



ОБЪЕДИНЕННЫЙ  
ИНСТИТУТ  
ЯДЕРНЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ  
ДУБНА

P19-85-693

Ч.Файси

О ЛОГИСТИЧЕСКОЙ КРИВОЙ РОСТА

Направлено в журнал "Биофизика"

1985

Рост популяции микроорганизмов в ограниченном пространстве характеризуется сигмоидальной кривой с насыщением. Первая попытка количественного описания этого феномена была дана моделью Ферхольста:

$$\frac{dx}{dt} = ax - bx^2, \quad (1)$$

где  $x$  - численность популяции. Решение уравнения (1) - это логистическая кривая

$$x = \frac{c}{1 + \left(\frac{c}{x_0} - 1\right)\exp(-at)}, \quad (2)$$

где  $c = a/b$  - асимптотическое значение численности популяции.

Против этой модели Романовский и соавторы [1] выдвигают многочисленные возражения, главным из которых является то, что закон роста (1) зависит от плотности популяции, а это якобы подразумевает угнетение, контактное торможение одних организмов другими, "самоотравление" популяции из-за взаимодействия клеток. Более привлекательной представляется этим авторам модель Моно, в которой учитывается использование субстрата  $S$  микроорганизмами:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu(S) \cdot x \\ \frac{dS}{dt} &= -\frac{1}{Y} \mu(S) x \end{aligned} \right\}, \quad (3)$$

где

$$\mu(S) = \frac{\mu_{\max} S}{K + S},$$

а  $Y$  - так наз. экономический коэффициент.

На самом же деле модель Ферхюльста также можно получить из уравнений (3), если скорость роста принимать прямо пропорциональной концентрации субстрата:

$$\mu(s) = \alpha s \quad (4)$$

На основе (3) и (4)

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha sx \\ \frac{ds}{dt} &= -\frac{1}{Y}\alpha sx \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

откуда  $x + Ys = \text{const} = c$

и

$$s = \frac{c-x}{Y} \quad (6)$$

Подставляя (6) в первое уравнение (5), получаем

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{c-x}{Y} \cdot x = \frac{\alpha c}{Y} \cdot x - \frac{\alpha}{Y} \cdot x^2$$

А это совпадает с моделью Ферхюльста (I), если положить

$$a = \frac{\alpha c}{Y} \quad \text{и} \quad b = \frac{\alpha}{Y}$$

Отсюда ясно, что при такой интерпретации насыщение в модели Ферхюльста наступает отнюдь не в результате взаимного угнетения микроорганизмов, а в результате истощения в среде лимитирующего субстрата.

Более того, если в модели Моно  $s_0 \ll K$ , т.е. рост популяции начинается при низкой концентрации субстрата, то  $\mu(s) = \frac{M_{\max} \cdot s}{K + s}$  будет приблизительно равно  $\frac{M_{\max}}{K} \cdot s$ , так что модель Ферхюльста является специальным случаем модели Моно для бедных сред.

К модели Ферхюльста можно прийти также из формальных кинетических рассуждений, если рост биомассы представить в виде автокаталитического размножения "прототипов". Кобозев и др. (цит. по [1]) предположили обратимую реакцию  $x + s \rightleftharpoons 2x$ , откуда

$$\frac{dx}{dt} = \alpha xs - \beta x^2$$

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{dx}{dt}$$

Следовательно,  $x + s = c$  и  $s = c - x$ , откуда

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(c-x) - \beta x^2$$

т.е.  $\frac{dx}{dt} = \alpha cx - (\alpha + \beta)x^2$ .

А это совпадает с моделью Ферхюльста с  $a = \alpha c$  и  $b = \alpha + \beta$ .

Предположение об обратном превращении биомассы в субстрат осуществляется отнюдь не всегда, поэтому Романовский и др. [1] считают этот вывод недостаточным общим. Но если реакцию предполагать необратимой:  $x + s \rightarrow 2x$ , то

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha xs \\ \frac{ds}{dt} &= -\alpha xs \end{aligned} \right\}$$

А это как раз уравнение (5) с  $Y=1$ .

Таким образом, независимо от обратимости или необратимости реакции формальная кинетика приводит к модели Ферхюльста.

