

Werk

Label: Article

Jahr: 1954

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?311570321_0006|log42

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

ПРИМЕНА МАТЕМАТИКЕ У БИОЛОГИЈИ*)

Т. ПЕЈОВИЋ, БЕОГРАД

1. Математика је, због своје прецизне и елегантне апаратуре, нашла примену у свима природним па и друштвеним наукама. То је и сасвим разумљиво, кад се има у виду, да је Математика по својој структури таква, да је, формулишући извесну природну појаву, у стању да прати и контролише ток те појаве. За математичко формулисање једне природне појаве потребни су извесни статистички подаци везани за ту појаву. Тако је Математика преко Статистике и то преко Математичке статистике ушла у природне и друге науке. Задатак Статистике је да прикупи и среди материјал да установи емпиричке законе, математички их формулише и тиме пређе са статистичких на аналитичке променљиве. Кад је тако једна природна појава математички формулисана, онда има реч Математичка анализа, чији је задатак да теориски *праши* ток појаве, *објашњава* и *предвиђа* чињенице. Ми ћемо овом приликом дати један преглед о примени Математике у Биологији, задржавајући се само на примени диференцијалних једначина на развој једне популације (хомогене или мешовите) у одређеном биотопу.

2. *Verhulst* је 1845 први употребио математички апарат у Биологији, формулишући такозвану *логистичку једначину*, која проучава размножавање једне биолошке феле (популације) у затвореном биотопу, тј. у биотопу у коме нема ни емиграције ни имиграције. Крајем прошлога и почетком овога века модерне статистичке методе су нагло почеле да продиру у Биологију, и тиме омогућиле увођење математичке апаратуре. Тако су енглески математичари *Galton* и *Pearson* створили једну нову математичко-биолошку дисциплину познату под именом *Биометрија*. У даљем развоју Биологија је све више употребљавала статистичке методе за решавање својих проблема и тиме све више увлачила математички апарат, док напослетку

*) Саопштено на II. Конгресу математичара и физичара ФНРЈ у Загребу, (4—9 октобра 1954).

није створила нарочиту дисциплину познату под именом *Математичка биологија*. Заслуга за овакав развој Биологије припада подједнако биолозима и математичарима од којих ћемо само најважније поменути: *P. Marchall, A. Ghidi, A. Berlesse, R. Ross, E. Martini, W. R. Thompson, A. J. Lotka, G. Theissier, R. Pearl, J. B. S. Haldane, G. F. Gause, E. Rabaud, Umberto d'Ancona, Vito Volterra, V. A. Kostitzin, G. Darmois* и други. У почетку су биолози стављали примедбе математичарима на увођење Математике у Биологију, напомињући да постоји читав низ биолошких фактора, који утичу на ток процеса а који нису обухваћени математичким формулама. Међутим, математичко посматрање тока процеса многих биолошких појава показало је, да је довољно формулисати математички главне биолошке појаве и њихове међусобне везе, јер многи споредни фактори који се појављују у току процеса немају великог утицаја на крајњи исход процеса. Када је једна природна појава са довољно података математички формулисана, онда математички апарат прати, објашњава и предвиђа чињенице; даје често пута закључке много прецизније него што се добивају експерименталним путем, а поред тога износи на видик извесне појаве у току процеса, које и најизвежбанијем природњаку могу остати незапажене.

3. Почетак увођења Математике у Биологију, као што смо видели, припада *Verhulst*-у, који је формулисао *логистичку једначину* која дефинише развој једне врсте хомогеног становништва (популације) у једном изолованом биотопу. Логистичка једначина гласи

$$(1) \quad \frac{dx}{dt} = x(\epsilon - lx) = \epsilon x - lx^2,$$

где x претставља број становника t време ϵ природни *мултипликативни* а l *лимитативни* коефицијент, $\frac{dx}{dt}$ брзину рашћења становника. Члан ϵx казује којом би брзином расло становништво, када не би било међусобне конкуренције међу становницима која је изражена чланом $-lx^2$. Коефицијенти ϵ и l су витални коефицијенти посматраног становништва, добивени из статистичких података. Ови витални коефицијенти зависе од свих фактора који делују на развој становништва у једном биотопу, као што су клима, простор, храна, друштвена организација, стандард живота итд., итд. Према томе, ови коефицијенти за сваку врсту становника као и за сваки биотоп имају специјалне вредности, које одговарају тој врсти као и биотопу у коме то становништво живи. Многобројни примери су потврдили оправданост логистичке једначине. Она је примењена на развој становника појединих земаља (Америка, Француска и Белгија) и дала

