

Г.Ю.Ризниченко.

Лекции по математическим моделям в биологии

ЛЕКЦИЯ 1

ВВЕДЕНИЕ. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОЛОГИИ

Понятие модели. Объекты, цели и методы моделирования. Модели в разных науках. Компьютерные и математические модели. История первых моделей в биологии. Современная классификация моделей биологических процессов. Регрессионные, имитационные, качественные модели. Принципы имитационного моделирования и примеры моделей. Специфика моделирования живых систем.

Компьютеры в современном мире стали привычными для человеческой деятельности: в финансовой сфере, в бизнесе, промышленности, образовании, сфере досуга. Благодаря компьютерам западной цивилизации удалось существенно продвинуться в следующих направлениях.

3. Автоматизация трудовой деятельности во всех сферах
4. Информационная революция. Возможность хранить и структурировать огромные и самые разнообразные массивы информации и производить быстрый и эффективный поиск необходимой информации.
5. Прогнозирование. Компьютер позволяет строить имитационные модели сложных систем, проигрывать сценарии и делать прогнозы.
6. Оптимизация. Любая человеческая деятельность, в том числе быденная жизнь требует постоянной оптимизации действий. В процессе эволюции сформировались биологические системы, которые оказываются оптимальными в том или ином смысле, например, в смысле наиболее экономичного использования энергии. Для того чтобы формализовать целевую функцию, то есть ответить на вопрос, что же является для системы оптимальным, необходимо сформулировать модель оптимизируемого процесса и критерии оптимизации. Компьютер позволяет проектировать и реализовать различные алгоритмы оптимизации.

Компьютер работает не с самой системой, а с моделью. Что же такое МОДЕЛЬ?

Наиболее простой и общий ответ на этот вопрос: *модель – это копия объекта, в некотором смысле «более удобная», допускающая манипуляции в пространстве и во времени.*

При моделировании, выборе и формулировке модели, определяющими обстоятельствами являются объект, цель и метод (средства) моделирования.

В нашем курсе объектами моделирования будут биологические процессы разного уровня организации.

Методами моделирования служат методы динамической теории систем. Средства – дифференциальные и разностные уравнения, методы качественной теории дифференциальных уравнений, компьютерная симуляция.

Цели моделирования:

3. Выяснение механизмов взаимодействия элементов системы
4. Идентификация и верификация параметров модели по экспериментальным данным.
5. Оценка устойчивости системы (модели). Само понятие устойчивости требует формализации.
6. Прогноз поведения системы при различных внешних воздействиях, различных способах управления и проч.
7. Оптимальное управление системой в соответствии с выбранным критерием оптимальности.

Примеры моделей.

1. Портрет дамы. Пусть некто заказывает художнику написать портрет любимой женщины. Рассмотрим объект, метод (средства) и цель моделирования.

Объектом моделирования является женщина.

Метод (средства) – краски, кисти, холст. Эмаль, если портрет будет сделан на медальоне, как это было принято в прошлые века. Фотоаппарат и пленка. Рекламный щит, если некто хочет, чтобы его даму видели все, кто проезжает по оживленной магистрали. Обложка журнала, или экран телевизора. Наконец, сам художник, фотограф или рекламное агентство в лице своих дизайнеров.

Цель. При моделировании целью, как правило, является манипуляция с пространством и временем. Сохранить облик дамы во времени. Повесить портрет в гостиной, или медальон с изображением любимой - на шею, как это делали в старину. Чтобы потомки восхищались красотой дамы и своим пращуром, которому удалось запечатлеть такую красоту.

Другая цель – воспроизведение изображения (модели) объекта с целью сделать модель доступной некоторому кругу людей. Или многократно тиражировать, если некто хочет, чтобы образ дамы увидели миллионы.

2. Самолет в аэродинамической трубе. Помещая самолет в аэродинамическую трубу и испытывая его в различных воздушных потоках, мы решаем задачу взаимодействия системы с внешней средой. Это еще одна очень важная цель моделирования. При этом в корпусе самолета не обязательно должны находиться кресла, и тем более, стюардессы. Какие из свойств объекта необходимо учесть, а какие можно опустить, степень подробности воспроизведения моделью объекта, определяется теми вопросами, на которые хотят ответить с помощью модели.

3. Аквариум является примером физического моделирования. В аквариуме можно моделировать водную экосистему – речную, озерную, морскую, заселить ее некоторыми видами фито- и зоопланктона, рыбами, поддерживать определенный состав воды, температуру, даже течения. И строго контролировать условия эксперимента. Какие компоненты естественной системы будут воспроизведены, и с какой точностью, зависит от цели моделирования.

4. Выделенные из листьев хлоропласты. На выделенных системах часто изучают процессы, происходящие в живой системе, в этом смысле фрагмент является моделью целой живой системы. Выделение более простой системы позволяет исследовать механизмы процессов на молекулярном уровне. При этом исключается регуляция со стороны более высоких уровней организации, в данном случае, со стороны растительной клетки, листа, наконец, целого растения. В большинстве случаев наблюдать процессы на молекулярном уровне в нативной (ненарушенной) системе не представляется возможным. Говорят, что *изученные на выделенном хлоропласте первичные процессы фотосинтеза*

являются *моделью* первичных процессов фотосинтеза в живом листе. К сожалению, этот метод фрагментирования приводит к тому, что «...живой ковер жизни распускается по ниточкам, каждая ниточка досконально изучается, но волшебный рисунок жизни оказывается утрачен» (лауреат Нобелевской премии по биохимии Л. Поллинг).

5. Бислойная липидная мембрана. Еще «более модельным» примером является изучение процессов ионного трансмембранного переноса на искусственной бислойной липидной мембране. Понятно, что в реальных биологических объектах мембраны чаще всего не бислойные, а многослойные, содержат встроенные белки и другие компоненты, поверхность их не является плоской и обладает множеством других индивидуальных особенностей. Однако, чтобы изучить законы образования поры, через которую ион проходит сквозь мембрану внутрь клетки или органеллы, необходимо создать «чистую», «модельную» систему, которую можно изучать экспериментально, и для которой можно использовать хорошо разработанное наукой физическое описание.

6. Популяция дрозофилы, является классическим объектом моделирования микроэволюционного процесса и примером исключительно удачно найденной модели. Еще более удобной моделью являются вирусы, которые можно размножать в пробирке. Хотя не вполне ясно, справедливы ли эволюционные закономерности, установленные на вирусах, для законов эволюции высших животных. В лекции 11 мы увидим, что хорошей моделью микроэволюционных процессов являются также микробные популяции в проточном культиваторе.

Из приведенных примеров видно, что любая физическая модель обладает конкретными свойствами физического объекта. В этом ее преимущества, но в этом и ее ограничения.

Компьютерные модели содержат "знания" об объекте в виде математических формул, таблиц, графиков, баз данных и знаний. Они позволяют изучать поведение системы при изменении внутренних характеристик и внешних условий, проигрывать сценарии, решать задачу оптимизации. Однако каждая компьютерная реализация соответствует *конкретным, заданным параметрам системы*. Наиболее общими и абстрактными являются математические модели.

Математические модели описывают целый класс процессов или явлений, которые обладают сходными свойствами, или являются изоморфными. Наука конца 20 века – синергетика, показала, что сходными уравнениями описываются процессы самоорганизации самой разной природы: от образования скоплений галактик до образования пятен планктона в океане.

Если удастся сформулировать «хорошую» математическую модель, для ее исследования можно применить весь арсенал науки, накопленный за тысячелетия. Недаром многие классики независимо высказывали одну и ту же мудрую мысль:

«Область знания становится наукой, когда она выражает свои законы в виде математических соотношений»

С этой точки зрения самая "научная" наука - физика. Она использует математику в качестве своего естественного языка. Все физические законы выражаются в виде математических формул или уравнений.

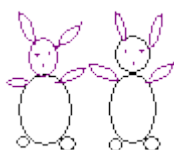
В химию математика пришла в тридцатые годы 20 века вместе с химической кинетикой и физической химией. Сейчас книги по химии, в особенности по химической кинетике, физической химии, квантовой химии полны математическими символами и уравнениями.

Чем более сложными являются объекты и процессы, которыми занимается наука, тем труднее найти математические абстракции, подходящие для описания этих объектов и процессов. В биологию, геологию и другие «описательные науки» математика пришла по настоящему только во второй половине 20 века.

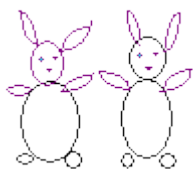
Первые попытки математически описать биологические процессы относятся к моделям популяционной динамики. Эта область математической биологии и в дальнейшем служила *математическим полигоном*, на котором "отрабатывались" математические модели в разных областях биологии. В том числе модели эволюции, микробиологии, иммунологии и других областей, связанных с клеточными популяциями.

Самая первая известная модель, сформулированная в биологической постановке, - знаменитый ряд Фибоначчи, который приводит в своем труде Леонардо из Пизы в 13 веке. Это ряд чисел, описывающий количество пар кроликов, которые рождаются каждый месяц, если кролики начинают размножаться со второго месяца и каждый месяц дают потомство в виде пары кроликов. Ряд представляет последовательность чисел:

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89,.....



1,



1,

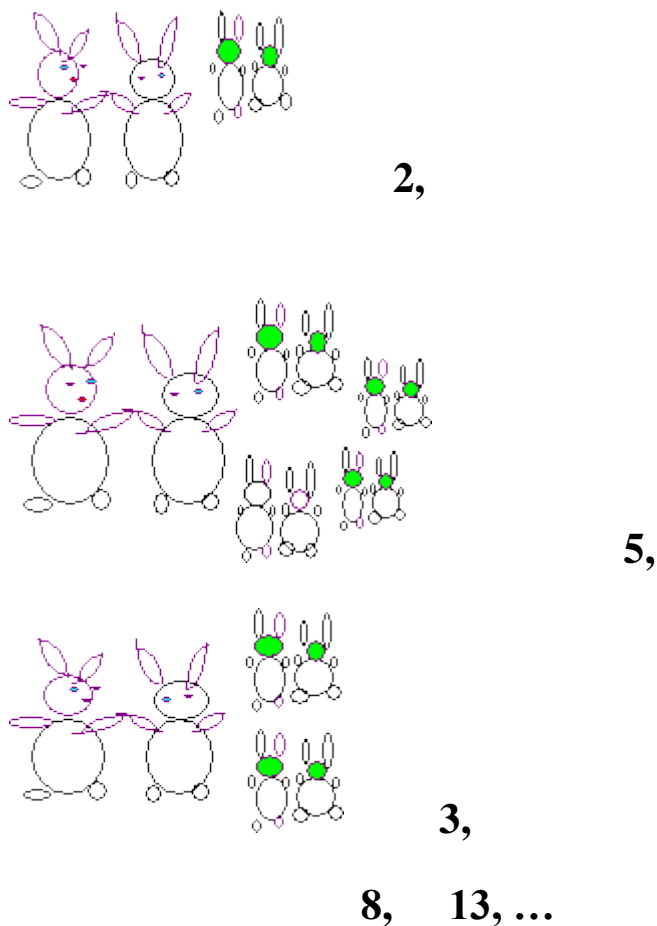


Рис1.1. Ряд Фибоначчи

Следующая известная истории модель - модель Мальтуса (1798), описывающая размножение популяции со скоростью, пропорциональной ее численности. В дискретном виде этот закон представляет собой геометрическую прогрессию:

$$N_{t+1} = qN_t; \quad \text{или} \quad N_{t+1} = q^n N_0.$$

Этот закон, записанный в виде дифференциального уравнения, представляет собой модель экспоненциального роста популяции и хорошо описывает рост клеточных популяций в отсутствии какого-либо лимитирования:

$$\frac{dx}{dt} = rx.$$

Здесь r - коэффициент, аналогичный коэффициенту q в дискретной модели - константа собственной скорости роста популяции, отражающая ее генетический потенциал.

