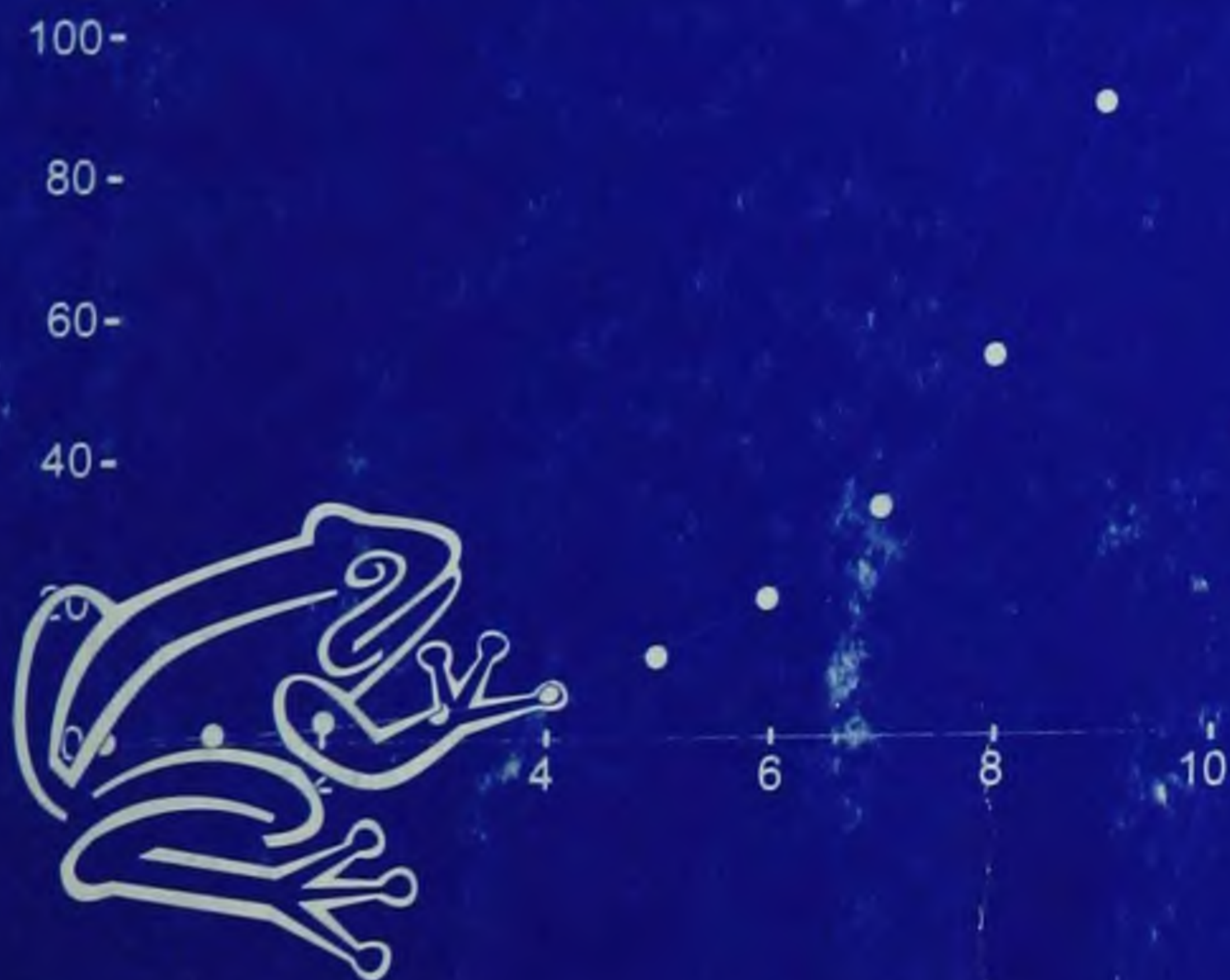


Е.В. ЕВДОКИМОВ

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

В ЗАДАЧАХ И РЕШЕНИЯХ



**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

**МЕЖДУНАРОДНЫЙ ФАКУЛЬТЕТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА,
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ**

Е.В. ЕВДОКИМОВ

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ
В ЗАДАЧАХ И РЕШЕНИЯХ**

Учебное пособие

Томск 2001

УДК 577.3
ББК 28.071
Е15

Евдокимов Е.В.

Е15 Динамика популяций в задачах и решениях: Учеб. пособие.
Томск: Томский государственный университет. 2001. 73 с.

В учебном пособии основные математические идеи популяционной динамики подробно прорабатываются на основе задач. Задачи представляют собой те или иные фрагменты из конкретных (реальных или смоделированных) биологических и экологических исследований, включающие ряды данных и условий, и поставленные научные или практические вопросы. Далее к каждой задаче прилагается развернутое решение, в котором демонстрируется, как надо применять математические методы популяционной динамики к решению конкретных проблем. Каждый шаг иллюстрируется таблицами и графиками.

Для студентов и аспирантов биологических и экологических специальностей университетов.

УДК 577.3
ББК 28.071

Евдокимов Е. В., 2001
ТГУ, 2001

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Тема 1. Нелимитированный рост численности популяции	6
• Задача 1.1	6
Тема 2. Плотностно-зависимый рост популяций. Логистическое уравнение Ферхюльста	10
• Задача 2.1	11
• Задача 2.2	14
Тема 3. Влияние концентрации лимитирующего субстрата на скорость размножения. Уравнение Моно	18
• Задача 3.1	19
• Задача 3.2	22
• Задача 3.3	24
Тема 4. Лимитированный рост популяции. Хемостат. Экономический коэффициент и траты на поддержание	28
• Задача 4.1	30
• Задача 4.2	32
• Задача 4.3	35
• Задача 4.4	39
• Задача 4.5	42
Тема 5. Ингибирование роста и размножения химическими факторами	46
• Задача 5.1	47
• Задача 5.2	51
• Задача 5.3	53
Тема 6. Динамика конкуренции и отбора в популяциях	56
• Задача 6.1	57
• Задача 6.2	58
• Задача 6.3	60
Тема 7. Динамика популяций с дискретным временем. Предельные циклы и детерминированный хаос	66
• Задача 7.1	68
Литература	72

Введение

Динамика популяций представляет собой один из наиболее активно развивающихся разделов биологии. Объекты этой науки, биологические популяции, являются главными элементами отдельных экосистем и биосферы Земли в целом. Закономерности их поведения составляют научную базу как для прогноза сукцессии различных биоценозов в условиях возрастающей антропогенной нагрузки, так и для развития различных био-, эко- и агротехнологий.

Цель университетских курсов по динамике популяций для студентов, биологов и экологов, обычно формулируется следующим образом: «Обучение студентов основам математической теории популяций с достижением профессионального уровня знаний по составлению различных динамических моделей популяций на основе дифференциальных и разностных уравнений, планированию экспериментов и рядов наблюдений для изучения влияния различных факторов, обработки и интерпретации их результатов, прогнозу поведения популяций при различных экологических сценариях».

Мой многолетний опыт чтения этого курса в Томском государственном университете, однако, показал, что студенты, биологи и экологи, в силу слабой базовой подготовки по высшей математике не способны в полной мере усваивать этот курс. У них не формируется на младших курсах необходимый строй ассоциаций, опыт формального математизированного мышления, умение оперировать математическими моделями. Вместе с тем в работе с конкретными рядами наблюдений природных популяций или с экспериментальными данными базовое биологическое образование и специфический взгляд натуралиста помогают им в достаточной степени проводить анализ поведения популяций и делать адекватные выводы.

Данное учебное пособие и подобные ему я рассматриваю как одно из возможных направлений решения указанной образовательной проблемы. Оно предназначено в качестве дополнения к студенческим конспектам лекций и стандартным учебникам и построено по следующему принципу. В начале каждой темы (главы) дается краткая теоретическая справка и ссылка на соответствующий учебник, а затем основные идеи темы прорабатываются в виде задач. Задачи представляют собой те или иные фрагменты из конкретных (реальных или смоделированных) биологических и экологических исследований, включающие ряды данных и условий, и поставленные научные или практические вопросы. Далее к каждой задаче прилагается подробное развернутое решение, в котором демонстрируется, как надо применять математические методы популяционной динамики к решению конкретных проблем. Каждый шаг иллюстрируется таблицами и графиками. Там, где это возможно, приводятся ссылки на оригинальные работы.

Одними из постоянно применяемых в этом учебном пособии методических приемов являются линеаризация данных и определение пара-

метров регрессионной прямой, на основе которых рассчитываются иско-
мые биологические показатели. Этот прием позволяет решать предлагае-
мые задачи и им подобные без использования компьютера на основе лишь
калькулятора с логарифмами, миллиметровки, карандаша и линейки. Такая
работа «вручную», по моему мнению, способствует более глубокому ус-
воению применяемых алгоритмов. С другой стороны, все задачи легко ре-
шаются с применением пакета программ «Статистика для Windows» или
«Excel» на 386-х компьютерах, что можно рекомендовать для более подго-
товленных студентов.

В это учебное пособие не включены темы из популяционной генети-
ки, поскольку они выходят за рамки программы, а также требуют более
основательной математической подготовки студентов.

В заключение я хочу выразить признательность Н.Ф. и Н.А. Некра-
товым, А.К. Сибатаеву, С.А. Шарубину за помощь в составлении задач и
А.В. Евдокимову и Т.В. Ананьиной за представление этого пособия в
HTML-виде.

Работа над данным учебным пособием поддержана грантом Миноб-
разования РФ Е00-12.0-239.

Томск, октябрь 2001 г.

Е.В. Евдокимов

Тема 1. Нелимитированный рост численности популяции

Теория. Нелимитированный рост численности популяции при постоянных условиях среды описывается дифференциальным уравнением Мальтуса [Солбриг, Солбриг, 1982; Ризниченко, Рубин, 1993] :

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x, \quad (1.1)$$

где x – численность (плотность) популяции, t – время, r – мальтузианский параметр, имеющий смысл удельной скорости роста. Размерность мальтузианского параметра – $[\text{время}^{-1}]$. Решением данного уравнения является выражение:

$$x_t = x_0 \cdot e^{r \cdot t}, \quad (1.2)$$

где x_0 – начальная численность популяции.

Задача 1.1

Условия. С целью изучения динамики эвтрификации водоемов, загрязненных минеральными удобрениями, в пяти прудах моделировали размножение синезеленых водорослей в нелимитированных условиях. Полученные данные об изменении численности популяции водорослей в каждом пруду представлены в табл. 1.1.

Таблица 1.1

Время t , час	Титр клеток водорослей, кл./мл				
	Пруд 1 x_1	Пруд 2 x_2	Пруд 3 x_3	Пруд 4 x_4	Пруд 5 x_5
0	135	171	60	252	106
24	245	270	113	371	201
48	374	491	186	710	275
72	545	693	269	1088	451
96	839	1163	447	1772	689
120	1544	1788	796	2534	1304
144	2392	3460	1024	4842	2161
168	3433	4704	2131	6478	3386
192	6586	8526	3107	10429	5326
216	10129	13198	4351	19953	8928

Вопросы. На основе этих данных определить для популяции водорослей в каждом пруду значение мальтузианского параметра r (удельной скорости размножения) и период удвоения T . Найти также соответствующие медианы по полученным выборкам r и T .

Решение. Нелимитированный рост численности популяции описывается экспоненциальной функцией Мальтуса:

$$x_t = x_0 \cdot e^{r \cdot t}, \quad (1.3)$$

где x_0 – начальная численность популяции, r – мальтузианский параметр, t – время (см. рис.1.1).

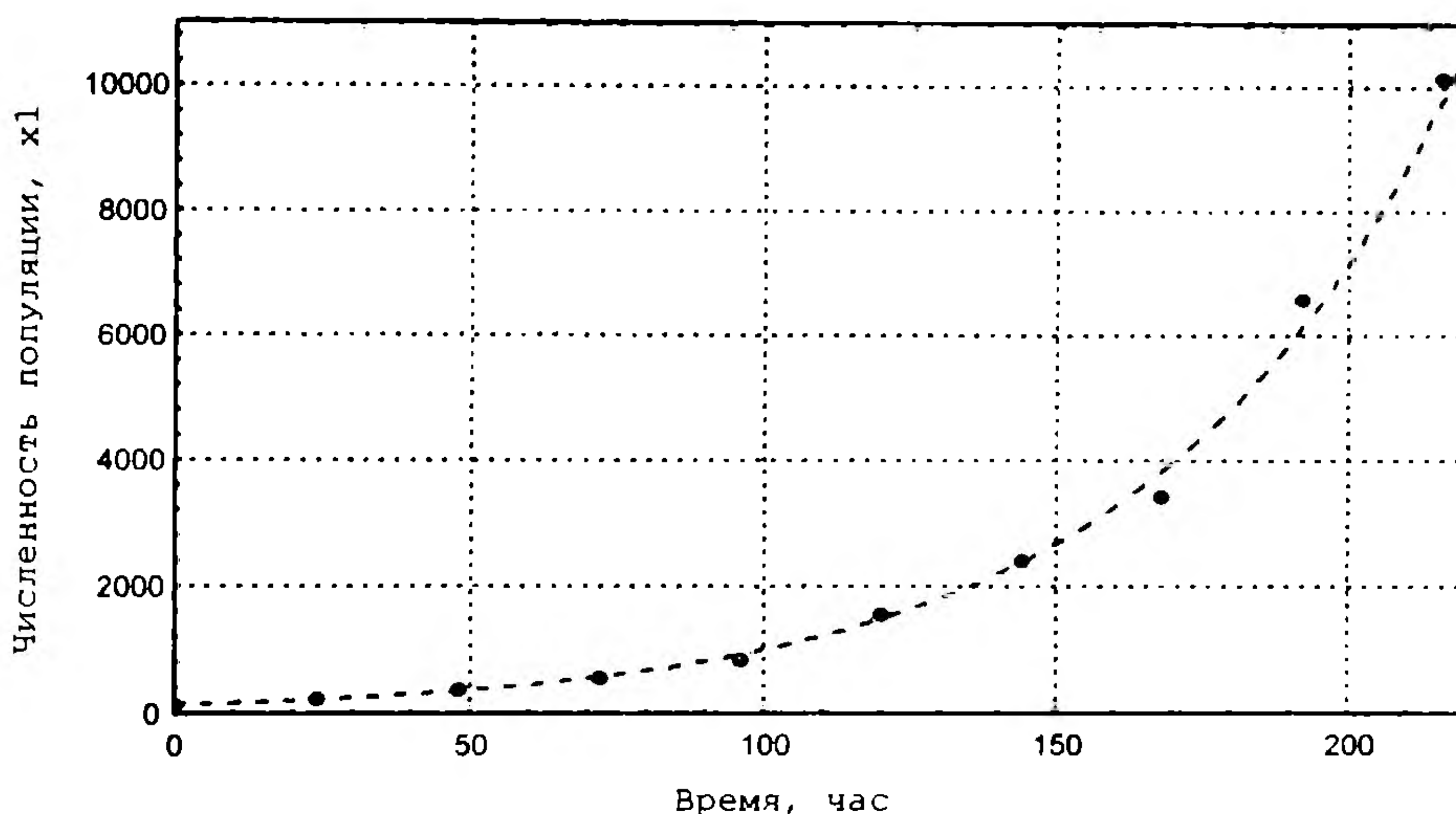


Рис.1.1. Экспоненциальная зависимость численности популяции микроводорослей от времени при условии нелимитированного роста

Для обработки экспериментальных данных используем логарифмическую форму этого уравнения:

$$\ln \frac{x_t}{x_0} = r \cdot t \quad (1.4)$$

С этой целью каждый элемент 2–6 столбцов необходимо разделить на соответствующий начальный элемент и взять натуральный логарифм этого отношения (см. табл. 1.2).

Далее, для каждого пруда на основе табл. 1.2 следует построить график, где по оси абсцисс откладывается время, а по оси ординат – соответствующее значение $\ln(x_t/x_0)$, как это показано на рис.1.2. Эксперимен-

тальные данные должны сгруппироваться около прямой линии, тангенс угла которой и есть искомое значение мальтузианского параметра r

Таблица 1.2

Время, час	$\ln (x_{1t}/x_{10})$	$\ln (x_{2t}/x_{20})$	$\ln (x_{3t}/x_{30})$	$\ln (x_{4t}/x_{40})$	$\ln (x_{5t}/x_{50})$
0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
24,00	0,60	0,46	0,63	0,39	0,64
48,00	1,02	1,06	1,13	1,04	0,95
72,00	1,40	1,40	1,50	1,46	1,45
96,00	1,83	1,92	2,01	1,95	1,87
120,00	2,44	2,35	2,59	2,31	2,51
144,00	2,87	3,01	2,84	2,96	3,01
168,00	3,24	3,31	3,57	3,25	3,46
192,00	3,89	3,91	3,95	3,72	3,92
216,00	4,32	4,35	4,28	4,37	4,43

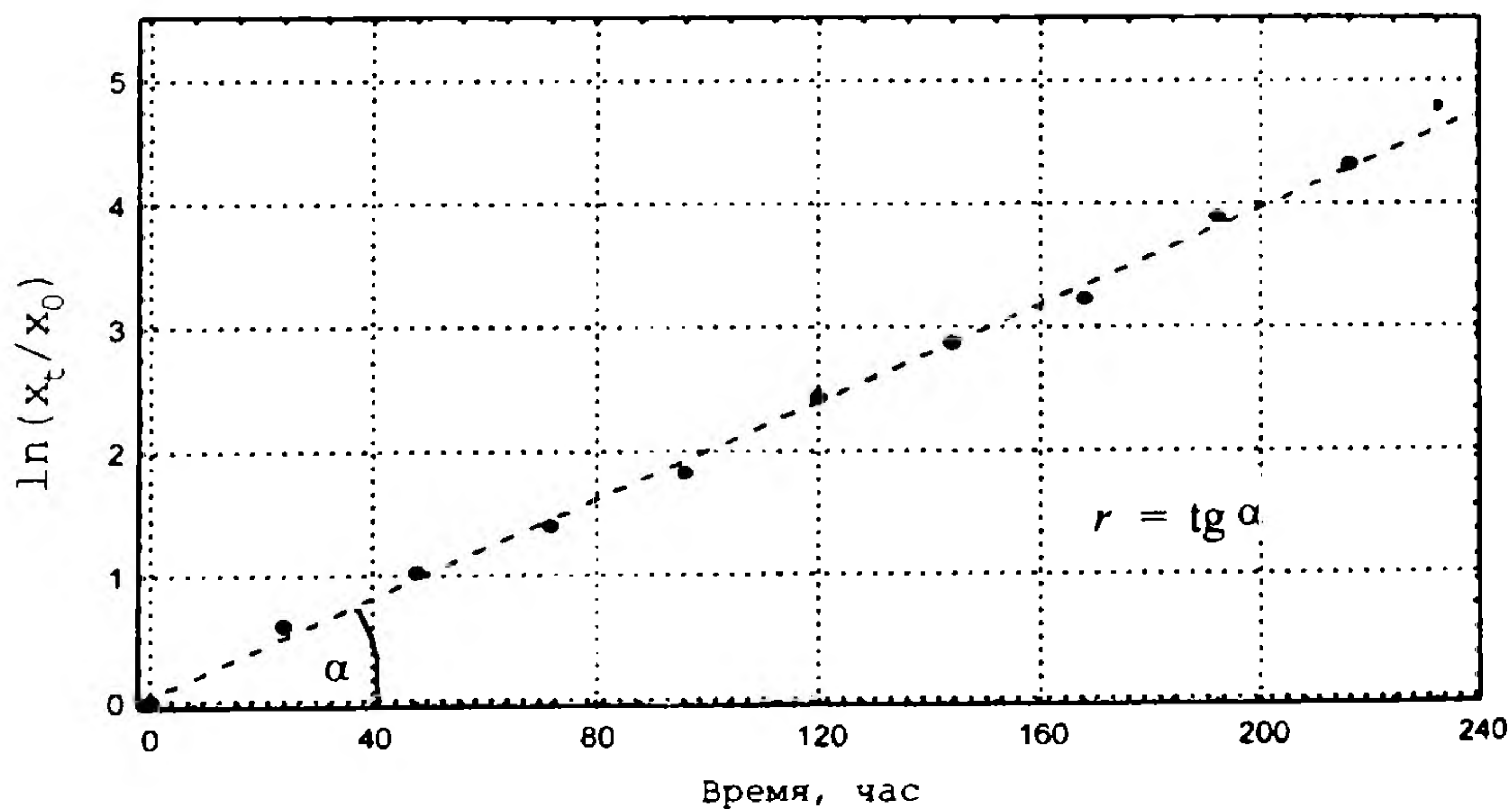


Рис.1.2. Линеаризация экспоненциальной зависимости, представленной на рис.1.1, и определение мальтузианского параметра r

Значение периода удвоения T находим по формуле:

$$T = \frac{\ln 2}{r} \quad (1.5)$$

Результаты обработки данных в этой задаче представлены в табл. 1.3.

Таблица 1.3

	Пруд 1	Пруд 2	Пруд 3	Пруд 4	Пруд 5
r , час ⁻¹	0,0197	0,0201	0,0198	0,0198	0,0204
T , час	35,19	34,48	35	35	33,98

Медиану определяем обычным способом как срединное значение в выборке: $Me(r) = 0,0198$ час⁻¹, $Me(T) = 35$ час.

Тема 2. Плотностно-зависимый рост популяций. Логистическое уравнение Ферхюльста

Теория. При ограничении процессов размножения организмов в популяции каким-либо ресурсом, например количеством доступной пищи, удельная скорость роста популяции зависит от ее численности (плотности). Математические модели, учитывающие данный эффект, называются моделями плотностно-зависимого роста. Логистическое уравнение Ферхюльста является простейшей моделью из этого ряда. В данной модели предполагается, что удельная скорость роста популяции линейно уменьшается с ростом численности, и имеется также некая предельная численность популяции K , при достижении которой добавление к популяции новых особей возможно лишь при условии определенной гибели уже имеющихся особей. Эта предельная численность K носит название емкость среды. Данный параметр известен также как ресурсный. Уравнение Ферхюльста имеет следующий вид [Солбриг, Солбриг, 1982; Ризниченко, Рубин, 1993]:

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot r \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (2.1)$$

Здесь r – мальтузианский параметр, K – ресурсный параметр. Уравнение Ферхюльста имеет аналитическое решение:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}, \quad (2.2)$$

где x_0 – начальная численность популяции. Пример логистической популяционной динамики приведен на рис. 2.1.

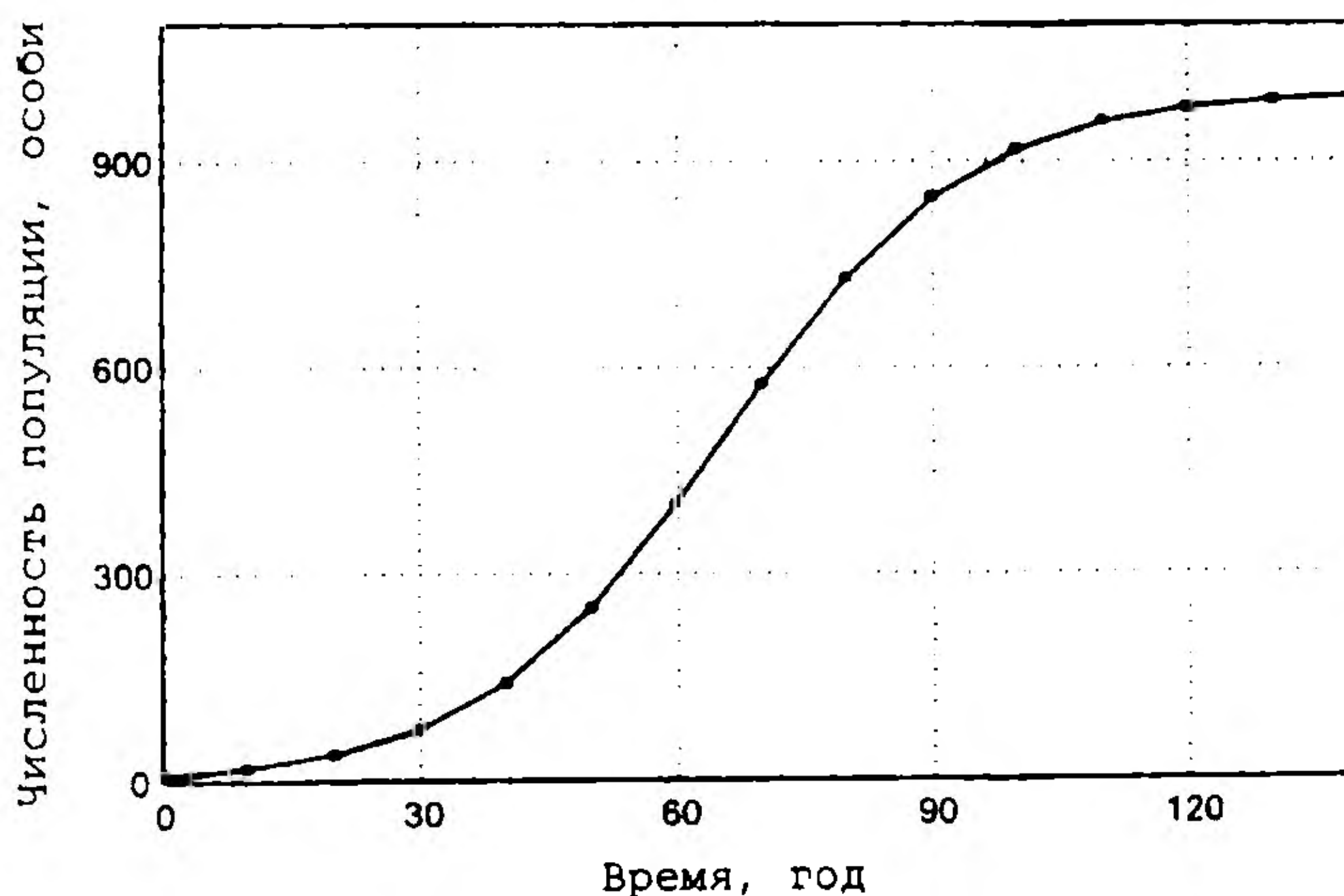


Рис.2.1. Логистический рост популяции
($r = 0,07 \text{ год}^{-1}$, $K = 1000$ особей, $x_0 = 10$ особей)

Задача 2.1

Условия. В 1937 г. на остров Протекшен у побережья штата Вашингтон завезли двух самцов и шесть самок обыкновенного фазана (*Phasianus colchicus*). За пять лет численность популяции фазана достигла 1325 размножающихся особей, т.е. возросла в 166 раз. Судя по некоторым признакам, рост этой популяции происходит по логистической кривой. От двух самцов и шести самок, привезенных на остров в 1937 г., она возросла до 30 особей к весне 1938 г., до 81 – в 1939 г., до 282 – в 1940 г., 641 – в 1941 г., 1194 – в 1942 г. и до 1898 – в 1943 г., когда на остров прибыли военные части и солдаты начали охотиться на фазанов (рис.2.2). Однако создается впечатление, что к 1943 г. численность популяции фазанов начинает стабилизироваться [Солбриг, Солбриг, 1982]. Данные представлены в табл. 2.1.

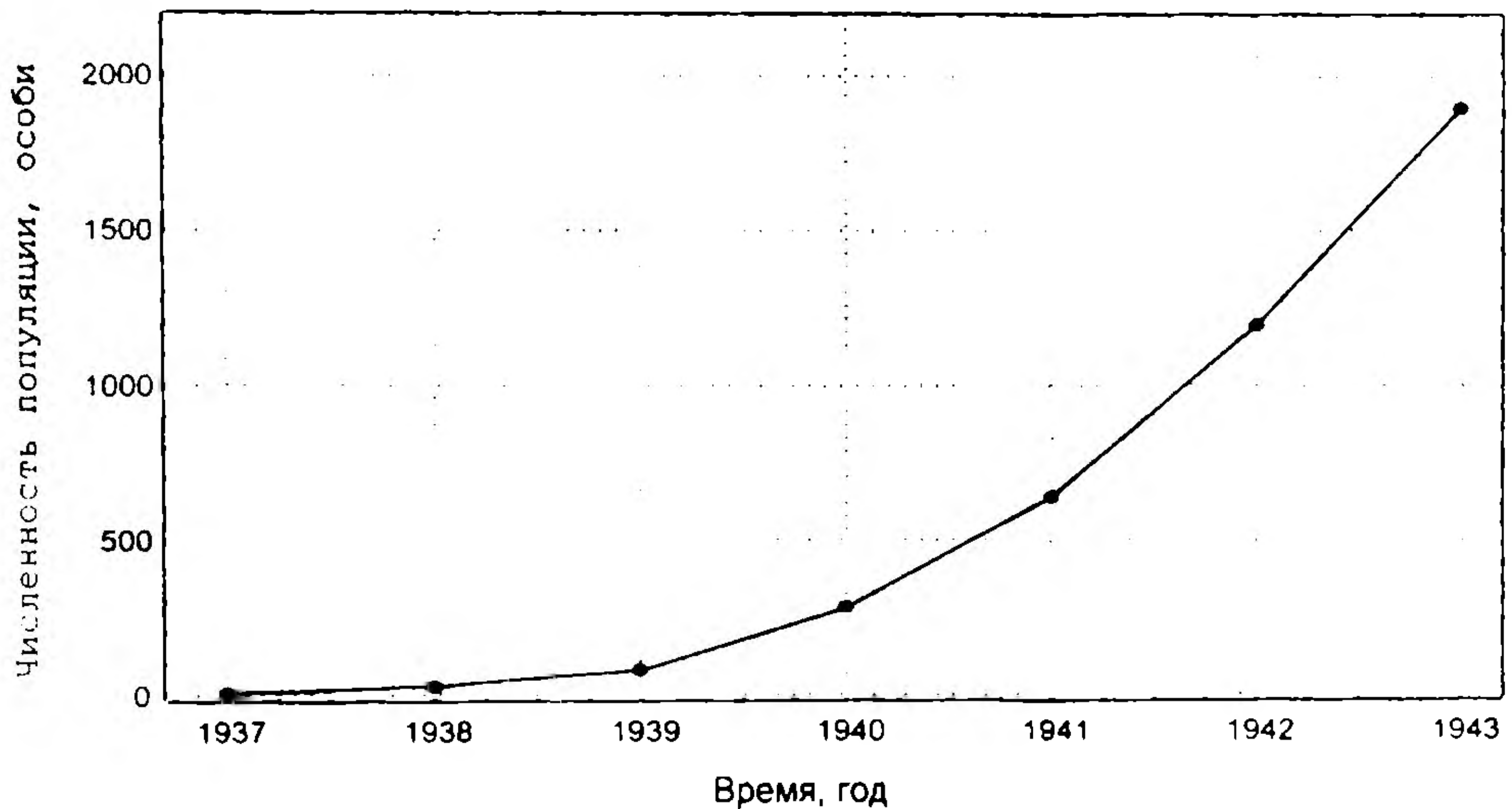


Рис.2.2. Изменение численности популяции фазанов на острове Протекшен

Таблица 2.1

Время t , год	Численность x , особи	$\ln x$	$\tilde{x}$	$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$	$\ln \frac{x}{K - x}$
1937	8	2,08	19,00	1,16	-5,74
1938	30	3,40	55,50	0,92	-4,41
1939	81	4,39	181,50	1,11	-3,40
1940	282	5,64	461,50	0,78	-2,06
1941	641	6,46	917,50	0,60	-1,06
1942	1194	7,09	1546,00	0,46	-0,09
1943	1898	7,55	—	—	1,15

Вопросы. 1. Показать, что в данной популяции фазанов наблюдается плотностно-зависимый рост численности.

2. Используя приведенные данные о росте численности популяции фазанов, найти для этой популяции значения параметров логистического уравнения Ферхюльста: мальтузианского параметра r и ресурсного параметра K .

Решение. 1. Для ответа на первый вопрос представим данные в координатах $\{\ln(x), t\}$, где x – численность популяции, t – время. При плотностно-зависимом росте данные в указанных координатах должны отклоняться от прямой линии с течением времени, что и наблюдается в нашем случае (рис.2.3). Это свидетельствует о том, что удельная скорость роста уменьшается с увеличением численности.

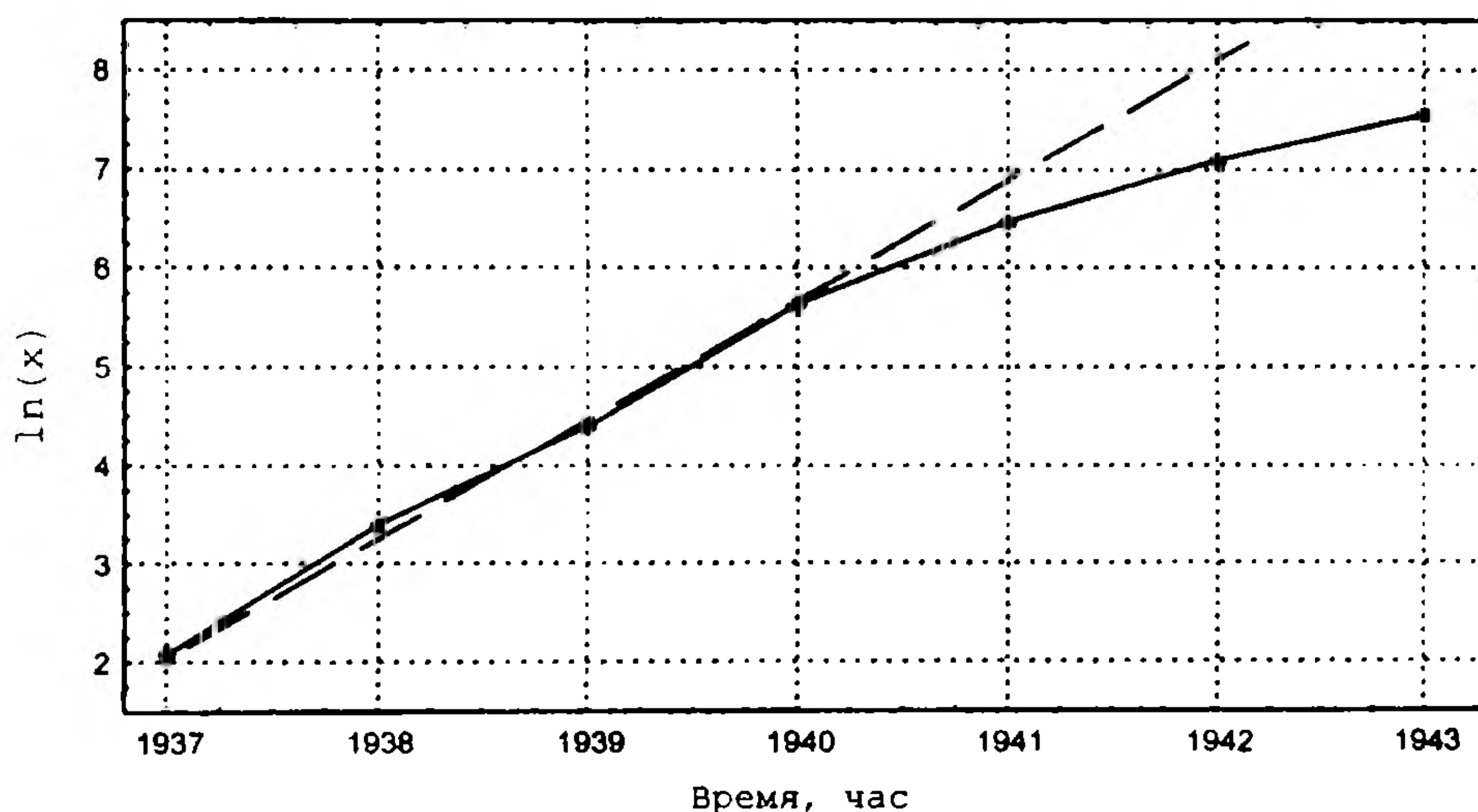


Рис.2.3. Изменение численности популяции фазанов в полулогарифмических координатах

2. Решение второго вопроса разобьем на два этапа. На первом этапе используем приближенное выражение, получаемое из уравнения Ферхюльста (2.1):

$$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t} \approx r - \frac{r}{K} \cdot \tilde{x}, \quad (2.3)$$

где $\frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{x_{i+1} - x_i}{t_{i+1} - t_i}$ и $\tilde{x} = \frac{x_{i+1} + x_i}{2}$.

Для этого на основе первичных данных рассчитаем дополнительные переменные $\frac{1}{x} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$ и $\tilde{x}$, как это указано в (2.3) и в табл. 2.1, и представим их в виде графика, где по оси абсцисс будем откладывать $\tilde{x}$, а по оси ординат — $\frac{1}{x} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$ (рис.2.4).

