

# Modele dyskretne a modele ciągłe w biomatematyce

Urszula FORYŚ\*

Modelowanie matematyczne w naukach biomedycznych jest dziedziną stosunkowo nową, której dynamiczny rozwój przypada na ostatnie pięćdziesiąt lat. W porównaniu z fizyką, gdzie modele matematyczne stanowią uznaną podstawę analiz i przewidywań, w podręcznikach do biologii i medycyny w dalszym ciągu nie znajdziemy jawnie napisanych modeli matematycznych, choć czasami zdarza się, że stoją one za uznanymi stwierdzeniami. Jako przykład można podać dawkowanie leków obliczane na podstawie czasu rozpadu danej substancji chemicznej.

Dla dowolnej substancji dynamikę rozpadu opisuje funkcja wykładnicza  $x(t) = x_0 e^{-\alpha t}$ , gdzie  $x_0$  oznacza stężenie początkowe, a współczynnik  $\alpha$  charakteryzuje daną substancję i wyznacza się go doświadczalnie za pomocą tzw. *współczynnika połowicznego rozpadu*. Jeśli  $\Delta t$  oznacza długość odcinka czasu, w którym rozpadowi ulegnie połowa pierwotnej ilości danej substancji, to  $\alpha = \ln 2 / \Delta t$ . Na tej podstawie łatwo możemy obliczyć, jaka powinna być dawka leku, aby jego stężenie utrzymywało się w leczniczych granicach (nie za mało, ale też nie za dużo, gdyż nadmiar może być toksyczny).

\*Instytut Matematyki Stosowanej i Mechaniki, Uniwersytet Warszawski

Spróbujmy zatem zrozumieć, co oznacza pojęcie *model matematyczny* i co musimy wiedzieć, aby taki model zbudować. Powinniśmy rozpocząć od stworzenia tzw. *modelu heurystycznego*, czyli na drodze analizy przebiegu danego zjawiska określić cechy i wielkości charakterystyczne dla niego, zastanowić się, jakie teorie obejmują to zjawisko, które zmienne i parametry można zmierzyć doświadczalnie (dzięki czemu mogą następnie służyć do weryfikacji modelu). Model taki powinien odzwierciedlać stan naszej wiedzy na temat opisywanego zjawiska. Następnie powinniśmy odpowiedzieć na pytanie, czego oczekujemy od modelu matematycznego, który chcemy zbudować. Do tego wszystkiego próbujemy dopasować odpowiednią strukturę matematyczną, którą wraz z założeniami wynikającymi z modelu heurystycznego nazywamy modelem matematycznym.

W modelach klasycznych, których autorzy bazowali na ugruntowanych teoriach fizycznych, stosowano do opisu głównie równania różniczkowe (zwykające, a w bardziej skomplikowanych przypadkach – cząstkowe). Tego typu modele nazywamy ciągłymi, ponieważ budując je, przyjmujemy, że znamy reguły rządzące danym zjawiskiem w dowolnym momencie, a w efekcie otrzymujemy funkcje, które w sposób ciągły (czyli także w dowolnej chwili) opisują przebieg tego zjawiska.

Zauważmy jednak, że stosując taki opis matematyczny, zakładamy np. ciągle nakładanie się generacji, co dla wielu gatunków nie jest prawdą. Wystarczy wymienić choćby owady czy rośliny jednoroczne występujące w strefach klimatycznych z wyróżnionymi porami roku – kolejne generacje są wyraźnie rozseparowane, a wzrost populacji następuje w krokach dyskretnych. W wymienionym przypadku krok czasowy wynosi jeden rok, ale ogólnie jego długość w zasadniczy sposób zależy od danej populacji, np. dla muszki owocówki jest to jeden dzień, a dla komórek – kilka godzin. W takiej sytuacji za pomocą modelu chcemy opisać zmiany liczebności w następnym kroku czasowym, jeśli znamy te liczebności w krokach poprzednich. Taki schemat postępowania odpowiada równaniom różnicowym, a modele wyrażone w ich języku nazywamy modelami dyskretnymi.