На этих простейших моделях видно, насколько примитивны математические модели по сравнению с биологическими объектами, каждый из которых, к примеру, популяция, - это совокупность сложно организованных индивидуальных особей - организмов. В свою очередь каждый организм состоит из органов, тканей и клеток, осуществляет процессы метаболизма,

двигается, рождается, растет, размножается, стареет и умирает. И каждая живая клетка - сложная гетерогенная система, объем которой разграничен мембранами и содержит субклеточные органеллы, и так далее, вплоть до биомакромолекул, аминокислот и полипептидов. На всех уровнях живой материи мы встречаем сложную пространственно-временную организацию, гетерогенность, индивидуальность, подвижность, потоки массы, энергии и информации.

Ясно, что для таких систем любая математика дает лишь грубое упрощенное описание. Дело существенно продвинулось с использованием компьютеров, которые позволяют имитировать достаточно сложные системы, однако и здесь, как правило, речь идет именно о *моделях*, т.е. о некоторых идеальных копиях живых систем, отражающих лишь некоторые их свойства, причем схематически.

Сейчас биологические журналы полны математическими формулами и результатами компьютерных симуляций. Имеются специальные журналы, посвященные работам в области математических моделей: *Theoretical Biology; Biosystems; Mathematical Ecology, Mathematical biology, Biological systems etc.* Работы по математическому моделированию печатаются практически во всех российских биологических журналах: *Общая биология, Биофизика, Экология, Молекулярная биология, Физиология растений* и других.

В основном, модели являются инструментом изучения конкретных систем, и работы по моделированию печатают в журналах, посвященных той области биологии, к которой относится объект моделирования. Это означает, что модель должна быть интересна, полезна и понятна специалистам-биологам. В то же время она должна быть, естественно, профессионально сделана с точки зрения математики.

Наиболее успешные модели сделаны в содружестве специалистов математиков, или физиков, и биологов, хорошо знающих объект моделирования. При этом наиболее трудная часть совместной работы - это формализация знаний об объекте (как правило, в виде схемы) на языке, который может затем быть переформулирован в математическую или компьютерную модель.

Классификация моделей

Условно все математические модели биологических систем можно разделить на регрессионные, качественные и имитационные.

Регрессионные зависимости - это формулы, описывающие связь различных характеристик системы, не претендуя на физический или биологический смысл этих зависимостей. Для построения регрессионной модели достаточно статистически достоверных наблюдаемых корреляций между переменными или параметрами системы.

ПРИМЕРЫ

1. Зависимость между количеством производителей хамсы S и количеством молоди от каждого нерестившегося производителя в Азовском

море (используется в большой имитационной модели динамики рыбного стада Азовского моря, Горстко, 1985):

$$S = 4.95/x^2 + 27.78/x - 0.078; \sigma = 0.24$$

S - количество сеголеток (штуки) на каждого нерестившегося производителя.
 x - количество зашедших весной из Черного моря в Азовское производителей хамсы (млрд штук).
 σ - среднеквадратичное отклонение.

2. Скорость поглощения кислорода опадом листьев

(Из книги: Д.Джефферс "Введение в системный анализ: применение в экологии", М., 1981)

(Рисунок - осенние листья)

$$\lg(Y + 1) = 0.561 - 8.701D10^{-4} + 3.935D^2 10^{-7} + 7.187B10^{-4} + 0.0398T$$

Y поглощение кислорода, измеренное в мкл(0,25 г)⁻¹ч⁻¹.

D - число дней, в течение которых выдерживались образцы,

B - процентное содержание влаги в образцах,

T - температура, измеренная в град.С.

Эта формула дает несмещенные оценки для скорости поглощения кислорода во всем диапазоне дней, температур и влажностей, которые наблюдались в эксперименте, со средним квадратичным отклонением в поглощении кислорода, равном $\sigma = 0.319 \pm 0.321$.

Коэффициенты в регрессионных моделях обычно определяются с помощью процедур идентификации параметров моделей по экспериментальным данным. При этом чаще всего минимизируется сумма квадратов отклонений теоретической кривой от экспериментальной для всех точек измерений. Т.е. коэффициенты модели подбираются таким образом, чтобы минимизировать функционал:

$$F = \sum_M w_i [x_e^i - x_t^i(a_1, a_2, \dots, a_n)]^2$$

Здесь i - номер точки измерения,

x_e - экспериментальные значения переменных,

x_t - теоретические значения переменных,

a_1, a_2, \dots - параметры, подлежащие оценке,

w_i - "вес" i -го измерения,
 N - число точек измерения.

Имитационные модели (simulation)

По меткому выражению Р. Шеннона (1978) имитационное моделирование - это нечто промежуточное между искусством и наукой, направление, появление которого целиком обязано бурному росту возможностей вычислительной техники.

Суть имитационного моделирования заключается в исследовании сложной математической модели с помощью вычислительных экспериментов и обработки результатов этих экспериментов. При этом, как правило, создатели имитационной модели пытаются максимально использовать всю имеющуюся информацию об объекте моделирования, как количественную, так и качественную.

Грубо говоря, процесс построения имитационной модели можно представить следующим образом. Мы записываем в любом доступном для компьютера формализованном виде (в виде уравнений, графиков, логических соотношений, вероятностных законов) все, что знаем о системе, а потом проигрываем на компьютере варианты того, что может дать совокупность этих знаний при тех или иных значениях внешних и внутренних параметров системы.

Если вопросы, задаваемые нами модели, относятся не к выяснению фундаментальных законов и причин, определяющих динамику реальной системы, а к бихевиористскому (поведенческому) анализу системы, как правило, выполняемому в практических целях, имитационная модель оказывается исключительно полезной.

Особенно привлекательным оказалось применение имитационных моделей для описания экологических систем – необычайно сложных образований, включающих множество биологических, геологических, метеорологических и прочих факторов. Благодаря возможности проигрывать различные “сценарии” поведения и управления имитационная модель может быть успешно использована для выбора оптимальной стратегии эксплуатации природной экосистемы или оптимального способа создания искусственной экосистемы.

При создании имитационной модели можно позволить себе высокую степень подробности при выборе переменных и параметров модели. При этом модель может получиться разной у различных авторов, поскольку точные формальные правила ее построения отсутствуют. Результаты машинных экспериментов зависят не только от заложенных в модели соотношений, но и от организации комплекса реализующих в модель программ, и от механизма проведения машинных экспериментов. Поэтому воплощением идеи имитационного моделирования следует считать систему человек – машина, обеспечивающую проведение имитационных экспериментов в режиме диалога между лицом, проводящим эксперимент, и “машиной”, т.е. комплексом программ.

Основные этапы построения имитационной модели следующие. Формулируются основные вопросы о поведении сложной системы, ответы на которые мы хотели бы получить. В соответствии с задачами моделирования задается вектор состояния системы. Вводится системное время, моделирующее

ход времени в реальной системе. Временной шаг модели также определяется целями моделирования.

Производится декомпозиция системы на отдельные блоки, связанные друг с другом, но обладающие относительной независимостью. Для каждого блока определяют, какие компоненты вектора состояния должны преобразовываться в процессе его функционирования.

Формулируют законы и гипотезы, определяющие поведение отдельных блоков и связь этих блоков друг с другом. Для каждого блока множество законов функционирования дополняется множеством логических операторов, формализующих опыт наблюдения за динамикой процессов в системе. При необходимости вводится “внутреннее системное время” данного блока модели, позволяющее моделировать более быстрые или более медленные процессы. Если в блоке используются случайные параметры, задаются правила отыскания на каждом шаге некоторых их реализаций. Разрабатываются программы, соответствующие отдельным блокам.

Каждый блок верифицируется по фактическим данным, и при этом его информационные связи с другими блоками “замораживаются”. Обычно последовательность действий при верификации блоков такова: часть имеющейся информации используется для оценки параметров модели, а затем по оставшейся части информации сравнением расчетных данных с фактическими проверяется адекватность модели.

Производится объединение разработанных блоков имитационной модели на базе стандартного или специально созданного математического обеспечения. Апробируются и отрабатываются различные схемы взаимодействия блоков. На этом этапе всю “большую модель” удобно рассматривать как комплекс автоматов с памятью или без нее, детерминированных или стохастических. Работа с моделью тогда представляет собой изучение коллективного поведения автоматов в случайной или детерминированной среде.

Производятся верификация имитационной модели в целом и проверка ее адекватности. Этот процесс еще менее может быть формализован, чем верификация отдельных блоков. Здесь решающими оказываются знания экспертов – специалистов, хорошо знающих реальную систему.

Планируются эксперименты с моделью. При анализе их результатов используются статистическая обработка информации, графические формы выдачи данных и пр. Результаты экспериментов пополняют информационный фонд (банк данных) и используются при дальнейшей работе с моделью.

На каждом из этапов могут возникнуть трудности, для преодоления которых необходимо перестраивать модель, расширять список фазовых переменных, уточнять вид их взаимодействий. По существу, создание имитационной модели включает путь последовательных приближений, в процессе которых получается новая информация об объекте моделирования, усовершенствуется система наблюдений, проверяются гипотезы о механизмах тех или иных процессов в рамках общей имитационной системы.