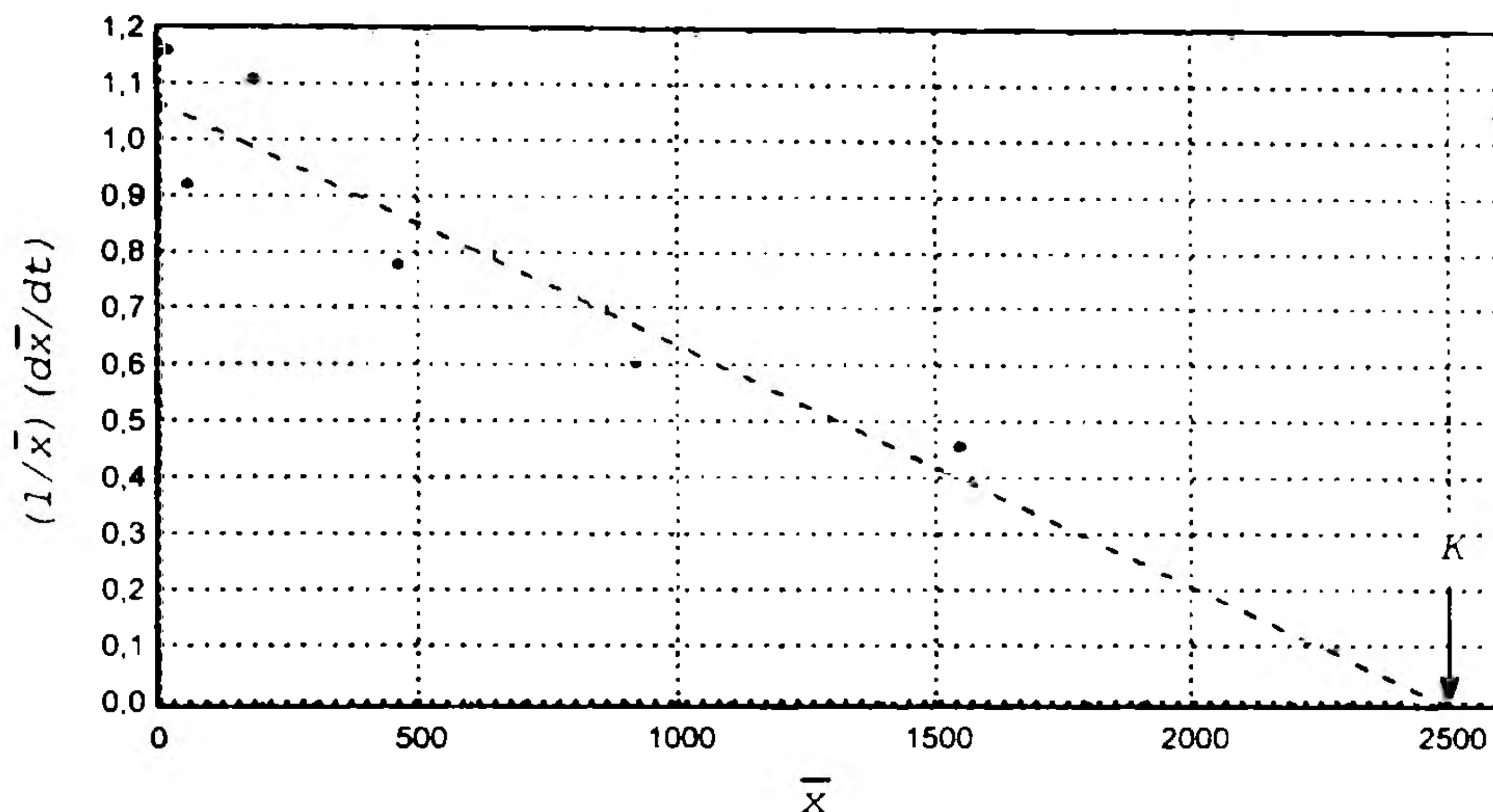


Рис.2.4. Определение параметра K по дополнительным переменным, представленным в табл. 2.1

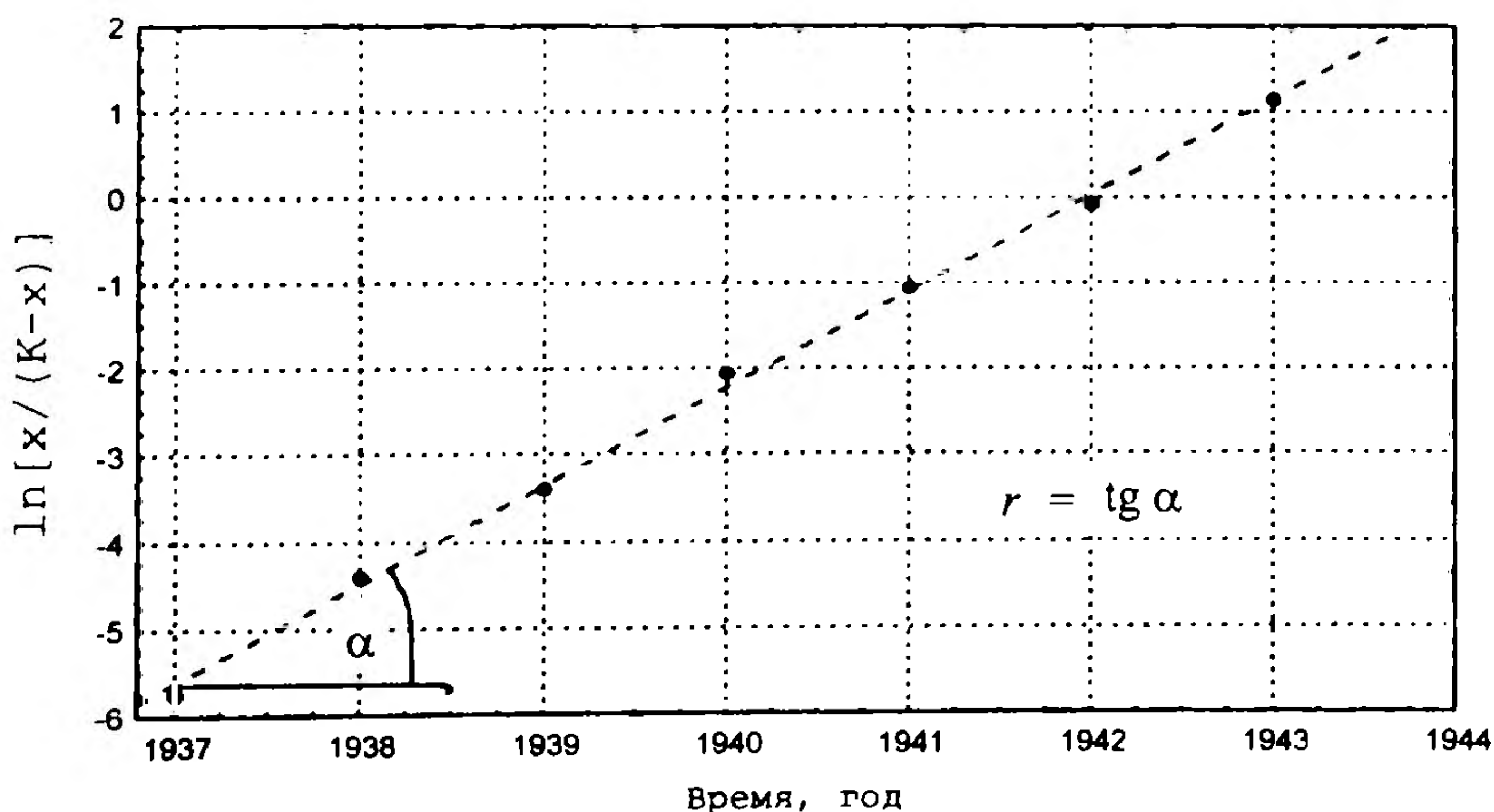


Рис. 2.5. Определение параметра r по данным из табл. 2.1

Точки на графике группируются около прямой линии, которая, согласно выражению (2.3), пересекает ось абсцисс в точке, соответствующей величине K (рис.2.4). В рассматриваемом случае величина параметра K равна 2500.

Для нахождения параметра r воспользуемся интегральной формой уравнения Ферхюльста в логарифмическом виде:

$$\ln \frac{x}{K-x} = \ln \frac{x_0}{K-x_0} + r \cdot t. \quad (2.4)$$

На основе ряда x рассчитаем дополнительную переменную $\ln \frac{x}{K-x}$, как указано в табл. 2.1, и построим график для этой переменной против переменной t (рис. 2.5). Как видно, экспериментальные точки группируются около прямой линии, тангенс угла которой, согласно выражению (2.4), дает значение параметра r . Для рассматриваемого случая $\operatorname{tg} \alpha = 1,13$. Учитывая размерность шкал, получаем искомый ответ: $r = 1,13 \text{ год}^{-1}$.

Задача 2.2

Условия. В Кузнецком Алатау на одном из охотучастков велась добыча соболя. Через некоторое время охотоведы заметили резкое снижение численности популяции. Когда численность соболя на участке упала ниже известной критической величины, был сделан вывод о неконтролируемом браконьерском промысле. Контролируемый промысел остановили, и был организован ежегодный учет численности популяции соболя. Данные представлены в табл. 2.2 и на рис.2.6.

Таблица 2.2

Время, год	Численность, особи	Время, год	Численность, особи
0	1120	8	1940
1	1147	9	2072
2	1189	10	2173
3	1253	11	2245
4	1346	12	2293
5	1470	13	2324
6	1620	14	2343
7	1784	15	2355

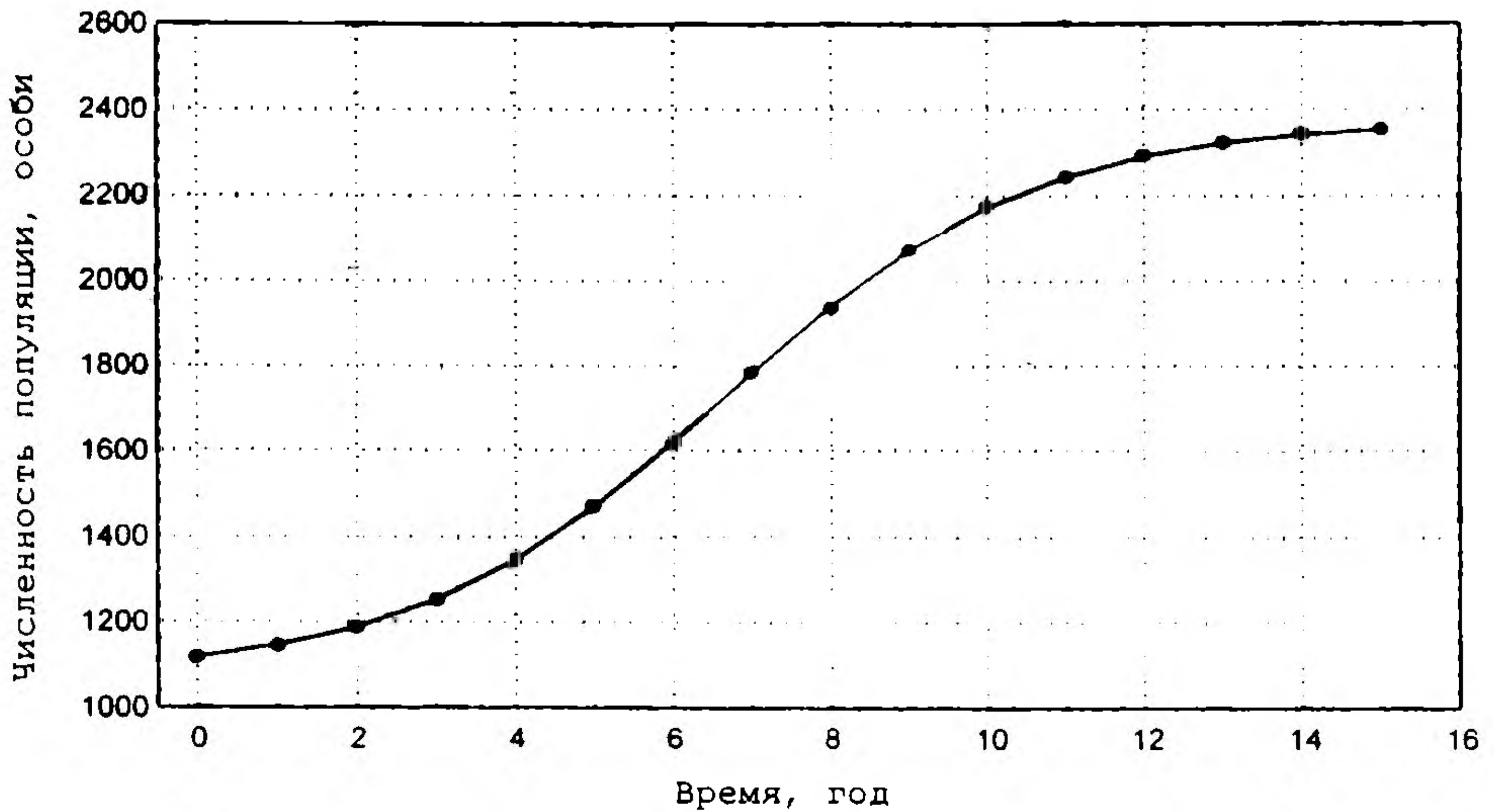


Рис.2.6. Изменение численности популяции соболя после отмены контролируемого промысла

Вопросы. По данным, представленным в табл. 2.2, определите, сколько соболей в год браконьеры добывали на данном участке N_p , каковы кинетические параметры популяции соболей на данном участке (r и K), какова критическая численность популяции в условиях браконьерства $x_{кр}$ и какова критическая величина промысла $N_{кр}$.

Решение. Будем описывать динамику этой популяции следующим уравнением [Базыкин, 1985]:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) - N_p \quad (2.5)$$

Здесь r – мальтузианский параметр, K – ресурсный параметр, N_p – браконьерский промысел.

Для решения на первом этапе используем приближенную форму данного уравнения:

$$\frac{\Delta x}{\Delta t} \approx r \cdot \tilde{x} \cdot \left(1 - \frac{\tilde{x}}{K}\right) - N_p \quad (2.6)$$

где $\frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{x_{i+1} - x_i}{t_{i+1} - t_i}$ и $\tilde{x} = \frac{x_{i+1} + x_i}{2}$. С этой целью на основе данных

о x_i и t_i рассчитаем дополнительные переменные $\frac{\Delta x}{\Delta t}$ и $\tilde{x}$ (см. табл.2.3), а затем построим график в этих координатах (рис.2.7). Точки на графике

должны лечь на кривую, перевернутую параболу, которая пересекает ось абсцисс в точках X_1 и X_2 , соответствующих стационарным решениям уравнения (2.5).

Таблица 2.3

Время t , год	Численность x , особи	$\tilde{x}$	$\frac{\Delta x}{\Delta t}$	$\ln \frac{x - X_1}{X_2 - x}$
0	1120	—	—	-3,60
1	1146	1133	26,9	-3,00
2	1189	1168	42,2	-2,43
3	1253	1221	64,1	-1,90
4	1345	1299	92,4	-1,37
5	1469	1407	123	-0,85
6	1620	1544	150	-0,34
7	1783	1701	163	0,16
8	1939	1861	156	0,67
9	2072	2005	132	1,18
10	2173	2122	101	1,69
11	2245	2209	71,6	2,20
12	2292	2268	47,8	2,71
13	2323	2308	30,7	3,22
14	2342	2333	19,2	3,72
15	2354	2348	11,8	4,23

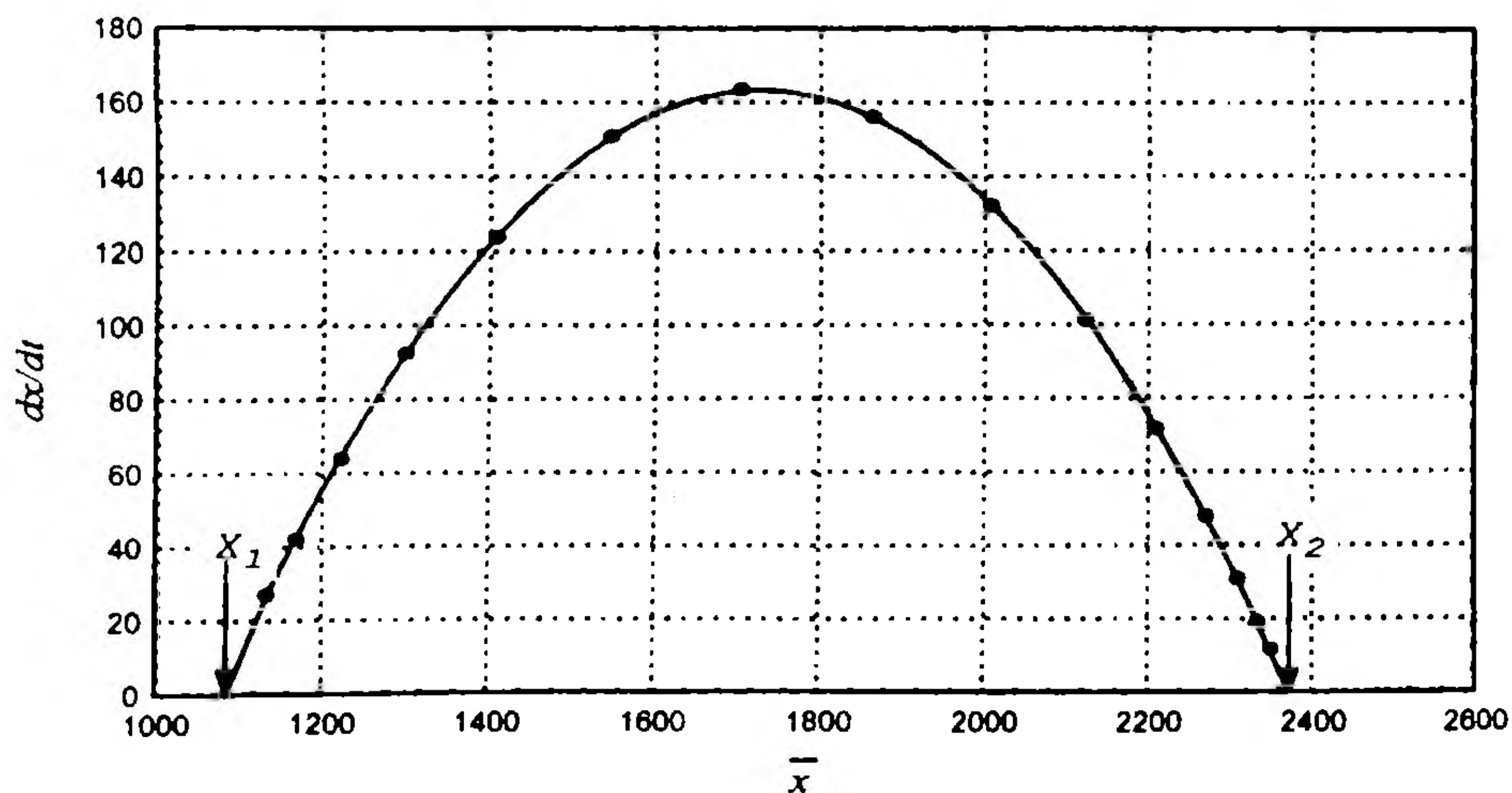


Рис.2.7. Определение параметров X_1 и X_2 , по данным из табл. 2.3

Для исследуемой популяции по графику (рис.2.7) определяем, что $X_1 = 1086$ и $X_2 = 2373$. Из этих данных далее находим значение параметра K , т.к. из теории [Базыкин, 1985] известно, что $K = X_1 + X_2$. В нашем случае $K = 1086 + 2373 = 3459$ особей.

Знание параметра K и значений X_1 и X_2 позволяет нам использовать для дальнейшего решения задачи интегральную форму уравнения (2.5):

$$\ln \frac{x - X_1}{X_2 - x} = \ln \frac{x_0 - X_1}{X_2 - x_0} + \frac{r}{K} \cdot (X_2 - X_1) \cdot t \quad (2.7)$$

Рассчитаем соответствующую дополнительную переменную $\ln[(x - X_1)/(X_2 - x)]$, как указано в табл.2.3, и построим график для этой переменной против переменной t (рис.2.8).

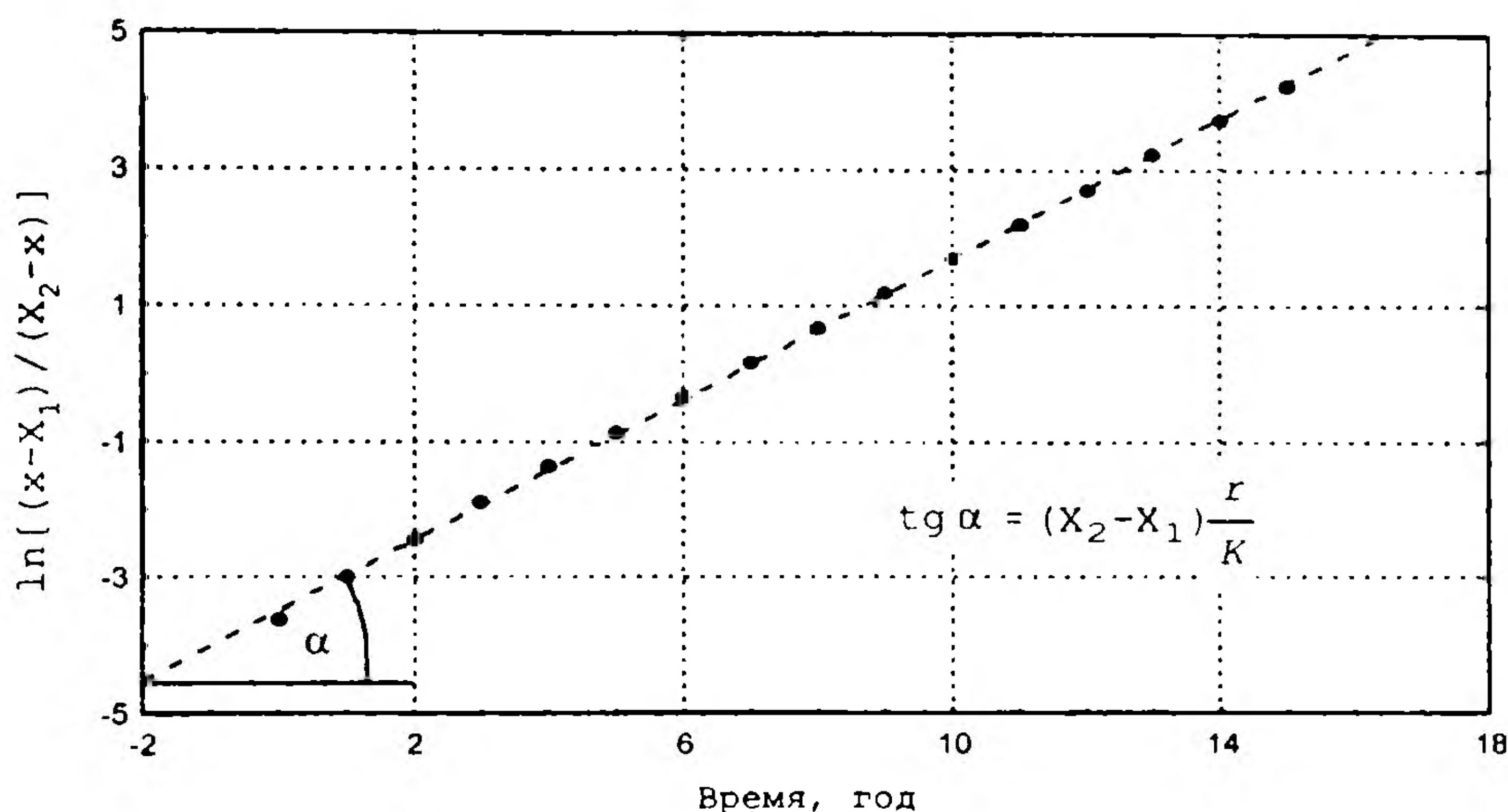


Рис.2.8. Определение параметра r по данным из табл. 2.3

Для этого графика $\operatorname{tg} \alpha = 0,517$. Далее определяем значение параметра r : $r = K \cdot \operatorname{tg} \alpha / (X_2 - X_1) = 3459 \cdot 0,517 / (2373 - 1086) = 1,39$. Учитывая размерность осей, получаем $r = 1,39 \text{ год}^{-1}$.

Значение параметра N_p (интенсивность браконьерского промысла) находим из выражения $X_2 - X_1 = K \cdot \sqrt{1 - 4 \cdot N_p / rK}$:

$$N_p = \frac{rK}{4} \cdot \left[1 - \left((X_2 - X_1) / K \right)^2 \right] = \frac{1,39 \cdot 3459}{4} \cdot \left[1 - \left(\frac{2373 - 1086}{3459} \right)^2 \right] = 1035.$$

Критическая численность популяции в условиях браконьерского промысла, согласно теории, равна стационарному решению X_1 , поэтому $x_{кр.} = 1086$ особей. Критическую величину промысла $N_{кр.}$ находим из соотношения

$$N_{кр.} = \frac{rK}{4} = \frac{1,35 \cdot 3459}{4} = 1167 \text{ особей.}$$

Тема 3. Влияние концентрации лимитирующего субстрата на скорость размножения. Уравнение Моно

Теория. Из множества необходимых для жизнедеятельности пищевых компонентов, субстратов, потребляемых организмами исследуемой популяции, субстрат, находящийся в наименьшей доступности и лимитирующий ростовые процессы, определяет скорость размножения. Этот принцип известен как принцип минимума Либиха. Количественная зависимость удельной скорости размножения r от количества (концентрации) лимитирующего субстрата S , как правило, имеет насыщающий характер и обычно описывается уравнением Моно [Печуркин, 1978; Ризниченко, Рубин, 1993]:

$$r(S) = \frac{r_{\max} \cdot S}{K_S + S} \quad (3.1)$$

Уравнение Моно имеет два параметра: $r_{\max}$ – максимально возможная скорость размножения при избытке субстрата (размерность – [время⁻¹]) и K_S – коэффициент насыщения (размерность – аналогичная размерности субстрата). Согласно теории коэффициент насыщения численно равен той концентрации субстрата, при которой наблюдается половинная от максимальной скорость размножения. Типичный вид зависимости Моно представлен на рис.3.1.

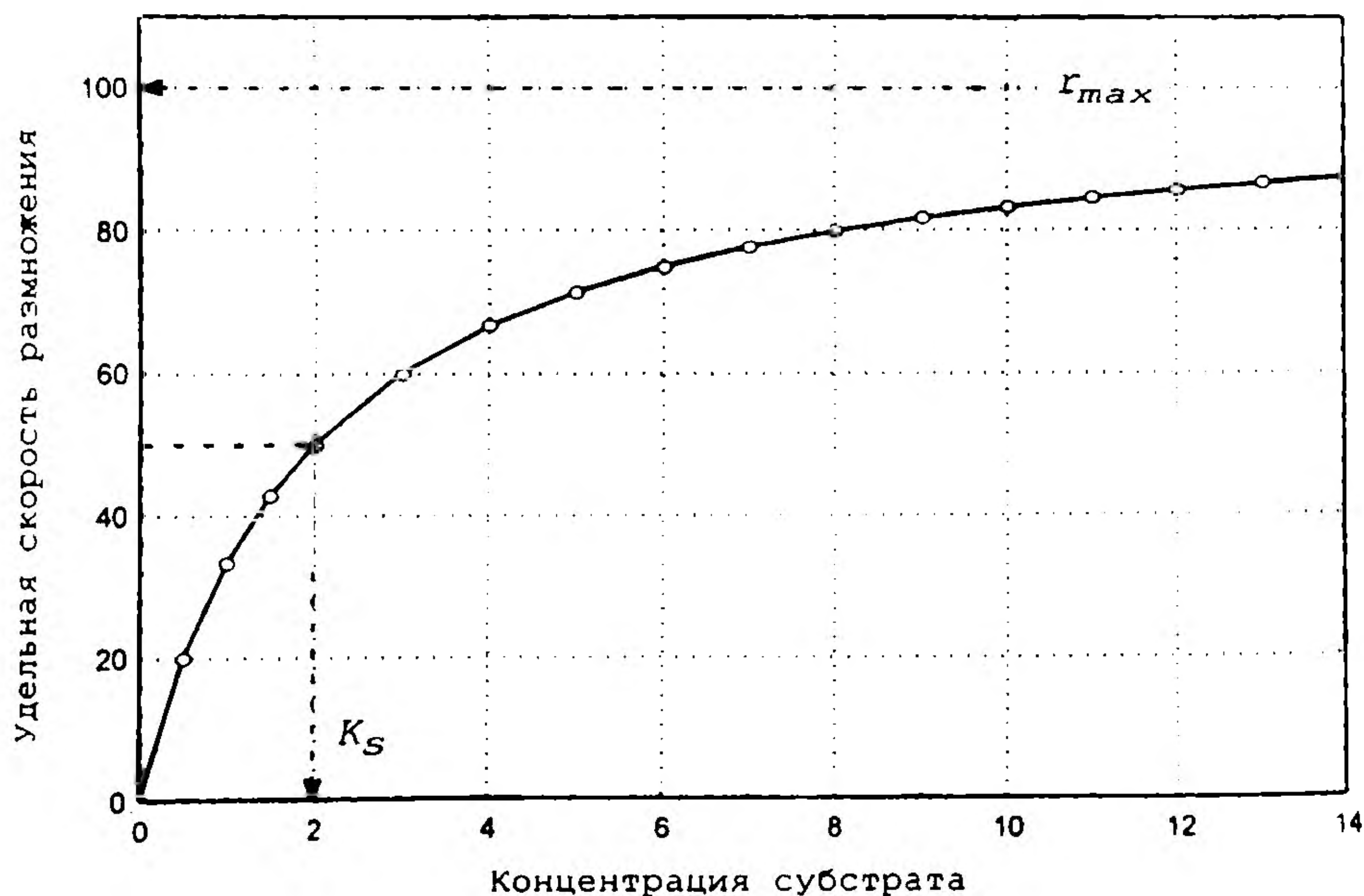


Рис.3.1. Зависимость удельной скорости размножения от концентрации лимитирующего субстрата в соответствии с уравнением Моно

Задача 3.1

Условия. С целью определения кинетики размножения популяции бактерий кишечной палочки (*Escherichia coli*) изучали рост и размножение клеток данных бактерий при различных концентрациях лимитирующего субстрата – глицерина. Клетки выращивали при оптимальных условиях и через каждые полчаса измеряли оптическую плотность культуры (показатель, отражающий численность популяции). Полученные в результате эксперимента данные представлены в табл. 3.1 и на рис.3.2.

Таблица 3.1

Время, час	Оптическая плотность культуры E_x при различной концентрации субстрата					$\ln (E_x/E_{x_0})$ при различной концентрации субстрата				
	50 мг/л	100 мг/л	200 мг/л	400 мг/л	800 мг/л	50 мг/л	100 мг/л	200 мг/л	400 мг/л	800 мг/л
0,00	0,12	0,12	0,09	0,14	0,10	-0,05	-0,01	0,01	-0,01	0,03
0,50	0,16	0,15	0,12	0,19	0,17	0,22	0,20	0,32	0,31	0,53
1,00	0,17	0,20	0,18	0,27	0,26	0,27	0,50	0,67	0,66	0,96
1,50	0,24	0,24	0,24	0,42	0,36	0,63	0,68	0,96	1,10	1,29
2,00	0,29	0,34	0,31	0,59	0,48	0,80	1,03	1,22	1,43	1,57
2,50	0,34	0,44	0,49	0,82	0,75	0,95	1,29	1,69	1,77	2,02
3,00	0,40	0,59	0,61	1,32	1,06	1,12	1,59	1,91	2,24	2,36
3,50	0,53	0,82	0,94	1,81	1,75	1,41	1,93	2,34	2,56	2,86
4,00	0,63	1,04	1,36	2,41	2,35	1,57	2,16	2,72	2,84	3,16
4,50	0,78	1,34	1,79	3,62	3,96	1,79	2,42	2,99	3,25	3,68

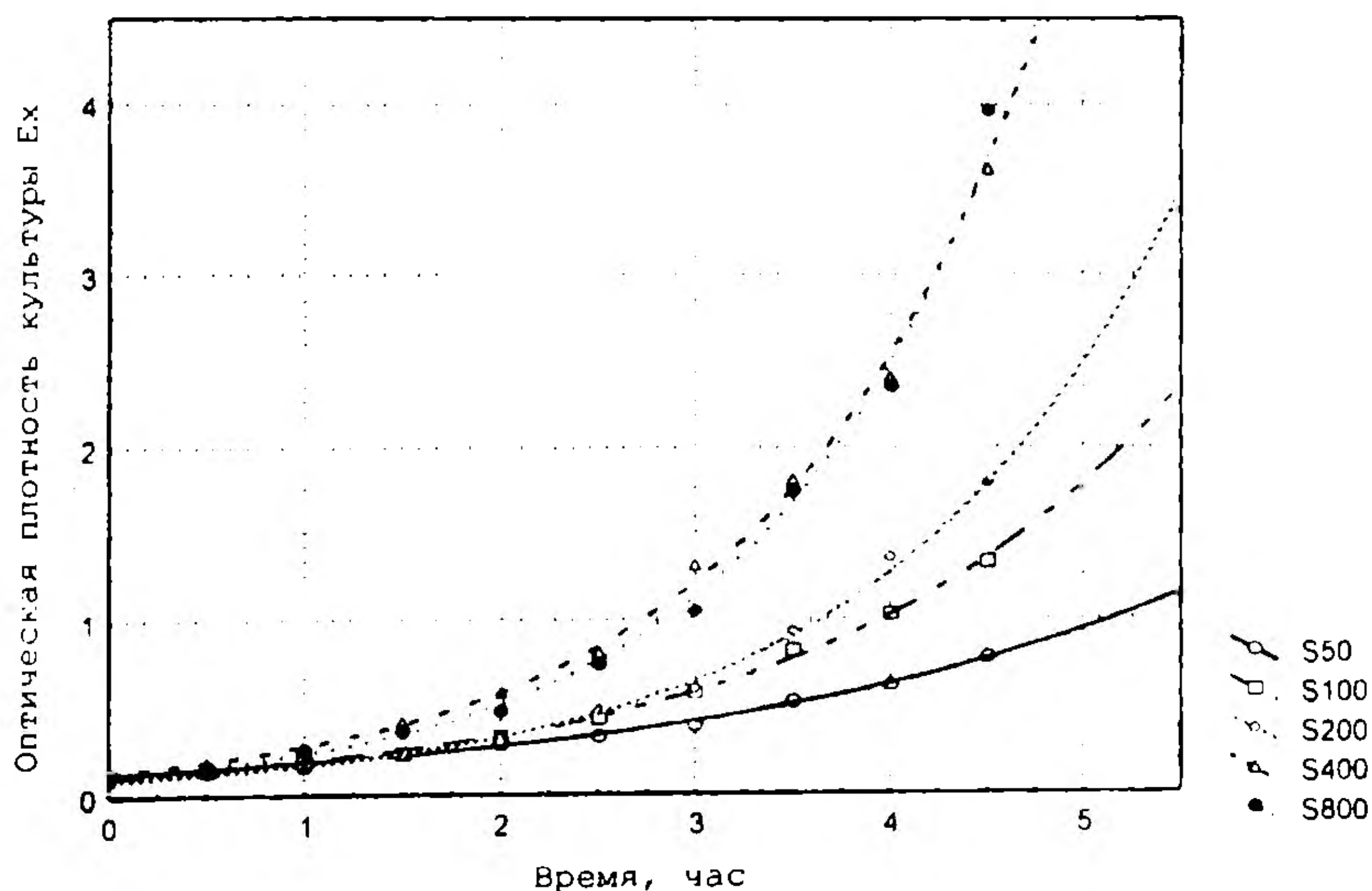


Рис.3.2. Изменение оптической плотности культуры клеток *E.coli* при различной концентрации лимитирующего субстрата (глицерина):
S50 – концентрация субстрата 50 мг/л; S100 – 100 мг/л и т.д.

Вопросы. Определить на основе представленных экспериментальных данных кинетические параметры размножения клеток кишечной палочки (параметры уравнения Моно, $r_{\max}$ и K_S).

Решение. На первом этапе обработки экспериментальных данных определим удельную скорость роста r клеток кишечной палочки для каждой концентрации лимитирующего субстрата по алгоритму, рассмотренному в задаче 1.1. В качестве показателя, отражающего относительное изменение численности популяции во времени, будем использовать отношение соответствующих значений оптической плотности E_x/E_{x_0} [Перт, 1978]. Рассчитаем для каждой концентрации дополнительную переменную $\ln(E_x/E_{x_0})$ и построим график зависимости этой переменной от времени (табл. 3.1 и рис. 3.3). Экспериментальные точки для каждой концентрации должны сгруппироваться около соответствующей прямой линии, тангенс угла которой равен оценке параметра r для этой концентрации.

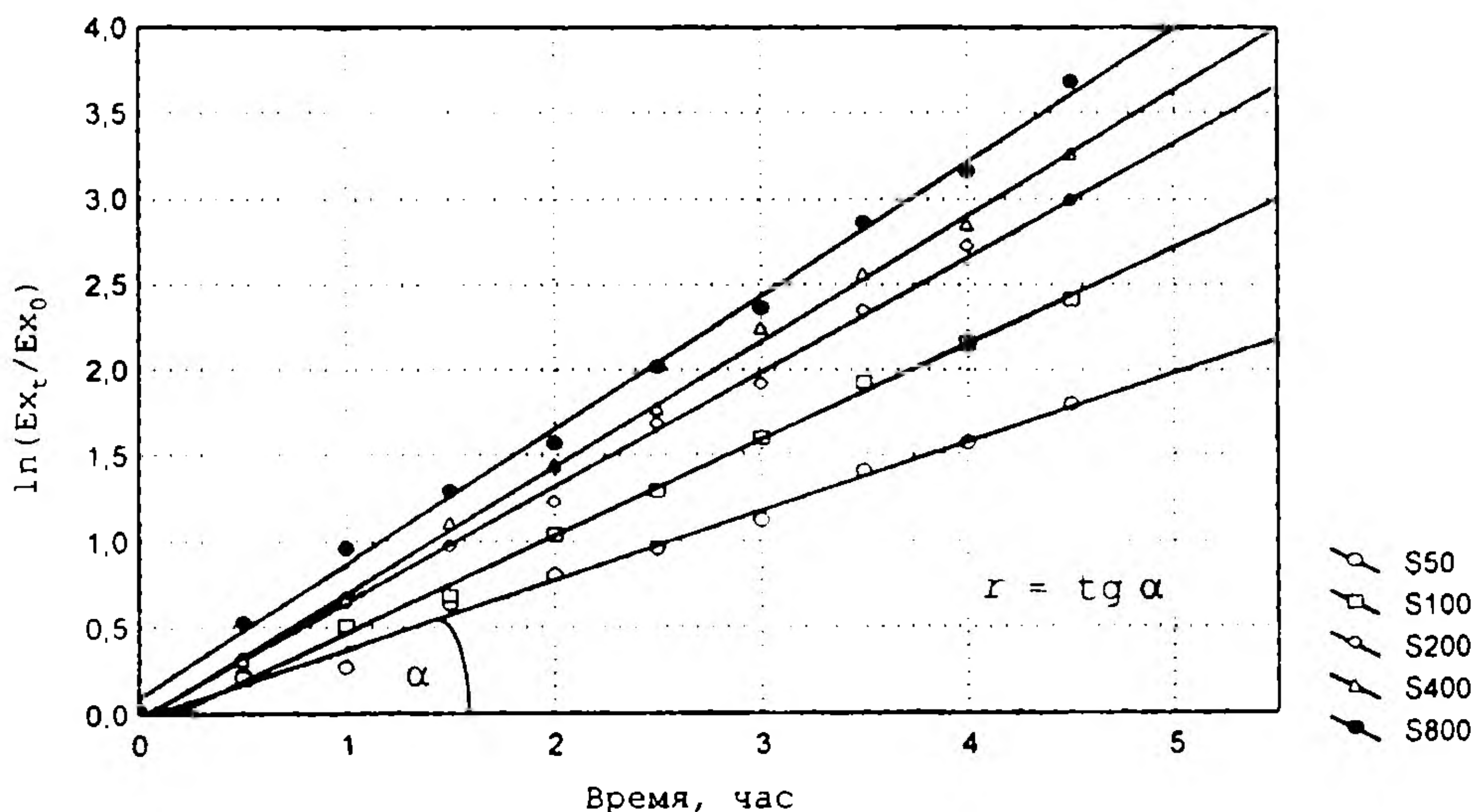


Рис. 3.3. Определение значений удельной скорости размножения r клеток *E. coli* для каждой концентрации лимитирующего субстрата (обозначения те же, что и на рис. 3.2)

Определенные таким образом значения r для каждой концентрации лимитирующего субстрата S представлены в табл. 3.2, а соответствующий график зависимости удельной скорости роста от концентрации субстрата – на рис. 3.4.

