако если одновременно учесть действие химических реакций и эффект диффузии, то обнаруживаются некоторые неожиданные явления.

Обозначим концентрации двух химических веществ  $A$  и  $B$  в растворе, заполняющем трубку, через  $X$  и  $Y$ . Нас интересует поведение  $X$  и  $Y$  как функций времени  $t$  и пространственной координаты  $s$ .

Предположим, что  $X$  и  $Y$  изменяются прежде всего в результате химических реакций. Допустим, что в рассматриваемом растворе присутствуют субстраты, из которых синтезируются вещества  $A$  и  $B$ , продукты, в которые они превращаются, и соответствующие

ферменты. В этом случае в системе может существовать состояние химического равновесия. Обозначим равновесные концентрации  $X$  и  $Y$  через  $X_E$  и  $Y_E$  соответственно и запишем, как мы это неоднократно делали раньше,

$$X = X_E + x; \quad Y = Y_E + y,$$

где  $x$  и  $y$  — отклонения концентраций от равновесных значений.

Если теперь положить  $x=y=0$ , то  $\partial x/\partial t = \partial y/\partial t = 0$ . Поэтому для малых отклонений от состояния равновесия можно записать

$$\frac{\partial x}{\partial t} = ax + by,$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = cx + dy,$$

где  $a$ ,  $b$ ,  $c$  и  $d$  — постоянные.

Вводя в рассмотрение диффузию в трубке и обозначая через  $\mu$  и  $\nu$  постоянные, характеризующие скорости диффузии веществ  $A$  и  $B$  соответственно, получаем

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= ax + by + \mu \frac{\partial^2 x}{\partial s^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= cx + dy + \nu \frac{\partial^2 x}{\partial s^2}. \end{aligned} \tag{8.8}$$

Эти уравнения были впервые получены Тьюрингом (Phil. Trans., В, 237, 37). Их можно решить аналитически, но необходимые для этого методы довольно сложны. Однако некоторые интересные особенности решения этой системы можно изобразить графически.

Ясно, что если  $x$  и  $y$  в момент времени  $t=0$  равны нулю для всех значений  $s$  (т. е. по всей трубке), то  $\partial x/\partial t = \partial y/\partial t = 0$ , так что  $x$  и  $y$  продолжают оставаться равными нулю. Нас интересует поведение системы после того, как нарушено равновесное состояние, отвечающее равномерному распределению вещества вдоль трубки. Как и следовало ожидать, равновесие, как правило, будет восстанавливаться; другими словами,  $x$  и  $y$  с увеличением  $t$  всюду стре-



мятся к нулю для большинства значений постоянных скоростей реакций  $a$ ,  $b$ ,  $c$  и  $d$  и диффузии  $\mu$  и  $\nu$ .

Однако, как это ни странно, существуют такие значения постоянных, при которых однородное равновесие неустойчиво. В этом случае, даже если исходное состояние системы однородно ( $x = y = 0$  по всей трубке), любое малое возмущение приводит к образованию «стоячей волны» концентраций. Механизм возникновения такой волны можно понять, даже не решая уравнений.

Сделаем следующие предположения:

1)  $a$  и  $c$  положительны, т. е. при увеличении концентрации вещества  $A$  повышается скорость синтеза и  $A$  и  $B$ ;

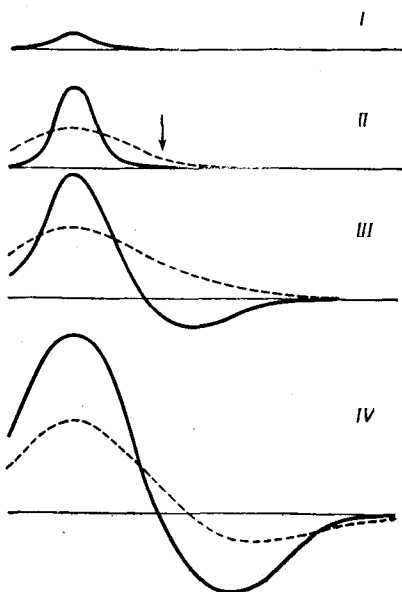
2)  $b$  отрицательно, т. е. повышение концентрации вещества  $B$  приводит к разложению вещества  $A$  ( $d$  можно считать равным нулю);

3)  $\nu > \mu$ , т. е.  $B$  диффундирует быстрее, чем  $A$ .

На фиг. 38 показано, как ведет себя система в этом случае. На фиг. 38, I изображено малое локальное возмущение однородного равновесия — концентрация  $A$  на некотором отрезке трубки слегка выше равновесной. На фиг. 38, II это приводит к дальнейшему повышению концентрации  $A$  и к повышению концентрации  $B$ , однако  $B$  диффундирует быстрее. В точке, отмеченной стрелкой,  $y$  положительно, а  $x$  равно нулю, так что в этой точке происходит разложение  $A$ , что приводит к состоянию, изображенному на фиг. 38, III. В результате концентрация  $B$  в свою очередь снижается, так что по обе стороны исходного «пика» образуются «впадины» (фиг. 38, IV). Эти впадины вызывают возникновение новых пиков, и так далее, пока не возникнет стоячая волна, причем длина такой «волны концентраций» будет зависеть от значений постоянных, определяющих скорости реакций и диффузии.

Заметим, что графически мы лишь показали правильность этого результата; получить же его первоначально с помощью графических методов едва ли возможно.

В биологии этот результат, вероятно, может оказаться полезным при изучении явлений морфогенеза, в частности образования упорядоченных структур из повторяющихся элементов, таких, как щетинки дрозофилы, зачатки пера у птиц или устьица у растений. Если трубку заменить плоской тканью и если одно из



Фиг. 38. Развитие стоячей волны.

веществ, *A* или *B*, при концентрациях, превышающих некоторое пороговое значение, оказывает индуцирующее действие на клетки, заставляя их дифференцироваться в определенном направлении, то мы получим механизм возникновения пространственной организации в первоначально однородном поле.

Явления, напоминающие диффузию, встречаются и в других областях биологии. Приведем два примера.

1) Какое влияние на регуляцию численности популяций оказывает тот факт, что животные подвижны? В какой мере перемещение особей синхронизирует по

обширному ареалу колебания плотности, возникающие в некотором участке ареала? Если условия среды в разных частях ареала различны, то будет ли перемещение особей способствовать затуханию колебаний, которые имели бы место в отсутствие «перемешивания»?

Подобные проблемы очень мало изучены, возможно потому, что они приводят к довольно сложным уравнениям. Однако развитие вычислительной техники снимает это затруднение, и в настоящее время эта область исследований представляется весьма перспективной.