Таким образом, основные задачи имитационного моделирования:

3. проверка гипотез о взаимодействии отдельных элементов и подсистем;

4. прогноз поведения при изменении внутренних характеристик и внешних условий;
5. оптимизация управления.

Ясно, что разработка имитационной модели сложной системы и работа с этой моделью требуют усилий целого коллектива специалистов, как в области машинной математики, так и в предметной области.

К настоящему времени в литературе имеются тысячи имитационных моделей биологических систем самого разного уровня, многие модели представлены в ИНТЕРНЕТ.

ПРИМЕРЫ

Молекулярная динамика.

Основные принципы построения моделей и результаты молекулярной динамики представлены на сайте www.biophys.ru/ Информационная система Российская биофизика. Биофизическое образование.

На протяжении всей истории западной науки стоял вопрос о том, можно ли, зная координаты всех атомов и законы их взаимодействия, описать все процессы, происходящие во Вселенной. Вопрос не нашел своего однозначного ответа. Квантовая механика утвердила понятие неопределенности на микроуровне. В лекциях 10-12 мы увидим, что существование квазистохастических типов поведения в детерминированных системах делает практически невозможным предсказание поведения некоторых детерминированных систем и на макроуровне.

Следствием первого вопроса является второй: вопрос «сводимости». Можно ли, зная законы физики, т.е. законы движения всех атомов, входящих в состав биологических систем, и законы их взаимодействия, описать поведение живых систем. В принципе, на этот вопрос можно ответить с помощью имитационной модели, в которую заложены координаты и скорости движения всех атомов какой-либо живой системы и законы их взаимодействия. Для любой живой системы такая модель должна содержать огромное количество переменных и параметров и практически неосуществима, но попытки моделировать с помощью такого подхода функционирование элементов живых систем - биомакромолекул делаются, начиная с 70-х годов.

«Молекулярная динамика» - весьма быстро и активно развивающееся направление науки. Функциональные свойства белков, в том числе их ферментативная активность, определяются их способностью к конформационным перестройкам. Внутренние движения атомов и атомных групп глобулярных белков происходят с характерными временами порядка 10^{-13} - 10^{-15} с амплитудой порядка 0,02 нм. Существенные изменения конформации, например, открытие «кармана» реакционного центра для образования фермент-субстратного комплекса, требует коллективных согласованных движений, характерные времена которых на много порядков больше, а амплитуды составляют десятки ангстрем. Проследить, каким образом физические взаимодействия отдельных атомов реализуются в виде макроскопических конформационных движений стало возможным благодаря методам молекулярной динамики.

Начальные координаты и скорости частиц задаются с учетом данных рентгеновской спектроскопии и ядерного магнитного резонанса. Значения параметров атом-атомных взаимодействий определяются эмпирически из условия максимального соответствия рассчитанных по потенциалу и

экспериментально измеренных спектральных, термодинамических, и структурных характеристик низкомолекулярных компонент биологических макромолекул.

На экране компьютера можно наблюдать траектории отдельных атомов и внутреннюю подвижность макромолекулы.

Первые вычислительные эксперименты для белковой молекулы - ингибитора трипсина панкреатической железы - были проведены по методу молекулярной динамики в 1977 г. Дж.А.Мак-Кэмоном с сотрудниками. Молекула состоит из 58 аминокислотных остатков и содержит 454 тяжелых атома, в структуру также включали четыре внутренних молекулы воды, локализованные согласно кристаллографическим данным. Удалось воспроизвести основной элемент вторичной структуры белка - антипараллельную скрученную β -структуру, а также короткий α -спиральный сегмент.

В последние годы выполнены расчеты молекулярной динамики сотен белков, среди них миоглобина, лизоцима, ретиналь связывающего белка, моделировали также перенос электрона в белковых комплексах. В расчетах наблюдалась значительная подвижность области белок-белкового контакта, в том числе перемещение ароматической группы белка в область контакта за времена 100 пс. Результаты молекулярной динамики подтверждают роль флуктуаций в электронно-конформационных взаимодействиях, сопровождающих процессы транспорта электронов, миграции и трансформации энергии, ферментативного катализа.

2. Модели систем организма. В настоящее время имеются имитационные модели многих систем организма – сердца, желудочно-кишечного тракта, почек, печени, мозга, и других.

3. Модели продукционного процесса растений.

Имитационные модели продукционного процесса растений (агробиоценозов) для разных культур являются одними из первых имитационных моделей. Практическая задача моделирования - выбор оптимальной стратегии проведения сельскохозяйственных мероприятий: орошения, полива, внесения удобрений с целью получения максимального урожая. Существует большое число моделей разных культур, как упрощенных, предназначенных для решения конкретных вопросов управления, так и очень подробных, используемых в основном для исследовательских целей. Подробные модели имеют иерархическую блочную структуру. Среди биотических процессов выделяют блок фотосинтеза, блок корневого питания, блок роста и развития, блок почвенной микрофлоры, блок развития болезней сельскохозяйственной культуры и другие. Рассматриваются также геофизические процессы: формирование теплового и водного режима, концентрации и передвижения биогенных и токсических солей, концентрации CO_2 в посевах и других. Методику работы с такими сложными моделями мы рассмотрели выше. Более подробное описание моделей продукционного процесса растений можно найти в книгах:

1. Бондаренко Н.Ф. «Моделирование продуктивности агроэкосистем». Л., 1982;

2. Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. М., 1988
3. Торнли Дж. Математические модели в физиологии растений. Киев, 1982
4. Франс Дж., Торнли Дж. «Математические модели в сельском хозяйстве», М., 1987;
5. Vries de P. Simulation of plant growth and crop production/ Wageningen, 1982.
6. Wit C.T. Simulation of assimilation, respiration, and transpiration of crops, Wageningen, 1978

Книги 3-6 имели несколько более поздних переизданий на Западе.

4. Модели водных экосистем. Водная среда гораздо более однородна, чем сухопутные биогеоценозы, и имитационные модели водных систем успешно создаются начиная с 70-х годов 20 века. Описание обменных процессов в водной среде включает описание усвоения азота, фосфора и других биогенных элементов, рост фито- и зоопланктона и детрита. При этом важно учитывать гидробиологические процессы в рассматриваемых водоемах, которые, как правило, являются неоднородными и при моделировании разбиваются на ряд компарментов.

С помощью имитационного моделирования решались вопросы выработки стратегии борьбы с эвтрификацией закрытых водоемов, в частности, одного из Великих Американских озер – Озера Эри. Много имитационных моделей посвящено разработке оптимальной стратегии вылова рыбы.

Пионерскими в этой области были книги:

Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных, Л., 1971

Jorgensen S.E. Lake management. Oxford, 1980

Экологические системы. Адаптивная оценка и управление. (под ред Э.Холлинга), М., 1981

Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А. Методы управления эколого-экономическими. М., 1985

Основные идеи и результаты по моделированию водных систем, так же как и по моделированию продукционного процесса растений изложены в учебном пособии Г.Ю.Ризниченко, А.Б.Рубин «Математические модели биологических продукционных процессов». М., 1993. Готовится к печати дополненное и переработанное издание

Модели глобальной динамики сыграли особую роль в становлении имитационного моделирования. Именно для этих моделей был разработан формализм представления системы в виде узлов и потоков между ними, который затем в разных видах использовался практически во всех моделях сложных систем. Первая глобальная модель была создана Д. Форрестером и Д. Медоузом с соавторами по заказу Римского клуба в 60 годы 20 века. [J.W.Forrester. World dynamics. Cambridge:Wright-Allen Press, 1972]

Полученные с ее помощью результаты были опубликованы в знаменитой переведенной на 35 языков книге «Пределы роста», и впервые послужили предостережением человечеству в том, что Земля – ограниченная система,

безудержный прогресс ведет к истощению ее ресурсов, и человечество ждет глобальный экологический кризис. [Donella H.Meadows et.al. The Limits of the Growth. N.-Y. Universe Books. 1972, перевод на русский язык 1991 г.]. Современное состояние проблемы описано в книге Д.Х.Медоуз, Д.Л.Медоуз, Й.Рандерс «За пределами роста» М., Прогресс. 1994. (Donella H.Meadows et.al Beyond the Limits, (Confronting global collapse. Envisioning a sustainable future.1992)

Вторая знаменитая глобальная модель – модель ядерной зимы, была создана под руководством Н.Н. Моисеева в России. Ее результаты наглядно показали, что глобальная ядерная война приведет к уничтожению как побежденных, так и победителей, так как после нее небо над всей Землей закроется тучами и настанет ядерная зима на период в несколько десятков лет. Поэтому победа в такой войне будет бессмысленной.

В настоящее время активно разрабатываются глобальные модели, позволяющие рассчитать «парниковый эффект» и другие процессы, протекающие в глобальном масштабе.

Ясно, что разработка имитационной модели сложной системы и работа с этой моделью требуют усилий целого коллектива специалистов как в области машинной математики, так и в предметной области. Подробное изучение методологии имитационного моделирования не входит в задачу нашего курса, мы будем заниматься более общими вопросами.

Всякая сложная система при своем функционировании подчиняется физическим, химическим и биологическим законам. Однако нам известны не все законы. Одна из целей математического моделирования и заключается в установлении этих законов путем проверки альтернативных гипотез физических (или биологических) механизмов того или иного явления.

Другой, более практической, является уже упоминаемая нами цель оптимального управления производственным процессом.

Таким образом, приступая к построению математической модели системы, необходимо взглянуть на эту систему под определенным углом зрения, который в значительной мере определяет вид модели. Необходимо сформулировать основные вопросы о поведении системы, ответы на которые мы хотим получить с помощью модели. Это позволяет из множества законов, управляющих поведением системы, отобрать те, влияние которых существенно при поиске ответов на поставленные вопросы. В дополнение к этим законам, если необходимо, для системы в целом или ее частей формулируются определенные гипотезы о функционировании. Гипотезы, как и законы, формулируются в виде определенных математических соотношений.

Дальнейшая работа состоит в исследовании полученных соотношений с применением аналитических или вычислительных методов, приводящих к ответу на поставленные перед моделью вопросы. Если модель хороша, полученные на модели ответы могут быть отнесены к самой моделируемой системе. Более того, с помощью такой модели можно расширить круг представлений о системе, например, выбрав одну из альтернативных гипотез о механизмах ее функционирования и отбросив остальные, неправдоподобные.

Если же модель плохая, т.е. недостаточно адекватно описывает систему с точки зрения поставленных перед ней вопросов, ее следует усовершенствовать. Критерием адекватности служит практика, эксперимент, и критерий этот не может быть полностью формализован.