Таблица 3.2

Концентрация лимитирующего субстрата S , мг/л	50	100	200	400	800
Удельная скорость размножения r , час ⁻¹	0,405	0,55	0,67	0,73	0,78

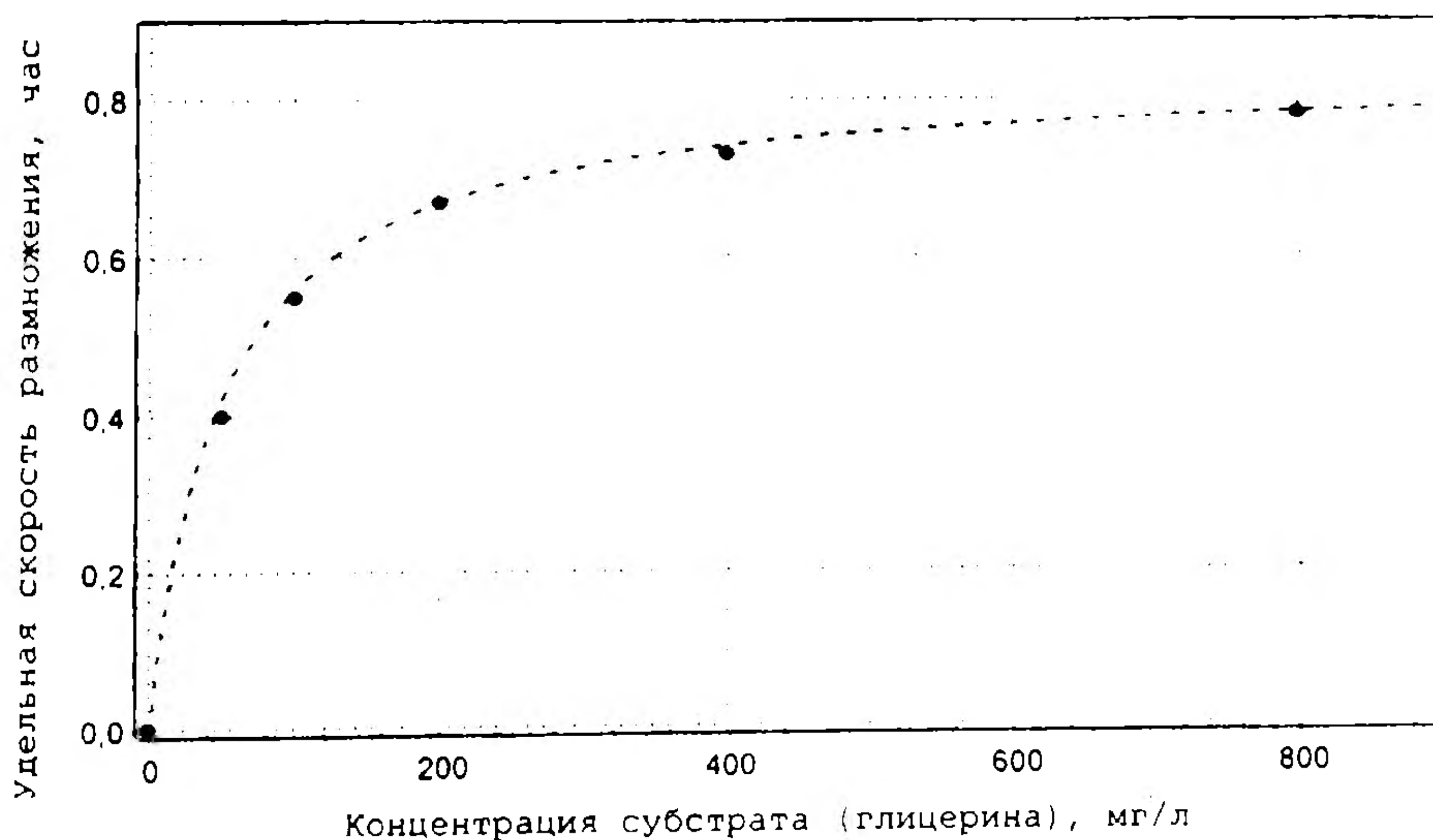


Рис.3.4. Зависимость удельной скорости размножения исследуемой популяции кишечной палочки от концентрации лимитирующего субстрата, глицерина

Нетрудно видеть, что зависимость удельной скорости размножения от концентрации субстрата для исследуемой популяции имеет вид кривой с насыщением и по всей видимости описывается уравнением Моно (3.1).

Для нахождения параметров уравнения Моно воспользуемся методом Корниша-Бодена, «прямым линейным графиком», разработанным специально для подобного рода зависимостей [Корниш-Боден, 1979]. С этой целью для каждой пары $\{S, r\}$ из табл.3.2 на оси абсцисс влево будем откладывать значение S , а на оси ординат – значение r . Далее через точки $\{-S, 0\}$ и $\{0, r\}$ проводим прямую линию (рис.3.5). Таких линий на графике будет пять, по числу пар $\{S, r\}$. Данные прямые по теории Корниша-Бодена должны пересечься в одной точке, координаты которой дают искомые значения параметров уравнения Моно, K_S и $r_{\max}$. В рассматриваемой задаче

из-за наличия ошибок измерений точек пересечения прямых на графике (рис.3.5) больше, около десяти. В этом случае в качестве оценки рекомендуют брать медиану.

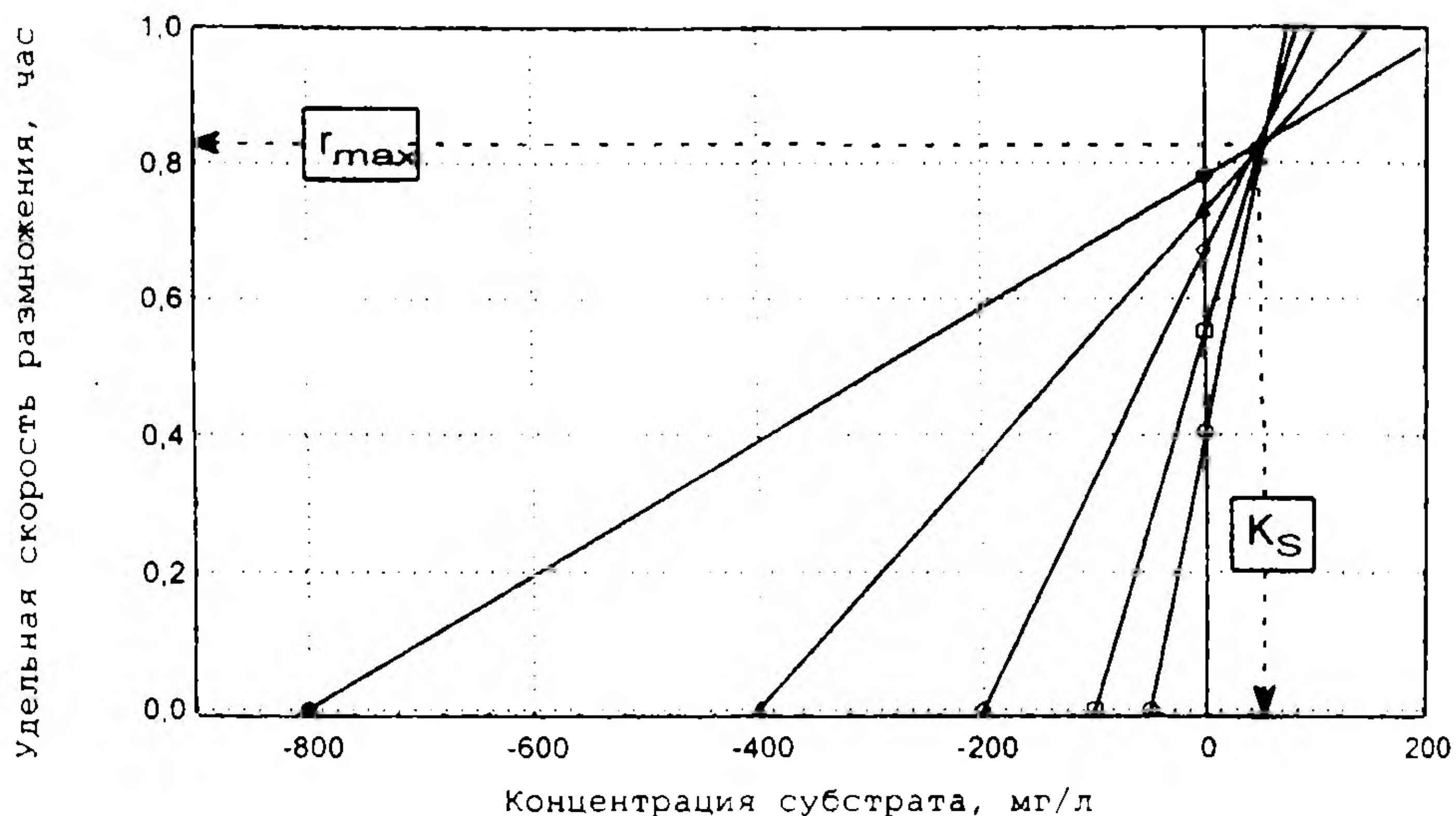


Рис.3.5. Определение кинетических параметров размножения клеток кишечной палочки K_S и $r_{\max}$ методом Корниша-Брудена на основе данных из табл.3.2

Таким образом, по графику на рис.3.5 определяем, что для исследуемой популяции *E.coli* кинетические параметры размножения имеют следующие значения: $K_S = 48$ мг/л, $r_{\max} = 0,83$ час⁻¹.

Задача 3.2

Условия. Изучали кинетику размножения богомола (*Mantis religiosa*). Исходя из предположения о пропорциональности между интенсивностью поедания пищи и скоростью размножения, измеряли зависимость между плотностью распределения пищи (мух) и количеством пищи, съеденной в единицу времени одной особью. Данные представлены в табл. 3.3 и на рис.3.6.

Таблица 3.3

Среднее число мух на 1 м ²	0	0,001	0,002	0,004	0,007	0,012	0,017	0,02	0,03
Среднее число мух, съеденных одной особью	0	5,7	9,4	14,5	18,5	21,6	23,0	23,4	25,3

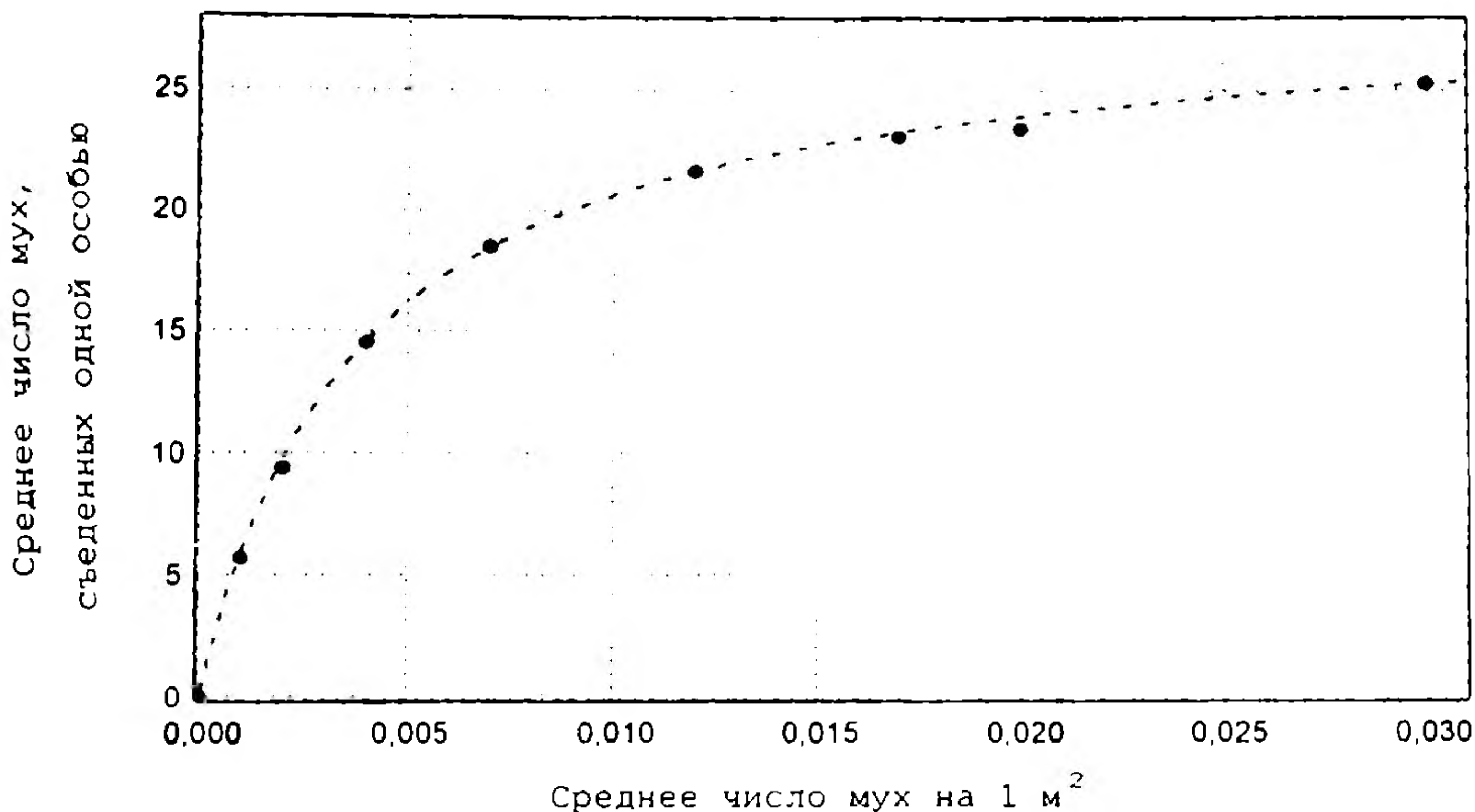


Рис.3.6. Зависимость между плотностью распределения пищи и количеством пищи, съеденной в единицу времени, для популяции богомола

Вопросы. Определить по представленным данным кинетические параметры интенсивности поедания пищи богомолем, а также плотность распределения пищи, мух, при которой скорость размножения популяции богомола будет равна половине от максимальной.

Решение. Для ответа на первый вопрос отметим, что, судя по графику на рис.3.6, кинетика поедания пищи богомолем подчиняется уравнению типа уравнения Моно:

$$I(S) = \frac{I_{\max} \cdot S}{K_S + S} \quad (3.2)$$

Искомые параметры уравнения Моно $I_{\max}$ и K_S определим с помощью метода Корниша-Бодена, как это описано в задаче 3.1, используя данные из табл.3.3. Соответствующее решение представлено на рис. 3.7.

Таким образом, для кинетики поедания мух богомолем $I_{\max} = 28,5$ усл.ед., $K_S = 0,0038$ мух/м².

Ответ на второй вопрос. Из пропорциональности между интенсивностью поедания пищи I и скоростью размножения r следует, что

$$r(S) = k \cdot I(S) = k \cdot \frac{I_{\max} \cdot S}{K_S + S}. \text{ Отсюда очевидно, что половинная скорость}$$

размножения популяции, $0,5r(S)$, будет наблюдаться, когда плотность распределения мух S будет равна K_S , т.е. $0,0038$ мух/м².

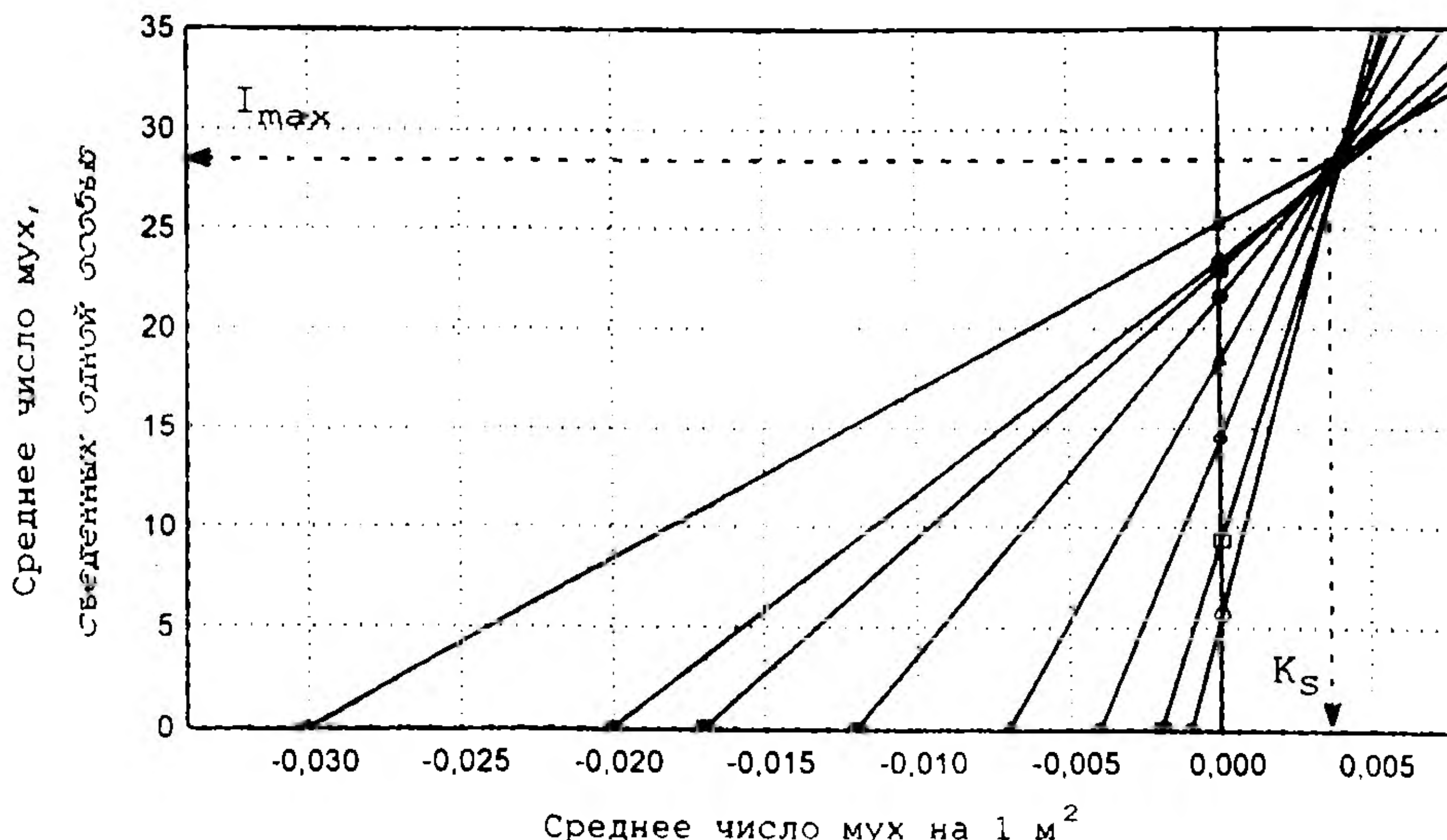


Рис.3.7. Определение кинетических параметров $I_{\max}$ и K_S по данным из табл.3.3

Задача 3.3

Условия. Исследовали кинетику размножения оленьей мыши (*Peromyscus maniculatus*), исходя из тех же предположений, что и в задаче 3.2. Полученные данные о зависимости между плотностью распределения пищи, средним числом коконов пильщиков на 1 м², и средним числом коконов, съеденных одной мышью, представлены в табл. 3.4 и на рис. 3.8.

Таблица 3.4

Среднее число коконов пильщиков на 1 м ²	0	10	20	40	60	100	150	200	250
Среднее число коконов, съеденных одной мышью	0	2,69	5,19	9,66	25,8	52,8	69,1	78,2	84

Вопросы. Проанализировать кинетику поедания коконов пильщиков оленьей мышью. Определить значения соответствующих параметров.

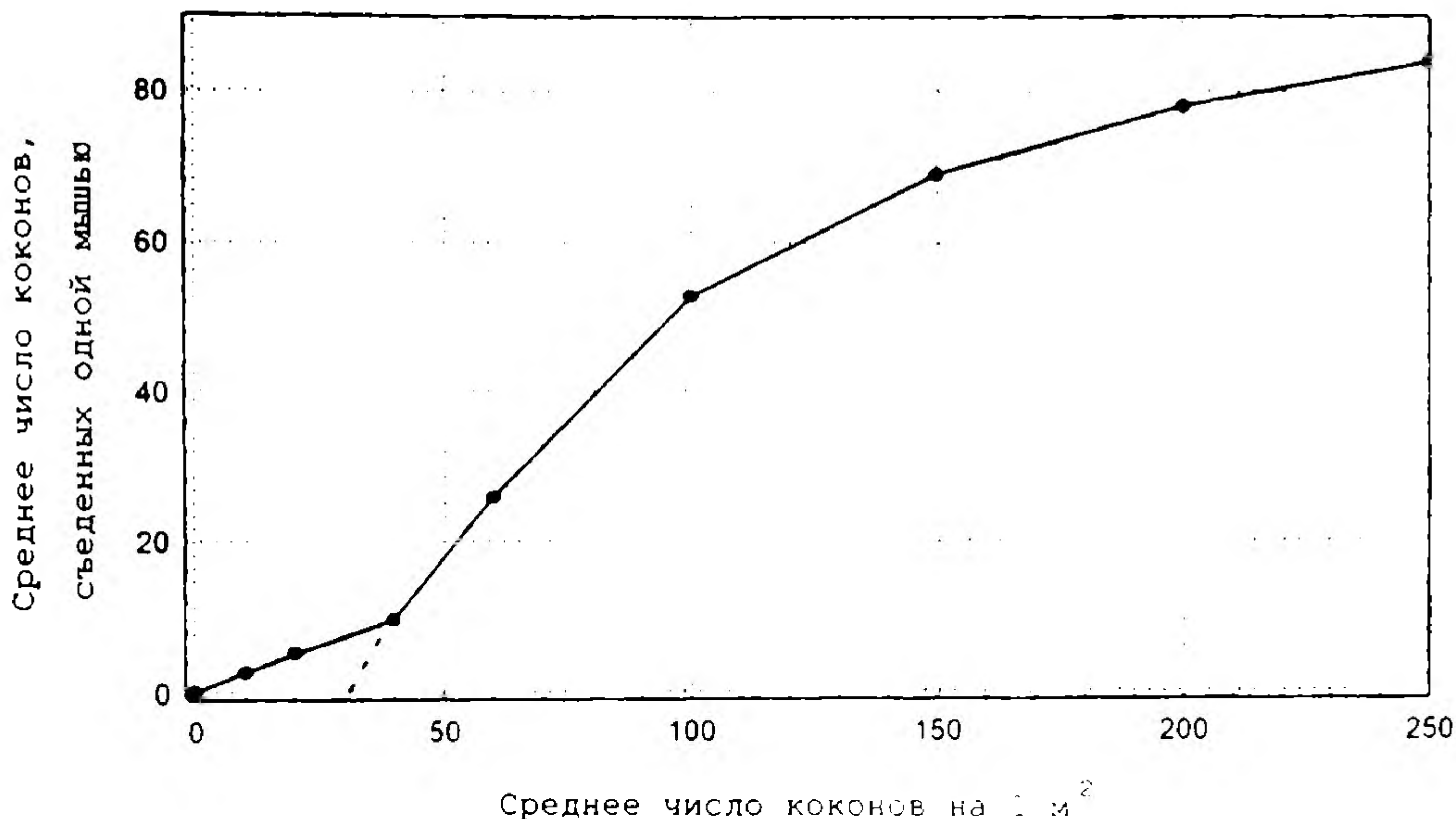


Рис.3.8. Зависимость между средним числом кокотов пыльщиков на 1 м^2 и средним числом кокотов, съеденных одной мышью

Решение. На первом этапе анализа обратим внимание на то, что кривая зависимости между средним числом кокотов пыльщиков на 1 м^2 и средним числом кокотов, съеденных одной мышью, представленная на рис.3.8, имеет два явно отличающихся участка. Первый начинается от нуля и заканчивается примерно на значении 40 кокотов на 1 м^2 и характеризуется низкими значениями интенсивности поедания. Далее идет второй участок с существенно более высокими значениями интенсивности поедания, переход одного участка в другой характеризуется четко выраженным изломом на кривой.

Из этого наблюдения следует, что оленья мышь использует более сложный тип пищевого поведения. При низких плотностях пищи, очевидно, тип питания неспецифичен и характеризуется низким сродством к данному виду пищи. Когда же плотность пищи превышает некоторый порог, тип питания становится специфичным с повышением и сродства, и скорости поедания.

Для проверки данного предположения построим график Корниша-Брудена, используя данные из табл. 3.4.

Видно, что точки пересечения прямых на рис.3.9 группируются в двух различных областях. Это подтверждает предположение о двух кинетических типах пищевого поведения оленьей мыши: первый тип характеризуется высоким значением константы насыщения (низким сродством к пище) и низким значением максимальной интенсивности поедания пищи, второй тип — наоборот.

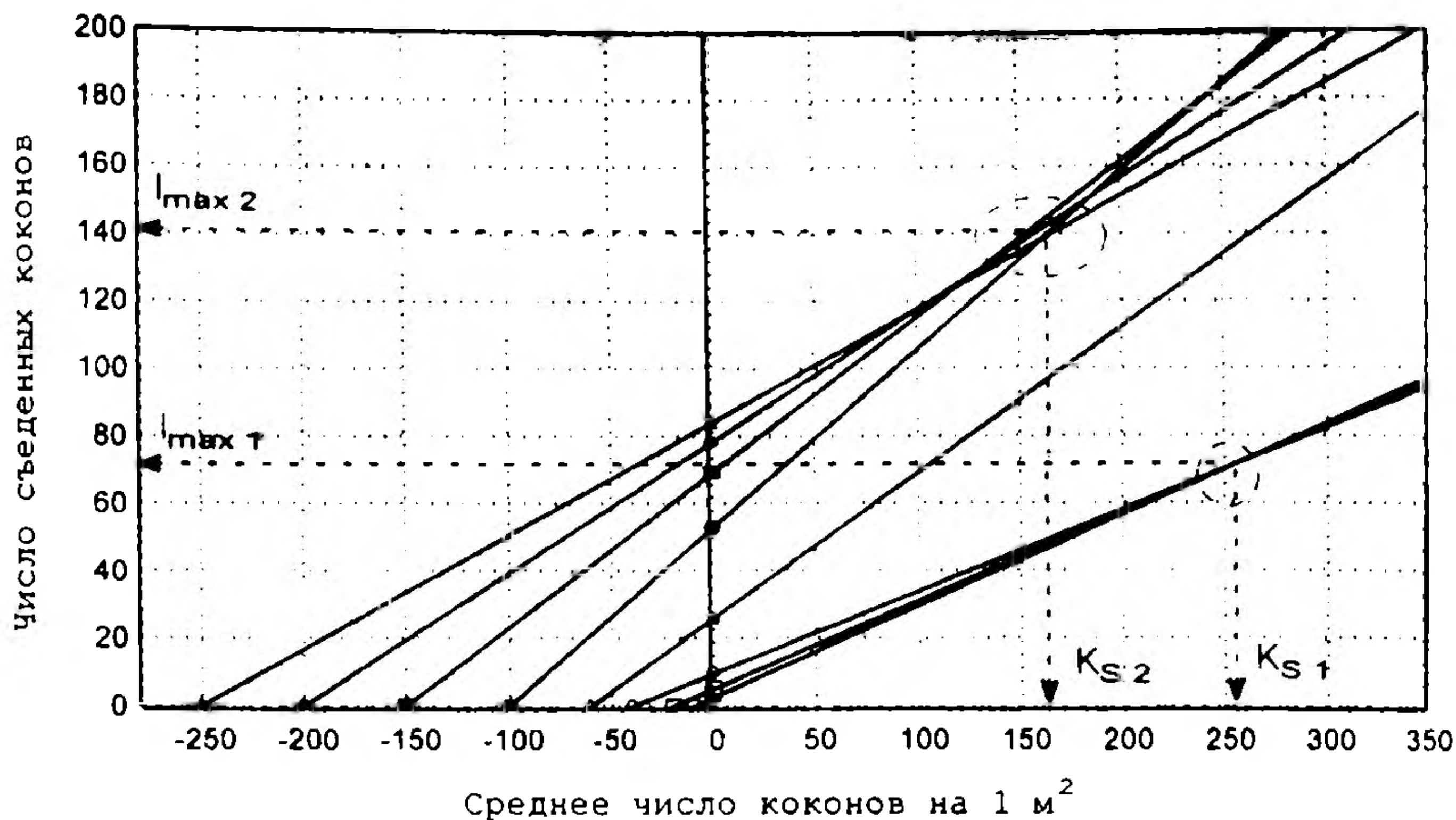


Рис.3.9. График Корниша-Бовдена для данных из табл.3.4

Переход от типа к типу наблюдается при плотности пищи примерно 40–50 коконов на м^2 (см. рис.3.8). Для определения более точных значений кинетических параметров построим графики Корниша-Бовдена отдельно для каждого участка (каждого типа пищевого поведения). Очевидно, что для второго участка с высокоспецифичным типом пищевого поведения значения абсцисс нужно брать с поправкой, уменьшать на 40 единиц. Рис. 3.10 и 3.11 демонстрируют данный подход.

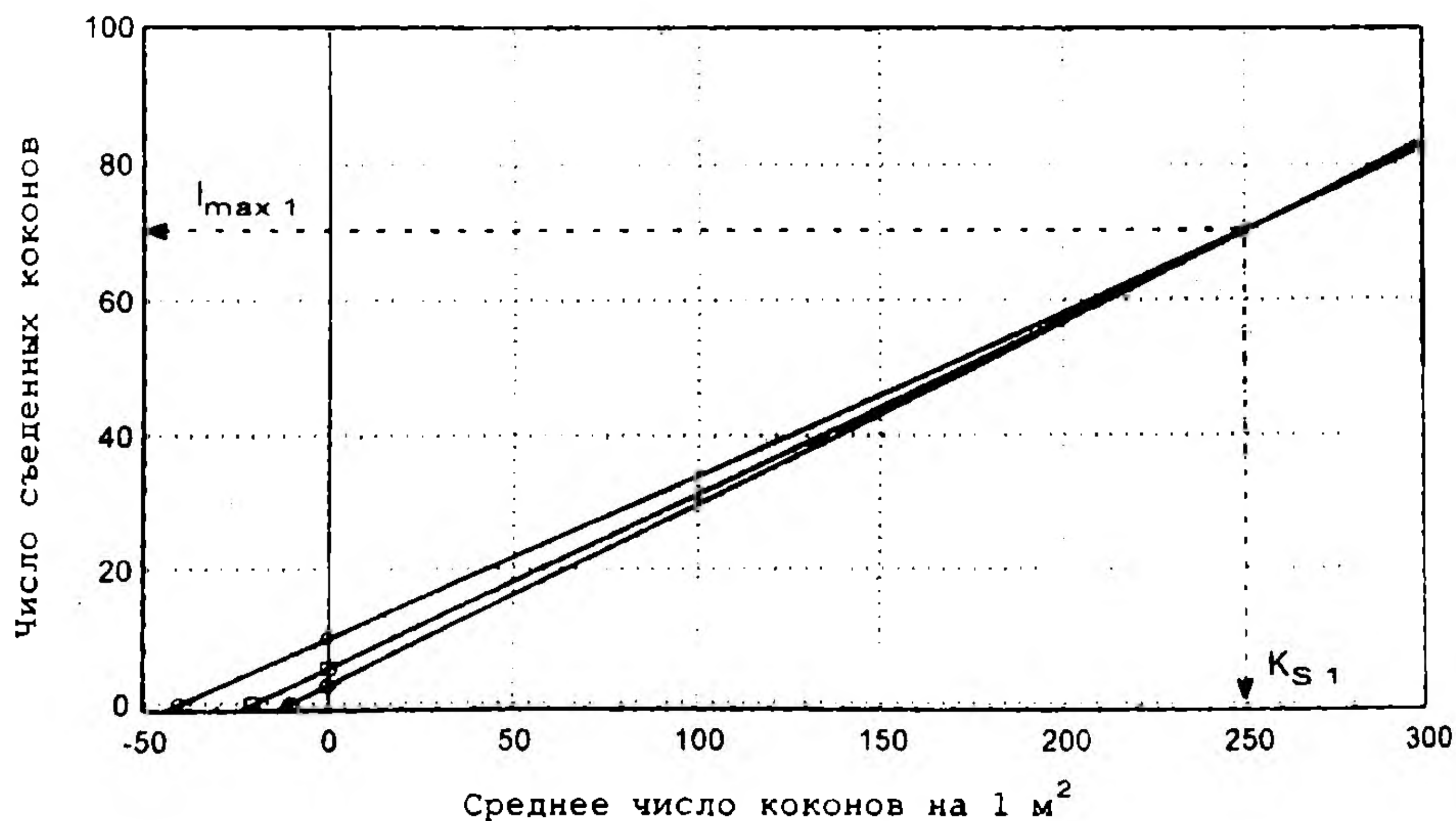


Рис.3.10. Определение кинетических параметров $I_{\max}$ и K_S для низкоспецифичного участка пищевого поведения оленьей мыши,
 $K_{S1} = 250$, $I_{\max 1} = 70$

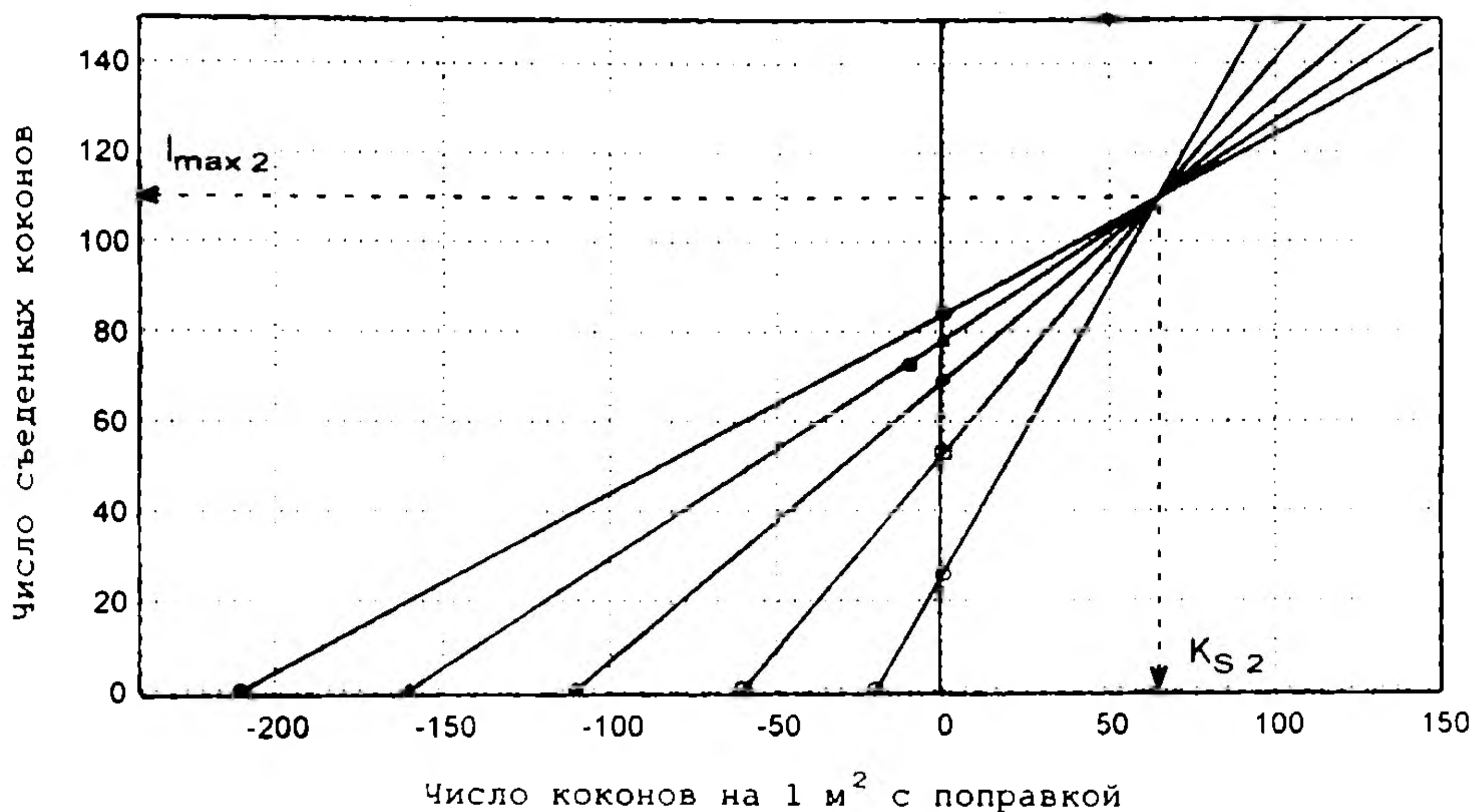


Рис.3.11. Определение кинетических параметров $I_{\max}$ и K_S для высокоспецифичного участка пищевого поведения оленьей мыши,
 $K_{S 2} = 70$, $I_{\max 2} = 110$

Таким образом, кинетика поедания коконов пильщиков оленьей мышью характеризуется наличием двух участков на оси плотности пищи: на первом участке (0 – 45 коконов на м²) кинетика низкоспецифична и имеет параметры $K_{S 1} = 250$ коконов пильщиков/м², $I_{\max 1} = 70$ отн.ед.; на втором участке (> 50 коконов на м²) она более специфична с параметрами $K_{S 2} = 70$ коконов пильщиков/м², $I_{\max 2} = 110$ отн.ед.