2) Распространение эпидемий таких болезней, как азиатский грипп, можно представить себе в виде волны, бегущей по поверхности земли. Первые попытки математического анализа этого процесса дали весьма обнадеживающие результаты. Исследование приводит к изучению дифференциальных уравнений в частных производных, поскольку нас интересует доля людей, болеющих гриппом, как функция времени  $t$  и расстояния  $s$ .

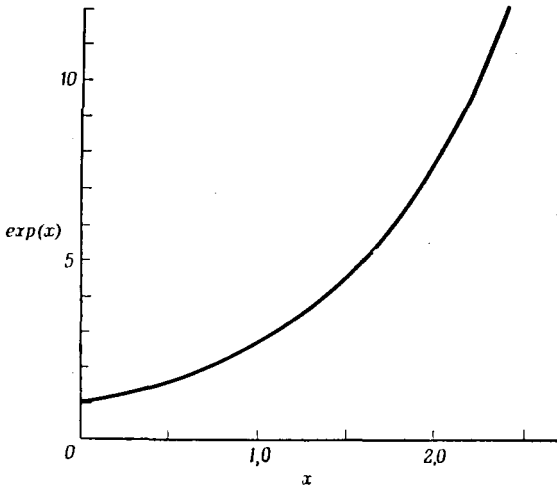
## ПРИЛОЖЕНИЯ

### 1. ПОКАЗАТЕЛЬНАЯ И ЛОГАРИФМИЧЕСКАЯ ФУНКЦИИ

Начнем с того, что определим показательную функцию как бесконечный ряд

$$\exp(x) = 1 + x + \frac{x^2}{2!} + \frac{x^3}{3!} + \dots + \frac{x^n}{n!} + \dots \quad (1)$$

Можно показать, что такой ряд сходится (т. е. что сумма его конечна) для любых значений  $x$ . Ряд вы-



Фиг. 39. Показательная функция.

бран именно таким, поскольку, как нетрудно убедиться,

$$\frac{d}{dx} \exp(x) = \exp(x). \quad (2)$$

На фиг. 39 изображен график функции  $\exp(x)$ ; тангенс угла наклона касательной к графику в любой точке равен ординате этой точки.

Значение функции  $\exp(x)$  при  $x = 1$  обозначают буквой  $e$ . Следовательно,

$$e = 1 + 1 + \frac{1}{2!} + \frac{1}{3!} + \dots$$

Суммируя члены последовательности, получаем  $e \approx 2,718$ .

Докажем теперь, что  $\exp(x) = e^x$ . Прежде всего следует доказать, что  $\exp(x) \cdot \exp(y) = \exp(x + y)$ . Умножение друг на друга двух бесконечных рядов в действительности задача не столь сложная, как это кажется на первый взгляд. Очевидно, что результат такого умножения представляет собой сумму членов вида  $kx^a y^b$ . Сгруппируем все члены, для которых  $a + b = n$ :

$$\begin{aligned} \frac{x^n}{n!} + \frac{x^{n-1}y}{(n-1)!} + \dots + \frac{x^{n-r}y^r}{(n-r)!r!} + \dots + \frac{y^n}{n!} &= \\ = \frac{1}{n!} \left\{ x^n + nx^{n-1}y + \dots + \frac{n!}{(n-r)!r!} x^{n-r}y^r + \dots + y^n \right\} &= \\ = \frac{(x+y)^n}{n!}. \end{aligned}$$

Это общий член разложения  $\exp(x + y)$ .

Таким образом

$$\exp x \cdot \exp y = \exp(x + y). \quad (3)$$

Из (3) следует, что для любого целого положительного  $n$

$$[\exp(x)]^n = \exp(nx)$$

и, в частности, при  $x = 1$

$$\exp(n) = [\exp(1)]^n = e^n.$$

Таким образом, для частного случая, когда  $x$  — целое положительное число, доказана теорема

$$\exp(x) = e^x. \quad (4)$$

Это доказательство очень легко обобщается на случай любого рационального  $x$ , т. е.  $x = a/b$ , где  $a$  и  $b$  — целые числа.

Когда  $x$  — рациональное число ( $x = a/b$ ), то понятно, что такое  $e^x$  — это  $\sqrt[b]{e^a}$ , т. е. число, которое, будучи умножено само на себя  $b$  раз, дает  $e^a$ . Но если  $x$  иррационально (т. е. не может быть представлено в виде дроби, как, например,  $\sqrt{2}$  или  $\pi$ ), то такое определение не работает; как можно умножить число само на себя  $\sqrt{2}$  раз? Таким образом, ряд (1) — это определение  $e^x$  для иррациональных  $x$ , а значит, теорему (4) для иррациональных чисел нам доказывать не нужно, поскольку она принимается в качестве определения.

Определим теперь «натуральный логарифм» следующим образом: назовем  $x$  натуральным логарифмом  $y$ , если  $y = e^x$ . Запишем это так:  $x = \ln y$ . Другими словами, натуральный логарифм — это логарифм по основанию  $e$ .

Полезно знать, как натуральные логарифмы переводятся в десятичные.

Пусть  $e^\alpha = 10$ . Исходя из (1), можно подсчитать, что  $\alpha \approx 2,303$ . Из  $e^\alpha = 10$  следует:

$$e^{\alpha x} = 10^x.$$

Обозначим эту функцию через  $y$ :

$$y = e^{\alpha x} = 10^x.$$

Тогда

$$x = \lg y \text{ и } \alpha x = \ln y,$$

или

$$\ln y = \alpha \lg y, \quad (5)$$

и, таким образом, формулой перехода от натуральных логарифмов к десятичным будет

$$\ln y \approx 2,303 \lg y.$$

Из (1) следует, что  $e^0 = \exp(0) = 1$ , а значит,  $\ln 1 = 0$ .

Возвращаясь теперь к (2) и полагая  $x = e^z$ , получаем

$$\frac{dx}{dz} = e^z = x.$$

Следовательно,

$$\int \frac{1}{x} dx = \int dz = A + z = A + \ln x,$$

где  $A$  — постоянная интегрирования. Таким образом, мы нашли интеграл от  $x^{-1}$ . Пренебрегая произвольной постоянной, запишем

$$\int x^{-1} dx = \ln x. \quad (6)$$

Иногда удобно представить  $\ln(1+x)$  в виде бесконечного ряда. Для этого воспользуемся равенством

$$\ln(1+x) = \int (1+x)^{-1} dx.$$

При условии, что  $x$  лежит между  $-1$  и  $+1$ , мы можем представить  $(1+x)^{-1}$  как разложение бинома, и тогда

$$\ln(1+x) = \int (1 - x + x^2 - x^3 + \dots) dx.$$

Если  $x < 1$ , то члены этого ряда уменьшаются с увеличением их номера и можно доказать, что ряд имеет конечную сумму. В этом случае имеет смысл интегрировать ряд последовательно, член за членом. При этом получаем

$$\ln(1+x) = x - \frac{1}{2} x^2 + \frac{1}{3} x^3 - \frac{1}{4} x^4 + \dots$$

при  $-1 < x < 1$ .