сасвим задовољавајуће резултате. Исто тако логистичка једначина дала је добре резултате и код других живих бића, као што је једна врста глодара (*Microtus arvalis* Pall), затим извесне бактерије које су посматрали *Thornton* и *Lotka*. Логистичка једначина (1) има ту добру страну што је проста за дискусију. Она одмах казује кад ће код посматраног становништва да наступи такозвано *стаціонарно стање*, тј. када је брзина рашћења становништва једнака нули. Тако је стаціонарно стање дато једначином

$$(1') \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\epsilon}{l}$$

и она претставља асимптотско решење једначине (1). То значи, да број *ста*новника, када се време *t* увећава бесконачно, не зависи од почетног броја *ста*новника већ од виталних коефицијената, што је у стварности и сасвим разумљиво.

При праћењу развоја извесних бактерија у изолованом биотопу, примећено је, да, после достигнућа максимума, њихов наталитет знатно почне да опада а морталитет да расте и тиме почиње умањивање ових бића. Ту појаву формулисао је математички *Volterra*, додајући логистичкој једначини још један члан у облику интеграла, кога је назвао чланом интоксикације, јер се приметило да, услед интоксикације средине током времена, настаје опадање њених становника. Тако добивамо једначину

$$(2) \quad \frac{dx}{dt} = \epsilon x - lx^2 - x \int_0^t f(t-\tau) x(\tau) d\tau,$$

која сада дефинише развој ових бића, где функција $f(t-\tau)$ претставља утицај *резид*алних фактора и која опада са временом¹⁾. Ова интегро-диференцијална једначина је нешто компликованија за испитивање, али се из ње помоћу апроксимативне методе могу добити задовољавајући резултати о развоју посматраних бића. Ради лакшег испитивања једначине (2) узима се да је $f(t-\tau) = k$, где је *k* позитивна константа.

Ако се посматра развој једне популације у једном биотопу у коме има емиграције и имиграције, добива се једначина

$$(3) \quad \frac{dx}{dt} = \alpha + \epsilon x - lx^2,$$

¹⁾ Члан $x \int_0^t f(t-\tau) x(\tau) d\tau$ претставља утицај прошлости на даљи развој становника.

где је α коефицијент емиграције и имиграције. Једначина (3) претставља *Riccati*-еву једначину која је такође лака за испитивање. Тако је у овом случају стационарно стање дато једначином

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon + \sqrt{\varepsilon^2 + 4\alpha l}}{2l}, \quad \text{за } \varepsilon^2 + 4\alpha l \geq 0,$$

која се, за $\alpha = 0$, своди неједначину (1').

Напоменимо, напоследку, да се једначине (1), (2) и (3) могу заменити са општом једначином

$$\frac{dx}{dt} = f(t, x) - \varphi(t, x),$$

где функција $f(t, x)$ претставља скуп фактора који позитивно делују на развој популације а функција $\varphi(t, x)$ скуп фактора који негативно делују на њен развој. Разним условима живота популације одређени су и разни облици функција $f(t, x)$ и $\varphi(t, x)$.

4. Досада смо посматрали развој једне хомогене популације. Посматрајмо сада популацију од две врсте. Тада могу наступити два случаја: или се обе врсте хране истом храном или се једна врста храни другом врстом.

Посматрајмо најпре случај једне мешовите популације у изолованом биотопу састављене од две врсте, које се хране истом храном. Једначине њиховог развоја гласе

$$(4) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - l_{11} x^2 - l_{12} xy, \\ \frac{dy}{dt} = \varepsilon_2 y - l_{21} xy - l_{22} y^2, \end{cases}$$

које су *Lotka* и *Volterra* испитивали. Витални коефицијенти ε_i и l_{ik} су позитивни. *Lotka* је испитивао општи случај једначина (4) и показао: 1°. Када ће обе врсте заједно достићи *стационарно стање*, тј. када ће наступити стање равнотеже за обе врсте¹⁾. 2°. Када ће једна врста изумрети а друга достићи *стационарно стање*. Међутим, *Volterra* је претпоставио да између ове две врсте не постоје велике биолошке разлике и једначине (4) заменио је са једначинама