Тема 4. Лимитированный рост популяции. Хемостат. Экономический коэффициент и траты на поддержание

Теория. Данный раздел теории разработан в основном для популяций микроорганизмов, однако при соблюдении определенных условий и постоянстве внешних параметров он приложим также для описания динамики популяций многоклеточных организмов.

Экономический коэффициент. Траты на поддержание. Для описания и сравнения эффективности утилизации субстрата S при росте организмов используется так называемый экономический коэффициент Y , который определяется как

$$Y = dX/dS, \quad (4.1)$$

где X и S – соответственно концентрации биомассы и изучаемого субстрата. Данный параметр отражает прирост биомассы на единицу потребляемого субстрата и является важнейшей характеристикой ростовых процессов. По причинам, изложенным ниже, он также называется суммарным экономическим коэффициентом. Размерность экономического коэффициента зависит от применяемых размерностей концентрации биомассы и субстрата.

Если лимитирующий субстрат является источником углерода и энергии для процессов биосинтеза, то его значение, как правило, меньше единицы. Данный субстрат при потреблении затрачивается на два типа процессов. Первый тип процессов связан с собственно ростом и размножением. В этом случае эффективность потребления энергетического субстрата характеризуют так называемым ростовым экономическим коэффициентом $Y_{\text{рост}}$. Размерность данного параметра такая же, что и у определенного выше суммарного экономического коэффициента. Второй тип процессов связан с затратами на поддержание уже имеющейся биомассы – сохранением всех трансмембранных градиентов, восстановлением постоянно разрушающихся биополимеров, биомембран и т.д. В физиологии это называют основным обменом. Количественно траты энергетического субстрата на эти процессы характеризуют параметром m , называемым «траты на поддержание». Размерность этого параметра – $[\text{время}^{-1}]$. Суммарный экономический коэффициент Y , ростовой экономический коэффициент $Y_{\text{рост}}$ и траты на поддержание m согласно теории связаны следующим соотношением [Перт, 1978]:

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_{\text{рост}}} + \frac{m}{r}, \quad (4.2)$$

где r – удельная скорость роста биомассы популяции. Соответственно, кинетика потребления субстрата на рост и поддержание биомассы описывается уравнениями:

$$\frac{dS}{dt}_{\text{рост}} = \frac{r \cdot X}{Y_{\text{рост}}}, \quad \frac{dS}{dt}_{\text{поддержание}} = m \cdot X. \quad (4.3)$$

Динамика лимитированного роста популяции. Выделяют два типа процессов лимитированного роста популяций. В первом из них субстрат вносится в систему однократно, и далее он в процессе роста только потребляется. В микробиологии и биотехнологии такой процесс называют периодическим культивированием. Во втором процессе, который называется непрерывным культивированием, в ходе роста популяции субстрат постоянно добавляется в систему, при этом изымается избыток биомассы. Система, в которой скорости подачи субстрата и изъятия биомассы постоянны, называется хеостат [Перт, 1978; Smith, Waltman, 1995]. Поскольку динамические уравнения, описывающие данные системы, несколько отличаются, рассмотрим их отдельно.

Периодическое культивирование. Динамика популяции в условиях периодического культивирования описывается следующей системой уравнений, известной как модель Моно [Перт, 1978; Smith, Waltman, 1995]:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= X \cdot \frac{r_{\max} \cdot S}{K_s + S}, \\ \frac{dS}{dt} &= -\frac{1}{Y} \cdot \frac{dX}{dt}. \end{aligned} \quad (4.4)$$

Здесь X – концентрация биомассы, S – концентрация лимитирующего субстрата, t – время, $r_{\max}$ – максимальная удельная скорость роста, K_s – константа насыщения, Y – экономический коэффициент. Система (4.4) имеет аналитическое решение [Перт, 1978; Варфоломеев, Гуревич, 1999]:

$$\left(1 + \frac{YK_s}{YS_0 + X_0}\right) \cdot \ln \frac{X}{X_0} - \frac{YK_s}{YS_0 + X_0} \cdot \ln \frac{YS_0 + X_0 - X}{YS_0} = r_{\max} \cdot t, \quad (4.5)$$

где S_0 и X_0 – начальные концентрации субстрата и биомассы соответственно.

На практике также в качестве балансового соотношения часто применяется первый интеграл системы (4.4):

$$X - X_0 = Y \cdot (S_0 - S). \quad (4.6)$$

Непрерывное культивирование. Хеостат. Для описания лимитированного роста популяции в хеостате применяют следующую систему уравнений [Перт, 1978; Варфоломеев, Гуревич, 1999]:

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= X \cdot \left(\frac{r_{\max} \cdot S}{K_s + S} - D \right), \\ \frac{dS}{dt} &= D \cdot (S_0 - S) - \frac{X}{Y} \cdot \frac{r_{\max} \cdot S}{K_s + S}.\end{aligned}\quad (4.7)$$

Обозначения здесь те же, что и в системе (4.4), параметр D называется протоком, он численно равен скорости подачи питательной среды (субстрата) в культиватор (ферментер), нормированной на эффективный объем культиватора. Размерность протока – $[\text{время}^{-1}]$. На практике часто используют соотношения, получаемые из анализа стационарного состояния хемостата [Перт, 1978]:

$$\bar{r} = D, \quad \bar{S} = \frac{K_s D}{r_{\max} - D}, \quad \bar{X} = Y \cdot (S_0 - \bar{S}). \quad (4.8)$$

Здесь $\bar{r}$ – стационарная удельная скорость роста популяции клеток, $\bar{S}$ и $\bar{X}$ – стационарные концентрации субстрата и биомассы.

Задача 4.1

Условия. Культуру клеток кишечной палочки *E.coli* выращивали в аэробных условиях на бедной минеральной среде с глюкозой, содержащей в качестве единственного источника азота хлорид аммония в лимитирующих рост концентрациях. В ходе опыта измеряли концентрацию биомассы клеток и концентрацию лимитирующего субстрата, хлорида аммония [Керридж, Типтон, 1974]. Данные представлены в табл. 4.1.

Таблица 4.1

Концентрация хлорида аммония S , г/л	Концентрация биомассы клеток X , г/л	$S_0 - S$, г/л	$X - X_0$, г/л
0,10	0,08	0,00	0,00
0,25	0,22	0,15	0,14
0,40	0,32	0,30	0,25
0,50	0,43	0,40	0,35
0,60	0,49	0,50	0,41
0,70	0,59	0,60	0,51

Вопросы. Определить по представленным данным экономический коэффициент Y для хлорида аммония у исследуемой популяции.

Решение. Напомним, что экономический коэффициент Y выражает количественные потребности организмов (клеток) в пище и равен по опре-

делению $Y = dX/dS$, где X и S – соответственно концентрации биомассы и изучаемого субстрата. В условиях лимитированного роста популяции, когда субстрат вводится в систему однократно в начале опыта, экономический коэффициент связывает концентрацию субстрата и концентрацию биомассы клеток (организмов) соотношением (4.6)

$$X - X_0 = Y \cdot (S_0 - S) .$$

Используем данное уравнение для решения поставленной задачи. Для этого рассчитаем вспомогательные переменные $X - X_0$ и $S_0 - S$, как это указано в табл. 4.1 (3-й и 4-й столбцы). Далее построим график в этих вспомогательных координатах, используя данные из 3-го и 4-го столбцов табл. 4.1 (рис.4.1).

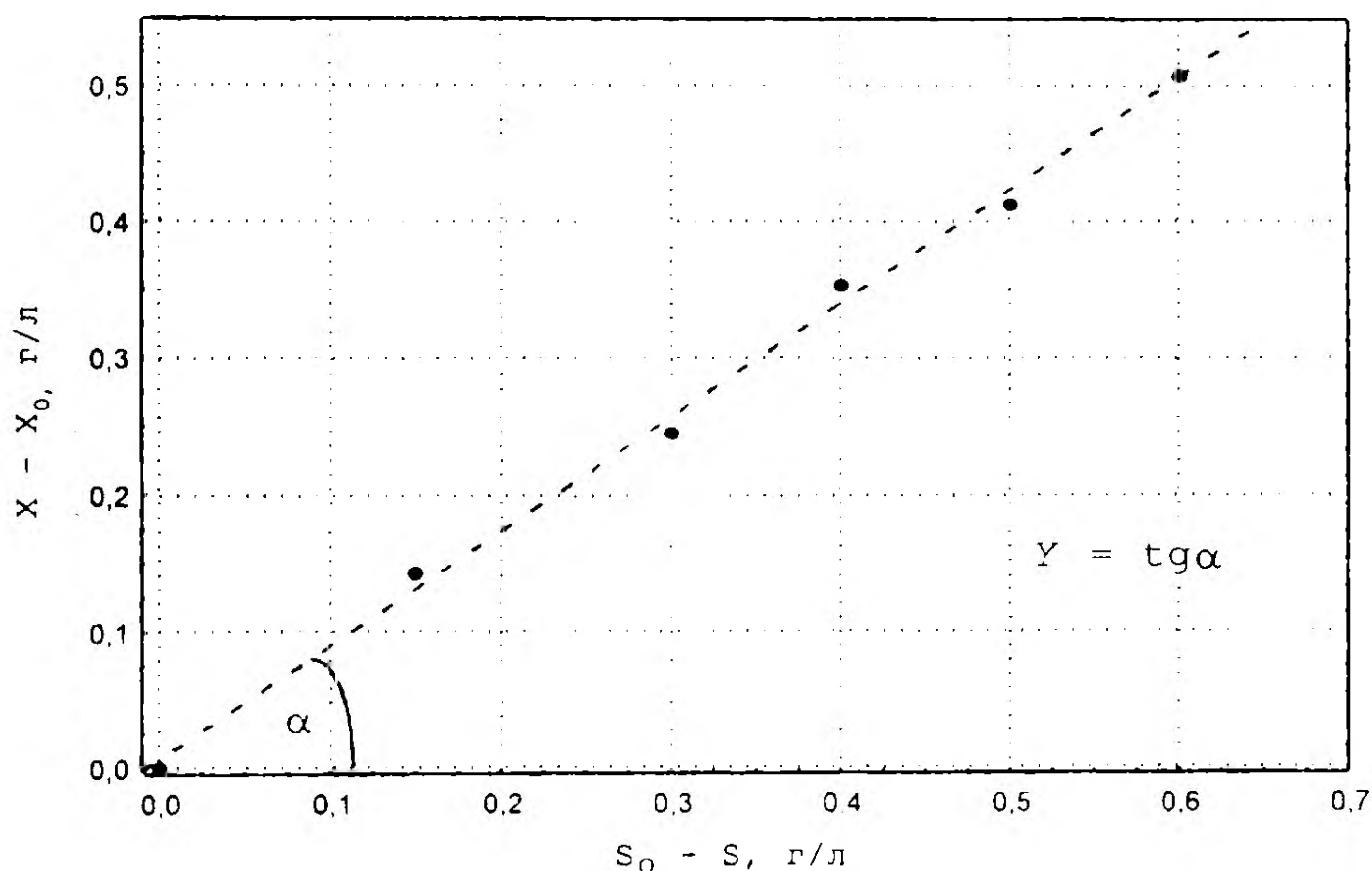


Рис.4.1. Определение экономического коэффициента Y по данным из табл. 4.1

Экспериментальные данные, как видно, группируются около прямой линии, тангенс угла которой, согласно выражению (4.6), равен искомому экономическому коэффициенту. Таким образом, экономический коэффициент для хлорида аммония у исследуемой популяции кишечной палочки равен: $Y = 0,834$ г биомассы на 1 г хлорида аммония.

Задача 4.2

Условия. С целью определения кинетических параметров K_S и $r_{\max}$ и экономического коэффициента Y , характеризующих рост популяции кишечной палочки *E.coli* на глюкозе, проводили периодическое культивирование клеток *E.coli* на бедной минеральной среде с лимитированием по данному субстрату до выхода популяции в стационарную фазу. В ходе эксперимента измеряли концентрацию биомассы клеток и концентрацию глюкозы.

Результаты (в интервале от начала экспоненциальной фазы роста до фиксирования стационарного состояния) представлены в табл. 4.2 и на рис.4.2.

Таблица 4.2

Время t , час	Концентрация биомассы X , мг/л	Концентрация глюкозы S , мг/л	$S_0 - S$	$X - X_0$	$\frac{1}{t} \ln \left(\frac{X}{X_0} \right)$	$\frac{1}{t} \ln \left(\frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0} \right)$
0	20	2000	0	0	—	—
0,5	30,52	1976	23,4	10,5	0,845299	−0,023515
1	46,6	1940	59,1	26,6	0,845868	−0,030001
1,5	71,1	1886	113,5	51,1	0,845570	−0,038968
2	108,5	1803	196,6	88	0,845508	−0,051755
2,5	165,5	1676	323,3	145	0,845295	−0,070535
3	252,5	1483	516,6	232	0,845226	−0,099618
3,5	385	1188	811,1	365	0,845003	−0,148608
4	587	740	1260	567	0,844823	−0,248563
4,33	773	326	1673	753	0,844006	−0,418467
4,5	885	77	1922	865	0,842190	−0,721565
4,56	918	4,4	1995	898	0,839137	−1,339747
4,564	919	2,2	1997	899	0,838608	−1,490388
5	920	0	2000	900	—	—
5,5	920	0	2000	900	—	—

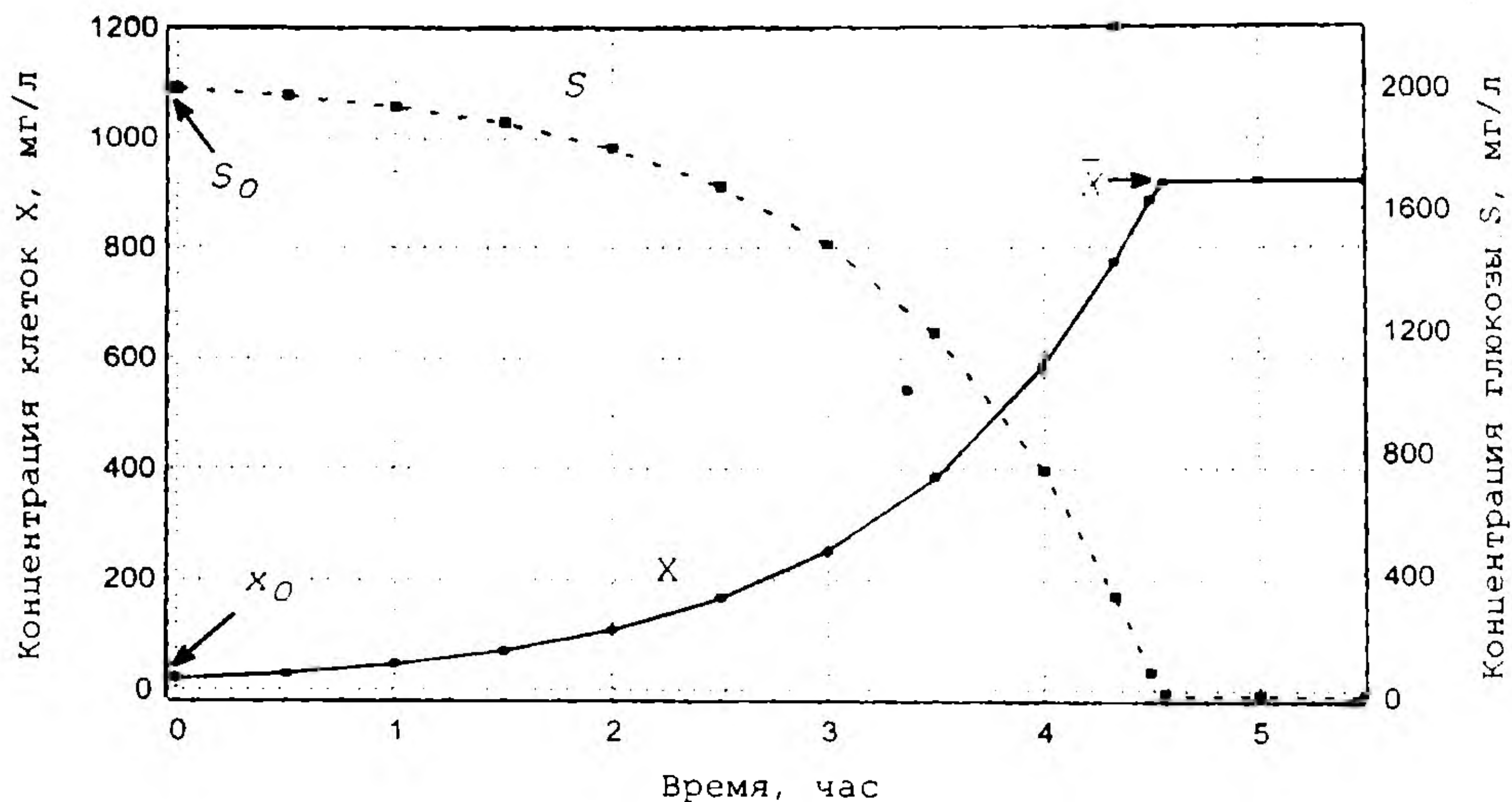


Рис.4.2. Изменение концентрации биомассы X и концентрации глюкозы S в ходе периодического культивирования популяции *E.coli*

Вопросы. Определить по представленным данным значения кинетических параметров K_S и $r_{\max}$ и экономического коэффициента Y , характеризующих рост популяции кишечной палочки *E.coli* на глюкозе.

Решение. Определим на первом этапе значение экономического коэффициента, как это указано в задаче 4.1.

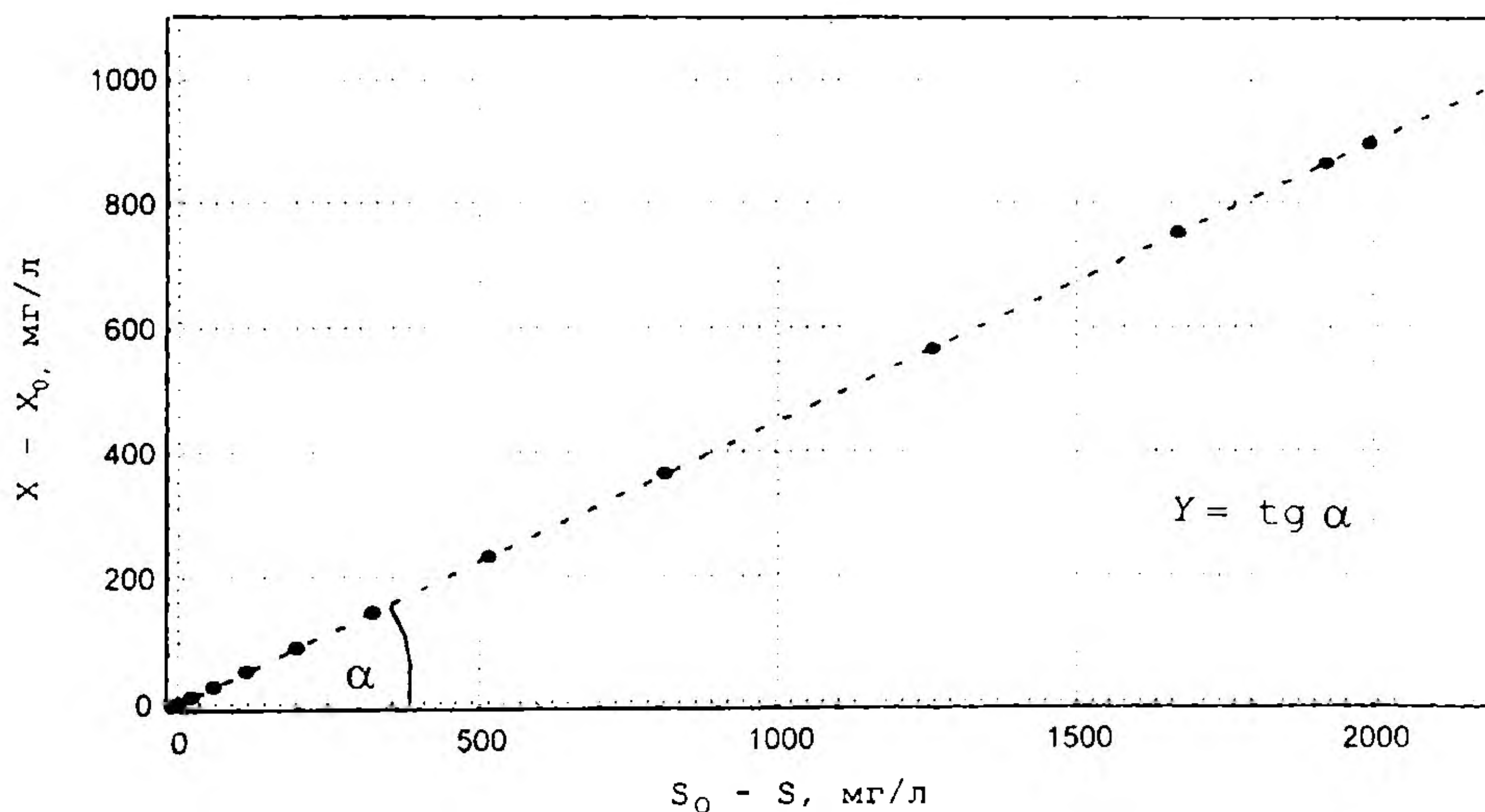


Рис.4.3. Определение экономического коэффициента Y по данным из табл. 4.2

Для этого рассчитаем вспомогательные переменные $S_0 - S$ и $X - X_0$ (табл.4.2, 4-й и 5-й столбцы) и построим график в этих координатах

(рис.4.3). Тангенс угла наклона регрессионной прямой, проведенной через экспериментальные точки, дает значение экономического коэффициента: $Y=0,45$. Проверим соответствие данного значения экономического коэффициента экспериментальным данным. Согласно теории стационарное значение концентрации биомассы $\bar{X}$ должно удовлетворять соотношению $\bar{X} = YS_0 + X_0$. Используя данные из табл.4.2, получаем: $\bar{X} = X(5,5) = 920 \text{ мг/л}$, $X_0 = 20 \text{ мг/л}$, $S_0 = 2000 \text{ мг/л} \Rightarrow 920 = 0,45 \cdot 2000 + 20 = 920$. Соответствие налицо.

Для определения кинетических параметров K_S и $r_{\max}$ используем линейную анаморфозу интегральной формы уравнения клеточного роста (4.5)[Варфоломеев, Гуревич, 1999]:

$$\frac{1}{t} \cdot \ln\left(\frac{X}{X_0}\right) = \frac{r_{\max} S_0}{K_S + S_0} + \frac{K_S}{K_S + S_0} \cdot \frac{1}{t} \cdot \ln\left(\frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0}\right). \quad (4.9)$$

С этой целью на основе данных из столбцов 1 и 2 табл.4.2 рассчитаем вспомогательные переменные $\frac{1}{t} \cdot \ln\left(\frac{X}{X_0}\right)$ и $\frac{1}{t} \cdot \ln\left(\frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0}\right)$, как это указано в табл.4.2, столбцы 6-й и 7-й, и построим график в этих координатах (рис.4.4).

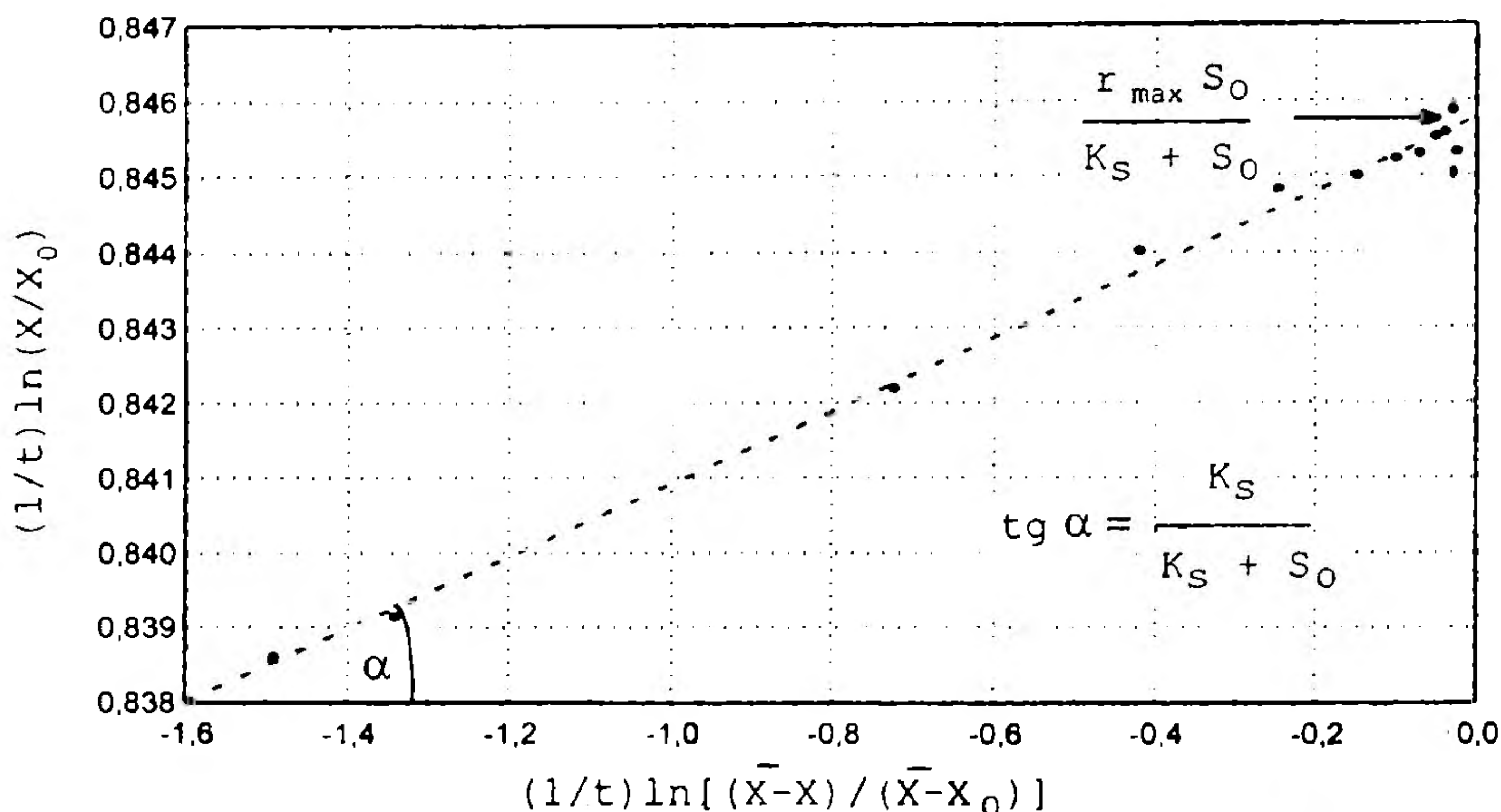


Рис.4.4. Определение кинетических параметров роста клеток K_S и $r_{\max}$ по данным из табл.4.2 и рис.4.2

Как видно, экспериментальные данные группируются около прямой линии, точка пересечения которой с осью ординат, согласно выражению

(4.9), дает значение $\frac{r_{\max} S_0}{K_S + S_0} = 0,8458 \text{ час}^{-1}$, а тангенс угла наклона – зна-

чение $\frac{K_S}{K_S + S_0} = 0,00485$. Отсюда нетрудно рассчитать значения пара-

метров K_S и $r_{\max}$: $K_S = 9,75 \text{ мг/л}$, $r_{\max} = 0,85 \text{ час}^{-1}$.

Задача 4.3

Условия. Исследовали кинетику роста популяции бактерий *Pseudomonas fluorescens* в хемостате при различных значениях протока D и концентрации лимитирующего субстрата, глюкозы, в подаваемой питательной среде S_0 . В каждом случае при достижении стационарного состояния хемостата измерялась концентрация биомассы клеток X и концентрация глюкозы S . Данные измерений представлены в табл. 4.3.

Таблица 4.3

Концентрация субстрата в подаваемой питательной среде S_0 , мМ	Проток D , час ⁻¹	Стационарная концентрация биомассы $\bar{X}$, г/л	Стационарная концентрация субстрата $\bar{S}$, мМ	$S_0 - \bar{S}$	$\frac{1}{D}$	$\frac{1}{\bar{S}}$
4	0,1	1,903	0,025	3,97	10	40
4	0,2	1,822	0,056	3,94	5	17,85
4	0,4	1,812	0,168	3,83	2,5	5,95
4	0,6	1,67	0,49	3,51	1,67	2,04
4	0,75	1,041	1,858	2,14	1,33	0,54
8	0,1	1,921	0,025	7,97	10	40
8	0,2	1,892	0,056	7,94	5	17,86
8	0,7	1,67	1,04	6,96	1,43	0,96
8	0,75	1,417	1,875	6,12	1,33	0,53
8	0,8	0,27	7,198	0,80	1,25	0,14
16	0,2	1,882	0,057	15,94	5	17,54
16	0,4	1,89	0,169	15,83	2,5	5,92
16	0,7	1,728	1,038	14,96	1,43	0,96
16	0,75	1,685	1,883	14,12	1,33	0,53
16	0,8	1,093	7,095	8,90	1,25	0,14

Вопросы. Определить по представленным данным значения кинетических параметров K_S и $r_{\max}$ и экономического коэффициента Y , характеризующих рост в хемостате популяции бактерий *Pseudomonas fluorescens* в указанных условиях.

Решение. Используем для решения поставленной задачи известные из теории хемостата соотношения (4.8), описывающие стационарное состояние культуры клеток [Перт, 1978]:

$$\bar{S} = \frac{K_s D}{r_{\max} - D}, \quad \bar{X} = Y \cdot (S_0 - \bar{S}).$$

Для определения экономического коэффициента применим второе соотношение, предварительно произведя расчет вспомогательной переменной $S_0 - \bar{S}$ (табл.4.3, 5-й столбец) и представив данные из таблицы (3-й и 5-й столбцы) в координатах $\{S_0 - \bar{S}, \bar{X}\}$. Графики будем строить отдельно для каждого значения S_0 . На рис.4.5 представлены данные и расчет экономического коэффициента для $S_0 = 4$ мМ. Как видно, для данной концентрации $Y_1 = 0,45$ г/мМ.

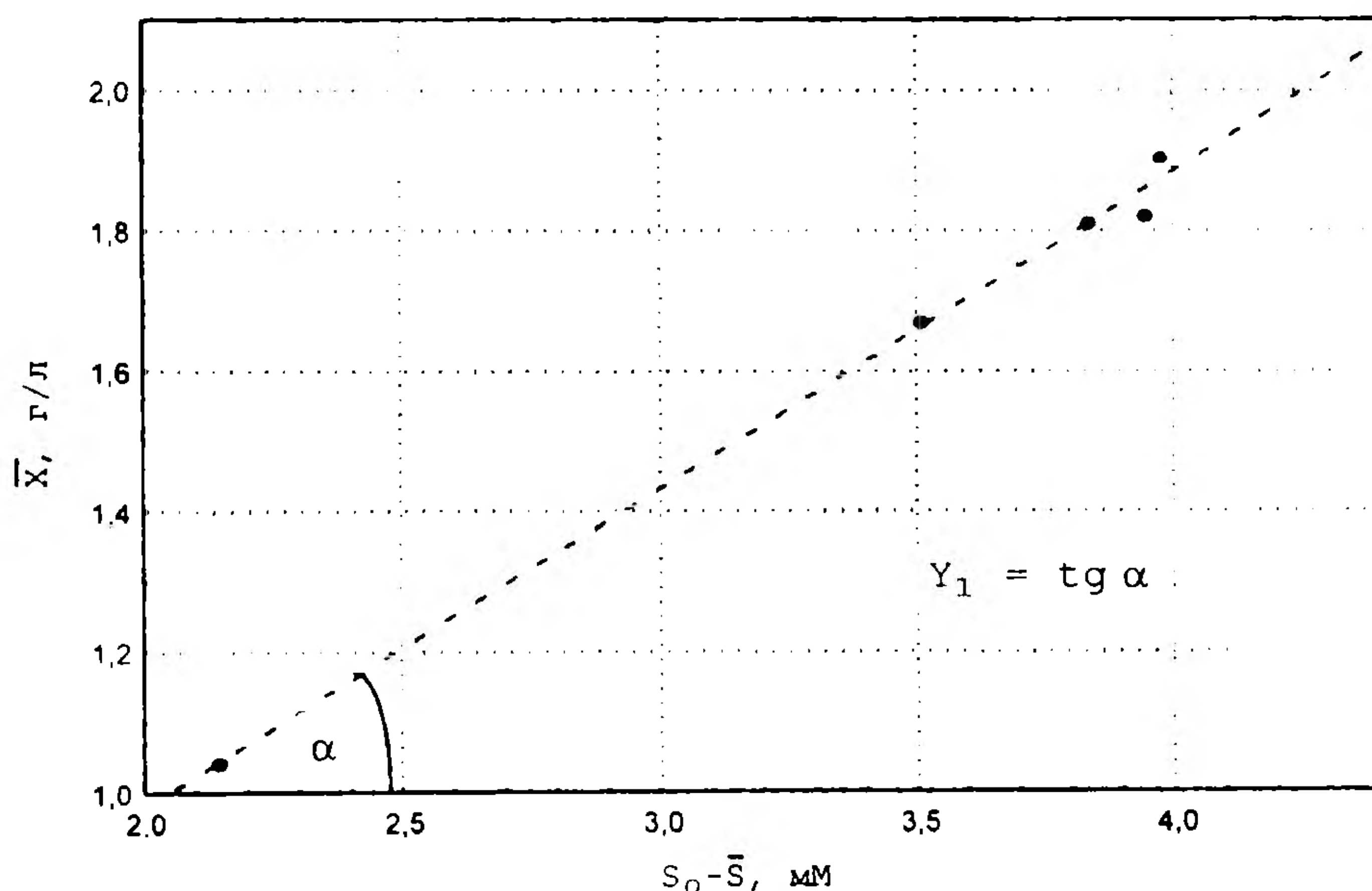


Рис.4.5. Определение экономического коэффициента Y_1 по данным из табл.4.5 для $S_0 = 4$ мМ

Аналогично находим значения экономического коэффициента для двух других начальных концентраций лимитирующего субстрата (рис.4.6): $Y_2 = 0,23$ г/мМ и $Y_3 = 0,11$ г/мМ.

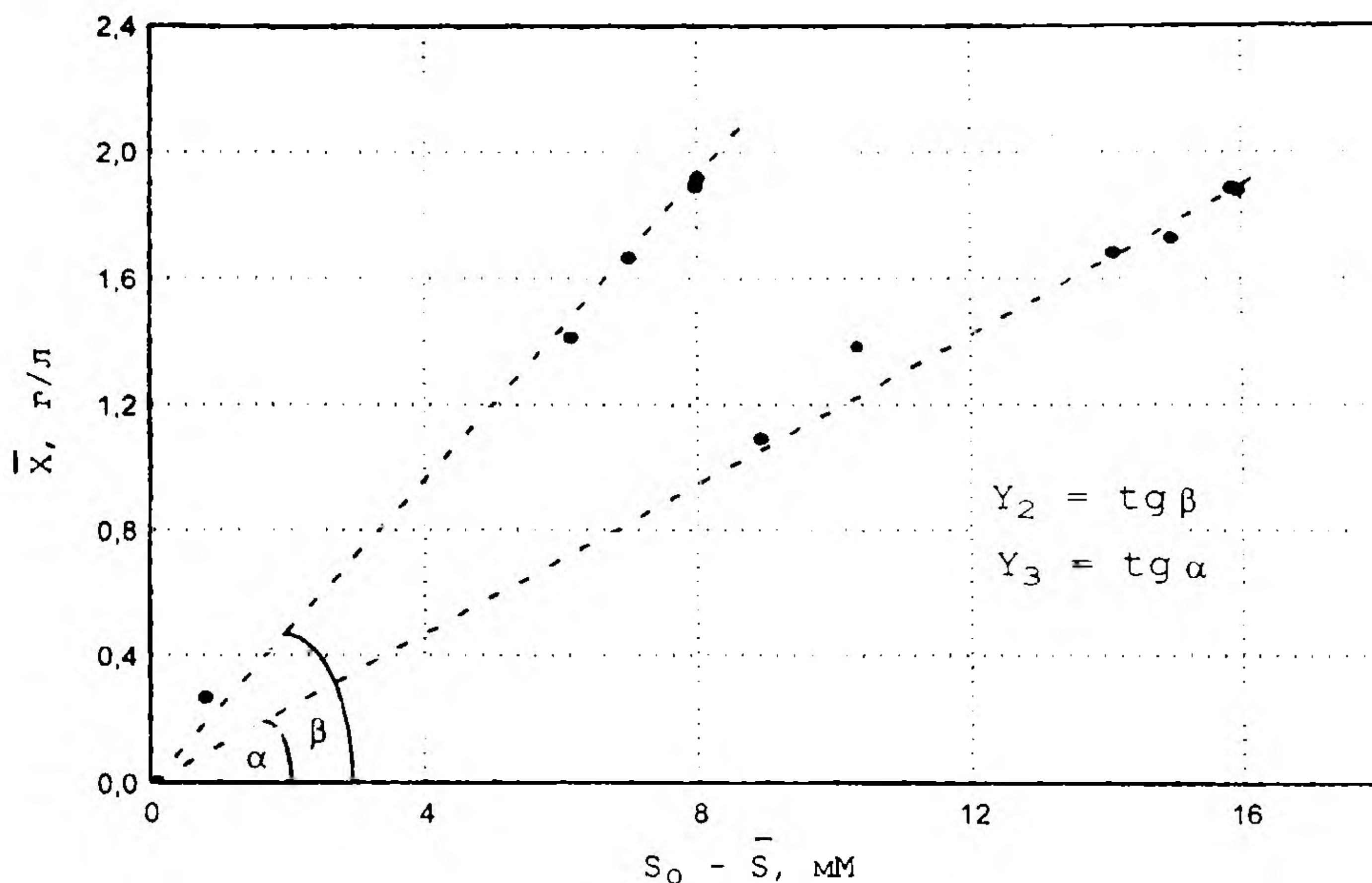


Рис.4.6. Определение значений экономического коэффициента по данным из табл.4.5 для $S_0 = 8$ мм (Y_2) и $S_0 = 16$ мм (Y_3)

Для определения кинетических параметров роста клеток K_S и $r_{\max}$ используем линейную анаморфозу первого из вышеуказанных соотношений [Перт, 1978]:

$$\frac{1}{\bar{S}} = -\frac{1}{K_S} + \frac{r_{\max}}{K_S} \cdot \frac{1}{D} \quad (4.10)$$

С этой целью рассчитаем вспомогательные переменные $1/D$ и $1/\bar{S}$, как это указано в табл.4.4, столбцы 6-й и 7-й, и далее для каждого значения S_0 построим график в этих координатах. Экспериментальные данные должны сгруппироваться около прямой линии, которая отсекает на оси абсцисс значение $1/r_{\max}$, а на оси ординат – значение $-1/K_S$. На рис.4.8 (вверху) представлены данные для $S_0 = 4$ мм. Произведенный расчет дает следующие значения для искомых кинетических параметров: $r_{\max} = 0,82$ час $^{-1}$, $K_S = 0,17$ мм.