Отметим также (следуя [1]), что если рост популяции ингибируется продуктами метаболизма  $P$ , количество которых пропорционально биомассе:  $P = \alpha x$ , то вместо зависимости  $\mu(s)$  нужно использовать  $\mu(P)$ , а вместо  $\mu(P)$  можно записать  $\mu(x)$ . Простейший такой закон (формула Хиншельвуда) приводит также к модели Ферхюльста.

Из всех приведенных аргументов можно прийти к выводу, что логистическая кривая (2) и определяющая её модель Ферхюльста (I) получаются при самых разных исходных предположениях: взаимодействие клеток (взаимное торможение или даже уничтожение), лимитирование субстратом, ингибирование продуктами метаболизма, автокаталитическое размножение прототипов и т.п. Во всех этих случаях применение модели Ферхюльста оправдано, если соответствующие ограничения выполнены (напр., низкая исходная концентрация лимитирующего субстрата). Естественно, что во всех случаях справедливость этих ограничений должна быть специально проверена. Параметры  $a$  и  $b$  модели (I) также будут иметь разный смысл в разных ситуациях: они могут быть связаны с исходной концентрацией лимитирующего субстрата, или со скоростями реакций, или с интенсивностью (вероятностью) столкновений между конкурирующими особями и т.д.

Также ясно, что модель Моно применима лишь для ситуаций, где рост популяции ограничивается лимитирующим субстратом. В этом случае модель Моно применима для более широкого диапазона концентраций, чем модель Ферхюльста (не только для низких концентраций). Но равновесие в обеих моделях имеет одинаковый смысл: истощается лимитирующий субстрат. А "ёмкость среды", к которой стремится численность популяции, — это как раз пропорционально начальному количеству субстрата.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. М., Наука, 1984, с. 55-66.

Рукопись поступила в издательский отдел  
26 сентября 1985 года.

Принимается подписка на препринты и сообщения Объединенного института ядерных исследований.

Установлена следующая стоимость подписки на 12 месяцев на издания ОИЯИ, включая пересылку, по отдельным тематическим категориям:

ИНДЕКС	ТЕМАТИКА	Цена подписки на год
1.	Экспериментальная физика высоких энергий	10 р. 80 коп.
2.	Теоретическая физика высоких энергий	17 р. 80 коп.
3.	Экспериментальная нейтронная физика	4 р. 80 коп.
4.	Теоретическая физика низких энергий	8 р. 80 коп.
5.	Математика	4 р. 80 коп.
6.	Ядерная спектроскопия и радиохимия	4 р. 80 коп.
7.	Физика тяжелых ионов	2 р. 85 коп.
8.	Криогеника	2 р. 85 коп.
9.	Ускорители	7 р. 80 коп.
10.	Автоматизация обработки экспериментальных данных	7 р. 80 коп.
11.	Вычислительная математика и техника	6 р. 80 коп.
12.	Химия	1 р. 70 коп.
13.	Техника физического эксперимента	8 р. 80 коп.
14.	Исследования твердых тел и жидкостей ядерными методами	1 р. 70 коп.
15.	Экспериментальная физика ядерных реакций при низких энергиях	1 р. 50 коп.
16.	Дозиметрия и физика защиты	1 р. 90 коп.
17.	Теория конденсированного состояния	6 р. 80 коп.
18.	Использование результатов и методов фундаментальных физических исследований в смежных областях науки и техники	2 р. 35 коп.
19.	Биофизика	1 р. 20 коп.

Подписка может быть оформлена с любого месяца текущего года.

По всем вопросам оформления подписки следует обращаться в издательский отдел ОИЯИ по адресу: 101000 Москва, Главпочтамт, п/я 79.

Файси Ч.

P19-85-693

О логистической кривой роста

Показано, что логистическая кривая роста (модель Ферхюльста) подобно более современной модели Моно получается из-за истощения лимитирующего субстрата в среде и для ее вывода нет необходимости привлекать взаимное угнетение клеток.

Работа выполнена в Лаборатории ядерных проблем ОИЯИ.

Препринт Объединенного института ядерных исследований. Дубна 1985

Перевод О.С.Виноградовой

Fajsi Cs.

P19-85-693

On the Logistic Growth Curve

It is shown that the logistic growth curve (the Verhulst model) may be deduced, similarly to the Monod model, from the exhaustion of the limiting substrate in the medium, and there is no need to postulate mutual inhibition of the cells.

The investigation has been performed at the Laboratory of Nuclear Problems, JINR.

Preprint of the Joint Institute for Nuclear Research. Dubna 1985