Специфика моделей живых систем

Несмотря на разнообразие живых систем, все они обладают следующими специфическими чертами, которые необходимо учитывать при построении моделей.

1. **Сложные системы.** Все биологические системы являются сложными многокомпонентными, пространственно структурированными, элементы которых обладают индивидуальностью. При моделировании таких систем возможно два подхода. Первый - агрегированный, феноменологический. В соответствии с этим подходом выделяются определяющие характеристики системы (например, общая численность видов) и рассматриваются качественные свойства поведения этих величин во времени (устойчивость стационарного состояния, наличие колебаний, существование пространственной неоднородности). Такой подход является исторически наиболее древним и свойственен динамической теории популяций.

Другой подход - подробное рассмотрение элементов системы и их взаимодействий, рассмотренное выше имитационное моделирование. Имитационная модель не допускает аналитического исследования, но ее параметры имеют ясный физический и биологический смысл, при хорошей экспериментальной изученности фрагментов системы она может дать количественный прогноз ее поведения при различных внешних воздействиях.

2. **Размножающиеся системы** (способные к авторепродукции). Это важнейшее свойство живых систем определяет их способность перерабатывать неорганическое и органическое вещество для биосинтеза биологических макромолекул, клеток, организмов. В феноменологических моделях это свойство выражается в наличии в уравнениях автокаталитических членов, определяющих возможность роста (в нелимитированных условиях - экспоненциального), возможность неустойчивости стационарного состояния в локальных системах (необходимое условие возникновения колебательных и квазистохастических режимов) и неустойчивости гомогенного стационарного состояния в пространственно распределенных системах (условие неоднородных в пространстве распределений и автоволновых режимов).

Важную роль в развитии сложных пространственно-временных режимов играют *процессы взаимодействия компонентов* (биохимические реакции) и *процессы переноса*, как хаотического (диффузия), так и связанного с направлением внешних сил (гравитация, электромагнитные поля) или с адаптивными функциями живых организмов (например, движение цитоплазмы в клетках под действием микрофиламентов).

3. **Открытые системы**, постоянно пропускающие через себя потоки вещества и энергии. Биологические системы далеки от термодинамического равновесия, и потому описываются *нелинейными уравнениями*. Линейные соотношения Онзагера, связывающие силы и потоки, справедливы только вблизи термодинамического равновесия.

4. Биологические объекты имеют сложную многоуровневую **систему регуляции**. В биохимической кинетике это выражается в наличии в схемах петель обратной связи, как положительной, так и отрицательной. В уравнениях локальных взаимодействий обратные связи описываются нелинейными функциями, характер которых определяет возможность возникновения и свойства сложных кинетических режимов, в том числе колебательных и квазистохастических.

Такие нелинейности при учете пространственного распределения и процессов переноса обуславливают паттерны стационарных структур (пятна различной формы, периодические диссипативные структуры) и различные типы автоволнового поведения (движущиеся фронты, бегущие волны, ведущие центры, спиральные волны и др.)

На уровне органа, организма, популяции живая система также является гетерогенной, и это ее основополагающее свойство необходимо учитывать при создании математической модели. Само возникновение пространственной структуры и законы ее формирования представляет одну из задач теоретической биологии. Один из подходов решения такой задачи - математическая теория морфогенеза.

В заключение этой вводной лекции отметим, что компьютерные грамматики позволяют получить изображения, очень напоминающие те, которые мы видим в природе и на картинах великих мастеров. Вероятно, компьютерная логика, человеческий мозг и вся природа следуют единым законам.

Литература

- Бондаренко Н.Ф. «Моделирование продуктивности агроэкосистем». Л., 1982;
Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А. Модели управления эколого-экономическими системами. М., 1984.
Джефферс Д. "Введение в системный анализ: применение в экологии", М., 1981
Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. М., 1988
Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс Й. «За пределами роста» М., Прогресс. 1994.
Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М., Изд. МГУ, 1988
Рубин А.Б. Биофизика. Часть 1., М., 1999
Торнли Дж. Математические модели в физиологии растений. Киев, 1982
Франс Дж., Торнли Дж. «Математические модели в сельском хозяйстве», М., 1987;
- Meadows Donella H. et.al. The Limits of the Growth. N.-Y. Universe Books. 1972, перевод на русский язык 1991 г
Meadows Donella H et.al Beyond the Limits, (Confronting global collapse. Envisioning a sustainable future.1992)
Vries de P. Simulation of plant growth and crop production/ Wageningen, 1982.
Wit C.T. Simulation of assimilation, respiration, and transpiration of crops, Wageningen, 1978

ЛЕКЦИЯ 2

МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ, ОПИСЫВАЕМЫЕ

ОДНИМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫМ УРАВНЕНИЕМ ПЕРВОГО ПОРЯДКА

Модели, приводящие к одному дифференциальному уравнению. Понятие решения одного автономного дифференциального уравнения. Стационарное состояние (состояние равновесия). Устойчивость состояния равновесия. Методы оценки устойчивости. Решение линейного дифференциального уравнения Примеры: экспоненциальный рост, логистический рост.

Изучение математических моделей биологических систем начнем с систем первого порядка, которым соответствует одно *дифференциальное уравнение первого порядка*:

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

Если система *автономная*, то правая часть уравнений не зависит явно от времени и уравнение имеет вид:

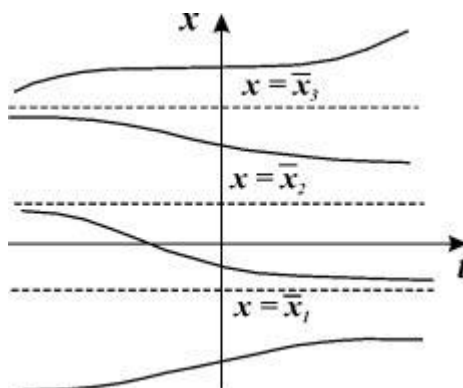
$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2.1)$$

Состояние таких систем в каждый момент времени характеризуется одной единственной величиной – значением переменной x в данный момент времени t .

Рассмотрим плоскость t, x . Решениями уравнения (2.1): $x(t)$ являются кривые на плоскости t, x , называемые интегральными кривыми (рис. 2.1)

Пусть заданы начальные условия $x = x_0$ при $t=0$ или, иначе, пусть на плоскости t, x задана точка с координатами (t_0, x_0) . Если для уравнения (2.1) выполнены условия *теоремы Коши*, то имеется единственное решение уравнения (2.1), удовлетворяющее этим начальным условиям, и через точку (t_0, x_0) проходит одна единственная интегральная кривая $x(t)$.

Рис. 2.1. Интегральные кривые $x(t)$; $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n$ – решения уравнения $f(x) = 0$



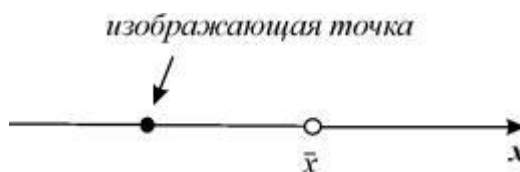
Интегральные кривые уравнения (2.1) не могут пересекаться. Решения уравнения (2.1) не могут быть периодическими, они монотонны.

Поведение интегральных кривых на плоскости t, x можно установить, не решая в явном виде дифференциального уравнения (2.1), если известен характер движения изображающей точки на фазовой прямой.

Рассмотрим плоскость t, x , причем фазовую прямую совместим с осью x . Построим на плоскости t, x точку с абсциссой t и с ординатой, равной смещению изображающей точки по оси x в данный момент времени t . С течением времени в соответствии с уравнением (2.1) изображающая точка будет двигаться по фазовой прямой (рис. 2.2), а на плоскости t, x описывать некую кривую. Это будет интегральная кривая уравнения (2.1).

Решения одного автономного дифференциального уравнения либо уходят в бесконечность (чего не бывает в реальных системах), либо асимптотически приближаются к стационарному состоянию.

Рис. 2.2.
Фазовая прямая



Стационарное состояние (точка покоя, особая точка, состояние равновесия)

В стационарном состоянии значения переменных в системе не меняются со временем. На языке дифференциальных уравнений это означает:

$$\frac{dx}{dt} = 0. \quad (2.2)$$

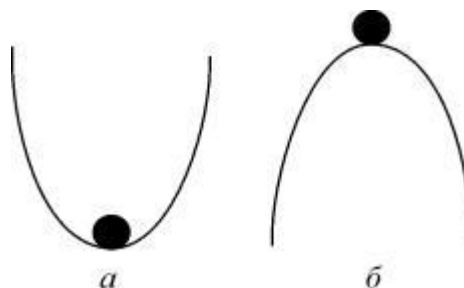
Если левая часть уравнения равна нулю, значит равна нулю и его правая часть:

$$f(x) = 0. \quad (2.3)$$

Корни алгебраического уравнения (2.3): $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n$ суть стационарные состояния дифференциального уравнения (2.1). На плоскости (t, x) прямые $x = \bar{x}_i$ – асимптоты, к которым приближаются интегральные кривые. На фазовой прямой (рис. 2.2) стационарное состояние \bar{x}_i – точка, к которой стремится величина x .

Реальные биологические системы испытывают многочисленные флуктуации, переменные при малых отклонениях возвращаются к своим стационарным значениям. Поэтому при построении модели важно знать, устойчивы ли стационарные состояния модели.

Рис. 2.3. К понятию устойчивости состояния равновесия



Устойчивость состояния равновесия

Каждый имеет интуитивное представление об устойчивости. На рис. 2.3. в обоих положениях (а и б) шарик находится в равновесии, т.к. сумма сил, действующих на него, равна нулю.

Попытайтесь ответить на вопрос: «Какое из этих состояний равновесия устойчиво?»

Скорее всего, Вы дали правильный ответ. Сказать, как Вы догадались? Вы дали шарику малое отклонение от состояния равновесия. В случае (а) шарик вернулся. В случае (б) покинул состояние равновесия навсегда.

Устойчивое состояние равновесия можно определить так: если при достаточно малом отклонении от положения равновесия система никогда не уйдет далеко от особой точки,

то особая точка будет *устойчивым состоянием равновесия*, что соответствует *устойчивому режиму* функционирования системы.

Строгое математическое определение устойчивости состояния равновесия уравнения $dx/dt = f(x)$ выглядит следующим образом :

Состояние равновесия *устойчиво по Ляпунову*, если задав сколь угодно малое положительное ε , всегда можно найти такое δ , что

$$|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon \text{ для } t_0 \leq t < +\infty \text{ если } |x(t_0) - \bar{x}| < \delta.$$

Иначе говоря, для *устойчивого* состояния равновесия справедливо утверждение: если в момент времени t_0 отклонение от состояния равновесия мало ($|x(t_0) - \bar{x}| < \delta$), то в любой последующий момент времени $t > t_0$ отклонение решения системы от состояния равновесия будет также мало: $|x(t) - \bar{x}| < \varepsilon$.