Итак, мы определили экспоненциальную функцию как

$$\exp(x) = 1 + x + x^2/2! + \dots + x^n/n! + \dots,$$

а число  $e$  как

$$\exp(1) = 1 + 1 + 1/2! + \dots \approx 2,718;$$

затем мы доказали, что

$$\exp(x) = e^x \text{ и } de^x/dx = e^x.$$

Мы определили натуральный логарифм  $x = \ln y$  через экспоненциальную функцию  $y = e^x$  и затем показали, что

$$\ln y \approx 2,303 \lg y \quad \text{и} \quad \int x^{-1} dx = \ln x.$$

## 2. ТРИГОНОМЕТРИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ

### $\sin x$ и $\cos x$

Функции  $\sin x$  и  $\cos x$  можно определять различными способами. Удобнее всего делать это с помощью бесконечных рядов — так, как мы это делаем для  $e^x$ , — и затем выводить свойства функции из свойств этих рядов. Однако в большинстве случаев приходится впервые сталкиваться с  $\sin x$  в элементарной тригонометрии, где  $\sin x$  означает «отношение противолежащего катета к гипотенузе», а  $\cos x$  — «отношение прилежащего катета к гипотенузе». Исходя из этих геометрических определений, можно показать, что:

1) если  $x$  измеряется в радианах, то при малых  $x$   $\sin x \approx x$  и  $\cos x \approx 1$ ;

2)  $\frac{d}{dx} \sin x = \cos x$  и  $\frac{d}{dx} \cos x = -\sin x$ , следовательно,

$$\frac{d^2}{dx^2} \sin x = -\sin x \quad \text{и} \quad \frac{d^2}{dx^2} \cos x = -\cos x.$$

Найдем теперь ряды, обладающие перечисленными свойствами. Прежде всего отыщем ряд для функции  $\phi(x)$ , такой, что  $d^2\phi(x)/dx^2 = -\phi(x)$ .

Пусть

$$\phi(x) = a + bx + cx^2 + dx^3 + ex^4 + \dots$$

Тогда

$$\frac{d^2\phi(x)}{dx^2} = 2c + 3 \cdot 2dx + 4 \cdot 3ex^2 + \dots,$$

откуда

$$c = -\frac{1}{2}a; \quad e = -\frac{c}{4 \cdot 3}; \quad g = -\frac{e}{6 \cdot 5}$$

и

$$d = -\frac{b}{3 \cdot 2}; \quad f = -\frac{d}{5 \cdot 4} \quad \text{и т. д.}$$



Следовательно,

$$\begin{aligned} \phi(x) = a \left( 1 - \frac{x^2}{2!} + \frac{x^4}{4!} - \frac{x^6}{6!} + \dots \right) + \\ + b \left( x - \frac{x^3}{3!} + \frac{x^5}{5!} - \frac{x^7}{7!} + \dots \right). \end{aligned}$$

Таким образом, каждый из заключенных в скобки рядов удовлетворяет условию  $d^2 \phi(x)/dx^2 = -\phi(x)$ . Принимая во внимание условие 1, получаем

$$\sin x = x - \frac{x^3}{3!} + \frac{x^5}{5!} - \frac{x^7}{7!} + \dots, \quad (7)$$

$$\cos x = 1 - \frac{x^2}{2!} + \frac{x^4}{4!} - \frac{x^6}{6!} + \dots. \quad (8)$$

### 3. КОМПЛЕКСНЫЕ ЧИСЛА

Поскольку многие часто встречающиеся уравнения не имеют решений в обычных, так называемых «действительных» числах, возникает необходимость ввести новый тип чисел. Так, например, уравнение

$$x^2 + 2x + 3 = 0$$

не имеет действительных решений. Используя обычную формулу для корней квадратного уравнения, получаем

$$x = \frac{-2 \pm \sqrt{4-12}}{2} = -1 \pm \sqrt{-2},$$

а действительных чисел, равных квадратному корню из отрицательного числа, не существует.

Чтобы справиться с этой трудностью, введем число  $i$ , определив его как  $i = \sqrt{-1}$ ; другими словами,  $i$  — это число, которое, будучи умножено само на себя, дает  $-1$ . При первом знакомстве такое определение вызывает недоумение и даже недоверие. Попытаемся рассеять это впечатление, представив себе  $i$  геометрически. Но прежде всего зададим вопрос: как производить действия с  $i$  и какая от этого может быть польза?

Во-первых, заметим, что поскольку  $i^2 = -1$ , то  $i^3 = i^2 \cdot i = -i$ ,  $i^4 = i^2 \cdot i^2 = +1$  и т. д. и что  $1/i = i/i^2 = = i/-1 = -i$ .

Возвращаясь к уравнению, с которого мы начали, заметим, что  $\sqrt{-2} = \sqrt{(-1 \cdot 2)} = i\sqrt{2}$ , так что корнями уравнения будут

$$x = -1 \pm i\sqrt{2}.$$

Такие числа называются «комплексными». Для обозначения комплексных чисел часто используется буква  $z$ . Типичное комплексное число  $z = x + iy$  содержит «действительную» часть  $x$  и «мнимую» часть  $iy$ .

Комплексные числа складываются и умножаются в соответствии с обычными алгебраическими правилами. Так, если

$$z_1 = x_1 + iy_1; \quad z_2 = x_2 + iy_2,$$

то

$$z_1 + z_2 = (x_1 + x_2) + i(y_1 + y_2)$$

и

$$\begin{aligned} z_1 \cdot z_2 &= (x_1 + iy_1)(x_2 + iy_2) = \\ &= x_1x_2 + ix_1y_2 + ix_2y_1 + i^2y_1y_2 = \\ &= (x_1x_2 - y_1y_2) + i(x_1y_2 + x_2y_1). \end{aligned}$$

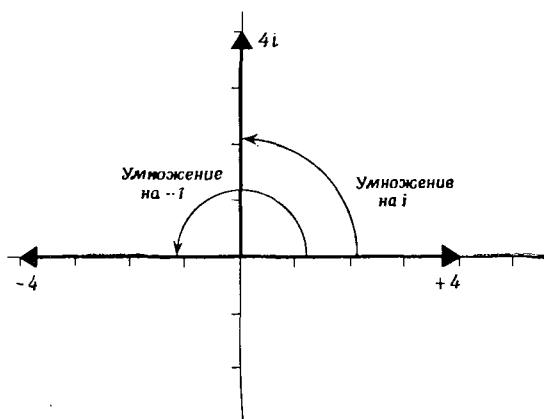
Далее, два комплексных числа равны друг другу, если равны их действительные и мнимые части. Так, если  $z_1 = z_2$ , то  $x_1 = x_2$  и  $y_1 = y_2$ .