W celu przybliżenia różnic między modelami dyskretnymi a ciągłymi wyobraźmy sobie pewien eksperyment. Załóżmy, że hodujemy w laboratorium pewien rodzaj bakterii i w równych odstępach czasu, np. co 30 min, sprawdzamy, ile bakterii się namnożyło. Jeśli wykonywaliśmy eksperyment przez 6 godzin, to mamy 13 wyników pomiarów  $N_k$  dla odpowiadających im chwil  $t_k$ , gdzie  $k = 0, 1, \dots, 12$ . Krok czasowy  $\Delta t = t_{k+1} - t_k = 30$  min odpowiada zmianie indeksu o 1. Znamy zatem liczebności  $N_k$  i możemy na tej podstawie spróbować zbudować model dyskretny, który w najprostszej wersji wyraża się za pomocą równania

$$N_{k+1} = f(N_k),$$

gdzie funkcja  $f$  opisuje, w jaki sposób liczebność populacji w kroku  $k + 1$  zależy od liczebności w kroku poprzednim. Oczywiście, nie zawsze da się znaleźć taką prostą zależność. W przypadku ogólnym można oczekiwać, że liczebność w kroku  $k + 1$  będzie zależała od wszystkich poprzednich, czyli

$$N_{k+1} = f(N_0, \dots, N_k),$$

ale zawsze bierzemy pod uwagę tylko wyszczególnione chwile  $t_k$  i nie interesuje nas, co się działo z populacją np. w chwili pośredniej  $t_k + \Delta t/2$ .

W odróżnieniu od powyższego, modele ciągłe wymagają od nas wiedzy, co dzieje się w dowolnej chwili, a nie tylko w wyszczególnionych jednostkach czasu. Zakładamy więc, że nasza wiedza pochodząca z eksperymentu, mającego z natury dyskretny charakter, wystarcza na to, aby sformułować ogólne prawo, rządzące liczebnością omawianej populacji w każdej minucie, każdej sekundzie, każdej chwili. Taką przybliżoną wiedzę możemy uzyskać, zwiększając częstotliwość pomiarów – zmniejszanie kroku czasowego możemy w przybliżeniu potraktować jak zbieganie do granicy  $\Delta t \rightarrow 0$ .

Założmy teraz, że model dyskretny da się zapisać za pomocą równania

$$N_{t+\Delta t} = N_t + g(N_t)\Delta t,$$

co oznacza, że liczebność populacji w następnym kroku czasowym  $t + \Delta t$  zwiększa się (lub odpowiednio zmniejsza) w stosunku do liczebności w kroku  $t$

proporcjonalnie do długości kroku czasowego, a współczynnik proporcjonalności  $g(N_t)$  jest funkcją liczebności populacji. Równanie to możemy przeformułować w taki sposób, że po lewej stronie dostaniemy iloraz różnicowy  $\frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t}$ , a po prawej funkcję  $g(N_t)$ . Przechodząc do granicy z  $\Delta t$ , dostaniemy równanie różniczkowe  $\frac{dN(t)}{dt} = g(N(t))$  opisujące zmiany liczebności populacji  $N(t)$  w dowolnej chwili  $t$ . Z kolei jeśli mamy równanie różniczkowe

$$\frac{dN(t)}{dt} = g(N(t)), \text{ to przybliżając pochodną przez iloraz różnicowy, otrzymamy równanie różnicowe } \frac{N(t+\Delta t) - N(t)}{\Delta t} = g(N(t)).$$

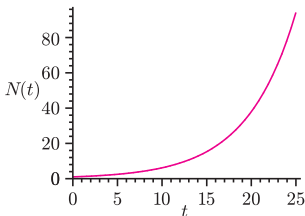
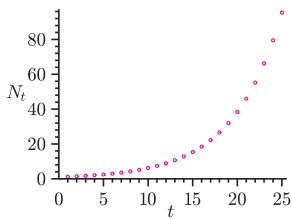
Widzimy zatem, że z formalnego punktu widzenia, o ile krok czasowy jest dostatecznie mały, możemy zastosować zarówno opis dyskretny, jak i odpowiadający mu opis ciągły. Okazuje się jednak, że często te dwa opisy prowadzą do zupełnie innych rezultatów.

W 1798 r. w swojej pracy *An Essay on the Principle of Population* angielski demograf Thomas Malthus stwierdził, że liczba ludności świata wzrasta w postępie geometrycznym, natomiast zasoby żywności – w postępie arytmetycznym. Przedstawiany tutaj model nosi nazwę modelu Malthusa, gdyż stanowi matematyczne odzwierciedlenie jego stwierdzenia.

Przedstawimy teraz dwa proste przykłady ilustrujące z jednej strony podobieństwa, z drugiej strony różnice między dynamiką modeli dyskretnych i modeli ciągłych.