Из нижнего графика на рис.4.8 следует, что значения K_S и $r_{\max}$ для $S_0 = 8$ мм и $S_0 = 16$ мм идентичны и равны таковым для $S_0 = 4$ мм.

Таким образом, из полученных результатов следует, что при хеостатном культивировании исследуемых бактерий на глюкозе как лимитирующем субстрате увеличение ее начальной концентрации с 4 мм до 16 мм существенно снижает экономический коэффициент с 0,45 до

0,11 г/мм и не влияет на значения кинетических параметров роста K_S и $r_{\max}$, которые соответственно равны $r_{\max} = 0,82 \text{ час}^{-1}$, $K_S = 0,17 \text{ мМ}$.

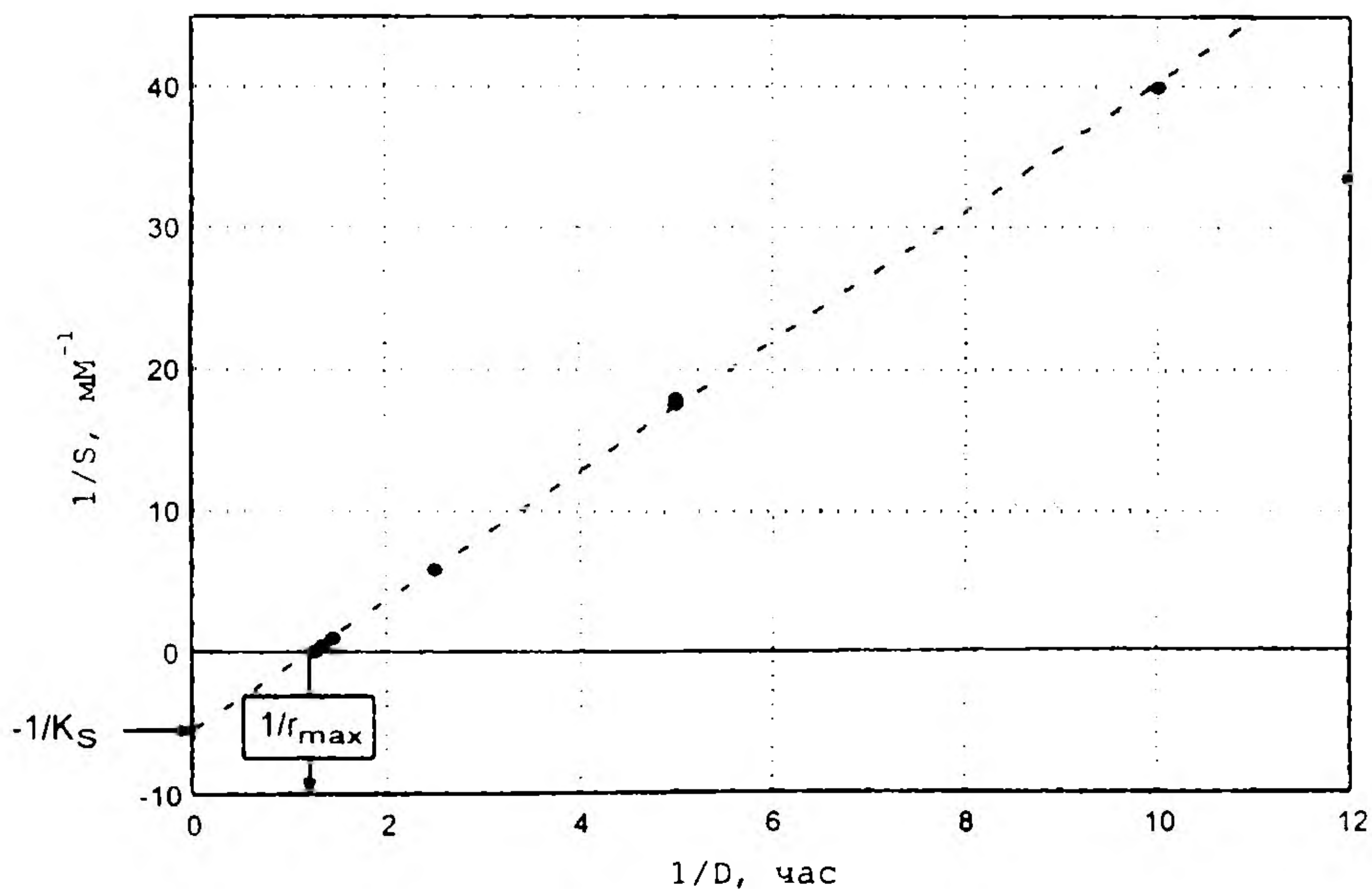
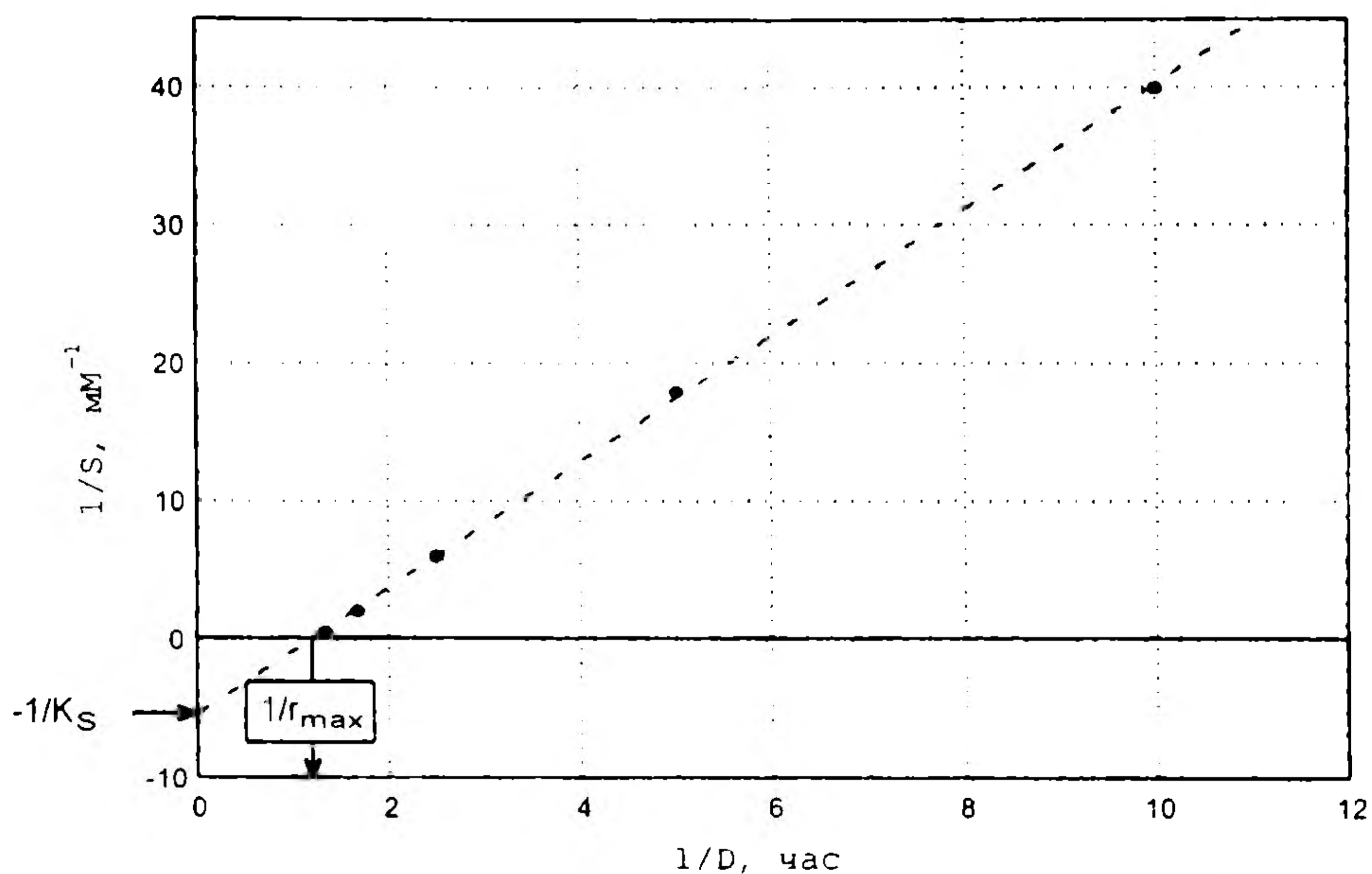


Рис.4.8. Определение кинетических параметров роста клеток K_S и $r_{\max}$ по данным хеостатного культивирования для $S_0 = 4 \text{ мМ}$ (вверху), а также для $S_0 = 8 \text{ мМ}$ и $S_0 = 16 \text{ мМ}$ (внизу) на основе данных из табл.4.3

По-видимому, это свидетельствует о переключении типа энергетического метаболизма с полностью затратного на запасающий и неизменности транспортных систем для глюкозы.

Задача 4.4

Условия. Исследовали динамику популяции кишечной палочки *E.coli* при культивировании в хемостате на бедной минеральной среде при лимитировании глюкозой, начальная концентрация которой в подаваемой среде (S_0) составляла 0,666 г/л. Изучали поведение популяции во время переходного процесса, обусловленного изменением протока через ферментер с величины $D_{исх} = 0,25 \text{ час}^{-1}$ на величину $D = 0,765 \text{ час}^{-1}$. В ходе эксперимента определяли концентрацию биомассы клеток и концентрацию глюкозы. За нулевую отметку времени был взят момент смены протока. Данные представлены в табл. 4.4 и на рис.4.9 [Евдокимов и др., 2000].

Таблица 4.4

Время t , час	Концентрация биомассы X , г/л	Концентрация субстрата S , г/л	$S_0 - S$	$\frac{1}{t} \cdot \ln \frac{X}{X_0}$	$\frac{1}{t} \cdot \ln \left \frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0} \right $
0	0,166	0,198	0,468	–	–
1	0,142	0,297	0,369	–0,15644	–0,18693
2	0,116	0,326	0,34	–0,17799	–0,21741
3	0,099	0,396	0,27	–0,17175	–0,21418
4	0,095	0,446	0,220	–0,13984	–0,1755
5	0,078	0,446	0,220	–0,15167	–0,1966
10	0,064	0,506	0,16	–0,09531	–0,12852
14	0,058	0,509	0,157	–0,07511	–0,10373
24	0,049	0,531	0,135	–0,05084	–0,07378
30	0,039	0,586	0,08	–0,04828	–0,07699
48	0,025	0,594	0,072	–	–

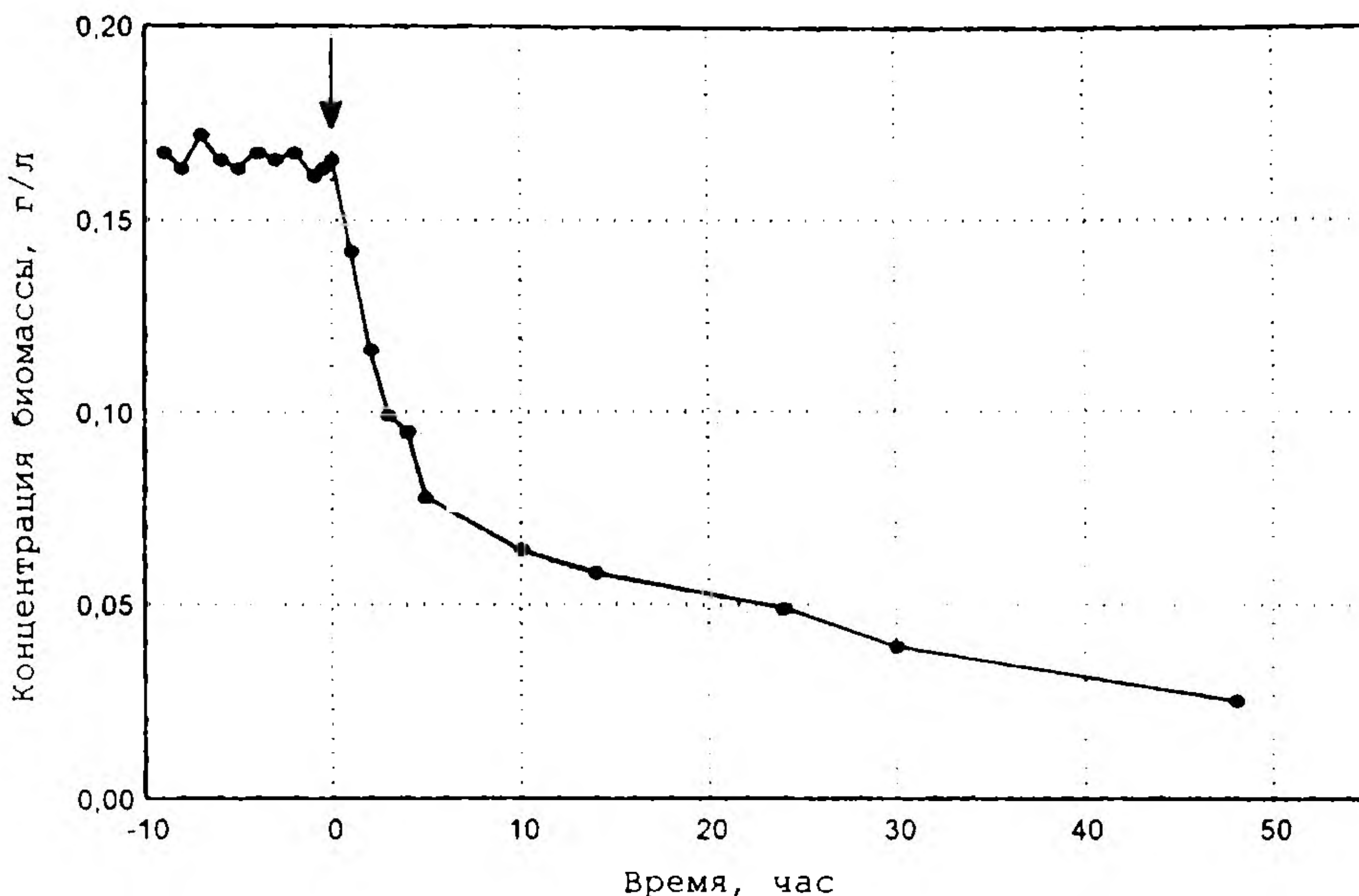


Рис 4.9. Изменение концентрации биомассы клеток кишечной палочки при культивировании в хемостате при изменении протока: $0,25 \text{ час}^{-1} \Rightarrow 0,765 \text{ час}^{-1}$. Стрелкой указан момент изменения протока

Вопросы. Определить по представленным данным значения кинетических параметров K_s и $r_{\max}$ и экономического коэффициента $\bar{Y}$, характеризующих рост в хемостате популяции бактерий *E.coli* в указанных условиях переходного процесса.

Решение. На первом этапе определим среднее значение экономического коэффициента $\bar{Y}$ в ходе процесса, исходя из предположения, что он несущественно изменяется при смене протока. Для этого воспользуемся подходом, рассмотренным в предыдущей задаче. Вспомогательная переменная $S_0 - S$ представлена в 4-м столбце табл.4.4, а решение – на рис.4.10.

Как видно, экспериментальные данные достаточно компактно группируются около прямой линии. Это свидетельствует о том, что в течение переходного процесса изменения концентрации биомассы и субстрата связаны таким же соотношением, как и в стационарном состоянии: $X = \bar{Y}(S_0 - S)$, и среднее значение экономического коэффициента $\bar{Y} = 0,35$ достаточно стабильно.

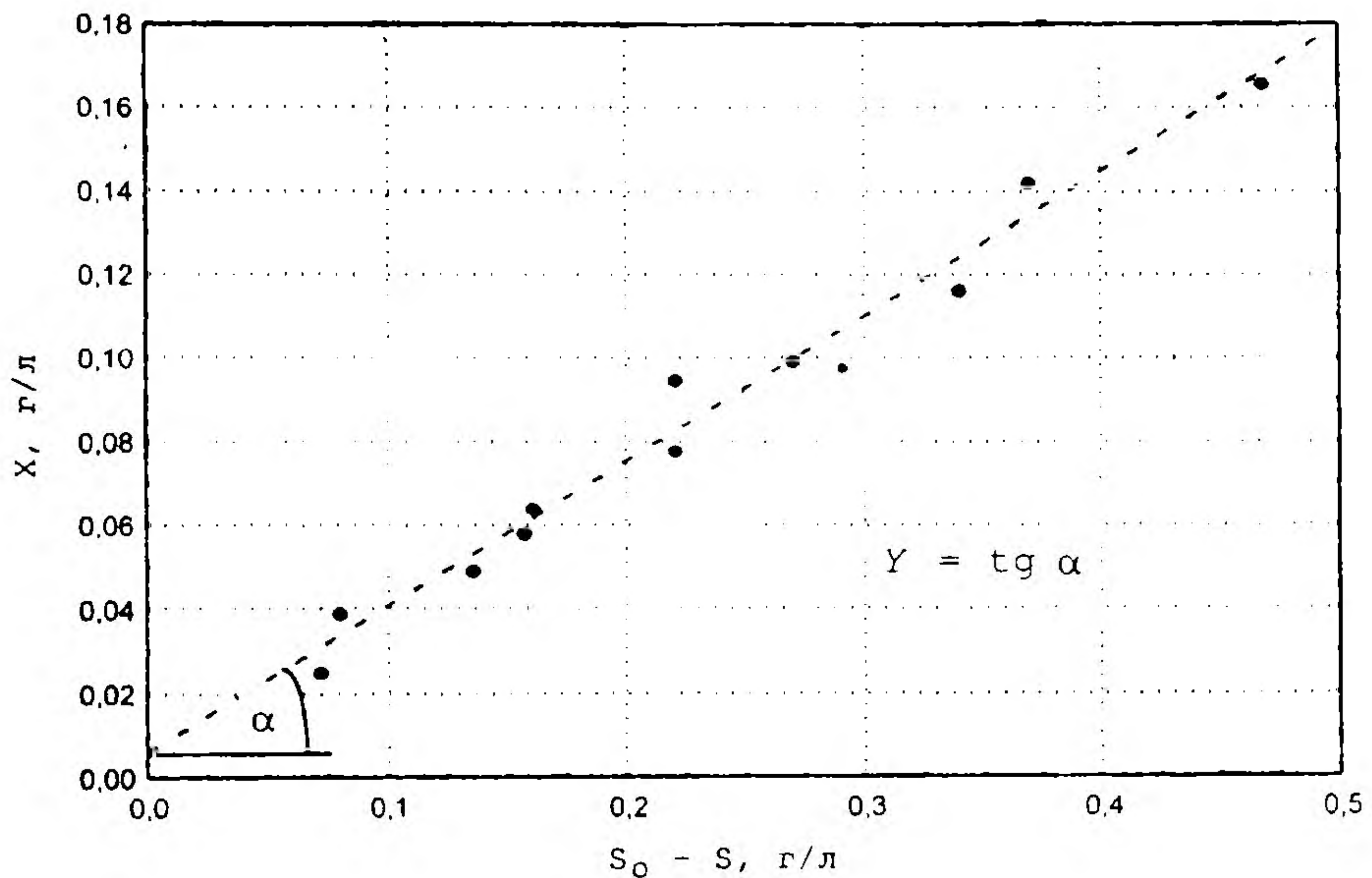


Рис.4.10. Определение среднего значения экономического коэффициента по данным из табл.4.4

Для определения кинетических параметров K_S и $r_{\max}$ используем следующую теорию, развитую в работе [Евдокимов и др., 2000]. Согласно этой теории, если хемотростатная культура клеток находится в стационарном состоянии при протоке $D_{\text{исх}}$, и далее проток изменяется $D_{\text{исх}} \Rightarrow D$, то, начиная с момента смены протока, динамика системы описывается следующим уравнением:

$$\frac{K_S + S_0}{S_0 - \bar{S}} \cdot \ln \frac{X}{X_0} - \frac{K_S + \bar{S}}{S_0 - \bar{S}} \cdot \ln \left| \frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0} \right| = (r_{\max} - D) \cdot t \quad (4.11)$$

где $\bar{S} = K_S D / (r_{\max} - D)$ и $\bar{X}$ – стационарная концентрация биомассы при протоке D . Уравнение (4.11) будем использовать в виде следующей линейной анаморфозы:

$$\frac{1}{t} \cdot \ln \frac{X}{X_0} = \left(\frac{r_{\max} S_0}{K_S + S_0} - D \right) + \frac{K_S + \bar{S}}{K_S + S_0} \cdot \left(\frac{1}{t} \cdot \ln \left| \frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0} \right| \right) \quad (4.12)$$

При расчете вспомогательных переменных $\frac{1}{t} \cdot \ln \left| \frac{\bar{X} - X}{\bar{X} - X_0} \right|$ и $\frac{1}{t} \cdot \ln \frac{X}{X_0}$

(табл.4.4, столбцы 5-й и 6-й) применялись следующие значения начальной и стационарной концентраций биомассы клеток: $X_0 = 0,166 \text{ мг/л}$ и

$\bar{X} = 0,025$ мг/л. Экспериментальные данные, представленные в указанных координатах, как видно из рис.4.11, группируются около прямой линии, которая, согласно выражению (4.12), отсекает на оси ординат значение

$$\frac{r_{\max} S_0}{K_S + S_0} - D = 0,018 \text{ час}^{-1}, \text{ а тангенс угла ее наклона дает значение}$$

$$\frac{K_S + \bar{S}}{K_S + S_0} = 0,894 \text{ отн.ед.}$$

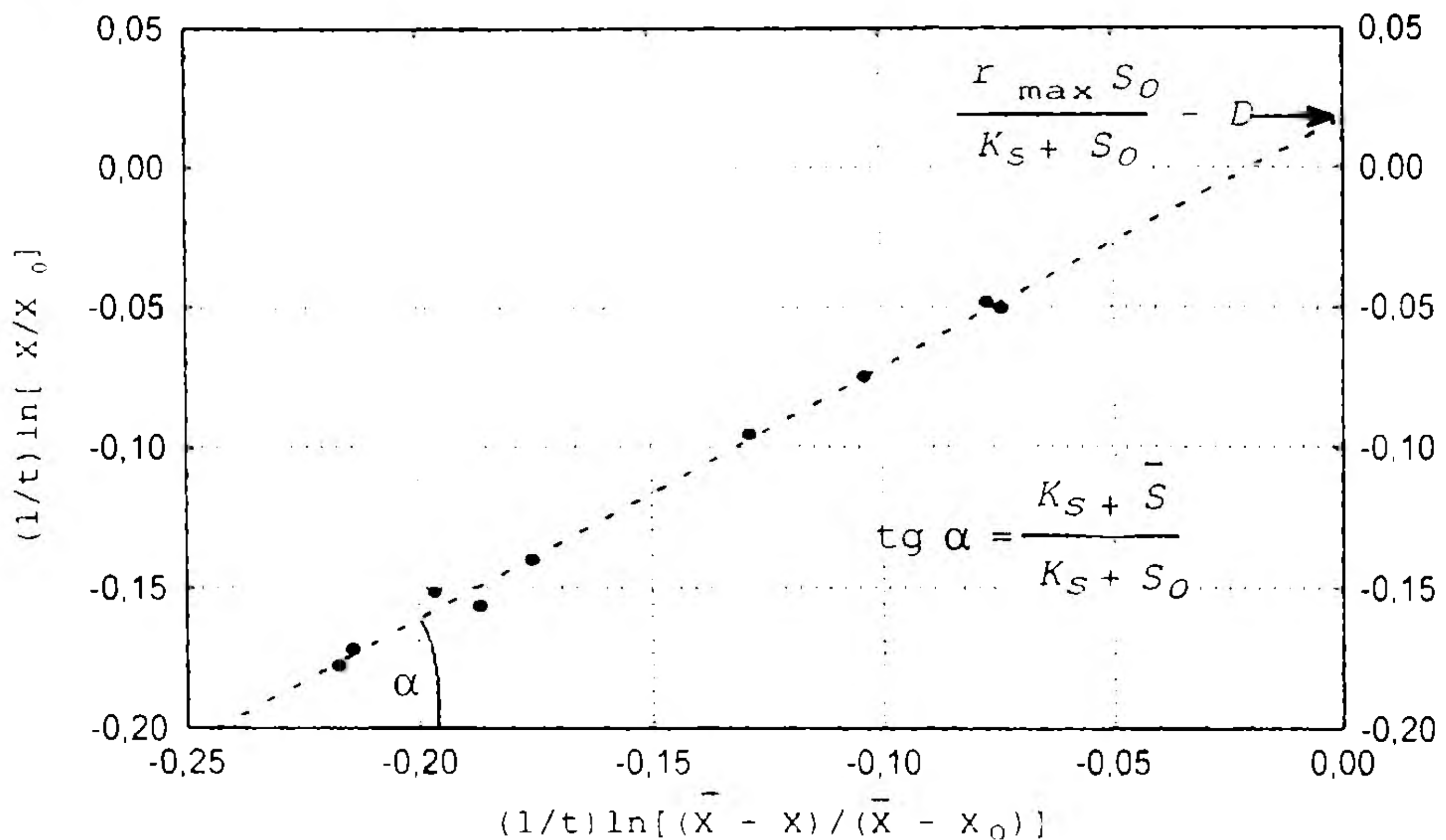


Рис.4.11. Определение кинетических параметров роста клеток K_S и $r_{\max}$ по данным хемостатного культивирования на основе данных из табл.4.4

Далее, решая найденные соотношения как систему уравнений с двумя неизвестными, легко найти искомые значения кинетических параметров: $r_{\max} = 0,8 \text{ час}^{-1}$, $K_S = 13,6 \text{ мг/л}$.

Задача 4.5

Условия. Исследовали кинетику потребления энергетического субстрата, глюкозы, при росте популяции кишечной палочки *E.coli* в хемостате в стационарных условиях. Опыты проводили при различных начальных концентрациях глюкозы и значениях протока. В ходе эксперимента измеряли стационарные концентрации биомассы и глюкозы. Данные представлены в табл. 4.5.

Таблица 4.5

Начальная концентрация глюкозы S_0 , мм	Проток D , час ⁻¹	Стационарная концентрация биомассы $\bar{X}$, г/л	Стационарная концентрация глюкозы $\bar{S}$, мм	Y	$\frac{1}{D}$	$\frac{1}{Y}$
4	0,1	1,74	0,03	0,438	10	2,28
4	0,2	1,93	0,06	0,49	5	2,04
4	0,4	2	0,18	0,524	2,5	1,91
4	0,6	1,88	0,49	0,536	1,67	1,87
4	0,75	1,13	1,91	0,541	1,33	1,85
8	0,1	1,96	0,03	0,246	10	4,07
8	0,2	2,08	0,06	0,262	5	3,82
8	0,7	1,92	1,02	0,275	1,43	3,64
8	0,75	1,68	1,88	0,275	1,33	3,64
8	0,8	0,28	6,98	0,274	1,25	3,64
16	0,2	2,16	0,06	0,136	5	7,38
16	0,4	2,18	0,17	0,138	2,5	7,26
16	0,7	2,08	1,01	0,1388	1,43	7,21
16	0,75	1,96	1,86	0,1386	1,33	7,21
16	0,8	1,26	6,94	0,1390	1,25	7,19

Вопросы. Определить по представленным данным значения ростового экономического коэффициента $Y_{\text{рост}}$ и трат на поддержание m , характеризующих кинетику потребления энергетического субстрата, глюкозы, при росте популяции бактерий *E. coli* в хемостате в указанных условиях.

Решение. На первом этапе решения определим для каждого варианта условий значение суммарного экономического коэффициента Y . Для расчетов Y (5-й столбец табл.4.5) будем использовать соотношение (4.8) в виде $Y = \bar{X} / (S_0 - \bar{S})$ и данные из 1-го, 3-го и 4-го столбцов табл.4.5.

В соответствии с теорией суммарный экономический коэффициент Y , ростовой экономический коэффициент $Y_{\text{рост}}$ и траты на поддержание m связаны соотношением (4.2):

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_{\text{рост}}} + \frac{m}{r}$$

Учитывая, что в стационарном состоянии в хемостате удельная скорость роста популяции r равна потоку D , будем использовать соотношение (4.2) в виде

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_{\text{рост}}} + \frac{m}{D} \quad (4.13)$$

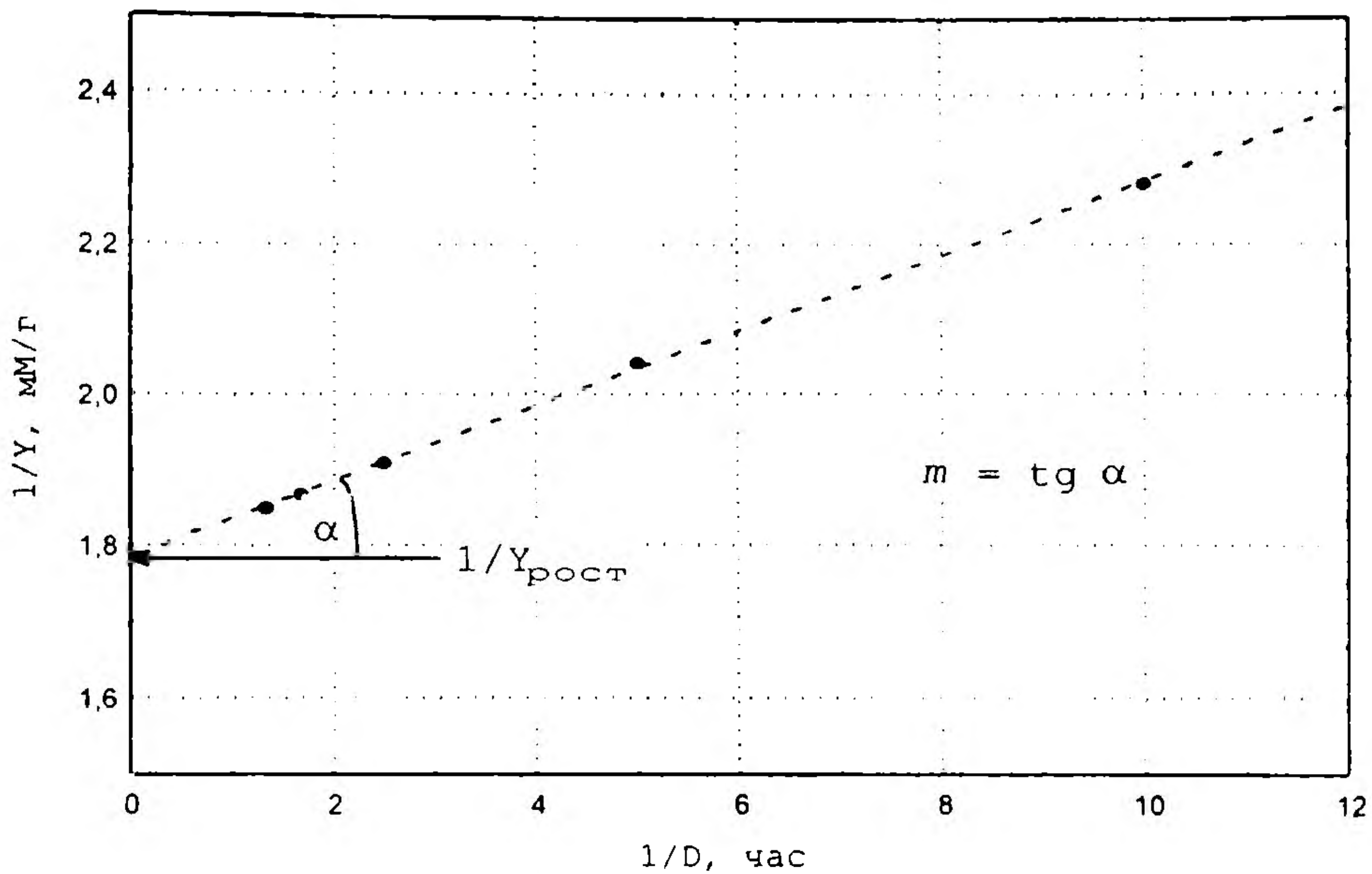


Рис.4.12 . Определение ростового экономического коэффициента $Y_{\text{рост}}$ и трат на поддержание m по данным из табл.4.5 для $S_0 = 4$ мм

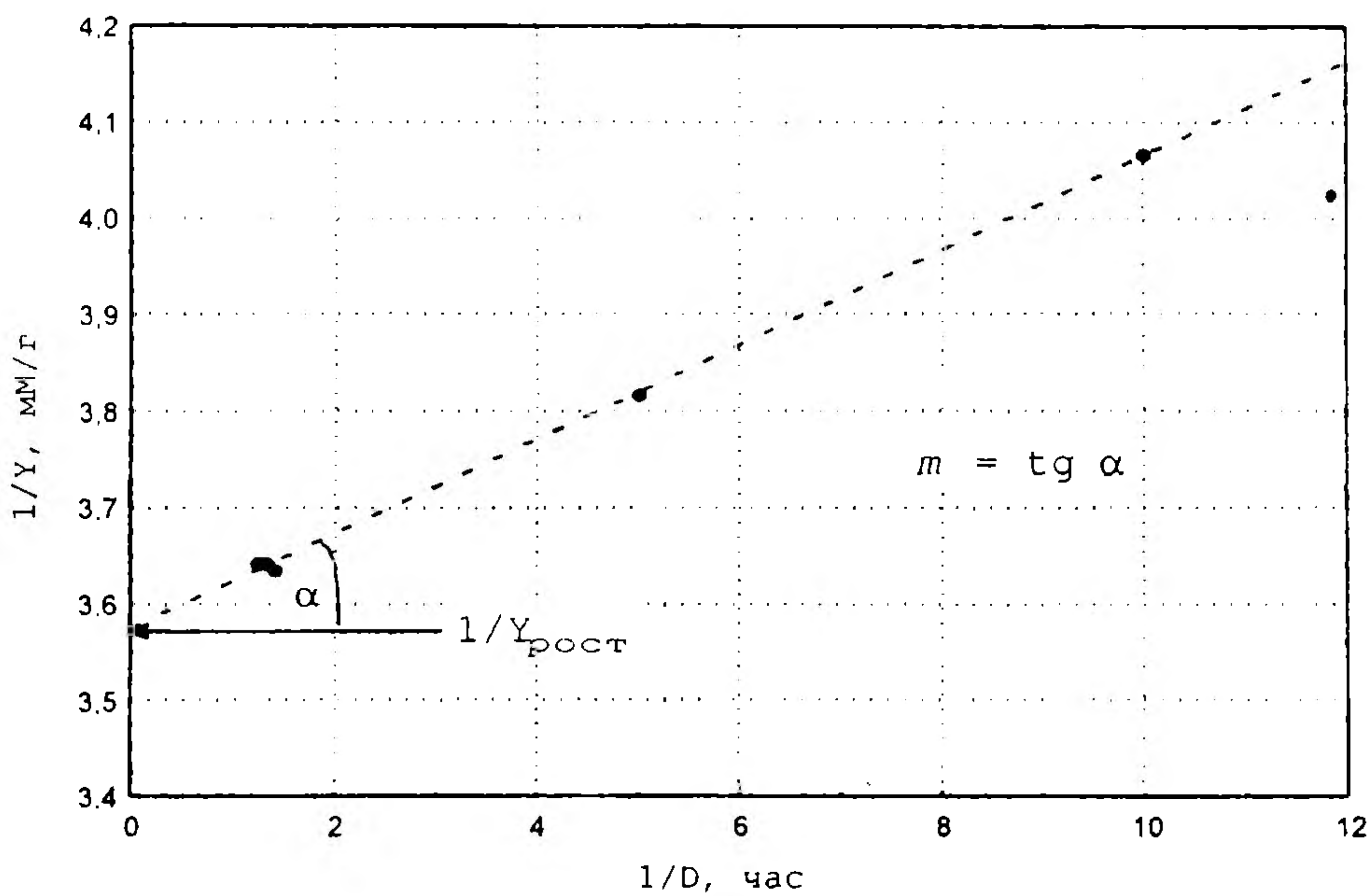


Рис.4.13. То же для $S_0 = 8$ мм

С этой целью рассчитаем вспомогательные переменные $1/D$ и $1/Y$ (столбцы 6-й и 7-й табл.4.5) и построим графики в этих координатах для каждого значения начальной концентрации глюкозы S_0 (рис.4.12–4.14).

Экспериментальные данные на этих графиках группируются около прямых линий, которые, согласно выражению (4.13), отсекают на оси ординат значения $1/Y_{\text{рост}}$, а тангенсы угла наклона дают значения m .