Используя эти правила сложения и умножения, мы можем убедиться, что  $x = -1 + i\sqrt{2}$  действительно является корнем уравнения  $x^2 + 2x + 3 = 0$ .

Попытаемся преодолеть естественную настороженность читателя в отношении операций с комплексными числами. Мы привыкли к мысли, что все действительные числа могут быть расположены на прямой, положительные числа — обычно справа от начала отсчета, отрицательные — слева. Я полагаю, что недоумение, испытываемое при первом знакомстве с мнимыми числами, в значительной степени вызвано вполне обоснованной уверенностью в том, что на этой прямой нет места для  $i$ . Для меня трудности, связанные с восприятием комплексных чисел, в основном

были преодолены после знакомства с геометрическими представлениями этих чисел.

Действительное число, например  $+4$ , можно представить в виде вектора (фиг. 40). Этот вектор может быть превращен в вектор  $-4$  поворотом на  $180^\circ$  (вращение принято производить против часовой стрелки). Поскольку  $-4 = +4 \cdot (-1)$ , то операция умножения



Фиг. 40. Геометрическое представление умножения на  $-1$  и на  $i$ .

на  $-1$  эквивалентна повороту на  $180^\circ$  в направлении против часовой стрелки. Заметим теперь, что операция умножения на  $i$ , повторенная дважды, эквивалентна умножению на  $-1$ . Следовательно, мы можем интерпретировать умножение на  $i$  как поворот на  $90^\circ$  (фиг. 40).

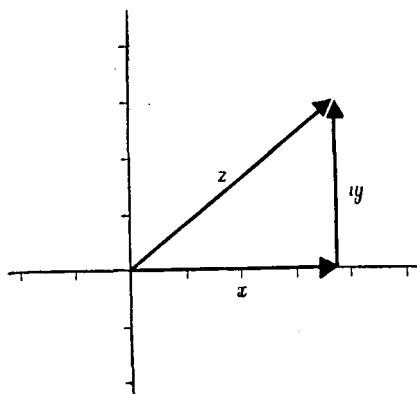
Теперь мы можем изобразить комплексное число  $z = x + iy$  в виде точки на плоскости (фиг. 41). Такое представление называется диаграммой Аргана. Чтобы доказать, что такая геометрическая интерпретация соответствует алгебраическим правилам, сформулированным выше, достаточно убедиться в справедливости следующих утверждений:

1. Алгебраическое правило сложения комплексных чисел соответствует геометрической операции сложения

векторов, применяемой, например, при сложении сил («параллелограмм сил»).

2. Если  $z = x + iy$ , то числу  $iz = ix - y$  соответствует точка, получаемая при повороте вектора  $z$  на  $90^\circ$ .

Эти геометрические представления в книге не использовались; здесь мы их приводим в надежде, что



Фиг. 41. Геометрическое представление комплексного числа (диаграмма Аргана).

они помогут читателю более уверенно обращаться с комплексными числами. В этой книге потребность в комплексных числах возникает в связи с тем, что среди изученных уравнений многие имеют решения вида  $x = A\lambda^n$ , или  $x = Ae^{\lambda t}$ , где  $\lambda$  — корни квадратного уравнения и, следовательно, могут быть комплексными. Уравнения, приводящие к таким решениям, обсуждаются в приложениях 4 и 5. В этих приложениях используется равенство

$$e^{ix} = \cos x + i \sin x, \quad (9)$$

которое мы сейчас докажем. Доказательство следует непосредственно из вида рядов для  $e^x$ ,  $\sin x$  и  $\cos x$ .

В самом деле,

$$\begin{aligned} e^{ix} &= 1 + ix - \frac{x^2}{2!} - i \frac{x^3}{3!} + \frac{x^4}{4!} + i \frac{x^5}{5!} - \dots = \\ &= \left(1 - \frac{x^2}{2!} + \frac{x^4}{4!} - \dots\right) + i \left(x - \frac{x^3}{3!} + \frac{x^5}{5!} - \dots\right) = \\ &= \cos x + i \sin x, \end{aligned}$$

что и требовалось доказать.

$$4. \text{ УРАВНЕНИЕ } x_{n+2} + bx_{n+1} + cx_n = 0$$

Будем искать решение уравнения

$$x_{n+2} + bx_{n+1} + cx_n = 0 \quad (10)$$

в виде  $x_n = A\lambda^n$ . Тогда, подставляя  $x_n$  в (10), получаем

$$A\lambda^{n+2} + Ab\lambda^{n+1} + Ac\lambda^n = 0,$$

откуда

$$\lambda^2 + b\lambda + c = 0.$$

Существует, следовательно, два возможных значения  $\lambda$ :

$$\lambda_1 = -\frac{b}{2} + \frac{\sqrt{b^2 - 4c}}{2}; \quad \lambda_2 = -\frac{b}{2} - \frac{\sqrt{b^2 - 4c}}{2},$$

и полное решение (10) имеет вид

$$x_n = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n, \quad (11)$$

где  $A$  и  $B$  — постоянные, которые могут быть определены из начальных условий.

Если  $b^2 - 4c$  больше нуля, такой вид решения приемлем. Если же  $b^2 - 4c$  меньше нуля, то  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  будут комплексными, и мы должны записать выражение (11) в другой форме. Для этого воспользуемся равенством (9) из приложения 3

$$e^{i\theta} = \cos \theta + i \sin \theta.$$

Следовательно,

$$e^{in\theta} = \cos n\theta + i \sin n\theta.$$

Таким образом, если  $\lambda_1$  комплексно, мы можем записать  $\lambda_1 = De^{i\theta}$  и найти  $D$  и  $\theta$  следующим образом:

$$De^{i\theta} = D \cos \theta + Di \sin \theta = -\frac{b}{2} + i \frac{\sqrt{4c - b^2}}{2}.$$

Равенство выполняется, если равны действительные и мнимые части, т. е.

$$D \cos \theta = -\frac{b}{2}, \quad \text{откуда} \quad D^2 \cos^2 \theta = \frac{b^2}{4};$$

$$D \sin \theta = \frac{\sqrt{4c - b^2}}{2}, \quad \text{откуда} \quad D^2 \sin^2 \theta = \frac{4c - b^2}{4}.$$

Складывая, получаем  $D^2 = c$ , откуда  $D = \sqrt{c}$  и  $\cos \theta = -\frac{b}{2D} = -\frac{b}{2\sqrt{c}}$ .