Другими словами: *стационарное состояние* называется *устойчивым*, если малые отклонения не выводят систему слишком далеко из окрестности этого стационарного состояния. Пример — шарик в ямке (с трением или без трения).

Стационарное состояние называется асимптотически устойчивым, если малые отклонения от него со временем затухают. Пример — шарик в ямке в вязкой среде.

Стационарное состояние называется неустойчивым, если малые отклонения со временем увеличиваются. Пример: шарик на горке.

Устойчивое стационарное состояние представляет собой простейший тип аттрактора.

Аттрактором называется множество, к которому стремится изображающая точка системы с течением времени (притягивающее множество).

В нашем курсе мы рассмотрим следующие типы аттракторов:

- *устойчивая точка покоя;*
- *предельный цикл — режим колебаний с постоянными периодом и амплитудой (начиная с размерности системы 2);*
- *Области с квазистохастическим поведением траекторий в области аттрактора, например, «странный аттрактор» (начиная с размерности 3).*

Аналитический метод исследования устойчивости стационарного состояния (метод Ляпунова). Линеаризация системы в окрестности стационарного состояния.

Метод Ляпунова приложим к широкому классу систем различной размерности, точечным системам, которые описываются обыкновенными дифференциальными уравнениями, и распределенным системам, описываемым уравнениями в частных производных, непрерывным и дискретным.

Рассмотрим метод линеаризации Ляпунова для одного автономного дифференциального уравнения первого порядка. Пусть \bar{x} — стационарное решение уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \tag{2.1}$$

Пусть система, первоначально находившаяся в стационарном состоянии, отклонилась от него и перешла в близкую точку с координатой: $x = \bar{x} + \xi$, причем $\xi / \bar{x} \ll 1$.

Перейдем в уравнении (2.1) от переменной x к переменной ξ , т.е. новой переменной будет *отклонение системы от стационарного состояния*.

Получим:

$$\frac{d(\bar{x} + \xi)}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(\bar{x} + \xi)$$

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=\bar{x}} = 0$$

Учтем, что по определению стационарного состояния.

Правую часть разложим в ряд Тейлора в точке \bar{x} :

$$\frac{d\xi}{dt} = f(\bar{x}) + f'(\bar{x})\xi + \frac{1}{2}f''(\bar{x})\xi^2 + \dots$$

или

$$\frac{d\xi}{dt} = a_1\xi + a_2\xi^2 + \dots,$$

где $a_1 = f'(\bar{x}); a_2 = f''(\bar{x}), \dots$

Отбросим члены порядка 2 и выше. Останется линейное уравнение:

$$d\xi/dt = a_1\xi, \tag{2.4}$$

которое носит название *линеаризованного уравнения* или уравнения первого приближения.

Интеграл этого уравнения для $\xi(t)$ находится сразу:

$$\xi(t) = c \cdot \exp(\lambda t), \tag{2.5}$$

где $\lambda = a_1 = f'(\bar{x})$, c — произвольная постоянная.

Если $\lambda < 0$, то при $t \rightarrow \infty$ $\xi \rightarrow -\infty$ и, следовательно, первоначальное отклонение ξ от состояния равновесия со временем затухает. Это означает, по определению, что состояние равновесия устойчиво.

Если же $\lambda > 0$, то при $t \rightarrow \infty$ $\xi \rightarrow \infty$, и исходное состояние равновесия неустойчиво.

Если $\lambda = 0$, то уравнение первого приближения не может дать ответа на вопрос об устойчивости состояния равновесия системы. Необходимо рассматривать члены более высокого порядка в разложении в ряд Тейлора. Такие случаи мы рассмотрим в лекции 6.

Аналогичные рассуждения проводятся при рассмотрении устойчивости стационарных состояний более сложных динамических систем.

Итак, устойчивость стационарного состояния \bar{x} уравнения $dx/dt=f(x)$ определяется знаком производной правой части в стационарной точке.

В случае одного уравнения вопрос об устойчивости состояния равновесия нетрудно решить, рассматривая график функции $f(x)$.

По определению в стационарной точке правая часть уравнения (2.1) - функция $f(x)$ обращается в нуль.

Здесь возможны три случая (рис. 2.4 а, б, в).

1. Вблизи состояния равновесия функция $f(x)$ меняет знак с плюса на минус при возрастании x (рис.2.4 а).

Отклоним изображающую точку системы в сторону $x < \bar{x}$. В этой области скорость изменения x $dx/dt = f(x)$ положительна. Следовательно, хувеличивается, т.е. возвращается

к \bar{x} . При $x > \bar{x}$ скорость изменения величины x уменьшается, т.к. функция $f(x) < 0$. Следовательно, здесь x уменьшается и опять стремится к \bar{x} . Таким образом, отклонения от стационарного состояния в обе стороны затухают. Стационарное состояние устойчиво.

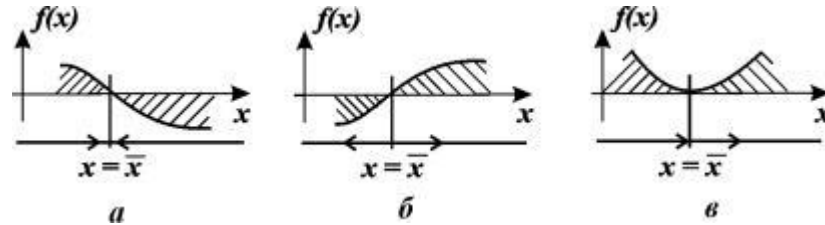


Рис. 2.4. Определение устойчивости стационарного состояния по графику функции $f(x)$
 а – стационарное состояние \bar{x} устойчиво;
 б, в - стационарное состояние \bar{x} неустойчиво

2. Вблизи состояния равновесия функция $f(x)$ меняет знак с минуса на плюс при возрастании x (рис. 2.4 б).

Проведите рассуждения, аналогичные случаю 1. Поместите изображающую точку в область $x < \bar{x}$. Теперь в область $x > \bar{x}$.

В обоих случаях изображающая точка удаляется от состояния равновесия. Стационарное состояние неустойчиво.

3. Вблизи состояния равновесия функции $f(x)$ не меняет знак (рис 2.4 в).

Поскольку $f'(\bar{x}) = 0$, это означает, что изображающая точка, помещенная достаточно близко к состоянию равновесия с одной стороны, будет приближаться к нему, помещенная с другой стороны – удаляться.

Вопрос. Является ли состояние равновесия в случае 3 устойчивым?

Ответ. Нет. По определению устойчивости.

Примеры

1. Рост колонии микроорганизмов

За время Δt прирост численности равен:

$$\Delta x = R - S,$$

где R – число родившихся и S – число умерших за время Δt особей пропорциональные этому промежутку времени:

$$R(\Delta t, x) = R(x)\Delta t, \quad S(\Delta t, x) = S(x)\Delta t.$$

В дискретной форме:

$$\Delta x = [R(x) - S(x)]\Delta t.$$

Разделив на Δt и переходя к пределу при $t \rightarrow 0$, получим дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = R(x) - S(x) \quad (2.6)$$

В простейшем случае, когда рождаемость и смертность пропорциональны численности:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta x, & \alpha - \beta &= r, \\ \frac{dx}{dt} &= rx. \end{aligned} \quad (2.7)$$

Разделим переменные и проинтегрируем:

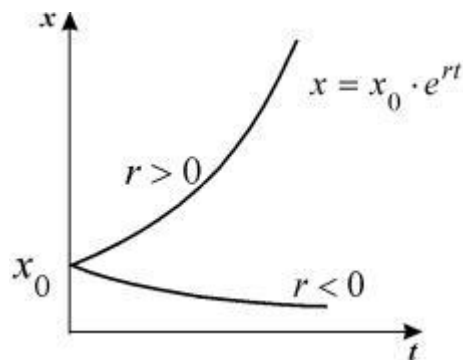
$$\begin{aligned} \frac{dx}{rx} &= dt; \\ \ln x &= rt + C. \end{aligned}$$

Переходя от логарифмов к значениям переменной x и определяя произвольную постоянную C из начальных условий, получим экспоненциальную форму динамики роста.

$$x = x_0 e^{rt}; \quad x_0 = x(t=0). \quad (2.8)$$

График функции (2.8) при положительных (размножение) и отрицательных (вымирание) значениях константы скорости роста представлен на рис. 2.5. Роль этой модели в развитии математической биологии и экологии мы обсудим в Лекции 3.

Рис. 2.5. Экспоненциальная форма динамики роста численности колонии микроорганизмов в соответствии с системой уравнений (2.7).



2. Вещество переходит в раствор

Пусть количество вещества, переходящего в раствор, пропорционально интервалу времени и разности между максимально возможной концентрацией P и концентрацией x в данный момент времени: $\Delta x = (P - x)\Delta t$.

В форме дифференциального уравнения этот закон выглядит в

следующем виде:

$$\frac{dx}{dt} = k(P - x) \quad (2.9)$$

Разделим в этом уравнении переменные, и проинтегрируем:

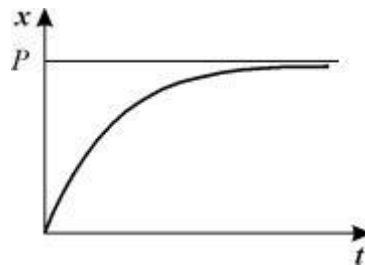
$$\begin{aligned} \frac{dx}{k(P-x)} &= dt; \\ -\ln(P-x) &= kt + C; \\ x &= P - C_1 e^{-kt} \end{aligned} \tag{2.10}$$

Здесь C_1 — произвольная постоянная. Если $x(0) = 0$,

$$C_1 = P, \quad x = P(1 - e^{-kt}).$$

График этой функции представлен на рис. 2.6. — он представляет собой кривую с насыщением.

Рис. 2.6.
Концентрация
вещества x в
зависимости от
времени. График
уравнения 2.9.



Какие дифференциальные уравнения можно решать аналитически?

Лишь для ограниченных классов дифференциальных уравнений разработаны аналитические методы решения. Подробно они изучаются в курсах дифференциальных уравнений. Отметим основные из них/

1. Уравнения с разделяющимися переменными решаются в интегралах. К ним относятся оба приведенные выше примера.
2. Линейные дифференциальные уравнения (не обязательно автономные).
3. Некоторые специальные виды уравнений.