## Model Malthusa wzrostu pojedynczej populacji

Załóżmy, że w danej populacji (przynajmniej w trakcie przeprowadzanego eksperymentu) obserwujemy tylko proces rozrodczości i w następnym kroku czasowym liczebność populacji wzrasta proporcjonalnie do liczby osobników w chwili obecnej. Wobec tego możemy napisać proste równanie różnicowe  $N_{t+1} = \alpha N_t$ , gdzie  $\alpha = 1 + r$  jest współczynnikiem wzrostu, natomiast  $r$  oznacza liczbę potomków jednego osobnika w jednym kroku czasowym. Postępując tak samo, jak to zostało wyżej opisane, możemy przejść od tego równania różnicowego do równania różniczkowego  $\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$ . Rozwiązując te równania, dostaniemy odpowiednio  $N_t = N_0 \alpha^t$  oraz  $N(t) = N(0)e^{rt}$  dla równania różnicowego oraz dla równania różniczkowego. Widzimy więc, że dla obu modeli przebieg rozwiązań w czasie jest podobny – porównaj rysunek 1.



Rys. 1. Model Malthusa wzrostu populacji – przykładowe rozwiązanie równania dyskretnego i ciągłego.

## Model logistyczny

Załóżmy teraz, że oprócz procesu rozrodczości w populacji występuje także konkurencja między osobnikami o zasoby środowiska. Klasycznie konkurencję opisuje się za pomocą kwadratu liczebności populacji, zatem otrzymujemy następujące równanie

$$N_{t+1} = \alpha N_t - \beta N_t^2$$

w wersji dyskretniej, czemu odpowiada równanie różniczkowe

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) - bN^2(t).$$

Zauważmy, że bezpośrednia konkurencja między osobnikami występuje, gdy osobniki spotykają się. Jeśli założymy, że spotkania osobników są losowe, to liczba tych spotkań jest proporcjonalna do kwadratu liczby osobników – podobnie jak liczba zderzeń cząstek w gazie doskonałym.

Równanie różniczkowe w modelu logistycznym zwykle zapisujemy w następujący sposób:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)(1 - N(t)/K),$$

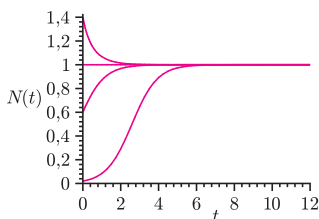
gdzie  $K$  oznacza tzw. pojemność środowiska, czyli liczebność gatunku optymalną dla tego środowiska. Po przeskalowaniu można te równania uprościć do postaci

$$N_{t+1} = \alpha N_t(1 - N_t) \quad \text{oraz} \quad \frac{dN(t)}{dt} = rN(t)(1 - N(t)).$$

O ile teraz jesteśmy w stanie rozwiązać równanie różniczkowe i otrzymać rozwiązanie

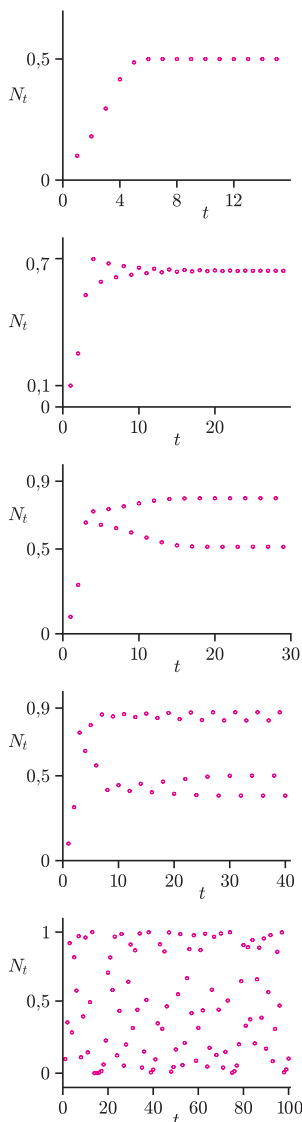
$$N(t) = \frac{N(0)}{N(0) + (1 - N(0))e^{-rt}},$$

którego przebieg możemy łatwo zbadać, to przebieg rozwiązań równania dyskretnego jest zdecydowanie bardziej skomplikowany i w istotny sposób zależy od parametru  $\alpha$ . Rysunek 2 ilustruje przebieg rozwiązań ciągłego równania logistycznego.  $K = 1$  jest rozwiązaniem stacjonarnym, które nie zależy od czasu. Jeśli  $N(0) > K$ , to liczba osobników przekracza pojemność środowiska, zatem liczebność maleje. Jeśli natomiast  $N(0) < K$ , to liczebność może rosnąć



Rys. 2. Rozwiązania ciągłego równania logistycznego dla pojemności środowiska  $K = 1$ .

Wykres rozwiązania dla  $N_0 < K/2$  ma kształt „esowaty”, z punktem przegięcia dla  $N(t) = K/2$ . Tego typu krzywą nazywamy krzywą logistyczną. Kształt esowaty jest charakterystyczny dla wielu procesów biologicznych, gdzie obserwujemy szybki wzrost początkowy, a następnie zahamowanie tego wzrostu i końcowe wysycenie na pewnym poziomie.