Точно так же, полагая  $\lambda_2 = Ee^{i\phi}$ , получаем

$$E \cos \phi = -\frac{b}{2}; \quad E \sin \phi = -\frac{\sqrt{4c - b^2}}{2}.$$

Откуда  $E = \sqrt{c} = D$  и

$$\cos \phi = \cos \theta; \quad \sin \phi = -\sin \theta.$$

Последние равенства выполняются при  $\phi = 2\pi - \theta$ .

Следовательно,

$$\begin{aligned} x_n &= AD^n e^{in\theta} + BE^n e^{in\phi} = \\ &= D^n \{A [\cos n\theta + i \sin n\theta] + \\ &\quad + B [\cos n(2\pi - \theta) + i \sin n(2\pi - \theta)]\}, \end{aligned}$$

и поскольку

$$\cos n(2\pi - \theta) = \cos n\theta; \quad \sin n(2\pi - \theta) = -\sin n\theta,$$

то

$$x_n = D^n \{(A + B) \cos n\theta + (A - B) i \sin n\theta\}.$$

$A$  и  $B$  — произвольные постоянные. В практических задачах  $x_n$  всегда действительно, а значит,  $(A + B)$  должно быть действительным числом, а  $(A - B)$  — мнимым. Для этого, разумеется,  $A$  и  $B$  должны быть комплексными.

Если

$$A = \frac{1}{2}(k_1 - k_2 i); \quad B = \frac{1}{2}(k_1 + k_2 i),$$

то

$$A + B = k_1; \quad A - B = -k_2 i$$

и, следовательно,

$$x_n = D^n (k_1 \cos n\theta + k_2 \sin n\theta), \quad (12)$$

где

$$D = \sqrt{c}, \quad \theta = \arccos \left( -\frac{b}{2\sqrt{c}} \right),$$

а  $k_1$  и  $k_2$  могут быть найдены из начальных условий. Таким образом, мы получили решение уравнения (10) и для случая комплексных корней, что нам и требовалось; (12) описывает затухающие колебания при  $D = \sqrt{c} < 1$  и колебания с возрастающей амплитудой при  $\sqrt{c} > 1$ .

Итак, суммируем:

1. Если  $b^2 > 4c$ , то формула (11) дает удобное описание поведения  $x$ . Это поведение зависит от модулей величин  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ , которые обозначаются  $|\lambda_1|$  и  $|\lambda_2|$ .

Если  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  лежат между  $+1$  и  $-1$ , то  $x$  стремится к нулю с увеличением  $n$ .

Если  $|\lambda_1| > |\lambda_2|$ , то  $x$  неограниченно возрастает при  $\lambda_1 > 1$ .

Если  $|\lambda_2| > |\lambda_1|$  и  $\lambda_2 < -1$ , то  $x$  колеблется с неограниченно возрастающей амплитудой.

2. Если  $b^2 < 4c$ , то происходят колебания с амплитудой, возрастающей во времени при  $c > 1$  и убывающей при  $c < 1$ .

$$5. \text{ УРАВНЕНИЕ } \frac{d^2x}{dt^2} + b \frac{dx}{dt} + cx = 0$$

Будем искать решение уравнения

$$\frac{d^2x}{dt^2} + b \frac{dx}{dt} + cx = 0 \quad (13)$$

в виде  $x = Ae^{\lambda t}$ . Подставляя это выражение в (13), получаем

$$A\lambda^2 e^{\lambda t} + A b \lambda e^{\lambda t} + A c e^{\lambda t} = 0,$$

откуда

$$\lambda^2 + b\lambda + c = 0.$$

Последнее уравнение имеет два корня:

$$\lambda_1 = -\frac{b}{2} + \frac{\sqrt{b^2 - 4c}}{2}; \quad \lambda_2 = -\frac{b}{2} - \frac{\sqrt{b^2 - 4c}}{2}.$$

Таким образом, и  $x = Ae^{\lambda_1 t}$  и  $x = Be^{\lambda_2 t}$  являются решениями уравнения (13) при любых значениях постоянных  $A$  и  $B$ . Легко убедиться в том, что выражение

$$x = Ae^{\lambda_1 t} + Be^{\lambda_2 t} \quad (14)$$

также является его решением; это и есть общее решение уравнения (13).

Если либо  $\lambda_1$ , либо  $\lambda_2$  больше нуля, то  $x$  неограниченно возрастает с ростом  $t$ . Если  $b$  отрицательно, то  $\lambda_1$  всегда больше нуля (при этом  $\lambda_2$  также больше нуля, если  $c$  не отрицательно); если же  $c$  отрицательно, то  $\lambda_1$  также всегда больше нуля. Следовательно, если либо  $b$ , либо  $c$  отрицательно, то  $x$  неограниченно возрастает.

Интересные случаи возникают, однако, когда и  $b$  и  $c$  положительны. Существует две возможности:

1)  $b^2 - 4c$  больше нуля. Тогда и  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  действительны и отрицательны и  $x$  уменьшается с ростом  $t$ ; колебаний при этом не происходит.

2)  $b^2 - 4c$  меньше нуля. При этом  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  — комплексные числа, и запись решения в форме (14) неудобна. Введем для краткости обозначение

$$\frac{\sqrt{4c - b^2}}{2} = \alpha.$$

Тогда

$$x = Ae^{(-\frac{1}{2}b + i\alpha)t} + Be^{(-\frac{1}{2}b - i\alpha)t} = e^{-\frac{1}{2}bt} (Ae^{i\alpha t} + Be^{-i\alpha t}).$$

Воспользуемся равенством (9) из приложения 3:

$$e^{i\alpha t} = \cos \alpha t + i \sin \alpha t$$

и аналогичным образом

$$e^{-i\alpha t} = \cos(-\alpha t) + i \sin(-\alpha t) = \cos \alpha t - i \sin \alpha t,$$

откуда

$$x = e^{-\frac{1}{2}bt} \{(A + B) \cos \alpha t + (A - B) i \sin \alpha t\}. \quad (15)$$



Так как в реальных задачах  $x$  — всегда действительное число, то  $A$  и  $B$  должны быть выбраны так (см. приложение 4), чтобы  $(A + B)$  было действительным, а  $(A - B)$  — мнимым. После того как это сделано, (15) принимает вид

$$x = e^{-\frac{1}{2}bt} \left\{ k_1 \cos \frac{\sqrt{4c - b^2}}{2} t + k_2 \sin \frac{\sqrt{4c - b^2}}{2} t \right\}, \quad (16)$$

где  $k_1$  и  $k_2$  — постоянные, которые могут быть найдены из начальных условий.

Уравнение (16) описывает колебания с периодом  $\frac{4\pi}{\sqrt{4c - b^2}}$ ; если при этом амплитуда со временем уменьшается, то это указывает на то, что  $b$  положительно.