1) Једно такво стање биће, на пример, дато једначинама

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon_1 l_{22} - \varepsilon_2 l_{12}}{l_{11} l_{22} - l_{12} l_{21}}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y = \frac{\varepsilon_2 l_{11} - \varepsilon_1 l_{21}}{l_{11} l_{22} - l_{12} l_{21}},$$

под условом

$$\varepsilon_1 l_{22} - \varepsilon_2 l_{12} > 0, \quad \varepsilon_2 l_{11} - \varepsilon_1 l_{21} > 0, \quad l_{11} l_{22} - l_{12} l_{21} > 0.$$

$$(5) \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - k_1 x (h_1 x + h_2 y), \\ \frac{dy}{dt} = \varepsilon_2 y - k_2 y (h_1 x + h_2 y), \end{cases}$$

тј. он је ове две врсте популације x и y заменио са једном фиктивном популацијом $h_1 x + h_2 y$. Ове једначине казују, да је изузетан случај када може да наступи стање равнотеже између ове две врсте. Обично једна врста изумре а друга достиже своје *стационарно стање*.

Ако се води рачуна о интоксикацији средине у којој живи мешовита популација, чији је развој дефинисан једначинама (4) и (5), онда овим једначинама треба додати чланове интоксикације. Тада једначине (4) постају

$$(4') \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \varepsilon_1 x - l_{11} x^2 - l_{12} xy - x \left[\int_0^t f_{11}(t-\tau) x(\tau) d\tau + \int_0^t f_{12}(t-\tau) y(\tau) d\tau \right], \\ \frac{dy}{dt} &= \varepsilon_2 y - l_{21} xy - l_{22} y^2 - y \left[\int_0^t f_{21}(t-\tau) x(\tau) d\tau + \int_0^t f_{22}(t-\tau) y(\tau) d\tau \right], \end{aligned}$$

а једначине (5)

$$(5') \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \varepsilon_1 x - k_1 x (h_1 x + h_2 y) - x \left[\int_0^t f_{11}(t-\tau) x(\tau) d\tau + \int_0^t f_{12}(t-\tau) y(\tau) d\tau \right], \\ \frac{dy}{dt} &= \varepsilon_2 y - k_2 y (h_1 x + h_2 y) - y \left[\int_0^t f_{21}(t-\tau) x(\tau) d\tau + \int_0^t f_{22}(t-\tau) y(\tau) d\tau \right], \end{aligned}$$

где функције $f_{ik}(t-\tau)$ претстављају утицај *резидентних фактора*. Ради лакшег испитивања једначина (4') и (5'), узима се да су $f_{ik}(t-\tau)$ позитивне константе k_i .

Треба напоменути, да се у једначинама (4) и (4') могу занемарити чланови $-l_{11}x^2$ и $-l_{22}y^2$, јер је међусобна конкуренција између чланова исте врсте (аутоконкуренција) знатно слабија у односу на конкуренцију између чланова различитих врста. Тада су једначине (4) и (4') много простије за испитивање а могу дати повољне резултате. Исто тако могу се у једначинама (4') и (5') занемарити чланови интоксикације исте врсте

$$\int_0^t f_{11}(t-\tau) x(\tau) d\tau, \int_0^t f_{22}(t-\tau) y(\tau) d\tau,$$

Ако се узме у обзир емиграција и имиграција, онда, на пример, једначине (4) постају

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 + \varepsilon_1 x - l_{11} x^2 - l_{12} xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = \alpha_2 + \varepsilon_2 y - l_{21} xy - l_{22} y^2,$$

Занемарујући чланове који изражавају конкуренцију између чланова исте врсте, добиће се једначине

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 + \varepsilon_1 x - l_{12} xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = \alpha_2 + \varepsilon_2 y - l_{21} xy,$$