Решение линейного уравнения

Линейным дифференциальным уравнением 1-го порядка называют уравнение, линейное относительно искомой функции и ее производной. Оно имеет вид:

$$A \frac{dx}{dt} + Bx + C = 0 \tag{2.11}$$

Здесь A, B, C — заданные непрерывные функции от t .

Пусть в некотором интервале изменения t $A \neq 0$. Тогда на него можно разделить все члены уравнения. При этом получим:

$$\frac{dx}{dt} + P x = Q \tag{2.12}$$

Если $Q=0$, уравнение (2.12) называется однородным, если $Q \neq 0$ — неоднородным.

Решим сначала однородное уравнение.

$$\frac{dx}{x} = P dt, \quad \ln x = \int P dt + \ln C$$

Общее решение линейного однородного уравнения имеет вид:

$$x = C \exp(-Pdt). \quad (2.13)$$

Чтобы найти решение неоднородного уравнения применим метод вариации постоянной. Будем считать C неизвестной функцией t . Подставляя правую часть выражения (2.13) в уравнение (2.12), имеем:

$$\begin{aligned} \frac{dC}{dt} e^{-Pdt} - CPe^{-Pdt} + CPe^{-Pdt} &= Q, \\ \frac{dC}{dt} &= Qe^{Pdt} \end{aligned}$$

Теперь C находим интегрированием: $C = Qe^{Pdt} dt + C_1$. Здесь C_1 – произвольная постоянная.

Итак, общее решение линейного неоднородного уравнения первого порядка:

$$x = e^{-Pdt} (C_1 + Qe^{Pdt} dt). \quad (2.14)$$

Таким образом, решение уравнения (2.12) представляет собой сумму двух слагаемых:

- 1) общее решение однородного уравнения (2.13) и
- 2) частное решение неоднородного уравнения, которое получается из общего решения, если $C_1 = 0$.

Уравнение Ферхюльста

Рассмотрим еще один пример, который относится к классическим моделям математической экологии. *Логистическое уравнение* было предложено Ферхюльстом в 1838 г. Оно имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (2.15)$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых x численность x возрастает, при больших – приближается к определенному пределу K .

Уравнение (2.15) можно решить аналитически. Ход решения следующий. Произведем разделение переменных:

$$\frac{Kdt}{x(K-x)} = rdt. \quad (2.16)$$

Представим левую часть в виде суммы и проинтегрируем

$$\begin{aligned} \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right) dx &= rdt \\ \ln x - \ln(K-x) &= rt + \ln C \end{aligned}$$

Переходя от логарифмов к переменным, получим:

$$\frac{x}{K-x} = Ce^{rt}. \quad (2.17)$$

Здесь C – произвольная постоянная, которая определяется начальным значением численности x_0 :

$$x(t=0) = x_0; \quad C = \frac{x_0}{K - x_0}.$$

Подставим это значение C в формулу (2.17):

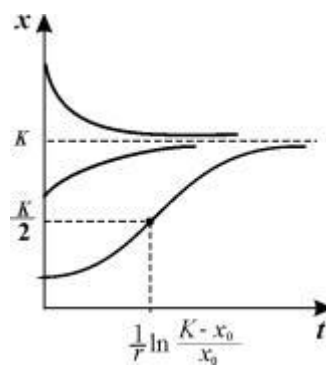
$$\frac{x}{K - x} = \frac{x_0}{K - x_0} e^{rt}.$$

Отсюда получим решение – зависимость численности от времени:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}. \quad (2.18)$$

График функции (2.18) при разных начальных значениях численности популяции представлен на рис. 2.7.

Рис.2.7. Динамика численности в логистической модели 2.18 при разных начальных значениях численности



Если начальное значение $x_0 < K/2$, кривая роста имеет точку перегиба. Если $x_0 > K$, численность со временем убывает.

В приведенных примерах в правой части уравнений стоят полиномы первой и второй степени. Если в правой части – более сложная нелинейная функция, алгебраическое уравнение для стационарных значений может иметь несколько корней. Какое из этих решений реализуется в этом случае, будет зависеть от начальных условий.

В дальнейшем мы, как правило, не будем искать аналитическое решение для наших моделей. Для более сложных нелинейных уравнений это и невозможно. Однако важные заключения относительно свойств моделей можно сделать и на основании качественного их исследования, в первую очередь путем исследования устойчивости стационарных состояний и типов поведения системы вблизи этих состояний. При этом следует иметь в виду, что с помощью одного автономного дифференциального уравнения могут быть описаны только монотонные изменения переменной, и, следовательно, ни периодические, ни хаотические процессы не могут быть описаны. Для описания более сложного поведения необходимо либо переходить к системам большей размерности (2, 3 порядка и выше), либо вводить время в явном виде в правую часть уравнения. В Лекции 3 мы увидим, что дискретные уравнения и уравнения с запаздыванием могут описать и колебания, и динамический хаос.

ЛЕКЦИЯ 3

МОДЕЛИ РОСТА ПОПУЛЯЦИЙ

Непрерывные модели: экспоненциальный рост, логистический рост, модели с наименьшей критической численностью. Модели с неперекрывающимися поколениями. Дискретное логистическое уравнение. Диаграмма и лестница Ламерея. Типы решений при разных значениях параметра: монотонные и затухающие решения, циклы, квазистохастическое поведение, вспышки численности. Матричные модели популяций. Влияние запаздывания.

Численность популяции может меняться во времени различным образом: расти, совершать колебания, падать (рис. 3.1), и причины этого могут быть различны. Здесь мы рассмотрим модели роста популяций и математический аппарат, позволяющий описывать динамику численности разных популяций.

Уравнение экспоненциального роста.

Всемирно известной математической моделью, в основу которой положена задача о динамике численности популяции, является классическая модель неограниченного роста – геометрическая прогрессия в дискретном представлении,

$$A_{n+1} = qA_n, \quad (3.1)$$

или экспонента, – в непрерывном

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (3.2)$$

Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде «О законе роста народонаселения». Томас Роберт Мальтус (1766-1834) – известный английский демограф и экономист, обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство

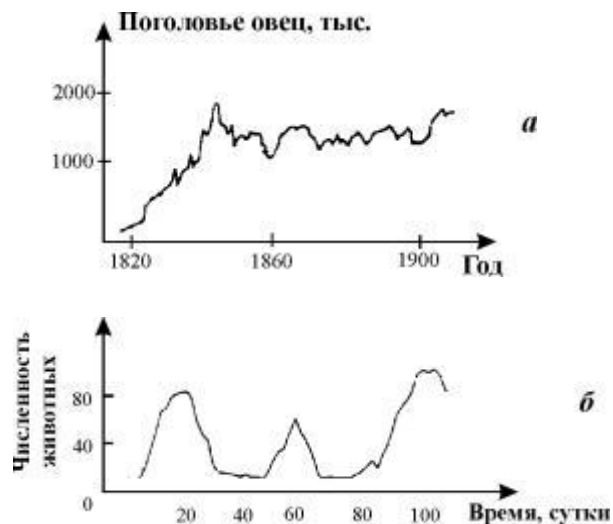




Рис. 3.1. Примеры динамики численности популяций
a – численность поголовья овец на острове Тасмания (Davidson, 1938);
б – изменение численности *Daphnia magna* (Frall, 1943);
в – Динамика численности трех видов китов в Антарктике (приведена по изменению «индекса численности» убитых китов на 1 тыс. судо - тонно - суток, Gulland, 1971)

питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно «обгонит» линейную функцию, и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости ввести ограничения на рождаемость, в особенности для беднейших слоев общества. «Экономический пессимизм», следующий из прогнозов предложенной им модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, Мальтус противопоставлял модным в начале XIX века оптимистическим идеям гуманистов: Жана - Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, предсказывающих человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым – «алармистом», который на основании результатов моделирования «бил тревогу» и предупреждал человечество об опасности следования развитию по используемым ранее сценариям прогресса. Во второй половине XX века такую «алармистскую» роль сыграли работы Римского клуба, и в первую очередь «модель глобального роста» Дж. Форрестера (см. Лекция 1).

Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики великий Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень. Модели ограниченного роста мы рассмотрим ниже. Что касается отбора, то в нем большое значение наряду с конкуренцией близких по своим потребностям особей играет территориальная изоляция, которая ведет к вымиранию близких форм и обеспечивает процесс дивергенции. Модели отбора мы рассмотрим в Лекции 7.

Вывод уравнения (3.2) рассмотрен нами в Лекции 2. График зависимости численности от времени в соответствии с законом экспоненциального роста изображен на рис. 3.2 *a*. На рис. 3.2 *б*. представлена зависимость скорости роста популяции (правая часть уравнения 3.2) от ее численности.

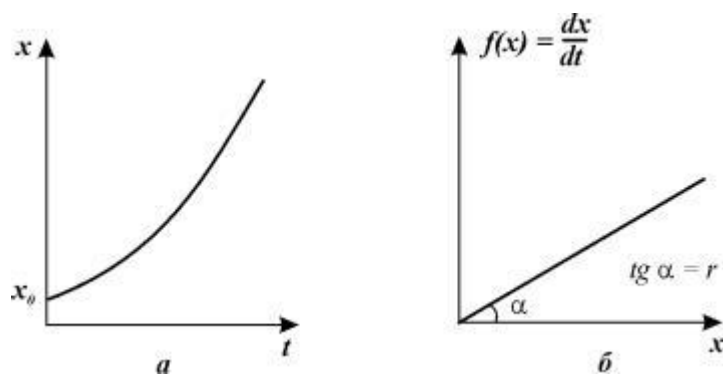


Рис. 3.2. Экспоненциальный рост. Зависимость скорости роста от численности (а) и численности от времени (б)

В соответствии с экспоненциальным законом изолированная популяция развивалась бы в условиях неограниченных ресурсов. В природе такие условия встречаются крайне редко. Примером может служить размножение видов, завезенных в места, где имеется много пищи и отсутствуют конкурирующие виды и хищники (кролики в Австралии).