Если  $b$  равно нулю, то решением уравнения

$$\frac{d^2x}{dt^2} + cx = 0$$

будет  $x = k_1 \cos \sqrt{c} t + k_2 \sin \sqrt{c} t$ , т. е. гармонические колебания с постоянной амплитудой и периодом, равным  $2\pi/\sqrt{c}$ .

Заметим, что и (14) и (16) содержат по две произвольные постоянные:  $A$  и  $B$  в (14) и  $k_1$  и  $k_2$  в (16). Именно две постоянные интегрирования и должно содержать решение дифференциального уравнения «второго порядка», т. е. уравнения, в котором производной высшего порядка является  $d^2x/dt^2$ .

Такие уравнения должны интегрироваться дважды, поэтому естественно, что в решение должны входить две постоянные. Более наглядный способ убедиться в том, что постоянных должно быть две, состоит в следующем: уравнение (13) можно рассматривать как описывающее ускорение; тогда  $x$  — это координата точки, а  $dx/dt$  — ее скорость. Полное решение при этом должно иметь такой вид, чтобы мы могли подставить в него любые начальные значения  $x$  и  $dx/dt$ , а значит, должно содержать две произвольные постоянные. Особо следует рассмотреть систему на границе «области демпфирования», при  $b^2 = 4c$ .

При этом  $\lambda_1 = \lambda_2 = -b/2$ , и (14) принимает вид

$$x = Ae^{-bt/2}.$$

Это выражение не может быть общим решением, поскольку оно содержит лишь одну постоянную. Можно показать, что при  $b^2 = 4c$  решением будет  $x = (A + Bt)e^{-bt/2}$ , где  $A$  и  $B$  — произвольные постоянные. Нам не обязательно знать цепь выкладок, приводящих к этому решению; достаточно того, что это выражение действительно является решением, в чем можно убедиться, вычислив  $dx/dt$  и  $d^2x/dt^2$  и подставив их в (13) при  $b^2 = 4c$ .

Итак, суммируем:

1) если  $b$  или  $c$  отрицательно, то  $x$  неограниченно возрастает;

2) если  $b$  и  $c$  положительны и  $b^2 - 4c$  положительно, то  $x$  убывает, причем колебания отсутствуют;

3) если  $b^2 - 4c$  меньше нуля, то  $x$  совершает колебания; при положительном  $b$  амплитуда колебаний убывает со временем.

## 6. КАК ПРИВОДИТЬ УРАВНЕНИЯ К ЛИНЕЙНОЙ ФОРМЕ?

Уравнения, рассмотренные в приложениях 4 и 5, называются линейными уравнениями. Если рассматриваются лишь малые отклонения от равновесия, то обычно оказывается возможным свести уравнения в конечных разностях и дифференциальные уравнения к линейным. В данном приложении перечисляются некоторые полезные при этом приемы. Во всех случаях функция от  $x$  разлагается в степенной ряд и затем предполагается, что члены, содержащие  $x^2$ ,  $x^3$  и т. д., пренебрежимо малы по сравнению с членом, содержащим  $x$ .

I. Можно воспользоваться биномиальным разложением, в соответствии с которым

$$(a + bx)^n = a^n + na^{n-1}bx + \frac{n(n-1)}{2!} a^{n-2}b^2x^2 + \dots$$

Таким образом, если  $x$  мало, то

$$(a + bx)^n \approx a^n + na^{n-1}bx \quad (17)$$

и, в частности,

$$(1+x)^n \approx 1+nx, \quad \sqrt{1+x} \approx 1 + \frac{1}{2}x$$

и

$$\frac{1}{(1+x)^n} \approx 1-nx.$$

II. Уравнение (17) предполагает не только малость  $x$ , но и не слишком большие  $n$ . Достаточно взглянуть на полное биномиальное разложение, чтобы убедиться, что члены с  $x^2$ ,  $x^3$  и т. д. пренебрежимо малы по сравнению с членом, содержащим  $x$ , лишь в том случае, если  $nx$  мало. Если  $x$  мало, а  $n$  велико, так что  $nx$  не мало, то

$$(1+x)^n = 1+nx + \frac{n(n-1)}{2!}x^2 + \frac{n(n-1)(n-2)}{3!}x^3 + \dots,$$

и поскольку  $nx \approx (n-1)x \approx (n-2)x$  при большом  $n$ , то

$$(1-x)^n \approx 1+nx + \frac{n^2x^2}{2!} + \frac{n^3x^3}{3!} + \dots = e^{nx}$$

и аналогично

$$(a+bx)^n = a^n \left(1 + \frac{bx}{a}\right)^n \approx a^n e^{nbx/a}. \quad (18)$$

III. Из рядов, приведенных в приложениях I и 2 для малых  $x$ , имеем

$$\sin x \approx x, \quad \cos x \approx 1, \quad e^x \approx 1+x$$

и

$$\ln(1+x) \approx x.$$

И последнее замечание: если вы излишне увлечетесь отбрасыванием членов высших порядков по  $x$ , вы рискуете прийти к бессодержательному равенству  $0=0$ . В этом случае не остается ничего другого, как начать все сначала, приняв во внимание следующий член разложения.

## 7. ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ И ИНТЕГРИРОВАНИЕ

Это приложение призвано напомнить правила дифференцирования и интегрирования читателям, когда-то их проходившим.

### А. Дифференцирование

#### 1. Определение

$$\frac{d}{dx} f(x) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(x + \Delta x) - f(x)}{\Delta x}.$$

То же самое можно сформулировать иначе: производная — это наклон графика  $f(x)$  в точке  $x$ .

2. Табличные производные: используя определение, данное выше, можно получить следующую таблицу:

$f(x)$	$\frac{d}{dx} f(x)$
$x^n$	$nx^{n-1}$
$\sin ax$	$a \cos ax$
$\cos ax$	$-a \sin ax$
$\ln x$	$1/x$
$e^{ax}$	$ae^{ax}$

#### 3. Правила дифференцирования

##### а) Дифференцирование произведения

$$\frac{d}{dx} (uv) = u \frac{dv}{dx} + v \frac{du}{dx}.$$

Так, например,

$$\frac{d}{dx} x \sin x = x \cos x + \sin x.$$

##### б) Дифференцирование частного

$$\frac{d}{dx} \frac{u}{v} = \frac{1}{v^2} \left\{ v \frac{du}{dx} - u \frac{dv}{dx} \right\}.$$

Так, например,

$$\frac{d}{dx} \frac{\ln x}{x} = \frac{1}{x^2} \{x \cdot x^{-1} - \ln x\} = \frac{1 - \ln x}{x^2}.$$