које, на пример, дају *стационарно стање*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_2 l_1 - \alpha_1 l_2 + \sqrt{(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_2 l_1 - \alpha_1 l_2)^2 + 4 \varepsilon_1 \varepsilon_2 \alpha_1 l_2}}{2 \varepsilon_1 l_2},$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y = \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_1 l_2 - \alpha_2 l_1 + \sqrt{(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_1 l_2 - \alpha_2 l_1)^2 + 4 \varepsilon_1 \varepsilon_2 \alpha_2 l_1}}{2 \varepsilon_2 l_1},$$

ПОД УСЛОВОМ

$$(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_2 l_1 - \alpha_1 l_2)^2 + 4 \varepsilon_1 \varepsilon_2 \alpha_1 l_2 \geq 0$$

За $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$, имамо

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon_2}{l_2}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y = \frac{\varepsilon_1}{l_1}.$$

5. Посматрајмо сада популацију од две врсте од којих се једна храни другом. Тада једначине (4) гласе

$$(6) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \varepsilon_1 x - l_{11} x^2 - l_{12} xy, \\ \frac{dy}{dt} &= -\varepsilon_2 y + l_{21} xy - l_{22} y^2, \end{aligned}$$

где се врста x храни, на пример, биљном храном, а врста y се храни врстом x . Витални коефицијенти ε_i l_{ik} су позитивни. Стационарно стање за обе врсте биће дато једначинама

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon_1 l_{22} + \varepsilon_2 l_{12}}{l_{11} l_{22} + l_{12} l_{21}}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y = \frac{\varepsilon_1 l_{21} - \varepsilon_2 l_{11}}{l_{11} l_{22} + l_{12} l_{21}},$$

¹⁾ или што је исто

$$(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + \alpha_1 l_2 - \alpha_2 l_1)^2 + 4 \varepsilon_1 \varepsilon_2 \alpha_2 l_1 \geq 0$$

ПОД УСЛОВОМ $\varepsilon_1 l_{21} - \varepsilon_2 l_{11} > 0$. За $\varepsilon_1 l_{22} - \varepsilon_2 l_{11} < 0$, биће

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x = \frac{\varepsilon_2}{l_{21}}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y = 0.$$

Volterra је нарочито испитивао једначине (6), занемарујући чланове $-l_{11}x^2$ и $-l_{22}y^2$, тј. занемарујући аутоконкуренцију. При том испитивању показао је следеће биолошке законе:

1°. *Закон периодичког циклуса*, где се флуктуације обе врсте индивидуа периодички понављају.

2°. *Закон конзервације средњих вредности*, где су средње вредности бројева обе врсте индивидуа сталне ма какве биле почетне бројне вредности обеју врста.

3°. *Закон пертурбације средњих вредности*, када се обе врсте неким спољним узроком умањују униформно и сразмерно броју индивидуа сваке од њих. Тада ће наступити повећање средње вредности броја индивидуа x које служе као хране индивидуама y , а смањење средње вредности броја индивидуа y , које се хране индивидуама x .

Ако се и у овом случају води рачуна о интоксикацији средине у којој живи популација, чији се развој дефинише једначинама (6), онда једначинама (6), треба додати одговарајуће чланове и добиће се, занемарујући аутоконкуренцију и аутоинтоксикацију, следеће једначине

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \varepsilon_1 x - l_{12} xy - x \int_0^t f_{12}(t-\tau) y(\tau) d\tau, \\ \frac{dy}{dt} &= -\varepsilon_2 y + l_{21} xy + y \int_0^t f_{21}(t-\tau) x(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

Ако се пак узме у обзир емиграција и имиграција, једначине (6) гласиће

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 + \varepsilon_1 x - l_{11} x^2 - l_{12} xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = \alpha_2 - \varepsilon_2 y + l_{21} xy - l_{22} y^2,$$

где се такође чланови аутоконкуренције $-l_{11}x^2$ и $-l_{22}y^2$ могу занемарити.

Све наведене једначине, које, под разним условима, дефинишу развој мешовите популације од две врсте, могу се заменити једначинама

$$\frac{dx}{dt} = f_1(t, x, y) - \varphi_1(t, x, y),$$

$$\frac{dy}{dt} = f_2(t, x, y) - \varphi_2(t, x, y),$$

где функције $f_1(t, x, y)$ и $f_2(t, x, y)$ [претстављају скуп фактора, који позитивно делују на развој популације, а функције $\varphi_1(t, x, y)$ и $\varphi_2(t, x, y)$ скуп фактора који негативно делују на њен развој. Разним условима живота популације у биотопу одговараће и разни облици функција $f_i(t, x, y)$ и $\varphi_i(t, x, y)$.