Ограниченный рост

Впервые системный фактор, ограничивающий рост популяции, описал Ферхюльст в уравнении логистического роста, рассмотренном нами в Лекции 2:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (3.3)$$

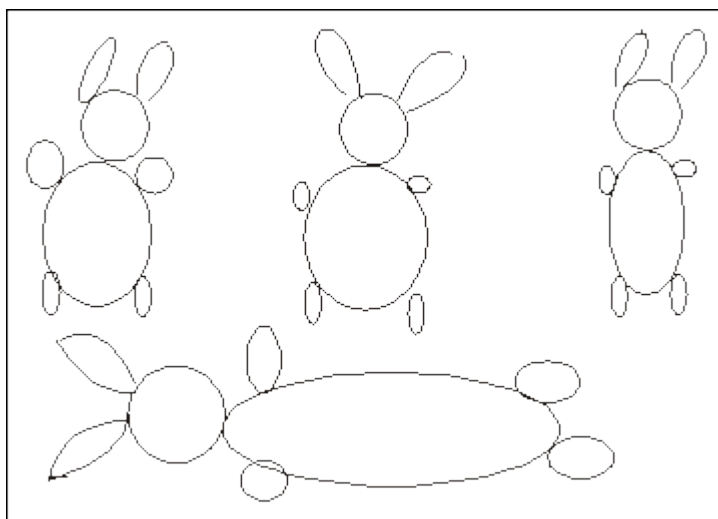


Рис. 3.3. К определению величины K - емкости экологической ниши популяции

Логистическое уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых значениях x численность возрастает экспоненциально (как в уравнении 3.2) при больших – приближается к определенному пределу K .

Эта величина, называемая *емкостью экологической ниши популяции*, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Уравнение (3.3) можно также переписать в виде:

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2. \quad (3.4)$$

Здесь δ - коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т. п.) Аналитическое решение уравнения (3.3) мы получили в лекции 2:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}. \quad (3.5)$$

Формула (3.5) описывает кинетическую кривую, то есть зависимость численности популяции от времени. Ход кинетических кривых для разных начальных условий представлен на рис. 3.5.

В случае, если начальная численность меньше половины максимальной, кривая $x(t)$ имеет точку перегиба с координатами

$$\left(\frac{1}{r} \ln \frac{K - x_0}{x_0}, \frac{K}{2} \right).$$

Ордината точки перегиба представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции K , так и от константы собственной скорости роста r - чем выше генетические возможности популяции, тем скорее наступает перегиб на кривой численности.

Примеры экспериментально наблюдаемой динамики популяций, развивающихся по логистическому закону, приведены на рис. 3.4 *а, б*. На рис. 3.4 *а* сплошной линией представлен график функции (3.5), при малых начальных численностях он имеет S-образный характер.

При изучении более сложных систем мы не будем искать решение для $x(t)$ в явном виде, а ограничимся исследованием устойчивости их стационарных состояний. Проведем такое исследование и для логистического уравнения.

Легко видеть, что уравнение стационарных состояний $f(\bar{x}) = 0$ в данном случае имеет два корня:

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = K.$$

Посмотрим, будут ли эти корни устойчивыми. Для этого вначале воспользуемся аналитическим методом Ляпунова. Введем новую переменную ξ , обозначающую отклонение переменной x от ее стационарного значения:

$$\xi = x - \bar{x}.$$

Запишем линеаризованное уравнение для (3.4):

$$d\xi/dt = a\xi, \text{ где } a = f'(x)|_{x=\bar{x}}.$$

Напомним, что знак величины $a(\bar{x}_2)$ определяет устойчивость соответствующей особой точки (\bar{x}_1) :

$$f'(x)|_{x=\bar{x}} = r \frac{2r\bar{x}}{K}. \quad (3.5)$$

Подставив в выражение (3.5) значение первого корня $\bar{x}_1 = 0$, мы получим $a(\bar{x}_1) = r$. Будем считать, что величина r – коэффициент естественной скорости роста популяции положительная; $\bar{x}_1 = 0$ – неустойчивая особая точка. Если же мы подставим в выражение (3.5) $\bar{x}_2 = K$, то получим $a(\bar{x}_2) = -r$ – отрицательную величину. Это дает нам право утверждать, что стационарное решение уравнения $\bar{x}_2 = K$ соответствует устойчивому стационарному режиму существования популяции в ограниченной среде.

Проведем теперь исследование устойчивости стационарных решений этого уравнения, исходя из графика функции правой части.

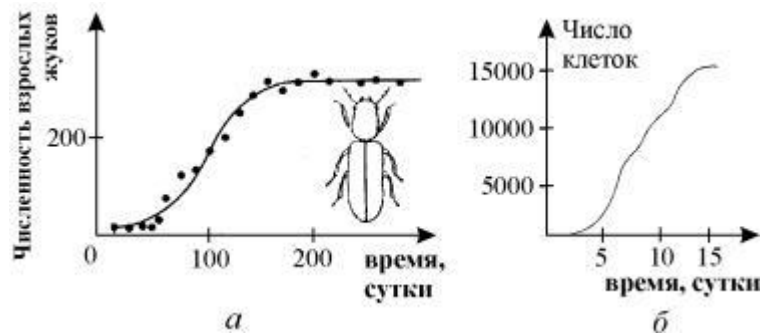
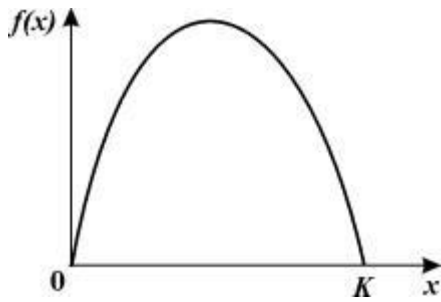


Рис. 3.4. Примеры ограниченного роста популяции. *а* – жук *Rhizoretha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю (Cscrombie, 1945). *б* – Водоросль *Chlorella* в культуре (Pearsall, Bengry, 1940)

Рис. 3.5. Логистический рост. Зависимость функции правой части $f(x)$ – скорости роста от численности – для уравнения (3.3).



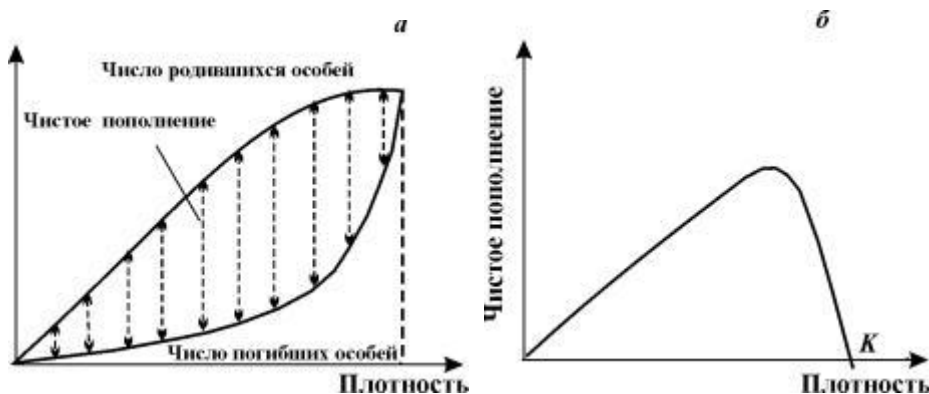
На рисунке 3.5 видно, что при переходе от отрицательных к положительным значениям x в точке $\bar{x}_1 = 0$ функция $f(x)$ меняет знак с минуса на плюс, т.е. особая точка неустойчива. Наоборот, в точке

$\bar{x}_2 = K$ имеет место изменение знака $f(x)$ с роста x с плюса на минус, следовательно, эта особая точка устойчивая.

Несмотря на схематичность положенных в ее основу представлений, логистическая кривая оказалась очень хорошим приближением для описания кривых роста численности многих популяций. В природе внутривидовая конкуренция не удерживает естественные популяции на строго неизменном уровне, но действует в широком диапазоне начальных значений плотности и приводит их к гораздо более узкому диапазону конечных значений, определяя, таким образом, тенденцию к поддержанию плотности в определенных пределах.

На рис. 3.6 показана схема расчета экспериментальных *кривых пополнения*. Разность между двумя кривыми (число рожденных минус число погибших) представляет собой число особей, на которое изменяется численность популяции в течение какой-либо стадии развития или за какой-нибудь промежуток времени. Пополнение популяции невелико при самых низких значениях плотности, возрастает по мере ее увеличения, снова снижается при достижении предельной плотности насыщения и становится отрицательным (смертность превышает рождаемость), когда начальная плотность превышает K .

Конкретный вид связи между скоростью пополнения популяции и ее плотностью меняется в зависимости от биологии вида (например, фазаны, мухи и киты на рис. 3.6 в, г, д). Поскольку скорость пополнения зависит от множества факторов, эмпирические точки никогда не ложатся точно на определенную кривую. Однако во всех случаях наблюдается колоколообразная кривая, форма которой отражает общую природу зависимых от плотности изменений рождаемости и смертности всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция.



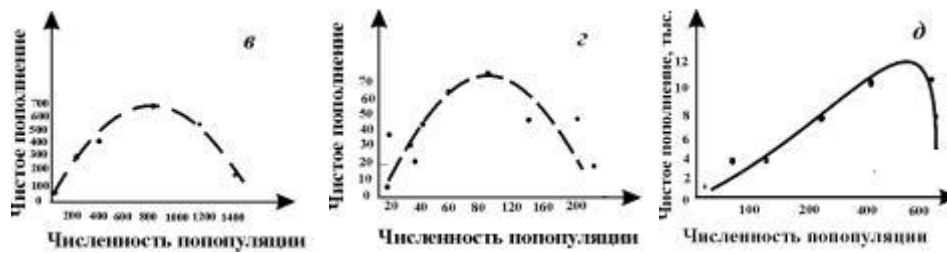


Рис. 3.6. Кривые пополнения, соответствующие в модели кривым зависимости скорости роста от численности популяции. а, б. - схема расчета кривых пополнения, в, г, д - кривые пополнения для разных видов:

в - численность обыкновенного фазана на о. Протекши - Айленд после его интродукции в 1937 г. (Einarsen, 1945);

г - экспериментальная популяция плодовой мушки *Drosophyla melanogaster* (Pearl, 1927);

д - оценка численности арктического финвала (Allen, 1972)

Модель популяции с наименьшей критической численностью

В рассмотренных моделях прирост численности (биомассы) популяции представлен линейным членом $r \cdot x$, пропорциональным численности. Строго говоря, это соответствует лишь тем популяциям, размножение которых происходит путем самооплодотворения (микроорганизмы). Если же в основе размножения лежит скрещивание, предполагающее встречи между особями разных полов одного и того же вида, то прирост будет тем выше, чем больше количество встреч между особями, а последнее пропорционально второй степени x . Таким образом, для разнополой популяции в условиях неограниченных ресурсов можно записать

$$\frac{dx}{dt} = rx^2 \quad (3.6)$$

Уравнение (3.6) хорошо описывает тот факт, что при низких плотностях популяций скорость размножения резко падает, так как вероятность встречи двух особей разных полов уменьшается при понижении плотности популяции пропорционально квадрату плотности. Однако при больших плотностях популяций скорость размножения лимитирует уже не число встреч особей противоположного пола, а число самок в популяции, формула, учитывающая эти оба эффекта, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} \quad (3.7)$$

Графики численности в зависимости от времени (рис. 3.7 а) и скорости размножения как функции численности (рис. 3.7 б) для уравнения (3.7.) представлены на рис. 3.7.