## в) Дифференцирование функции от функции

$$\frac{d}{dx} f(z) = \frac{df(z)}{dz} \cdot \frac{dz}{dx}.$$

Проще всего запомнить это правило, заметив, что если «сократить дробь на  $dz$ », то получится тождество. Рассмотрим два примера:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dx} \frac{1}{\sqrt{1-x}} &= \frac{d}{d(1-x)} (1-x)^{-1/2} \frac{d(1-x)}{dx} = \\ &= -\frac{1}{2} (1-x)^{-3/2} \cdot (-1) = \frac{1}{2} (1-x)^{-3/2}; \end{aligned}$$

$$\frac{d}{dx} \sin^3 x = \frac{d \sin^3 x}{d \sin x} \cdot \frac{d \sin x}{dx} = 3 \sin^2 x \cdot \cos x.$$

## Б. Интегрирование

## 1. Определение

Если  $\frac{d}{dx} f(x) = \phi(x)$ , то  $\int \phi(x) dx = f(x)$ , т. е. интегрирование определяется как операция, обратная дифференцированию. Вообще говоря, мы должны ввести произвольную постоянную интегрирования и записать

$$\int \phi(x) dx = f(x) + C.$$

Теперь мы можем ввести определенный интеграл, положив

$$\int_a^b \phi(x) dx = f(b) - f(a).$$

Можно показать, что этот определенный интеграл равен площади, заключенной под графиком функции  $\phi(x)$  между  $x = a$  и  $x = b$ .

## 2. Некоторые табличные интегралы

Из определения ясно, что лучший способ интегрирования—это заранее знать ответ. Воспользовавшись

этим способом, мы получаем:

$f(x)$	$\int f(x) dx$
$x^n$	$\frac{x^{n+1}}{n+1}$
$\sin ax$	$-\frac{1}{a} \cos ax$
$\cos ax$	$\frac{1}{a} \sin ax$
$e^{ax}$	$\frac{1}{a} e^{ax}$
$x^{-1}$	$\ln x$

### 3. Правила интегрирования

#### а) Замена переменных

Это наиболее распространенный способ приведения интегрируемой функции к одной из табличных. Предположим, например, что нам нужно найти

$$\int \frac{1}{\sqrt{1-x}} dx.$$

Мы можем применить замену

$$1-x=z,$$

откуда

$$\frac{dx}{dz} = -1,$$

и, следовательно, мы можем записать

$$dx = -dz.$$

Доказательство правомерности такого довольно искусственного приема приводится в учебниках высшей математики. Итак,

$$\int \frac{1}{\sqrt{1-x}} dx = - \int z^{-1/2} dz = -2z^{+1/2} = -2\sqrt{1-x}.$$

Иногда подыскать нужную замену бывает не так легко. Например,  $\int \frac{1}{\sqrt{1-x^2}} dx$  упрощается с помощью замены  $x = \sin t$ .

При этом  $\frac{dx}{dt} = \cos t$  и  $dx = \cos t dt$ , а  $\sqrt{1-x^2} = \sqrt{1-\sin^2 t} = \cos t$ , откуда

$$\int \frac{dx}{\sqrt{1-x^2}} = \int \frac{\cos t dt}{\cos t} = t = \arcsin x.$$

Помните, что когда замена производится в определенном интеграле, пределы также должны быть изменены. Так,

$$\int_0^1 \frac{dx}{\sqrt{1-x^2}} = \int_0^{\pi/2} dt = t \Big|_0^{\pi/2} = \pi/2,$$

поскольку если  $x = \sin t$ , то  $t = 0$  при  $x = 0$  и  $t = \frac{\pi}{2}$  при  $x = 1$ .

б) *Интегрирование по частям*

$$\int uv dx = u \int v dx - \int \left\{ \frac{du}{dx} \int v dx \right\} dx.$$

Этот способ полезен, когда нужно проинтегрировать произведение двух функций, одна из которых ( $v$ ) легко интегрируется, а вторая ( $u$ ) становится проще после дифференцирования. Например,  $v$  может быть экспонентой или тригонометрической функцией, а  $u$  — степенью  $x$ . Например,

$$\int xe^x dx = xe^x - \int e^x dx = e^x(x-1).$$

в) *Общие рекомендации*

Упражняйтесь.

Заглядывайте в таблицы интегралов.

Большинство функций не интегрируется, но вы всегда можете построить график и подсчитать соответствующую площадь.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Goodwin B. C., Temporal organisation in cells, Academic Press, New York, 1963. (Б. Гудвин, Временная организация клетки, изд-во «Мир», М., 1966.)
- Grodins F. S., Control Theory and Biological Systems, Columbia University Press, New York, 1963. (Ф. Гродинз, Теория регулирования и биологические системы, изд-во «Мир», М., 1966.)
- Haldane J. B. S., The causes of evolution, Longmans, Green and Co., London, 1932. (Дж. Холдэн, Факторы эволюции, Биомедгиз, М., 1935.)
- Li C. C., Population Genetics, University of Chicago Press, New York, 1955.
- Lotka A. J., Elements of Mathematical Biology, Dover Publications, New York, 1956.
- Slobodkin L. B., Growth and Regulation of Animal Populations, Holt, Rinehart and Winston, New York, 1961.
- Waterman T. H., Morowitz H. J. (eds.), Theoretical and Mathematical Biology, Blaisdell Publishing Company, New York, 1965. (Теоретическая и математическая биология, изд-во «Мир», М., 1968.)

## ОТВЕТЫ К ПРИМЕРАМ

### Глава 1

1. Градиент концентрации  $\sim L^{-1}$  и, следовательно,  $P \sim L$ .
2.  $V \sim P^{0,5}$ .
3. Поскольку количество воды и пищи, потребляемое в единицу времени,  $\sim L^2$ , то расстояние, которое может преодолеть животное,  $\sim L$ .
4. Развиваемая при полете мощность  $\sim L^{3,5}g^{1,5}\rho^{-0,5}$ ; следовательно,  $W \approx 24 \cdot \frac{2}{3} \approx 16$  кг.
5. Ресничный эпителий выстилает поверхность, и поэтому на первый взгляд кажется, что мощность, развиваемая ресничками,  $\sim L^2$  и, таким образом, достигаемая мощность росла бы с такой же скоростью, как и необходимая. Однако при этом не учитывается тот факт, что реснички «работают» не в неподвижной воде, а в воде, которая уже приведена в движение соседними ресничками.



## Глава 2

1. а)  $C < -\frac{1}{2}$ ; б)  $-\frac{1}{2} < C < 0$ ; в)  $0 < C < 1$ ; г)  $C > 1$ .
2.  $y_n = 2^{1-n/2} \sin n\pi/4$ ;  $y_{10} = 1/16$ .
3. а)  $X_E = 40$ ;  $Y_E = 3$ .
  - б)  $y_{n+2} - 2y_{n+1} + 2y_n = 0$ .
  - в) Расходящиеся колебания.
  - г) Колебания отсутствуют.
  - д) Если численность жертвы ограничена исключительно численностью хищника, а численность хищника — численностью жертвы и поколения не пересекаются, то в системе будут происходить колебания с большой амплитудой.