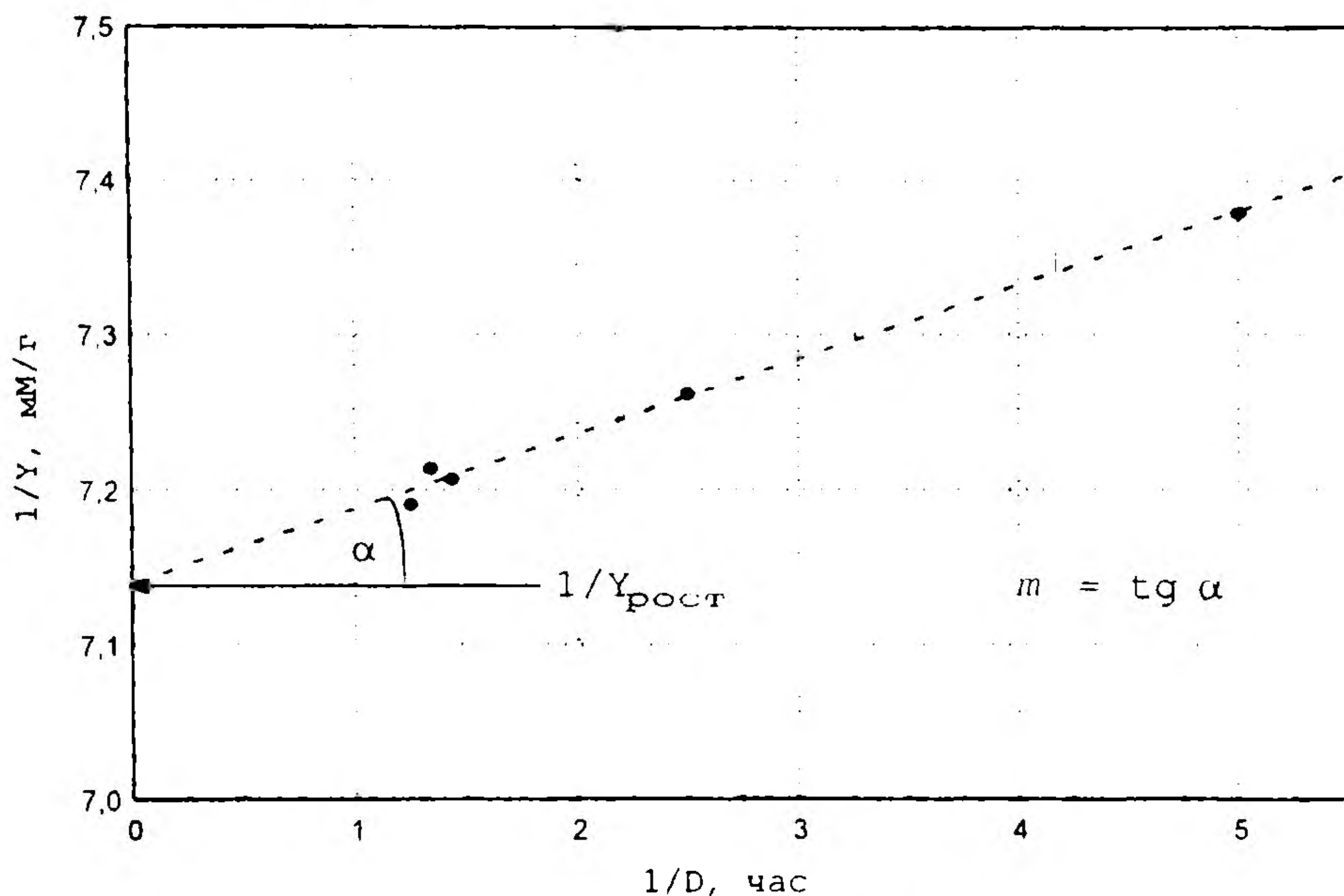


Рис.4.14. То же для $S_0 = 16$ mM

Полученные в результате значения ростового экономического коэффициента и трат на поддержание представлены в табл.4.6.

Таблица 4.6

Начальная концентрация глюкозы S_0 , mM	Ростовой экономический коэффициент $Y_{\text{рост}}$, г/мМ	Траты на поддержание m , час ⁻¹
4	0,56	0,05
8	0,28	0,049
16	0,14	0,048

Тема 5. Ингибирование роста и размножения химическими факторами

Теория. Кинетика ингибирования роста и размножения химическими факторами в биологических популяциях сложна и достаточно разработана лишь для популяций микроорганизмов, когда торможение ростовых процессов можно свести к ингибированию отдельных ферментативных реакций или транспортных систем. Соответственно, уравнения, описывающие торможение роста клеток в зависимости от концентрации ингибитора, подобны уравнениям ферментативной кинетики [Перт, 1978; Печуркин, 1978]:

Конкурентное ингибирование:

$$r(S, I) = \frac{r_{\max} S}{K_S (1 + I/K_I) + S} \quad (5.1)$$

Неконкурентное ингибирование (уравнение Иерусалимского):

$$r(S, I) = \frac{r_{\max} S}{K_S + S} \cdot \frac{K_I}{I + K_I} = \frac{r(S) \cdot K_I}{I + K_I} \quad (5.2)$$

Ингибирование избытком субстрата (уравнение Эндрюса):

$$r(S) = \frac{r_{\max} S}{K_S + S(1 + S/K_I)} \quad (5.3)$$

Здесь $r(S, I)$ – удельная скорость роста популяции, S – концентрация лимитирующего субстрата, I – концентрация ингибитора, $r_{\max}$ – максимальная удельная скорость роста, K_S – константа насыщения для данного субстрата, K_I – константа ингибирования.

При наличии кооперативных эффектов при ингибировании для анализа данных можно предложить модифицированное уравнение Иерусалимского:

$$r(S, I) = \frac{r(S) \cdot K_I^n}{I^n + K_I^n} \quad (5.4)$$

где n – коэффициент нелинейности ингибирования. Константа ингибирования численно равна той концентрации ингибитора, при которой скорость роста популяции уменьшается вдвое.

Кинетика, соответствующая модифицированному уравнению Иерусалимского, наиболее часто встречается при ингибировании роста микроорганизмов различными антибиотиками, ксенобиотиками и ионами тяжелых металлов. Типичный вид зависимостей при различной степени нелинейности ингибирования представлен на рис.5.1.

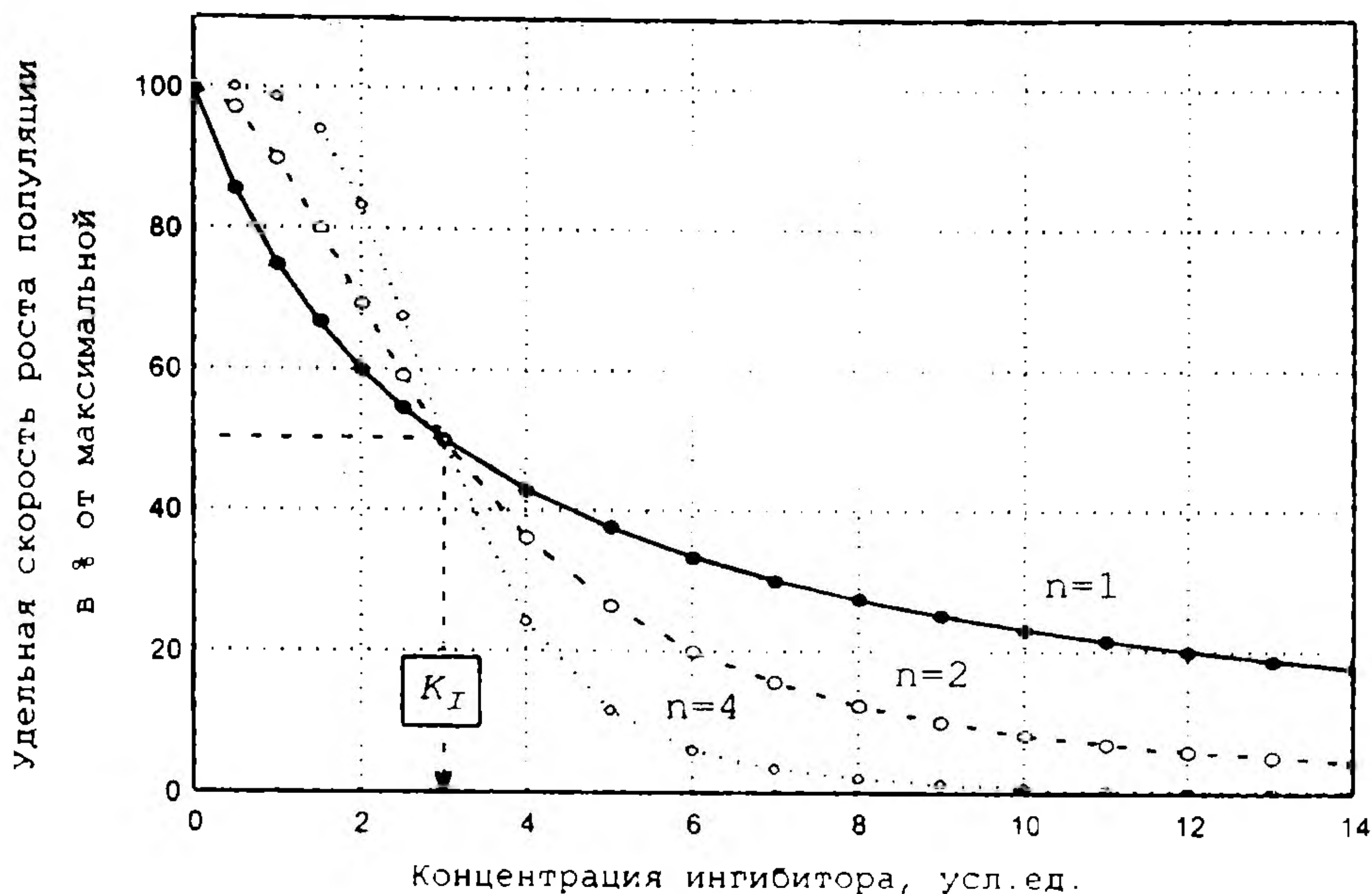


Рис.5.1. Ингибирование роста популяции в соответствии с модифицированным уравнением Иерусалимского

Задача 5.1

Условия. Исследовали кинетику ингибирования роста популяции бактерий *E.coli* ионами серебра Ag^+ . С этой целью в пять колб с питательной средой (минеральной с глюкозой) и различной концентрацией нитрата серебра было добавлено одинаковое количество клеток бактерий. Культивирование клеток проводили при оптимальной температуре $37^{\circ}C$ и необходимом уровне аэрации. В ходе опыта измеряли оптическую плотность культуры. Данные представлены в табл. 5.1.

Таблица 5.1

	Оптическая плотность культуры клеток E_x				
Время t , час	$[Ag^+] = 0$	$[Ag^+] = 0,02\text{мМ}$	$[Ag^+] = 0,04\text{мМ}$	$[Ag^+] = 0,06\text{мМ}$	$[Ag^+] = 0,08\text{мМ}$
2	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
4	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
6,5	0,011	0,012	0,012	0,011	0,011
7	0,021	0,016	0,014	0,013	0,013
8,5	0,065	0,033	0,024	0,02	0,018
9,8	0,173	0,062	0,039	0,029	0,024
10,4	0,271	0,083	0,048	0,034	0,028
11,5	0,619	0,142	0,071	0,047	0,036

Вопросы. Определить по представленным данным значения константы K_I и коэффициента нелинейности n ингибирования роста бактерий *E.coli* ионами серебра.

Решение. Сначала для каждой колбы (каждой концентрации ионов серебра) найдем значения удельной скорости роста популяции клеток $r(t)$ по алгоритму, рассмотренному в задаче 1.1. Отметим, что при ингибировании роста часто проявляется эффект начальной задержки роста культуры клеток, известный как эффект лаг-фазы. Для определения длительности лаг-фазы данные из табл. 5.1 представим в координатах $\{t, \ln(E_x)\}$. Тогда лаг-фаза будет соответствовать горизонтальному участку кривой, а экспоненциальная фаза роста – наклонной прямой (рис.5.2).

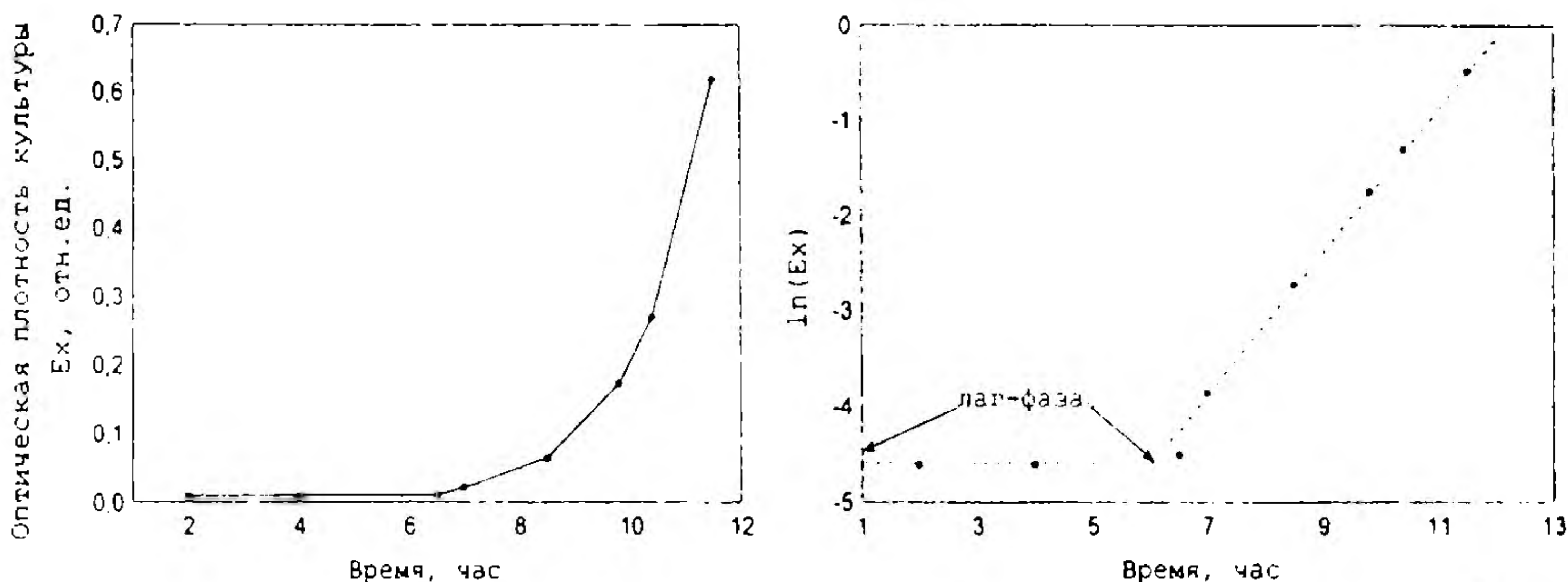


Рис.5.2. Лаг-фаза и экспоненциальный рост популяции клеток *E.coli*

При определении удельной скорости роста популяции будем использовать только экспоненциальную фазу. Для этого в качестве начальной точки роста будем брать вторую точку, в которой значение оптической плотности отлично от исходного значения (для первой отличающейся точки не определен момент времени начала роста). В рассматриваемом примере на рис.5.2 – это точка, соответствующая времени $t = 7$ часов.

Линеаризованные данные в скорректированных координатах представлены на рис.5.3, а соответствующие им результаты определения удельной скорости роста популяции *E.coli* в колбах с различной концентрацией ионов серебра представлены в табл. 5.2 и на рис.5.4.

Таблица 5.2

Концентрация ионов серебра, мМ	0	0,02	0,04	0,06	0,08
Удельная скорость роста, час ⁻¹	0,752	0,485	0,362	0,285	0,227

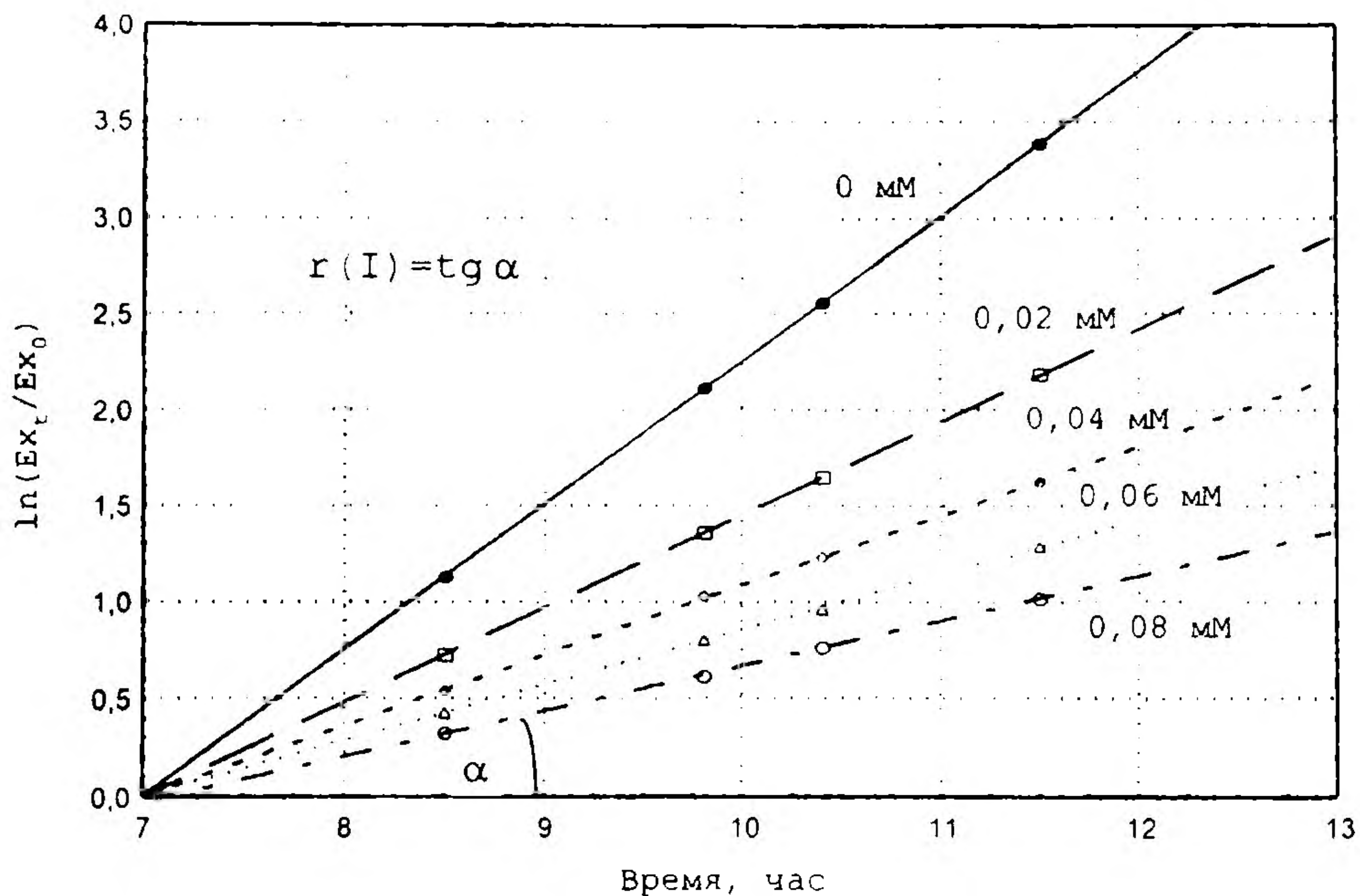


Рис.5.3. Определение удельной скорости роста популяции клеток *E. coli* при различной концентрации ионов серебра в среде по данным из табл.5.1

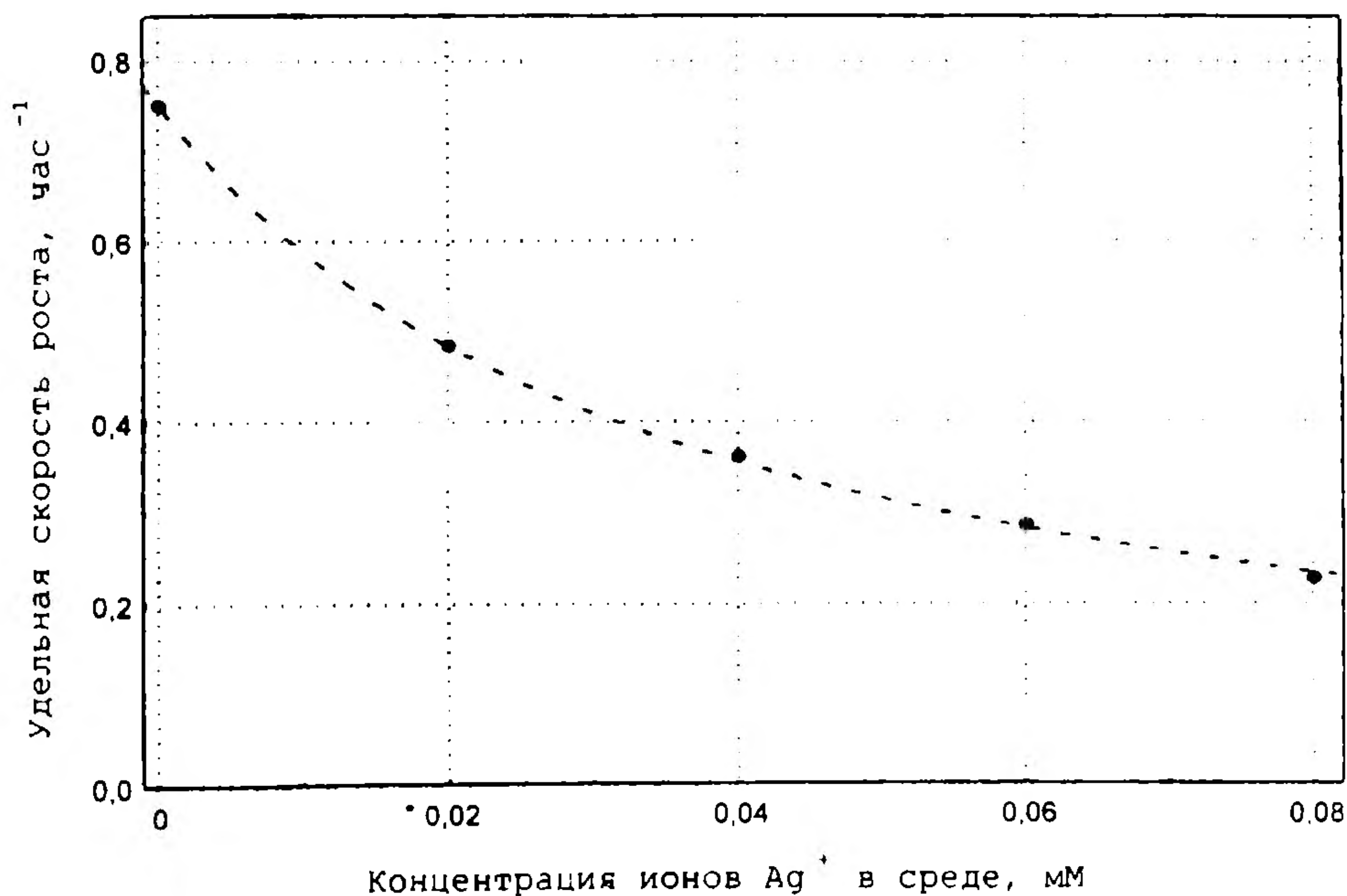


Рис 5.4. Зависимость удельной скорости роста популяции клеток *E. coli* от концентрации ионов серебра в среде

Как видно из рис.5.4, зависимость удельной скорости роста популяции клеток *E.coli* от концентрации ионов серебра в среде, по-видимому, описывается уравнением Иерусалимского (5.4).

Для нахождения параметров уравнения Иерусалимского, константы ингибирования K_I и коэффициента нелинейности ингибирования n , используем следующую линейную анаморфозу:

$$\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right) = n \cdot \ln I - n \cdot \ln K_I, \quad (5.5)$$

где r_0 – удельная скорость роста популяции при нулевой концентрации ингибитора, r_I – удельная скорость роста популяции при концентрации ингибитора, равной I . На основе данных из табл. 5.2 рассчитаем вспомога-

тельные переменные $\ln I$ и $\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right)$, как это указано в табл. 5.3, и по-

строим график в этих переменных (рис.5.5).

Таблица 5.3

$\ln I$	-3,912	-3,219	-2,813	-2,526
$\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right)$	-0,597	0,075	0,494	0,838

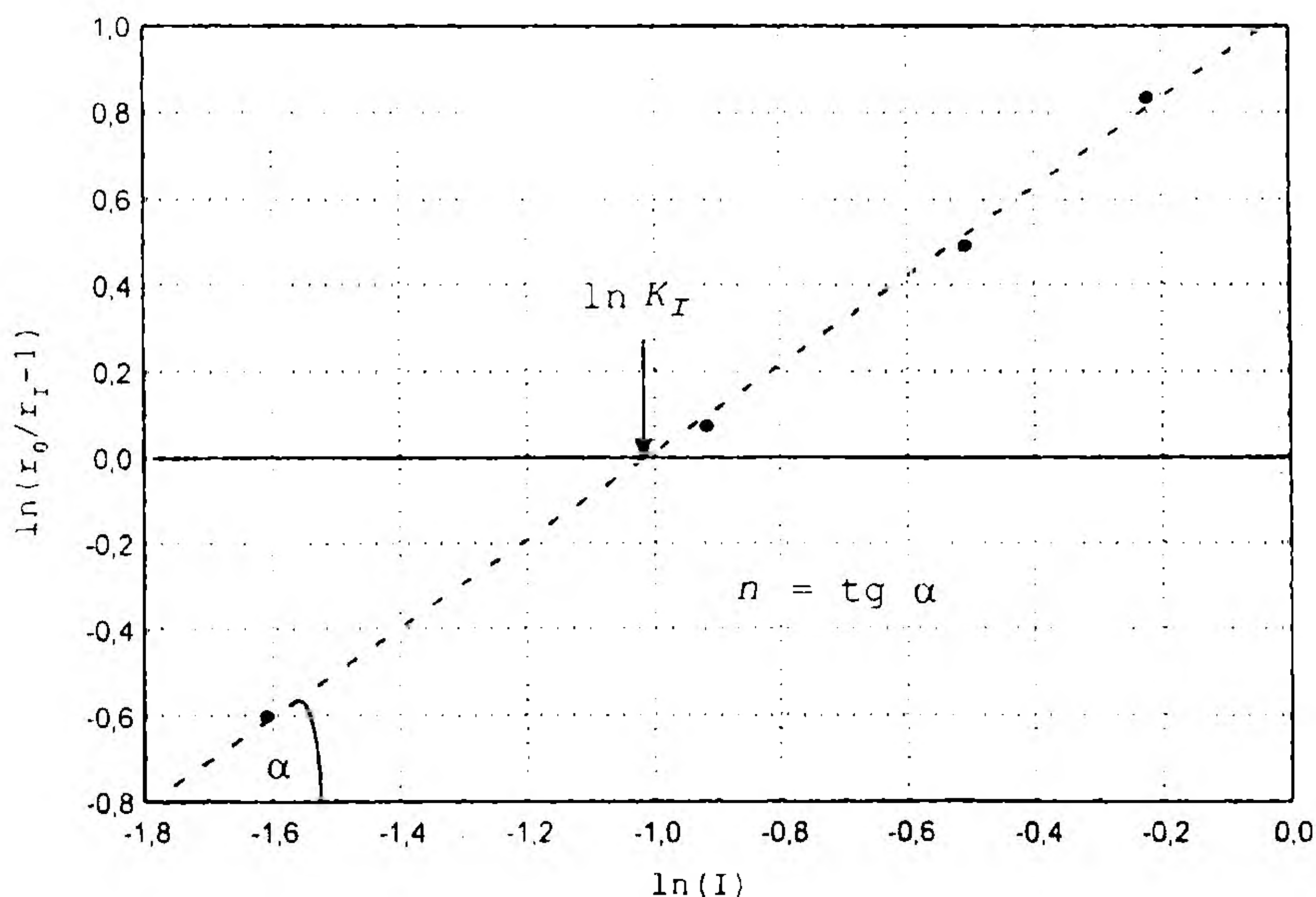


Рис.5.5. Определение параметров уравнения Иерусалимского по данным из табл. 5.3

Экспериментальные точки в соответствии с уравнением (5.5) должны группироваться около прямой линии, тангенс угла которой дает значение коэффициента нелинейности ингибирования n , а точка ее пересечения с осью абсцисс – значение натурального логарифма константы ингибирования K_I . Для рассматриваемого случая $n = 1$, $\ln(K_I) = -3,32$, $K_I = 0,036$ мМ, что и требовалось найти.

Задача 5.2

Условия. Для определения кинетики ингибирующего влияния ионов лития на процесс размножения дрозофил (*Drosophila melanogaster*) на личиночной стадии измеряли процент выплода взрослых мух (имаго) из определенного количества отложенных яиц в зависимости от концентрации лития в питательной среде для личинок. Данные представлены в табл. 5.4.

Таблица 5.4

Концентрация ионов лития, г/л	Процент выплода, %	$\ln I$	$\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right)$
0	100	–	–
0,1	98,4	–2,30259	–4,14313
0,2	89,0	–1,60944	–2,09714
0,25	71,8	–1,38629	–0,93827
0,3	62,5	–1,20397	–0,51083
0,35	43,7	–1,04982	0,251314
0,45	23,4	–0,79851	1,18377
0,55	6,25	–0,59784	2,70805
0,65	4	–0,43078	3,178054
0,75	0	–	–
0,85	0	–	–

Вопросы. Проанализировать полученные результаты и определить необходимые кинетические параметры, характеризующие влияние ионов лития на процесс размножения дрозофил.

Решение. Развитие личинок из яиц, их питание, формирование полноценных куколок и далее имаго наряду с плодовитостью являются важными составляющими процесса размножения дрозофил. Количественную оценку их приспособленности на этой стадии дает процент выплода имаго из определенного числа яиц. Построим график зависимости процента выплода от концентрации ионов лития в среде на основе данных из табл. 5.4 (1-й и 2-й столбцы) – рис.5.6.

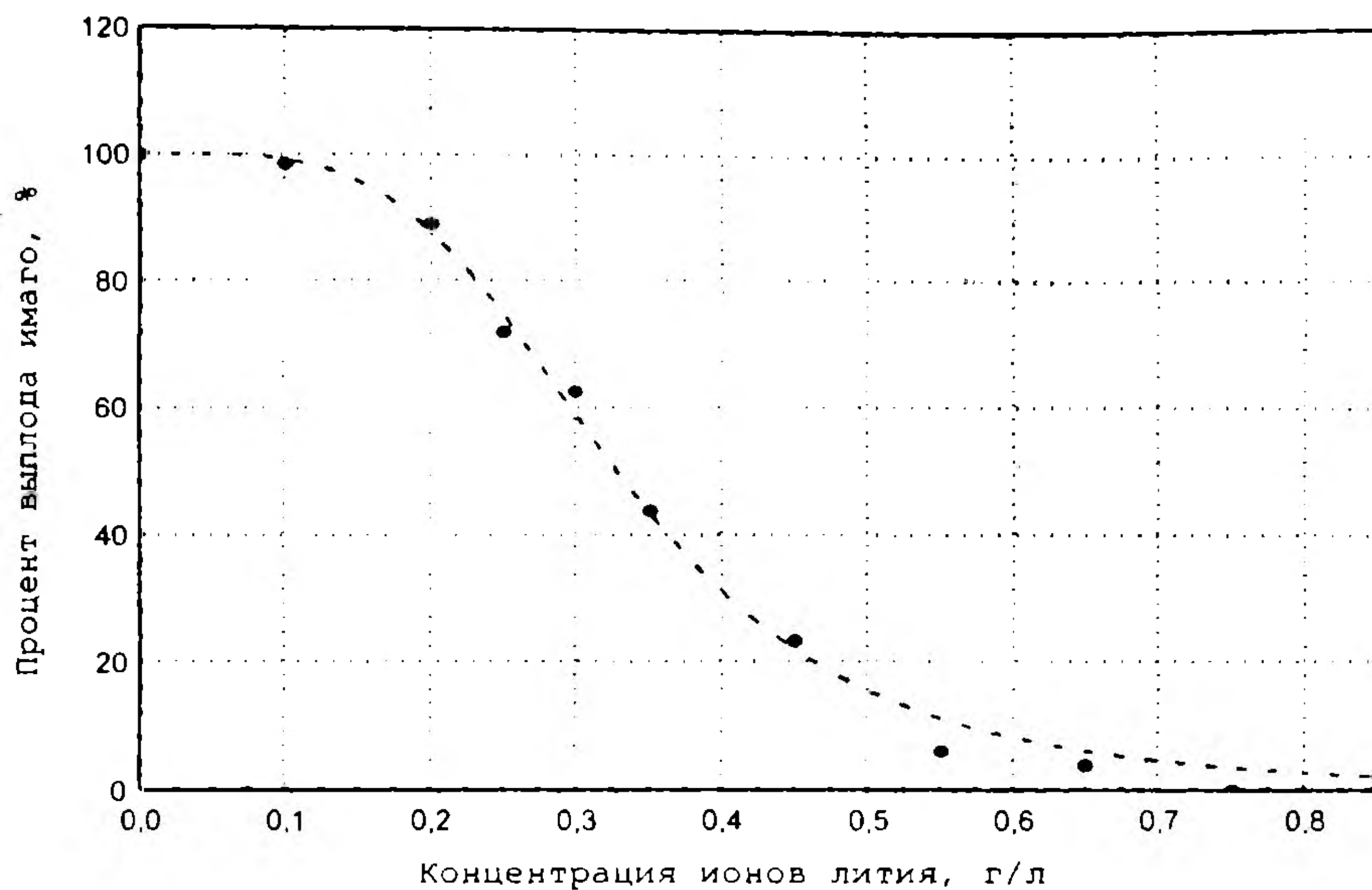


Рис.5.6. Зависимость процента выплода имаго дрозофил от концентрации ионов лития в корме для личинок

Как видно из рисунка, эта зависимость имеет явный S-образный характер, т.е. отражает неконкурентный кооперативный тип инги-

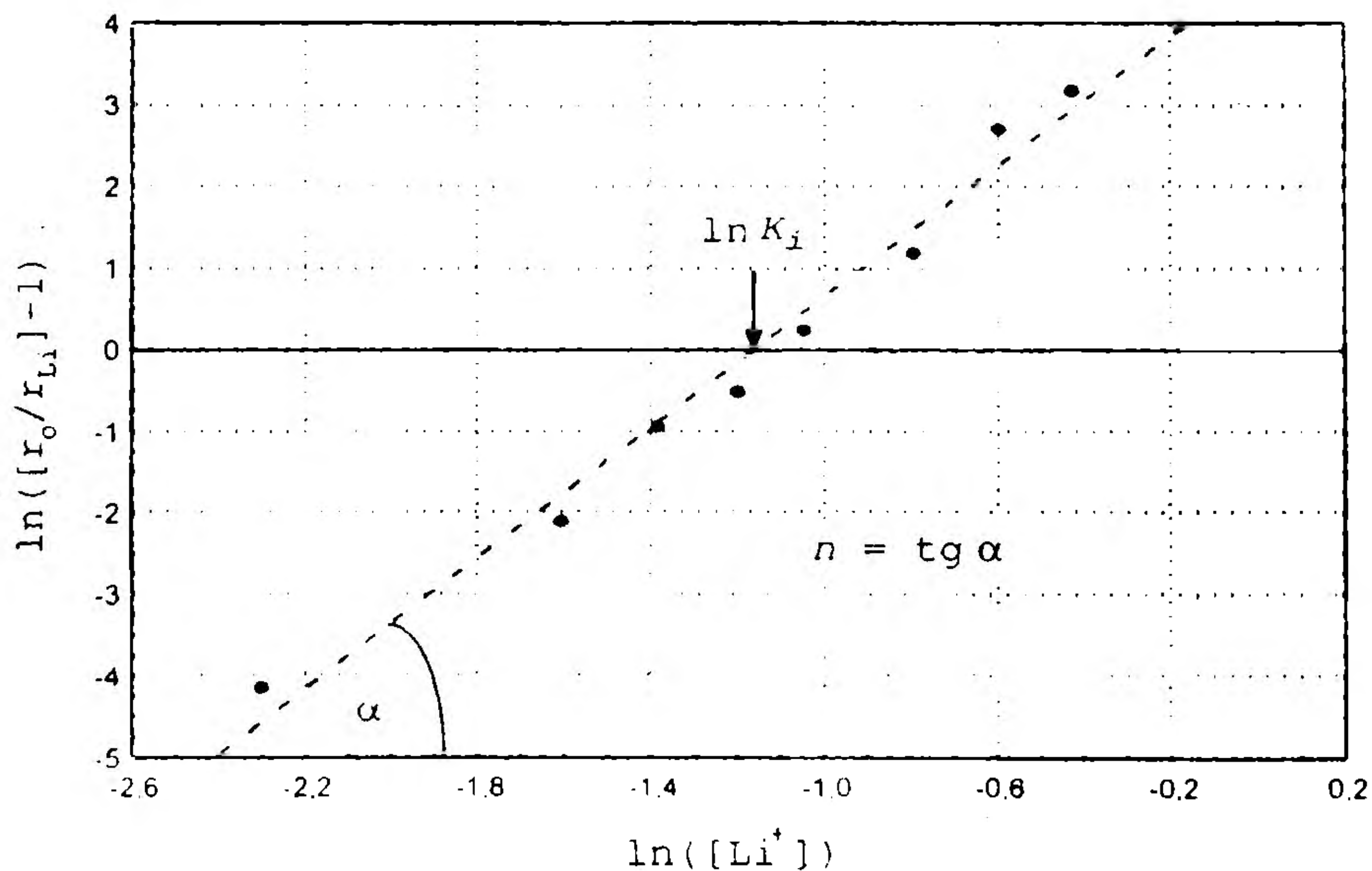


Рис.5.7. Определение параметров уравнения Иерусалимского по данным из табл. 5.4

бирования и, очевидно, описывается модифицированным уравнением Иерусалимского (5.4), в котором $r_0 = 100$.

Параметры уравнения определим на основе той же линейной анаморфозы уравнения Иерусалимского (5.5), что и в задаче 5.1. Рассчитаем

вспомогательные переменные $\ln I$ и $\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right)$ (табл. 5.4, 3-й и 4-й

столбцы) и построим график в этих переменных (рис.5.7). Значение коэффициента нелинейности ингибирования n равно тангенсу угла наклона регрессионной прямой, проведенной через экспериментальные точки. Для рассматриваемого случая $n = 4$, что, по-видимому, свидетельствует о существенно нелинейном характере процесса ингибирования. Константу ингибирования K_I найдем из ее натурального логарифма, который определяется из точки пересечения регрессионной прямой с осью абсцисс (рис.5.7): $K_I = 0,31$ г/л.

Задача 5.3

Условия. В Ханты-Мансийском автономном округе на Южно-Сургутском нефтепромысле методами биотехнологии проводили очистку участков почвы от нефтяных загрязнений. После завершения рекультивационных работ проверяли остаточную токсичность почвы для растений путем посева луговых трав и определения всхожести их семян. В табл. 5.5 представлены такие данные для мятлика (*Poa sibirica*).