Rys. 3. Rozwiązania dyskretnego równania logistycznego dla różnych wartości parametru  $\alpha$ .

do wypełnienia pojemności środowiska, przy czym  $N(0) = K/2$  jest pojemnością progową – jeśli  $N(0) < K/2$ , to początkowo zasoby środowiska wystarczają do szybkiego wzrostu populacji. Dla  $N(t) < K/2$  osobniki nie tracą energii na konkurencję, gdyż nie spotykają się zbyt często, ale w miarę wzrostu liczebności konkurencja zaczyna odgrywać coraz większą rolę, co powoduje zwolnienie wzrostu populacji.

Wydaje się, że podobne cechy powinien wykazywać model dyskretny, ale dzieje się tak tylko w bardzo ograniczonym zakresie parametrów. Okazuje się, że tylko dla  $\alpha < 3$  rozwiązania równania dyskretnego wykazują podobny charakter do rozwiązań równania różniczkowego, ale wraz z rosnącym  $\alpha$  pojawiają się rozwiązania okresowe, prowadzące w efekcie do rozwiązania, które nie ma charakteru okresowego. Mówimy, że dynamika takiego równania jest chaotyczna. Na rysunku 3 widzimy zmiany dynamiki rozwiązań dyskretnego równania logistycznego wraz z rosnącym  $\alpha$ . Rozkład momentów zmian przebiegu rozwiązań, czyli bifurkacji modelu, przedstawia tak zwany diagram Feigenbauma, o którym była mowa np. w *Delcie* 6/2007 z okazji twierdzenia Szarkowskiego.

\* \* \*

Powyżej zapoznaliśmy się z prostymi regułami przejścia między modelem dyskretnym a modelem ciągłym oraz z możliwymi różnicami wynikającymi z tych dwóch typów opisu matematycznego. Zarówno równania różniczkowe zwyczajne, jak i równania różnicowe należą do najprostszego typu aparatu matematycznego, jaki można zastosować w modelowaniu zjawisk biomedycznych. Wraz z rozwojem nie tylko biomatematyki, ale także różnych dziedzin samej matematyki (jak np. równania stochastyczne), struktury matematyczne pojawiające się w modelowaniu ulegają znacznemu wzbogaceniu, co może przyczynić się do pełniejszego opisu danego zjawiska. Od naukowców budujących dany model zależy, jaki typ opisu zostanie wybrany.



## Zadania

*Redaguje Waldemar POMPE*

**M 1183.** Każdemu wierzchołkowi 100-kąta foremnego należy przyporządkować pewną liczbę rzeczywistą, przy czym suma wszystkich przyporządkowanych liczb powinna być różna od 0. Czy można to uczynić w taki sposób, aby dodatkowo każda liczba była równa wartości bezwzględnej różnicy liczb, które z nią sąsiadują?

Rozwiązanie na str. 24

**M 1184.** W pięciokącie wypukłym  $ABCDE$  spełnione są zależności (rysunek)

$$\sphericalangle C = \sphericalangle E = 90^\circ \quad \text{oraz} \quad AE + BC = AB = CD = DE = 1.$$

Obliczyć pole tego pięciokąta.

Rozwiązanie na str. 24

**M 1185.** W każde pole tablicy o wymiarach  $25 \times 25$  wpisano liczbę 1 lub  $-1$ .

Następnie dla każdego wiersza i każdej kolumny obliczono iloczyn wszystkich liczb stojących w danym wierszu lub danej kolumnie. Wykazać, że suma 50 uzyskanych iloczynów jest różna od 0.

Rozwiązanie na str. 20

*Redaguje Ewa CZUCHRY*

**F 701.** Druciana ramka zawieszona na poziomej osi znajduje się w pionowym polu magnetycznym o indukcji  $\mathbf{B}$ . Ramka składa się z pręta o długości  $l$  i masie  $m$  oraz dwóch nieważkich drucików o długości  $h$ . Przez ramkę przepuszczamy krótki impuls prądu o natężeniu  $I$  i czasie trwania  $\tau$ . Jaki będzie maksymalny kąt wychylenia ramki do położenia pierwotnego?

Rozwiązanie na str. 21

**F 702.** Poziomy przewodnik o masie  $m$  i długości  $l$  może się ślizgać wzdłuż dwóch pionowych przewodzących prądów. Pręty są połączone kondensatorem o pojemności  $C$  i znajdują się w odległości  $l$  od siebie. Układ znajduje się w polu magnetycznym  $\mathbf{B}$  skierowanym poziomo i prostopadle do prętów oraz w ziemskim polu grawitacyjnym. Znaleźć przyspieszenie przewodnika.

Rozwiązanie na str. 24