## Глава 3

1. а) 41,5 мин; б) 35,2 мин.
2. а)  $4,17 \cdot 10^8$  клеток на 1 мл; б)  $5,13 \cdot 10^8$  клеток на 1 мл.
3. 182,1 мин.
4. а) 245; б) 247,5; в) 495; г) 120.

## Глава 4

1. а)  $1/9$ ; б)  $2^5/36$ ; в)  $5/6$ .
2. а)  $1/6$ ; б)  $2/3$ ; в)  $3/10$ .
3. а) 0,00198; б)  $1,85 \cdot 10^{-5}$ .
4. а)  $2^7/64$ ; б)  $17^5/256$ ; в)  $3/16$ ; г) 0,0264.
5.  $3/16$ .
6. а)  $3^1/48$ ; б)  $1/17$ .
7. Нет, не было.

## Глава 5

2. Нет, не противоречит.
3. 50246.
4.  $1/19$ .
6.  $1/16$ . а)  $2,5 \cdot 10^{-5}$ ; б)  $3,36 \cdot 10^{-4}$ .
7.  $1 + (I_0 - 1)/2^n$ .

## Глава 6

1. Нет; 419.
2. 102.
3. 11.
4.  $P = 1 - e^{-kt^2}$ .

## Глава 7

1.  $x = e^{-\pi/\sqrt{2}} \approx 0,22$  при  $t = \pi/\sqrt{2} \approx 2,22$ .
2. аI) 2530; аII) 1495; б) 0,098 сек; 0,059 сек; в)  $2,9^\circ$ .
3.  $dx_A/dt = kA - [k + K(B - A)]x_A - Kx_A^2$ .
5. Закручивающаяся против часовой стрелки спираль убывающего радиуса.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . .	5
Введение . . . . .	9
<b>Глава 1. О размерах . . . . .</b>	<b>15</b>
А. Понятие размерности . . . . .	15
Б. Мощность . . . . .	18
1. Скорость теплоотдачи . . . . .	18
2. Скорость снабжения кислородом . . . . .	19
3. Ограничения, обусловленные нагрузкой на кости и мышцы . . . . .	20
В. Бег, прыжки, ныряние, полет . . . . .	21
1. Бег по ровному месту . . . . .	21
2. Бег в гору . . . . .	22
3. Прыжки . . . . .	22
4. Ныряние . . . . .	23
5. Полет . . . . .	24
Г. Оптимальный аллюр . . . . .	25
Примеры . . . . .	27
<b>Глава 2. Регуляция численности популяций: неперекрываю-</b> <b>      щиеся поколения . . . . .</b>	<b>29</b>
А. Введение . . . . .	29
Б. Постоянная скорость размножения . . . . .	29
В. Размножение, зависящее от плотности популяции . . . . .	31
Г. Регуляция с запаздыванием . . . . .	35
Д. Логистическое уравнение . . . . .	38
Е. Взаимоотношения хищник — жертва . . . . .	39
Ж. Взаимоотношения паразит — хозяин . . . . .	48
Примеры . . . . .	52
<b>Глава 3. Регуляция численности популяции: перекрываю-</b> <b>      щиеся поколения . . . . .</b>	<b>54</b>
А. Логарифмический рост . . . . .	55
Б. Логистическое уравнение . . . . .	56
В. Взаимоотношения хищник — жертва . . . . .	60
Г. Конкурирующие виды . . . . .	62
Д. Влияние возрастной структуры популяции . . . . .	67
Примеры . . . . .	73
<b>Глава 4. Генетика семей . . . . .</b>	<b>75</b>
А. Понятия вероятности и независимости событий . . . . .	75
Б. Биномиальное распределение . . . . .	78
В. Условные вероятности . . . . .	81

Г. Обратные вероятности . . . . .	85
Примеры . . . . .	89
<b>Глава 5. Генетика популяций . . . . .</b>	<b>91</b>
А. Отношение Харди — Вайнберга . . . . .	91
Б. Отбор . . . . .	93
В. Отбор при различной приспособленности всех трех ге- нотипов . . . . .	97
Г. Равновесие между отбором и мутационным процессом . . . . .	99
Д. Инбридинг . . . . .	102
Примеры . . . . .	107
<b>Глава 6. Теория мишени . . . . .</b>	<b>109</b>
А. Одноударная теория; мутагенез . . . . .	110
Б. Многоударная теория . . . . .	112
В. Ряд Пуассона . . . . .	117
Г. Приложения в экологии . . . . .	119
Примеры . . . . .	120
<b>Глава 7. Регуляция и управление . . . . .</b>	<b>122</b>
А. Управление мышечным движением . . . . .	122
Б. Кинетика химических реакций . . . . .	130
В. Регуляция синтеза белка . . . . .	133
Примеры . . . . .	142
<b>Глава 8. Диффузия и аналогичные процессы . . . . .</b>	<b>144</b>
А. Понятие частной производной . . . . .	144
Б. Диффузия . . . . .	146
В. Морфогенез; возникновение пространственной органи- зации . . . . .	151
<b>Приложения . . . . .</b>	<b>156</b>
1. Показательная и логарифмическая функции . . . . .	156
2. Тригонометрические функции $\sin x$ и $\cos x$ . . . . .	160
3. Комплексные числа . . . . .	161
4. Уравнение $x_{n+2} + bx_{n+1} + cx_n = 0$ . . . . .	165
5. Уравнение $\frac{d^2x}{dt^2} + b\frac{dx}{dt} + cx = 0$ . . . . .	167
6. Как приводить уравнения к линейной форме? . . . . .	170
7. Дифференцирование и интегрирование . . . . .	171
А. Дифференцирование . . . . .	172
Б. Интегрирование . . . . .	173
Рекомендуемая литература . . . . .	176
Ответы к примерам . . . . .	176

ДЖ. СМИТ

Математические идеи  
в биологии

Редактор *Н. О. Фомина*

Художник *А. В. Шипов*

Художественный редактор *Ю. Л. Максимов*

Технический редактор *Н. Д. Толстякова*

Корректор *Н. И. Баранова*

Сдано в производство 31/III 1970 г.

Подписано к печати 4/VIII 1970 г.

Бумага № 2 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub> = 2,81 бум. л. 9,45 печ. л.

Уч.-изд. л. 7,79. Изд. № 4/5437

Цена 57 коп. Зак. № 581

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Москва, 1-й Рязский пер., 2

---

Ордена Трудового Красного Знамени

Ленинградская типография № 2

имени Евгении Соколовой Главполиграфпрома

Комитета по печати при Совете Министров

СССР, Измайловский проспект, 29