Таблица 5.5

Концентрация нефтепродуктов I , г/кг	Всхожесть семян r_I , %	$\ln I$	$\ln\left(\frac{r_0}{r_I} - 1\right)$
0	100	–	–
50	100	3,912023	–
100	90	4,60517	–2,19722
150	70	5,010635	–0,8473
200	60	5,298317	–0,40547
250	40	5,521461	0,405465
300	30	5,703782	0,847298
350	20	5,857933	1,386294

Вопросы. Определить по представленным данным кинетику ингибирования всхожести семян мятлика остаточными нефтепродуктами.

Решение. Будем считать, что концентрация остаточных нефтепродуктов в почве в первом приближении пропорциональна исходной концентрации нефтеконтаминантов. Для определения типа ингибирования построим график зависимости всхожести семян от концентрации нефтепродуктов (1-й и 2-й столбцы табл.5.5) – рис.5.8.

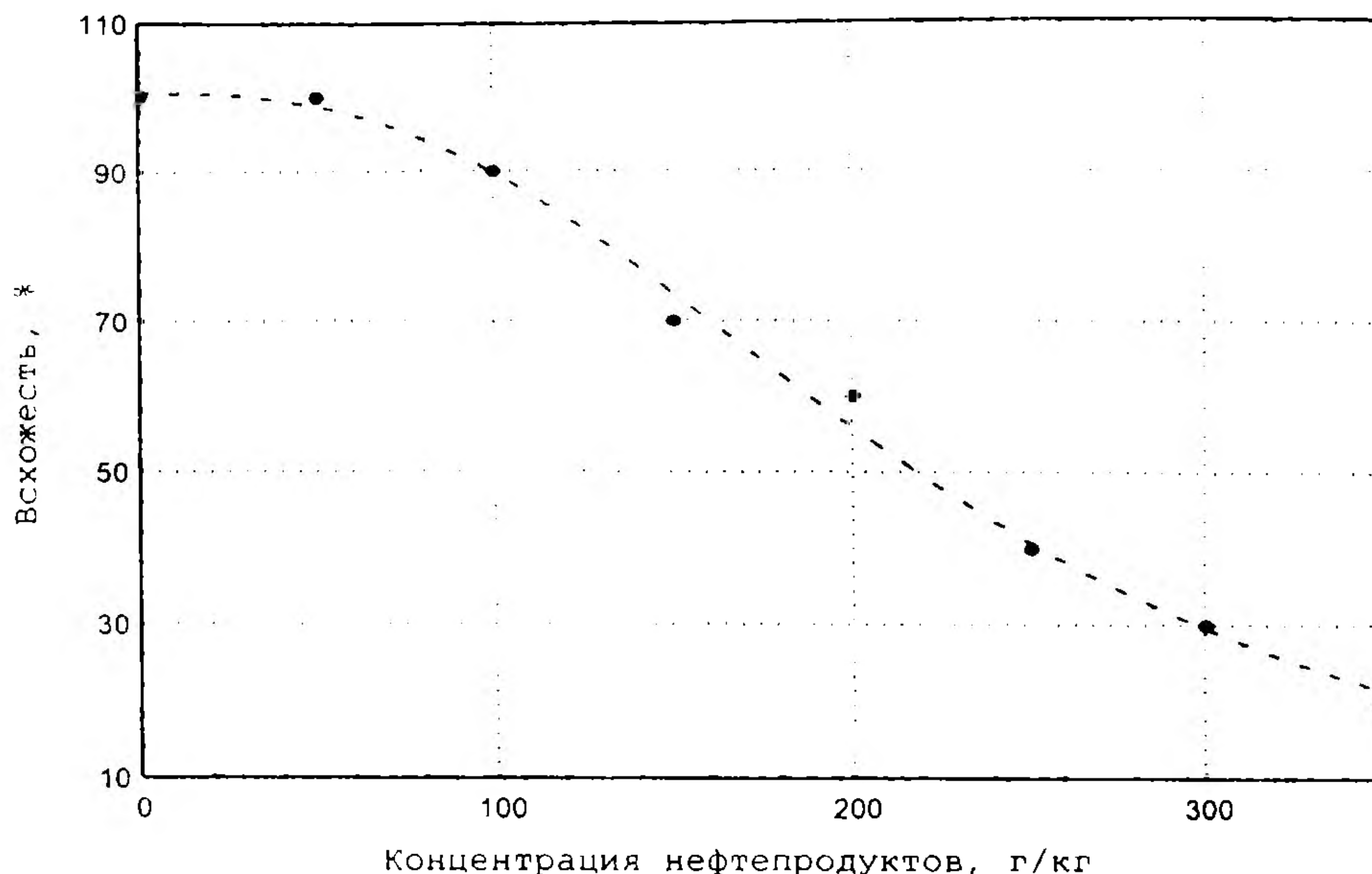


Рис.5.8. Зависимость всхожести семян мятлика на почве, подвергнутой биочистке, от исходной концентрации нефтепродуктов-загрязнителей

Вид кривой ингибирования на рис.5.8 показывает, что данная зависимость имеет кооперативный (S-образный) характер и, по-видимому, описывается модифицированным уравнением Иерусалимского (5.4), в котором $r_0 = 100$.

Дальнейший ход решения аналогичен задачам 5.1 и 5.2:

- параметры уравнения определяются на основе линейной анаморфозы уравнения Иерусалимского (5.5);
- рассчитываются вспомогательные переменные $\ln I$ и $\ln \left(\frac{r_0}{r_i} - 1 \right)$ (табл. 5.5, 3-й и 4-й столбцы);
- строится график в этих переменных (рис.5.9);
- через экспериментальные точки проводится регрессионная прямая;

- пересечение регрессионной прямой с осью абсцисс дает значение $\ln K_i = 5,384$;
- из тангенса угла наклона регрессионной прямой определяется коэффициент нелинейности ингибирования n .

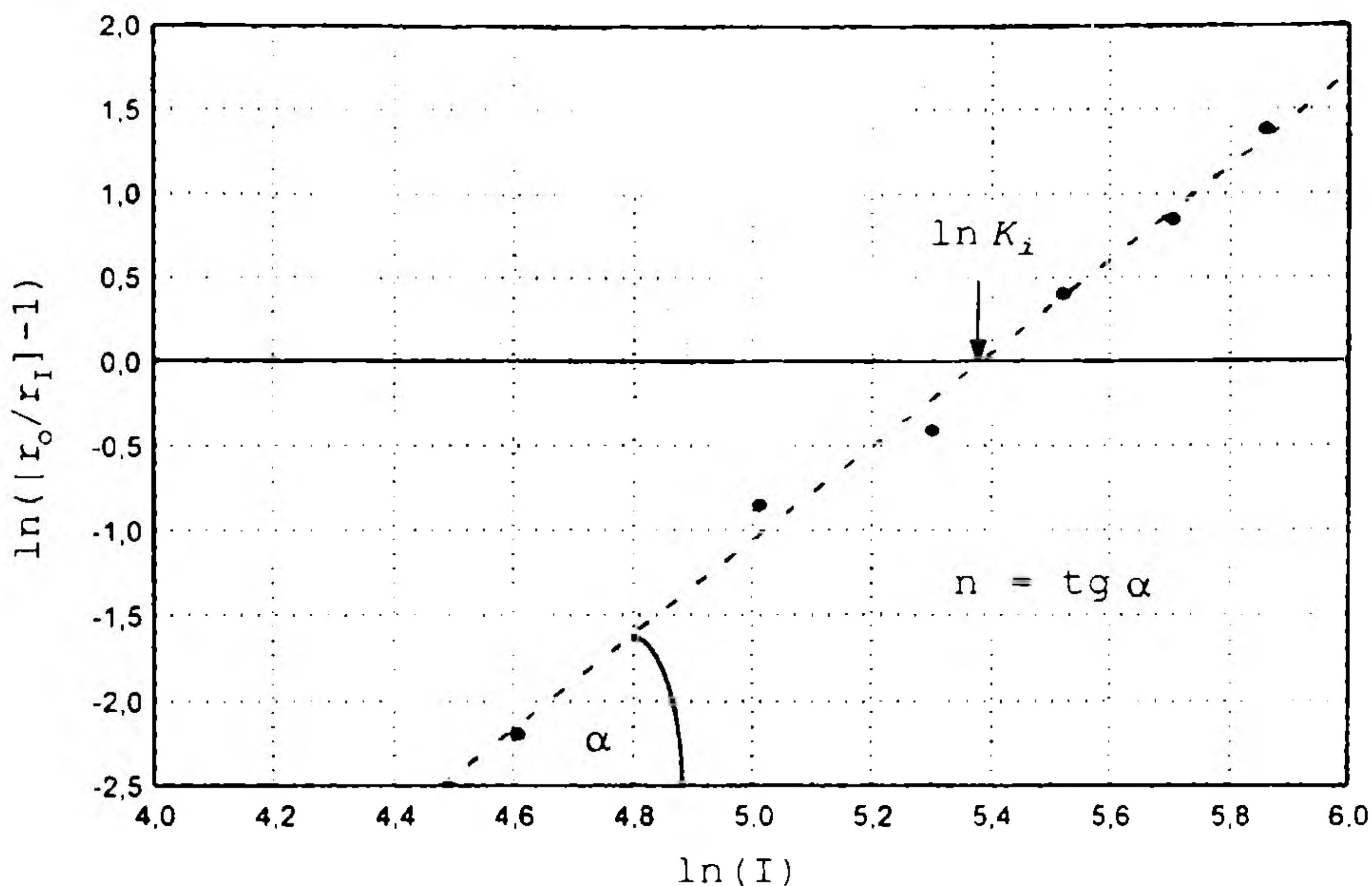


Рис.5.9. Определение параметров уравнения Иерусалимского по данным из табл. 5.5

Таким образом, кинетика ингибирования всхожести семян мятлика остаточными нефтеконтаминантами в почве описывается модифицированным уравнением Иерусалимского со следующими параметрами (в перерасчете на исходные концентрации нефтепродуктов-загрязнителей): $K_i = 218$ г/кг, $n = 2,77$.

Тема 6. Динамика конкуренции и отбора в популяциях

Теория. Динамика отбора в гаплоидных популяциях, популяциях с бесполом размножением, а также в диплоидных популяциях с половым размножением в гаплоидном приближении без учета мутационного процесса описывается системой уравнений Фишера [Fisher, 1930]:

$$p_i = p_i \cdot (r_i - \langle r \rangle), \quad i = 1 \dots N, \quad (6.1)$$

где p_i – относительная численность особей с i -м генотипом, r_i – их удельная скорость роста, $\langle r \rangle$ – средняя по популяции удельная скорость роста, N – число различных генотипов в популяции. Учет мутационного процесса приводит к аналогичному виду уравнений при соответствующей замене переменных, учитывающих частоты мутационных переходов [Эйген, Шустер, 1982]. В нелимитированных условиях при постоянных значениях удельной скорости роста ($r_i = \text{const}$) система уравнений (6.1) имеет аналитическое решение [Цоглин и др., 1970]:

$$p_i(t) = \frac{p_{i0} \cdot \exp(r_i t)}{\sum_{k=1}^N p_{k0} \cdot \exp(r_k t)} \quad (6.2)$$

Здесь p_{i0} , p_{k0} – начальные значения. Полезным для практики является следующее из (6.2) соотношение, описывающее изменение относительной численности особей двух разных генотипов:

$$\ln\left(\frac{p_i}{p_k}\right) = \ln\left(\frac{p_{i0}}{p_{k0}}\right) + (r_i - r_k) \cdot t \Rightarrow \ln\left(\frac{x_i}{x_k}\right) = \ln\left(\frac{x_{i0}}{x_{k0}}\right) + (r_i - r_k) \cdot t, \quad (6.3)$$

где x_{i0} , x_{k0} , x_i и x_k – начальные и конечные численности особей с i -м и k -м генотипами соответственно, t – время наблюдения. Отбор в нелимитированных условиях направлен на увеличение удельной скорости роста: $\langle r \rangle \Rightarrow \max(r)$, его называют также r -отбором.

Для условий лимитированного роста популяций, зависящего, например, от количества субстрата S , находящегося в минимуме, или для иного типа плотностно-зависимого роста удельные скорости роста r_i не являются постоянными и изменяются во времени. В этом случае выражение (6.2) имеет вид:

$$p_i(t) = \frac{p_{i0} \cdot \exp\left(\int_0^t r_i(\tau) d\tau\right)}{\sum_{k=1}^N p_{k0} \cdot \exp\left(\int_0^t r_k(\tau) d\tau\right)} = \frac{p_{i0} \cdot \exp(\bar{r}_i t)}{\sum_{k=1}^N p_{k0} \cdot \exp(\bar{r}_k t)}, \quad (6.4)$$

где $\bar{r}_i$ – средняя по времени удельная скорость размножения особей i -го генотипа. Для субстрат-зависимого роста отбор направлен на уменьшение средней по популяции константы насыщения: $\langle K_s \rangle \Rightarrow \min(K_s)$, для плотностно-зависимого (логистического) роста отбор направлен на увеличение ресурсного параметра: $\langle K \rangle \Rightarrow \max(K)$. Этот вид отбора называют K -отбором [Печуркин, 1978].

Известна так же Основная теорема естественного отбора Фишера [Fisher, 1930], которая для рассмотренных выше популяций имеет следующее выражение:

$$\frac{d \langle r \rangle}{dt} = \sigma_r^2 \quad (6.5)$$

Здесь σ_r^2 – дисперсия удельной скорости роста в популяции.

Задача 6.1

Условия. В ферментере в условиях нелимитированного культивирования выращивали популяцию бактерий *Pseudomonas sp.* при использовании формальдегида в качестве субстрата, единственного источника углерода и энергии. Применяемый штамм бактерий в условиях эксперимента имел удельную скорость роста $r = 0,25 \text{ час}^{-1}$.

Вопросы. Рассчитать примерное время вытеснения исходного штамма бактерий мутантным, клетки которого являются более резистентными к формальдегиду и имеют более высокую удельную скорость роста $r = 0,43 \text{ час}^{-1}$, если известно, что частота появления таких мутаций равна $x_{\text{мут}}/x_{\text{исх}} = 2,3 \cdot 10^{-6}$ на одну генерацию. За критерий вытеснения взять соотношение концентраций клеток исходного штамма к мутантному $x_{\text{мут}}/x_{\text{исх}} = 1000/1$.

Решение. Рассчитаем максимальный, необходимый для указанного конкурентного замещения штаммов временной интервал. Для этого используем соотношение (6.3):

$$t = \frac{\ln\left(\frac{x_{\text{мут}}}{x_{\text{исх}}}\right) - \ln\left(\frac{x_{\text{мут}0}}{x_{\text{исх}0}}\right)}{(r_{\text{мут}} - r_{\text{исх}})} = \frac{\ln(1000) - \ln(2,3 \cdot 10^{-6})}{(0,43 - 0,25) \text{ час}^{-1}} = 110,5 \text{ час}.$$

Задача 6.2

Условия. В исследованиях по микроэволюции популяции дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* при их нелимитированном культивировании в турбидостате в течение 100 часов регистрировались данные о динамике конкуренции трех штаммов клеток, отличающихся по форме колоний. Для этого в ходе эксперимента путем высева образцов культуры клеток на чашки Петри определялось среднее количество клеток каждого штамма в расчете на 1000 клеток. Данные представлены в табл. 6.1.

Таблица 6.1

Время, час	Штамм 1 x_1	Штамм 2 x_2	Штамм 3 x_3	$\ln\left(\frac{x_2}{x_1}\right) - \ln\left(\frac{x_{20}}{x_{10}}\right)$	$\ln\left(\frac{x_3}{x_1}\right) - \ln\left(\frac{x_{30}}{x_{10}}\right)$
0	990,00	9,50	0,50	0	0
10	979,58	18,93	1,49	0,7	1,1
20	958,34	37,29	4,37	1,4	2,2
30	915,70	71,76	12,54	2,1	3,3
40	834,07	131,62	34,31	2,8	4,4
50	693,79	220,47	85,74	3,5	5,5
60	497,22	318,18	184,60	4,2	6,6
70	293,77	378,57	327,66	4,9	7,7
80	143,98	373,62	482,41	5,6	8,8
90	61,38	320,76	617,86	6,3	9,9
100	23,94	251,98	724,08	7	11

Вопросы. Провести анализ представленных данных и определить удельные скорости роста клеток штамма 2 и штамма 3, если известно, что штамм 1 (базовый) имеет удельную скорость роста $r = 0,28 \text{ час}^{-1}$.

Решение. Представим данные из табл.6.1 (первые четыре столбца) в графическом виде (рис.6.1) и сравним динамику изменения численности клеток каждого исследуемого штамма дрожжей в ходе культивирования. Как видно из рисунка, относительные численности клеток разных штаммов существенно меняются со временем. Численность клеток 1-го штамма, изначально доминирующего, в ходе опыта непрерывно уменьшается, клетки 2-го штамма сначала увеличивают свою долю в популяции, затем снова уменьшают, в конце же опыта все более и более доминируют клетки 3-го штамма.

Далее, известно, что в турбидостате реализуется нелимитированный тип роста популяции клеток (см. гл.4), поэтому отбор в турбидо-

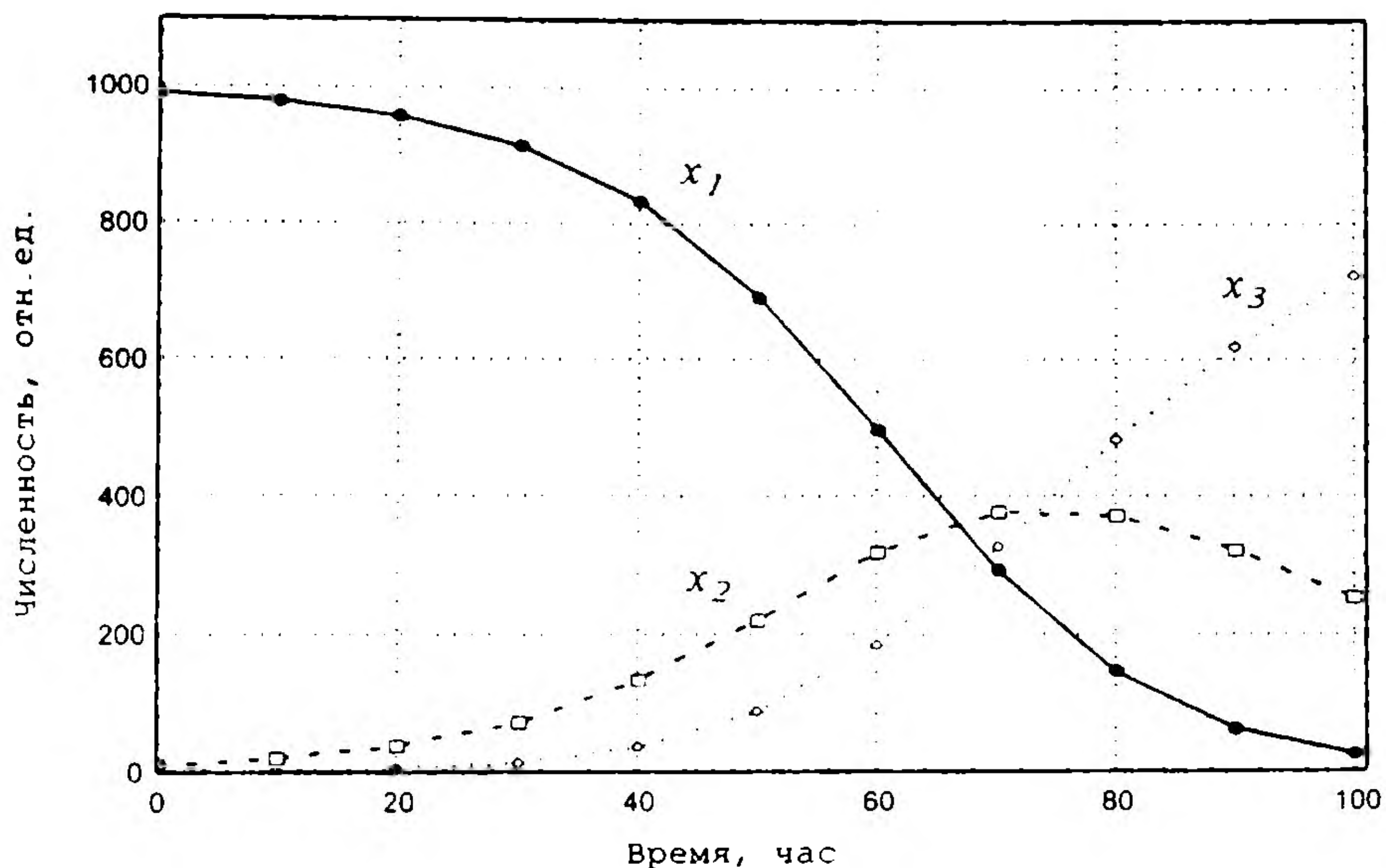


Рис.6.1. Изменение удельной численности клеток разных штаммов дрожжей (x_1 , x_2 , x_3) в ходе отбора в турбидостате

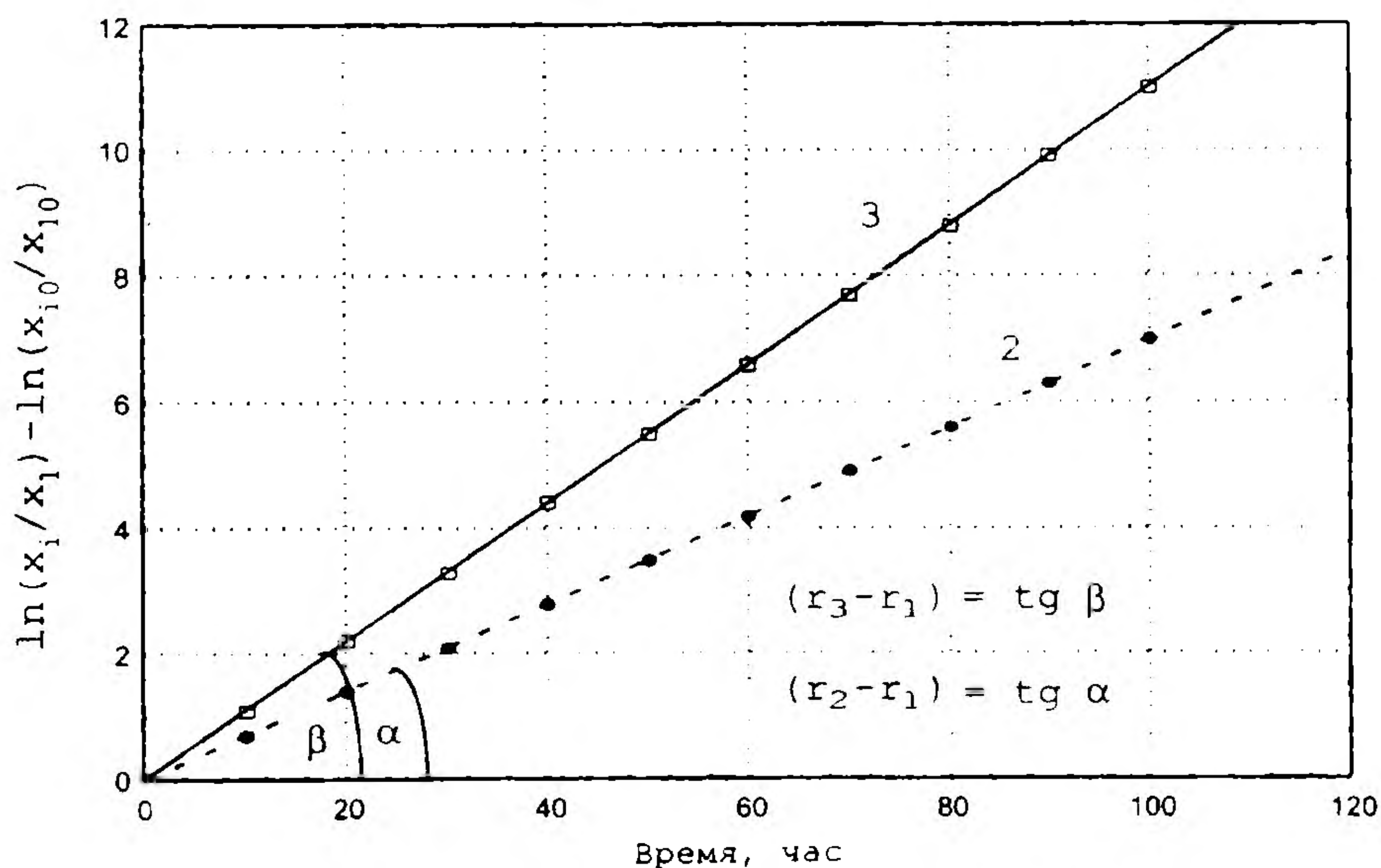


Рис.6.2. Определение удельных скоростей роста r_2 и r_3 клеток 2-го и 3-го штаммов дрожжей на основе данных из табл.6.1

статных популяциях идет по критерию удельной скорости роста. Следовательно, клетки 1-го штамма имеют наименьшую в популяции скорость роста, а клетки 3-го штамма – наибольшую. Для определения конкретных

значений удельных скоростей роста для клеток 2-го и 3-го штаммов r_2 и r_3 воспользуемся выражением (6.3).

С этой целью на основе данных из табл.6.1 рассчитаем вспомогательные переменные $\ln\left(\frac{x_2}{x_1}\right) - \ln\left(\frac{x_{20}}{x_{10}}\right)$ и $\ln\left(\frac{x_3}{x_1}\right) - \ln\left(\frac{x_{30}}{x_{10}}\right)$, как это

указано в табл.6.1 (5-й и 6-й столбцы), и построим график, где по оси абсцисс будем откладывать время (1-й столбец в табл.6.1), а по оси ординат – каждую из этих переменных (рис.6.2).

Экспериментальные точки на этом графике в соответствии с выражением (6.3) группируются около прямых линий, тангенс угла наклона которых дает значения $(r_2 - r_1) = 0,07 \text{ час}^{-1}$ и $(r_3 - r_1) = 0,11 \text{ час}^{-1}$. Отсюда получаем: $r_2 = 0,35 \text{ час}^{-1}$, $r_3 = 0,39 \text{ час}^{-1}$.

Задача 6.3

Условия. В конце 70-х и начале 80-х в ряде городов Западной Сибири было замечено появление так называемой «подвальной» формы комаров комплекса *Culix pipiens*. В природных условиях эти комары, самки имаго, паразитируют на птицах, а личинки развиваются в различных стоячих водоемах типа болот и озер. В городских условиях они переключились на людей, личинки же при этом развиваются в затопленных канализационными стоками подвалах, питаясь остатками органики и развивающимися на ней микроорганизмами [Виноградова, 1997]. С целью изучения данного феномена исследовали микроэволюционные процессы в популяциях *Culix p.* В частности, в г.Томске наблюдали за изменением численности популяции комаров в одном из затопленных подвалов в течение ряда лет. Данные представлены в табл. 6.2 (1-й и 2-й столбцы).

Таблица 6.2

Время t , год	Численность популяции x , особи	$\tilde{x}$	$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$	$\left(1 - \frac{\tilde{x}}{K}\right)$	$\langle r \rangle$	σ_r^2
1978	1590	—	—	—	—	—
1979	2780	2185	0,544622	0,984558	0,553164	—
1980	5540	4160	0,663462	0,970601	0,683558	0,130393
1981	12800	9170	0,791712	0,935194	0,846575	0,163017
1982	38540	25670	1,002727	0,818587	1,224949	0,378374
1983	92300	65420	0,821767	0,537668	1,528392	0,303443
1984	130000	111150	0,339181	0,214488	1,581356	0,052964
1985	140050	135025	0,074431	0,04576	1,626554	0,045198
1986	141350	140700	0,00924	0,005654	1,63424	0,007685

Вопросы. Провести анализ представленных данных с точки зрения популяционной динамики.

Решение. На первом этапе рассмотрим динамику изменения численности популяции комаров во времени, которая в графическом виде представлена на рис. 6.3.

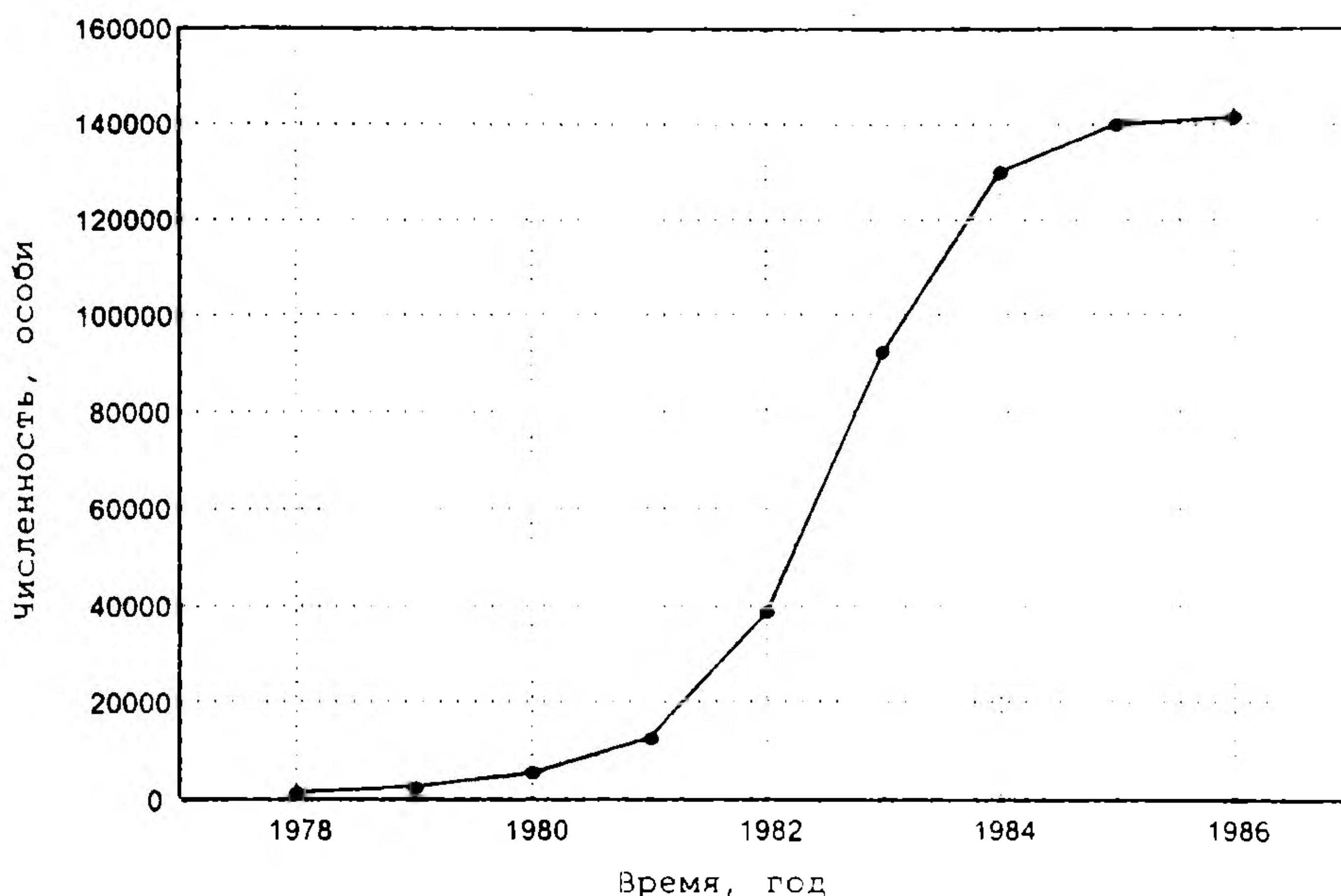


Рис.6.3. Изменение численности популяции комаров в подвале одного из домов г.Томска

Обращает на себя внимание незначительная численность популяции и незначительный ее прирост в первые годы наблюдения. Затем следует взрывообразный рост и далее стабилизация численности на новом, существенно более высоком уровне. Это – типичная картина адаптации популяции к новой экологической нише и дальнейшей экспансии, т.к. если бы популяция была изначально адаптирована к условиям проживания в подвале, то присущие комарам темпы репродукции (одна самка откладывает до 150 яиц) позволили бы достичь максимальной численности популяции за три года.

Будем считать, что главный сдерживающий фактор – ингибирование роста личинок комаров различными веществами, содержащимися в канализационных стоках, затопляющих подвал. Второй компонент адаптации – освоение новых пищевых ресурсов. Это позволяет предположить, что в данной популяции происходило изменение средней удельной скорости роста $\langle r \rangle$ в результате отбора более резистентных к подвальным условиям особям.

Учитывая, что в целом динамика изменения численности популяции на рис.6.3 имеет логистический характер, будем использовать для ее описания модифицированное уравнение Ферхюльста (см.гл.2), в котором постоянный параметр r заменен на зависимый от времени член $\langle r \rangle$:

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot \langle r \rangle \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (6.6)$$

Влияние возможных миграций будем считать несущественным. Для количественных оценок изменения $\langle r \rangle$ в ходе адаптации популяции будем использовать приближенную форму этого уравнения (см. задачу 2.1):

$$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t} \approx \langle r \rangle - \frac{\langle r \rangle}{K} \cdot \tilde{x}, \quad (6.7)$$

где $\frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{x_{i+1} - x_i}{t_{i+1} - t_i}$ и $\tilde{x} = \frac{x_{i+1} + x_i}{2}$.

Сначала определим значение параметра K . Для этого рассчитаем вспомогательные переменные $\tilde{x}$ и $\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$, как это указано в табл. 6.2 (3-й и 4-й столбцы), и построим график в этих переменных (рис.6.4).

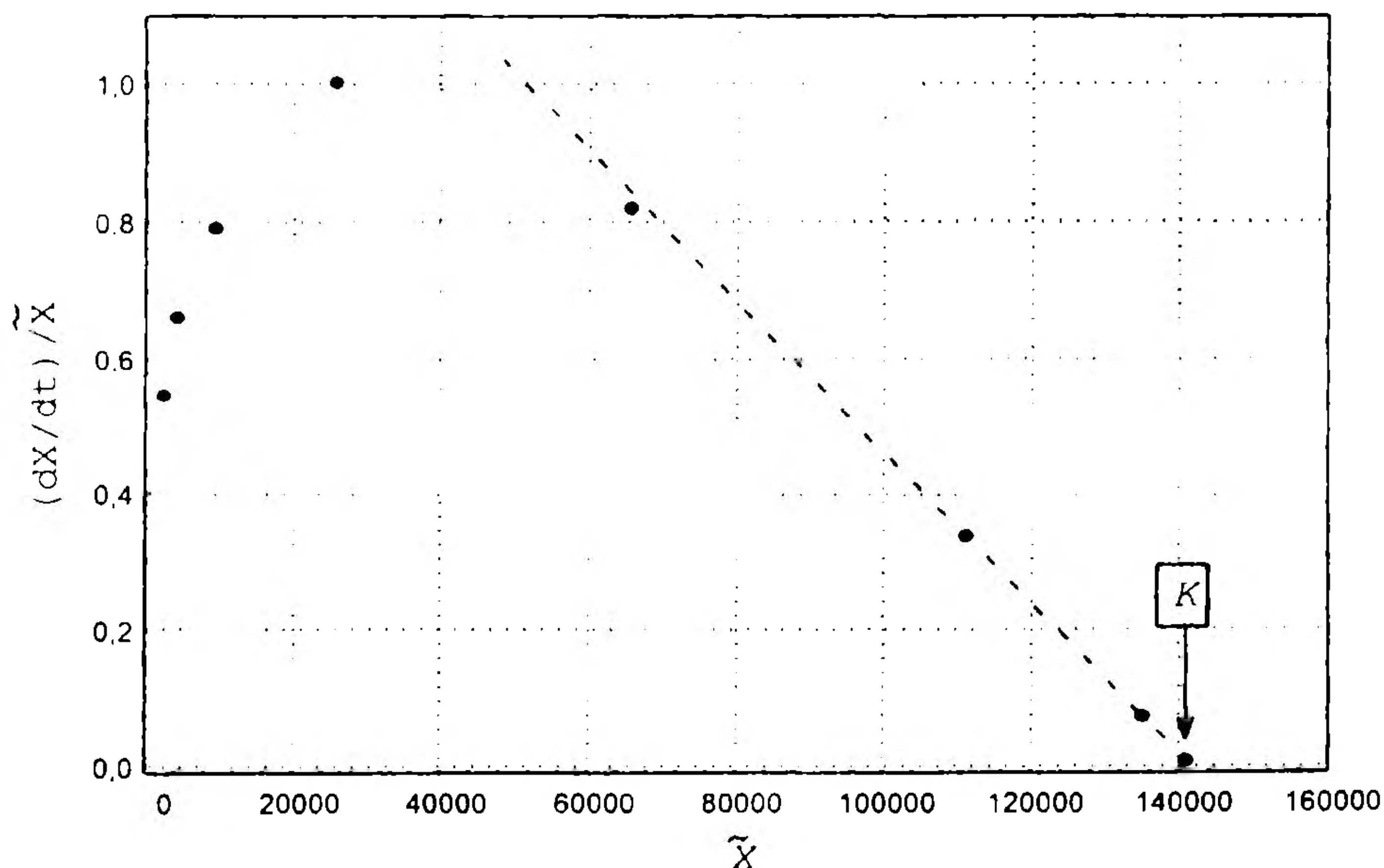


Рис.6.4. Определение параметра K по данным из табл.6.3

Из рисунка можно видеть, что экспериментальные точки на начальном этапе адаптации популяции (численность от 2000 до 50000 особей) не соответствуют линеаризации приближенного уравнения Ферхюльста (6.7), однако, начиная с численности 60000 особей и выше, экспериментальные точки группируются около прямой линии.

Из этого следует, что:

- во-первых, в интервале численности 2000–5000 особей, которому соответствует временной интервал 1978–1982 гг. (см. рис.6.3), в популяции происходил процесс адаптационной перестройки, при этом средняя удельная скорость роста $\langle r \rangle$ существенно менялась;
- во-вторых, интервал численности 60000–140000 особей и соответствующий временной интервал 1983–1986 – это интервал, когда адаптационные процессы заканчиваются и все параметры популяции стабилизируются;
- в-третьих, точка пересечения регрессионной прямой на рис.6.4 для второго интервала с осью абсцисс, как это следует из выражения (6.7), дает значение параметра $K = 141500$ особей.