6. Досада смо посматрали популацију од једне и од две врсте. Међутим, проблем се може генерализовати, тј. може се посматрати мешовита популација од n врста у једном биотопу. Развој једне такве популације у општем случају биће дат једначинама

$$(7) \quad \frac{dx_i}{dt} = \alpha_i + x_i \left\{ \varepsilon_i + \sum_{k=1}^n l_{ik} x_k + \sum_{k=1}^n \int_0^t f_{ik}(t-\tau) x_k(\tau) d\tau \right\} \\ (i = 1, 2, \dots, n),$$

где су α_i коефицијенти емиграције и имиграције, ε_i мултипликативни а l_{ik} лимитативни коефицијенти, а

$$x_i \int_0^t f_{ik}(t-\tau) x_k(\tau) d\tau$$

чланови интоксикације. Коефицијенти α_i , ε_i , l_{ik} као и чланови интоксикације могу бити позитивни или негативни, што зависи од услова живота популације у одређеном биотопу. Једначине (7) са малом допуном могу се употребити, ако се поједине врсте поделе у групе према годинама.

Једначине (7) могу се написати у облику

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(t, x_1, \dots, x_n) - \Phi_i(t, x_1, \dots, x_n) \\ (i = 1, 2, \dots, n),$$

где функције $F_i(t, x_1, \dots, x_n)$ претстављају скуп фактора који позитивно делују на развој популације, а функције $\Phi_i(t, x_1, \dots, x_n)$ скуп фактора који негативно делују на њен развој. Разним условима живота популације у биотопу одговараће и разни облици функција $F_i(t, x_1, \dots, x_n)$ и $\Phi_i(t, x_1, \dots, x_n)$.

7. Логистичка једначина (1) примењена на развој становништва у Америци, Француској и Белгији дала је добре резултате. Ми ћемо

је применити на развој становништва у Србији од 1834 до 1884, чија је површина износила 37.511 km².

Интеграл једначине (1) гласи

$$(1'') \quad x = \frac{ex_0}{lx_0 + (\varepsilon - lx_0)e^{-\varepsilon(t-t_0)}},$$

где је $x_0 = 668.492$ почетни број становника пописан у времену $t_0 = 1834$. Из пописа становника од 1859 и 1884, који износе респективно 1.078.281 и 1.547.255, израчунали смо коефицијенте

$$\varepsilon = 0,028172, \quad l = 105 \cdot 10^{-10}.$$

Ако се упореде бројеви становника добивени са једне стране из пописа, а са друге стране из једначине (1''), добиће се табела 1.

година	попис	рачун	ап. грешка	грешка у %
1846	913.160	852.002	61.158	6,6 (7) ¹⁾
1850	929.603	822.260	7.343	0,7 (1)
1854	985.000	988.067	3.067	0,3 (0)
1863	1.108.568	1.150.900	42.332	3,9 (4)
1866	1.215.576	1.206.710	8.866	0,7 (1)
1874	1.353.890	1.357.450	3.560	0,2 (0)

Табела 1.

Ако се баци поглед на ову табелу, пада одмах уочи прилична разлика између пописа и израчунатог броја становника у годинама 1846 и 1863. Годишњи прираштај становника од 1834 до 1846 износи око 20.000, а годишњи прираштај од 1846 до 1850 износи свега око 4.000, што је прилично нелогично. Највероватније је, да пописи нису довољно прецизни, нарочито када се узме у обзир, да су они вршени врло примитивно.²⁾ Исти је случај и са годином 1863.

Ако се узму у обзир непрецизни пописи у овом периоду³⁾, као и доста мали број становника за примену једначине (1), може се рећи да логистичка једначина (1) даје и у овом случају добре резултате.

¹⁾ Цифра у загради претставља број целих становника.

²⁾ О овим пописима видети књигу: Становништво Народне Републике Србије од 1834-1953. (Завод за статистику и евиденцију Н.Р. Србије, серија Б. свеска 1, 1953, Београд).

³⁾ Ови су пописи вођени по читав месец па и више дана и то врло примитивно (Видети поменућу књигу).