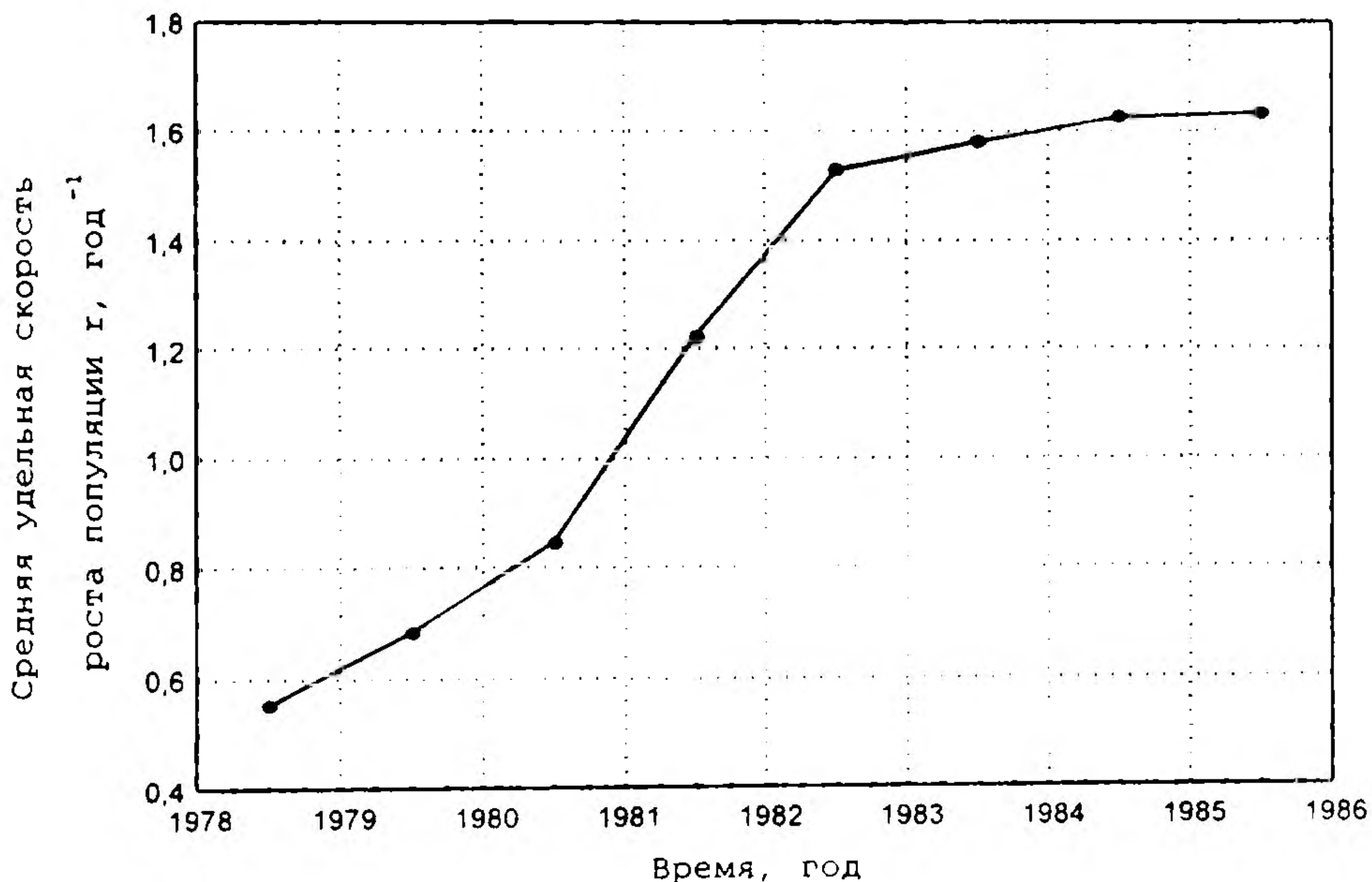


Рис.6.5. Изменения средней удельной скорости роста популяции комаров в ходе адаптации

Знание значения параметра K дает возможность на основе экспериментальных данных рассчитать значения средней удельной скорости роста $\langle r \rangle$ по формуле, вытекающей из выражения (6.7):

$$\langle r \rangle = \frac{1}{\left(1 - \frac{\tilde{x}}{K}\right)} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t} \quad (6.8)$$

Для этого рассчитаем вспомогательную переменную $\left(1 - \frac{\tilde{x}}{K}\right)$, 5-й столбец в табл.6.2, и поделим 4-й столбец на 5-й. Результаты расчетов представлены в 6-м столбце данной таблицы.

На основе этих данных можно построить график изменения средней удельной скорости роста популяции комаров в ходе адаптации (рис.6.5). Из графика следует, что средняя удельная скорость роста популяции в ходе адаптации к подвальным условиям увеличилась почти в 3 раза, причем наиболее сильные изменения наблюдались в период с 1980 по 1983 гг. Далее рост прекратился. Поскольку период данных адаптационных изменений в популяции комаров длился в течение примерно 14 поколений, можно предполагать, что их причиной являлся отбор наиболее приспособленных к подвальным условиям особей.

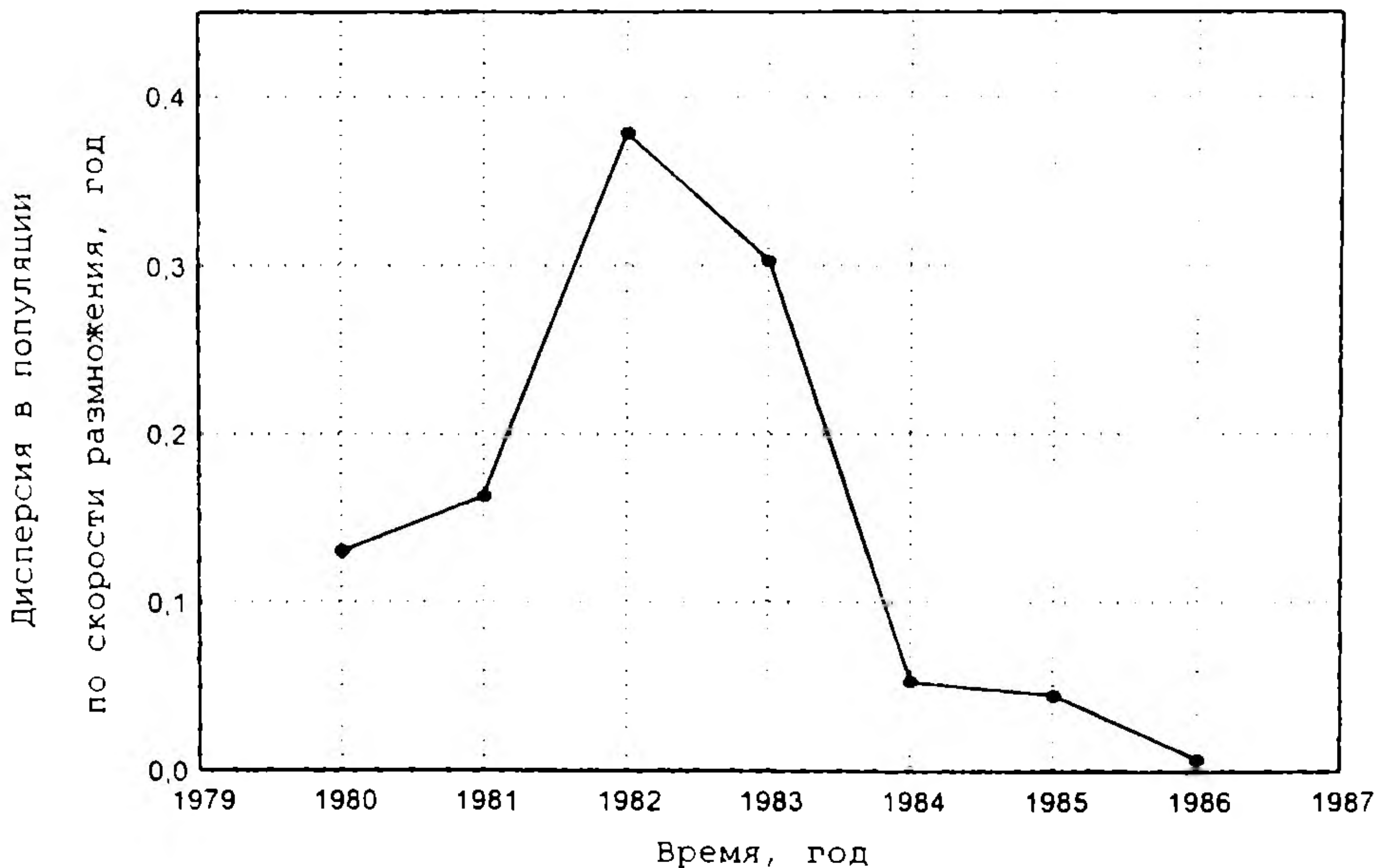


Рис.6.6. Изменение дисперсии по скорости размножения в популяции комаров при их адаптации к подвальным условиям

Из теории отбора (Основная теорема естественного отбора Фишера) следует, что на основе данных об изменении средней удельной скоро-

сти роста популяции можно рассчитать дисперсию в популяции по этому показателю в соответствии с выражением (6.5). С этой целью проведем приближенное численное дифференцирование данных в 6-м столбце таблицы 6.2 по формуле

$$\sigma_r^2 \approx \frac{\langle r \rangle_{i+1} - \langle r \rangle_i}{t_{i+1} - t_i}, \quad (6.9)$$

где σ_r^2 – приближенная оценка дисперсии, $\langle r \rangle_i$ и $\langle r \rangle_{i+1}$ – средние удельные скорости роста популяции в соседние года, t_i и t_{i+1} , при этом $(t_{i+1} - t_i) = 1$ год. Результаты расчетов представлены в 7-м столбце табл.6.2 и на рис.6.6.

Как видно, динамика изменения дисперсии популяции комаров по удельной скорости размножения типична для микроэволюционных процессов адаптации популяций к новым нишам обитания. В исходной популяции появляется небольшая доля особей с генотипами, обеспечивающими им большую степень адаптации к условиям среды и, следовательно, большую скорость размножения. Возникает ненулевая дисперсия по скорости размножения. С ходом отбора доля особей с более «адаптированными» генотипами растет, при этом увеличивается как средняя удельная скорость роста популяции, так и дисперсия по данному параметру. При конкурентном вытеснении исходной формы более адаптированными дисперсия уменьшается и стремится к нулю, а популяция стабилизируется на более высоком уровне численности.

Тема 7. Динамика популяций с дискретным временем. Предельные циклы и детерминированный хаос

Теория. Сезонные изменения температуры и влажности существенно влияют на процессы размножения популяций вплоть до их синхронизации с благоприятным временем года. В связи с этим описание динамики популяций с использованием непрерывного времени и аппарата дифференциальных уравнений становится затруднительным. В таких случаях применяют разностные уравнения, называемые также отображениями. В данной главе мы рассмотрим ряд наиболее распространенных моделей популяций с дискретным временем.

Модели популяций с неперекрывающимися поколениями применяют для описания динамики изменения численности тех видов, у которых родительские особи по тем или иным причинам не доживают до репродуктивного возраста своих потомков. Это однолетние растения, многие виды насекомых, рыб и т.д. Плотностно-зависимый рост и размножение таких популяций описывают отображением Риккера [Ricker, 1952; Ризниченко, Рубин, 1993]:

$$x_{n+1} = x_n \cdot \exp\{r \cdot (1 - x_n/K)\} \quad (6.1)$$

и отображением Хассела [Hassel, 1976; Ризниченко, Рубин, 1993]:

$$x_{n+1} = x_n \cdot r / (1 + k \cdot x_n / K)^\alpha \quad (6.2)$$

Здесь x_n и x_{n+1} – численности популяции соответственно в n -й и $(n+1)$ -й сезоны (поколения), r – удельная скорость воспроизводства популяции (мальтузианский параметр), K – параметр емкости лимитирующего ресурса (ресурсный параметр), k – параметр масштабирования, α – параметр нелинейности.

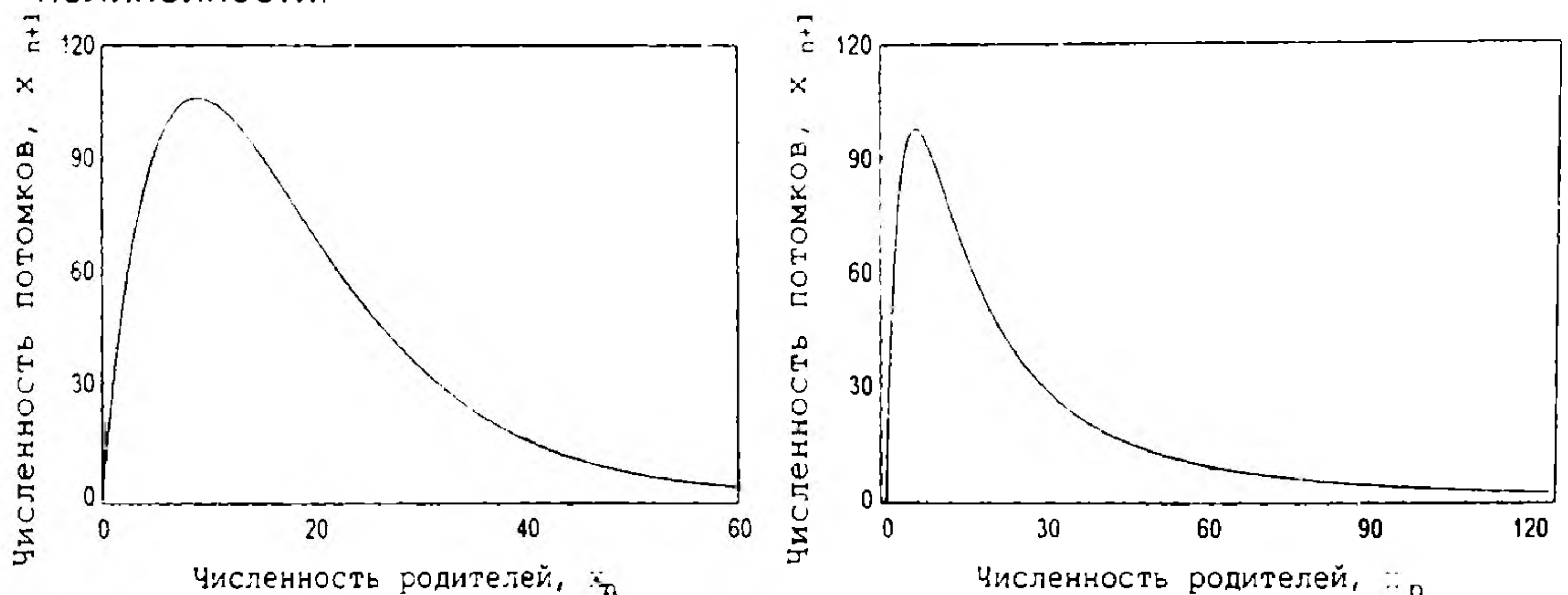


Рис.7.1. Отображения Риккера (слева) и Хассела (справа)

В этих отображениях учитывается, что с ростом численности популяции x_n относительная скорость ее прироста

$(\exp\{r \cdot (1 - x_n/K)\})$ – для Риккера и $r/(1 + k \cdot x_n/K)^a$ – для Хассела) уменьшается (рис.7.1).

Показано [Шапиро, 1972; May, 1974], что в зависимости от значения мальтузианского параметра r эти модели популяций с неперекрывающимися поколениями демонстрируют различные типы динамического поведения: стремление к стационарному состоянию, колебания численности с различными периодами (предельные циклы) и детерминированный хаос (сложные аperiодические колебания) – рис.7.2. В табл. 7.1 показаны интервалы значений мальтузианского параметра (округленные), при которых наблюдаются те или иные динамические режимы для отображения Риккера [Полуэкто́в и др., 1980].

Таблица 7.1

Типы динамических режимов	Стационарное состояние	Предельные циклы с периодом T				Детерминированный хаос
		$T=2$	$T=4$	$T=8$	T больше 16	
r	1–2	2–2,52	2,52–2,66	2,66–2,69	2,69–2,6959	Более 2,6959

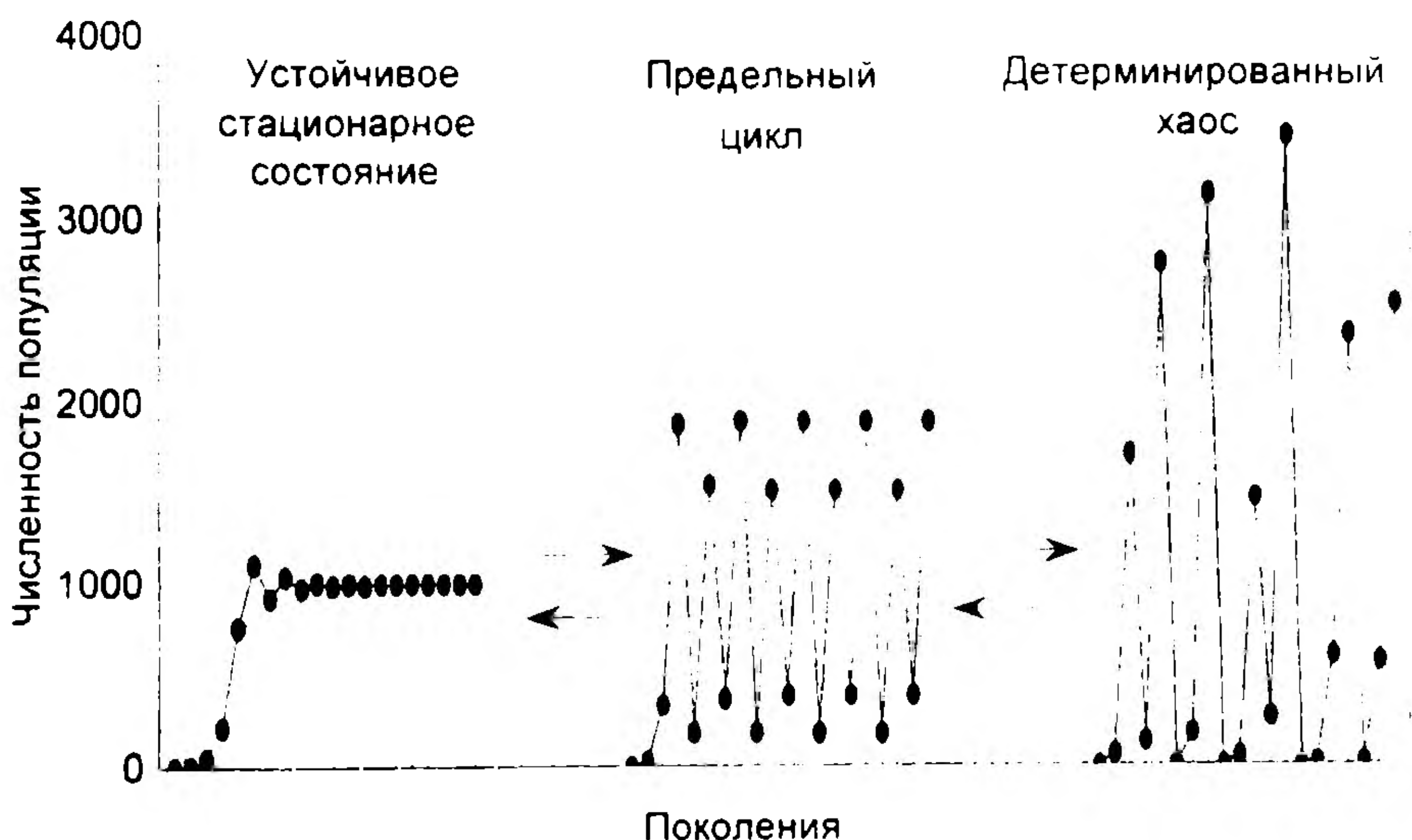


Рис.7.1. Типы динамического поведения и переходы между ними в популяциях с неперекрывающимися поколениями

Надо отметить, что в области r более 2,6959 также могут наблюдаться периодические колебания, в частности интервал 3,114–3,156 характеризуется колебаниями численности с периодом $T = 3$.

Задача 7.1

Условия. Исследовали плотностно-зависимый рост в лабораторной популяции плодовых мух *Drosophila melanogaster* при условии неперекрывания поколений родителей и потомков. С этой целью в пробирки с кормом (агар с манной крупой, изюмом и дрожжами) на трое суток сажали взрослых мух (имаго) для откладывания яиц, далее взрослых мух вытряхивали. Из яиц развивались личинки дрозофил, они окукливались, и при завершении процесса из куколок вылетали имаго. Во время выплода нового поколения мух ежедневно учитывали в течение 5 суток и собирали в отдельную емкость, в которой присутствовал корм для мух (раствор дрожжей) и отсутствовала возможность для откладки яиц. При завершении выплода всех мух данного поколения распределяли по новым пробиркам со свежим кормом, и далее цикл (откладка яиц, развитие личинок и вылет имаго) повторялся.

Длительность цикла при температуре 24°C составляла 15 дней. В каждом поколении число пробирок было одинаковым (10 шт.), таким образом, популяция развивалась на фиксированном количестве корма. Данные о численности каждого поколения представлены в табл. 7.1.

Таблица 7.1

Время, поколения	Численность популяции, x_n	x_{n+1}	$\ln\left(\frac{x_{n+1}}{x_n}\right)$
0	2	16	2,777297
1	16	115	1,971445
2	115	9	-2,50661
3	9	92	2,27661
4	92	20	-1,50028
5	20	117	1,746953
6	117	9	-2,58791
7	9	91	2,332252
8	91	21	-1,44656
9	21	124	1,753618
10	124	7	-2,83942
11	7	74	2,321284
12	74	39	-0,63792
13	39	100	0,940144
14	100	16	-1,79813
15	16	131	2,069507
16	131	5	-3,25734
17	5	65	2,560921

Вопросы. Провести анализ представленных данных, определить, каким отображением описывается динамика данной популяции, рассчитать значения соответствующих параметров. Определить тип динамического режима изменения численности популяции.

Решение. Построим первичный график динамики численности популяции: по оси абсцисс – время, по оси ординат – численность (рис.7.3). Отметим, что в первые два поколения происходит увеличение численности популяции до 118 особей, а далее наблюдаются ее резкие колебания. Отметим, что данные колебания нельзя отнести к регулярным, при доминировании периода в 2 поколения имеют место также и другие.

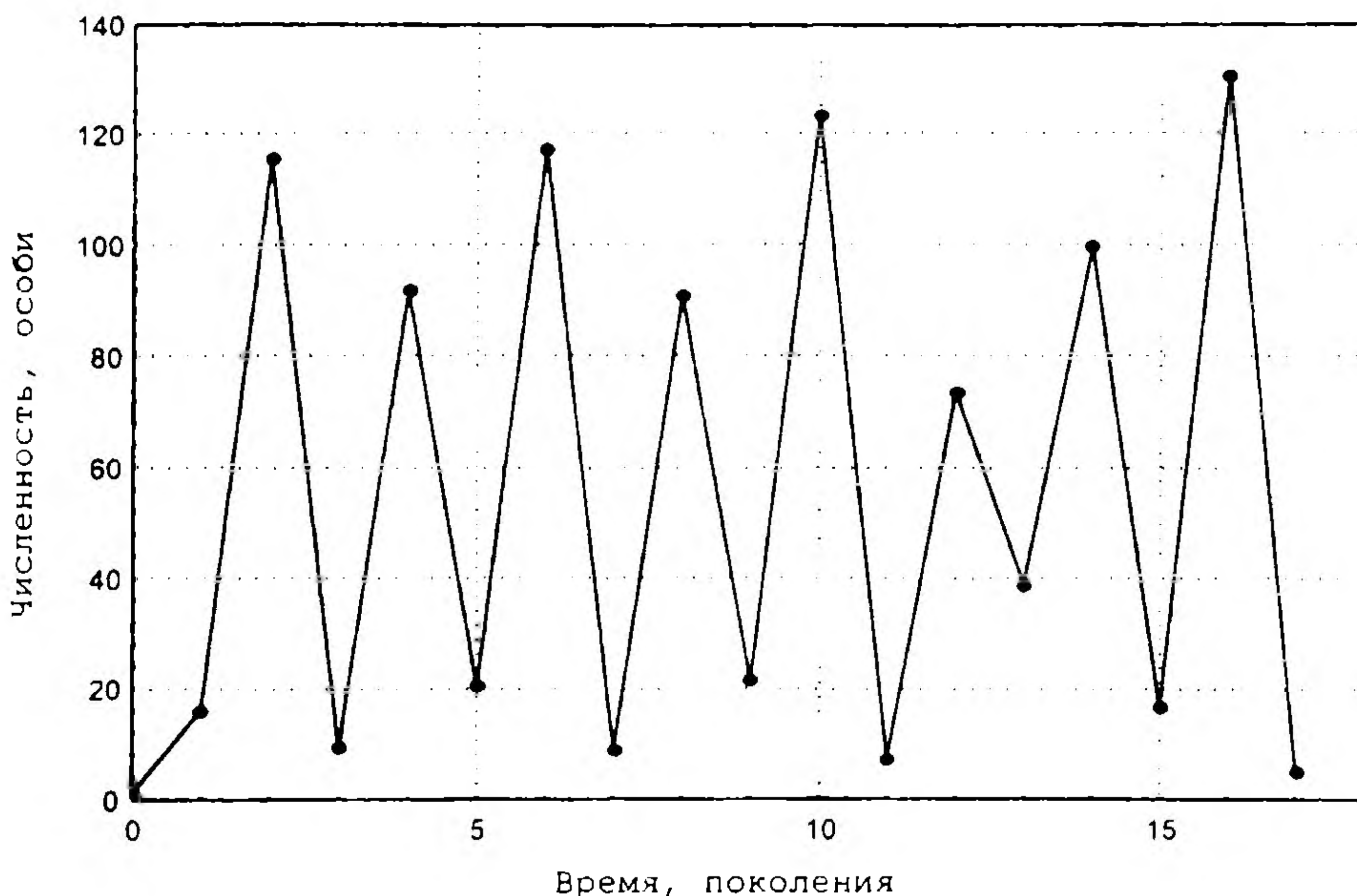


Рис.7.3. Колебания численности в лабораторной популяции с неперекрывающимися поколениями на основе *Drosophila melanogaster*

Далее, учитывая, что анализируемая популяция – это популяция с неперекрывающимися поколениями, рассмотрим, как зависит численность потомков от численности родителей. Для этого построим 3-й столбец таблицы путем сдвига 2-го столбца по оси времени на один шаг вверх и представим эти данные в графическом виде: по оси абсцисс – численность родителей (x_n), по оси ординат – численность потомков (x_{n+1}) – рис.7.4. Из рисунка видно, что кривая, проведенная через экспериментальные точки, имеет типичный плотностно-зависимый характер, типа отображения Риккера или Хассела – с ростом численности родителей относительный прирост численности потомков уменьшается.

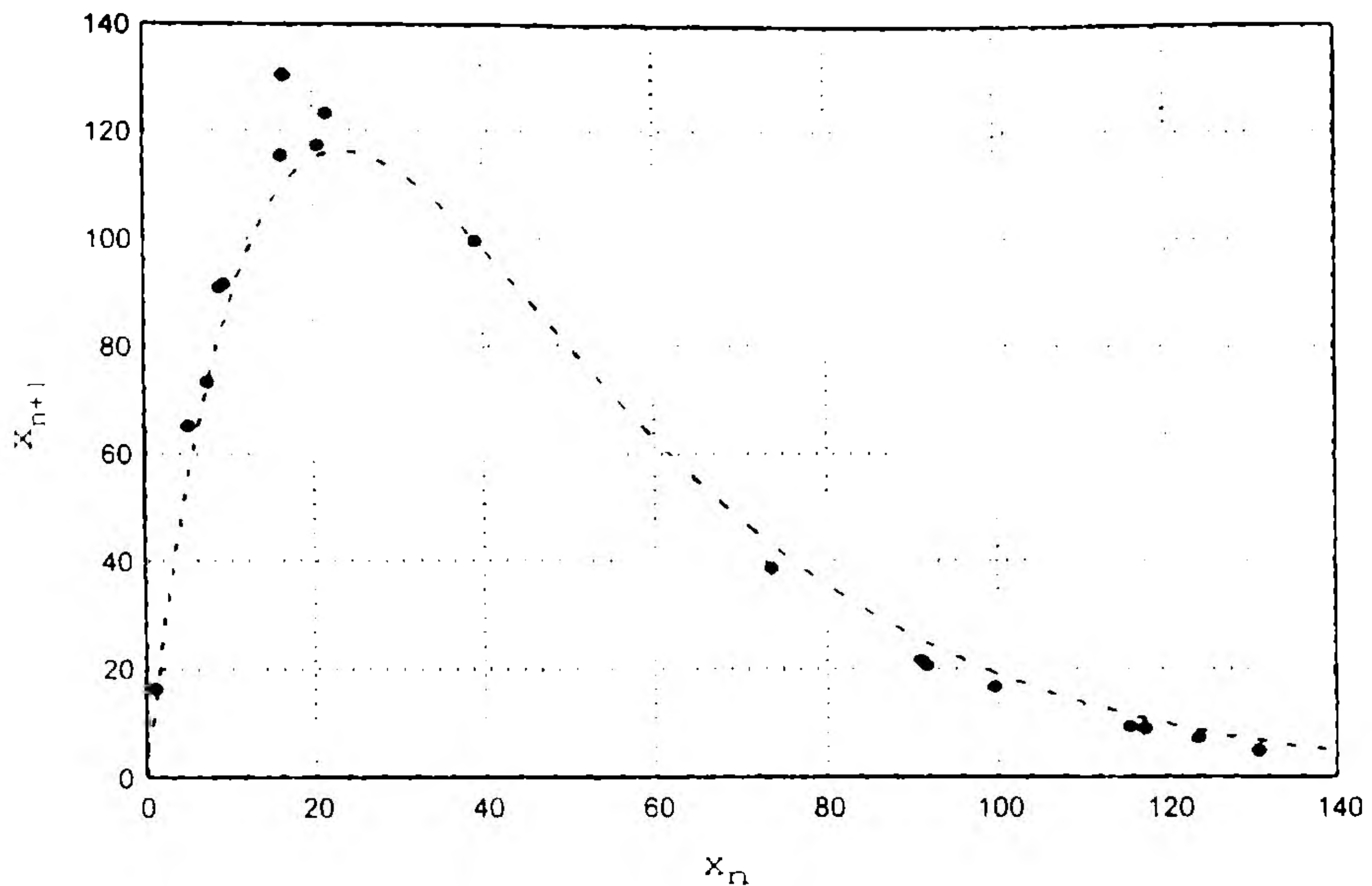


Рис 7.4. Численность потомков x_{n+1} в зависимости от численности родителей x_n в лабораторной популяции с неперекрывающимися поколениями на основе *Drosophila melanogaster*

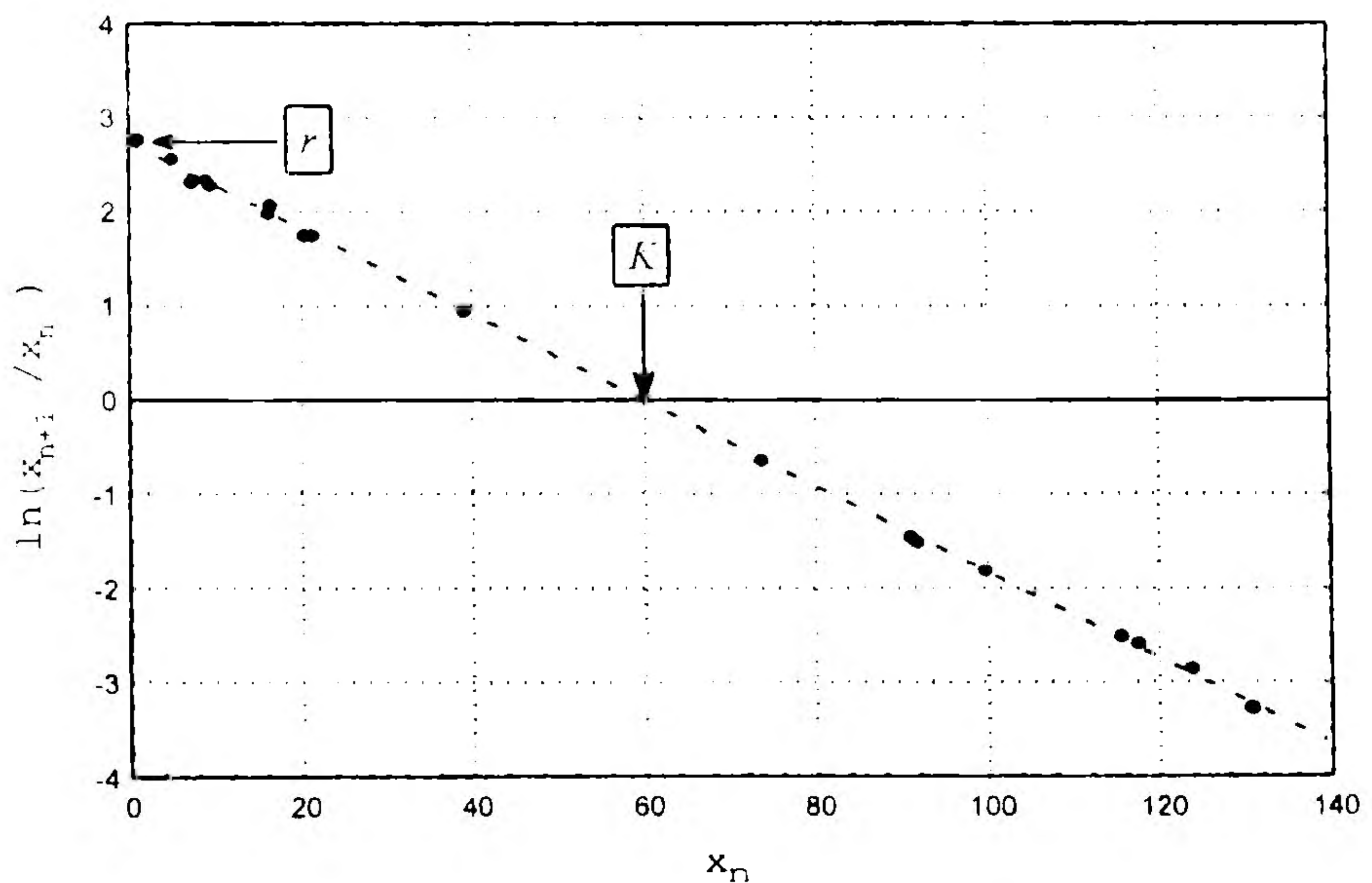


Рис.7.5. Линеаризация зависимости между численностями родителей и потомков, представленной на рис.7.4, и определение параметров отображения Риккера по данным из табл.7.1

Определим, к какому типу отображения принадлежит зависимость между численностями родителей и потомков для рассматриваемой популяции. С этой целью используем следующие анаморфозы отображений Риккера (6.3) и Хассела (6.4):

$$\ln \frac{x_{n+1}}{x_n} = r - \frac{r}{K} x_n, \quad (6.3)$$

$$\ln \frac{x_{n+1}}{x_n} = \ln r - \Delta \ln \left(1 + \frac{k}{K} x_n \right) \quad (6.4)$$

и рассчитаем дополнительную переменную $\ln \frac{x_{n+1}}{x_n}$ на основе 2-го и 3-го

столбцов табл. 7.1 (результаты расчета в 4-м столбце данной таблицы). Если экспериментальные данные линейризуются в координатах

$x_n, \ln \frac{x_{n+1}}{x_n}$, то анализируемая зависимость подчиняется отображе-

нию Риккера, в противном случае – отображению Хассела или иному отображению. Рис.7.5, на котором экспериментальные данные представлены в указанных координатах, прямо демонстрирует, что в анализируемой популяции зависимость между численностями родителей и потомков подчиняется отображению Риккера. Параметры отображения легко определяются по точкам пересечения регрессионной прямой с осями координат: $r = 2,74$ отн.ед., $K = 60$ особей.

Сравнение значения параметра r с табл. 7.1 указывает, что наблюдаемый динамический режим, по-видимому, является хаотическим, т.к. $r > 2,6959$.

Литература

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
2. Варфоломеев С.Д., Гуревич К.Г. Биокинетика: Практический курс. М.: ФАИР-ПРЕСС, 1999.
3. Виноградова Е.Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России. СПб.: Изд-во Зоологического ин-та РАН, 1997.
4. Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А. Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974.
5. Евдокимов Е.В., Печеркин М.П., Шаповалов А.В. Гамильтонов подход к динамике хемостата // Известия вузов. Физика. 2000. №6. С.56–63.
6. Керридж Д., Типтон К. Биохимическая логика. М.: Мир, 1974.
7. Корниш-Боуден Э. Основы ферментативной кинетики. М.: Мир, 1979.
8. Перт С. Дж. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. М.: Мир, 1978.
9. Печуркин Н.С. Популяционная микробиология. Новосибирск: Наука, 1978.
10. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во Московского университета, 1993.
11. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982.

12. Цоглин Л.Н., Владимирова М.Г., Семененко В.Е. Математическое и экспериментальное моделирование процесса автоселекции микроводорослей в условиях проточного моделирования // *Физиология растений*. 1970. Т. 17. Вып. 6. С. 1129–1139.
13. Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. М.: Мир, 1982.
14. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
15. Smith H.L., Waltman P. The theory of chemostat: dynamics of microbial competition. Cambridge University Press, 1995.

Евдокимов Евгений Васильевич

Динамика популяций в задачах и решениях

Учебное пособие

**Издание подготовлено в авторской редакции
Корректор Н.А. Афанасьева
Оригинал-макет автора
Обложка автора**

**Лицензия ИД № 00208 от 20.12.99 г.
Подписано к печати 09.11.01 г. Формат 84 108/32.
Бумага офсетная. Гарнитура Arial. Ризография.
Печ. л. 2,28. Усл. печ. л. 3,83.
Тираж 200 экз. Заказ № 029 (1)**

**Томский государственный университет
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36
Участок оперативной ризографии и офсетной печати
Редакционно-издательского отдела ТГУ
Лицензия ПД № 00455 от 15.11.99 г.**