В действительности плотность популяции не должна опускаться ниже некоторой критической величины. При падении плотности популяции ниже критической среднее время, в течение которого может состояться оплодотворение, становится больше времени жизни отдельной особи, точнее времени, в течение которого особь способна к размножению. В этом случае популяция вымирает.

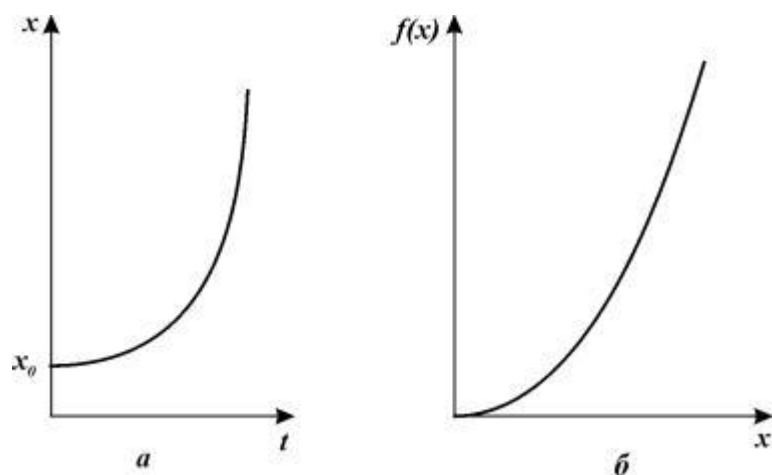


Рис. 3.7. *a* – график зависимости численности от времени и *б* – скорости размножения как функции численности для уравнения 3.7

Этот эффект может быть учтен, если в формулу (3.7) ввести член, пропорциональный численности и описывающий смертность. Зависимость скорости роста популяции от ее численности при этом примет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx \quad (3.8)$$

Уравнение (3.8) имеет два стационарных решения: $\bar{x} = 0$ и $\bar{x} = d\beta / (\alpha\beta - d\tau) = L$. Соответствующие графики $x(t)$ и $f(x)$ даны на рис. 3.8, а, б. Из графика 3.8, б видно, что решение $\bar{x} = 0$ устойчивое, а $\bar{x} = L$ – неустойчивое. При начальных численностях $x_{нач} < L$ популяция вырождается, $x \rightarrow 0$, причем тем быстрее, чем меньше $x_{нач}$. Кривые $x(t)$ при разных $x_{нач}$ даны на рис. 3.8 а. При $x_{нач} > L$ в соответствии с уравнением (3.8) популяция неограниченно размножается.

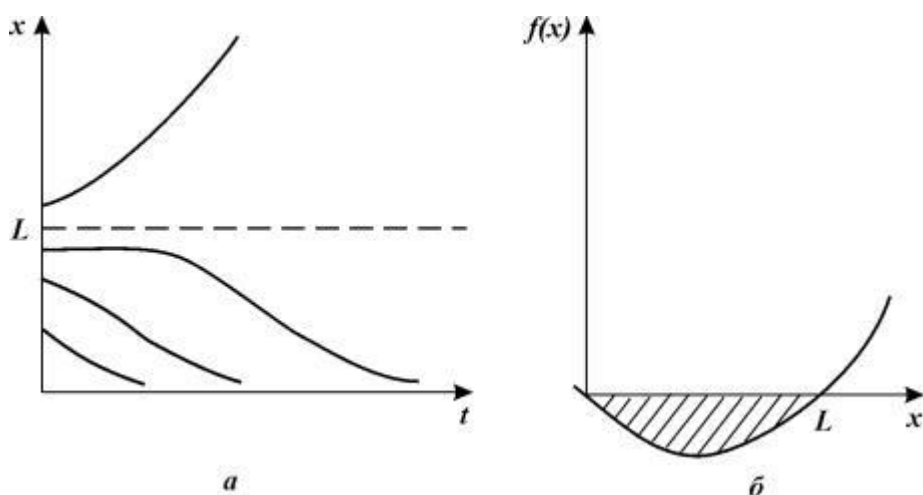


Рис.3.8. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения (3.8). Штриховкой обозначена область вырождения популяции.

Величина нижней критической плотности L различна для разных видов. Наблюдения биологов показали, что это всего лишь одна пара особей на тысячу квадратных километров в случае ондатры и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предугадать, что столь многочисленный вид перешел через критическую границу своей численности и обречен на вырождение. Однако это произошло, несмотря на все усилия по охране этих птиц.

Для голубых китов критическая граница общей численности оказалась равной десяткам – сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет.

Наиболее общая формула, учитывающая как нижнюю границу численности, так и внутривидовую конкуренцию, имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = a \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2 \quad (3.9)$$

Зависимости численности от времени и скорости прироста от численности представлены на рис. 3.9 а, б. $\bar{x}=0$ и $\bar{x}=K$ – устойчивые стационарные состояния, $\bar{x}=L$ – неустойчивое, разделяющее области притяжения устойчивых состояний равновесия. Величины L и K различны для разных популяций и могут быть определены только из наблюдений и экспериментов. Ясно, что их определение представляет значительные трудности. Кривые 1, 2, 3, 4 на рис. 3.9 а соответствуют различным начальным значениям численности популяции.

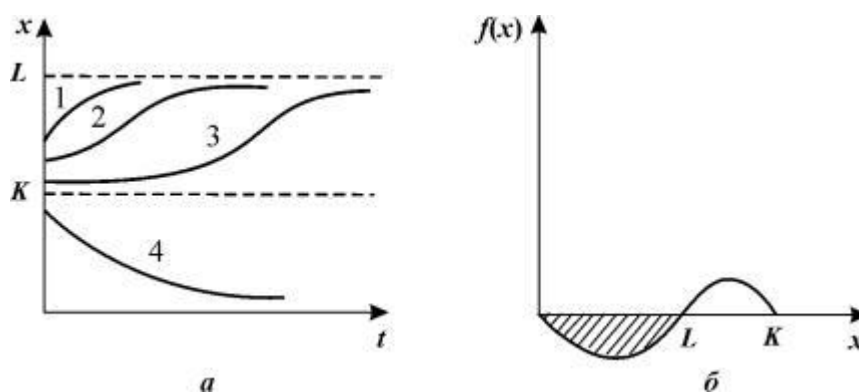


Рис. 3.9. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для уравнения 3.9. Штриховкой обозначена область вырождения популяции.

При любых промыслах особый интерес представляет величина нижней критической границы, при переходе через которую популяция уже не сможет восстановиться. Модель позволяет дать некий методический рецепт определения не самой критической границы, но степени близости к ней численности вида.

Обратимся к рис. 3.9 а. Пусть численность вида в начальный момент времени была близка к максимально возможной. При $t=0$ происходит однократное выживание популяции. Если численность осталась значительно больше критической, восстановление происходит сначала быстро, а затем с монотонным замедлением (кривая 1). Если же оставшаяся популяция близка к критической точке, восстановление происходит сначала очень медленно, численность популяции надолго «застревает» вблизи критической точки, а затем уже, «набрав силы», более быстро приближается к стационарному уровню (кривая 3). Кривая 2 представляет промежуточный случай. Таким образом, наблюдая реакцию системы на возмущение, можно предсказать приближение ее к опасным границам.

ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ.

Численность популяции не изменяется непрерывно, а представляет собой дискретную величину, что соответствует экспериментальным данным по переписи реальных популяций. Если предположить, что численность N зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применить аппарат разностных уравнений (отображений).

Если при этом внешние и внутренние факторы, определяющие развитие популяции, остаются во времени неизменными, то численность популяции в момент времени t может быть описана при помощи разностного уравнения в виде:

$$N_t = F_t(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-k}). \quad (3.10)$$

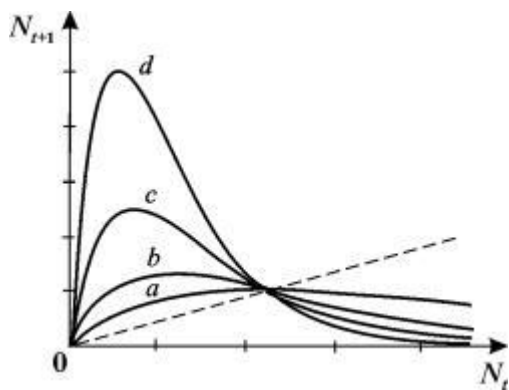
Здесь функция F зависит от численности популяции в k предшествующие моменты времени.

Особенно просто выглядит разностное уравнение в случае, когда численность каждого следующего поколения в популяции N_{t+1} зависит лишь от предыдущего поколения N_t . Это справедливо для многих видов насекомых. Их взрослые особи живут непродолжительное время, достаточное для откладывания яиц, и к моменту появления на свет нового поколения (на стадии взрослой особи) предшествующее поколение прекращает свое существование. То же имеет место для некоторых видов зоопланктона, рыб, птиц. Про эти виды можно сказать, что поколения в них не перекрываются во времени, и уравнение (3.10) может быть записано в виде:

$$N_{t+1} = F(N_t). \quad (3.11)$$

Опыт показывает, что в таких системах при малых численностях N растет от одной генерации к другой, а при высоких – падает. Это свойство в экономике проявляется как закон «бумов» и «спадов».

Рис. 3.10. Вид одноэкстремальной функции $N_{t+1} = f(N_t)$.



В таких случаях функция N – одноэкстремальная функция (рис. 3.10)

В зависимости от крутизны графика $F(N_t)$ в системе могут возникать различные режимы: монотонное и колебательное приближение к равновесию, колебательные изменения – циклы разной длины и квазистохастическое поведение *хаос*.

Модели вида (3.11) являются простейшими детерминированными объектами, демонстрирующими хаотическое поведение.

Если поколения перекрываются – появляются дискретные возрастные группы (стадии развития). Для их описания обычно используются тоже дискретные, но более сложные матричные модели.

Дискретное логистическое уравнение

Вспомним логистическое уравнение, которое описывает развитие популяции в непрерывном времени.

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Заменим dN/dt на $\Delta N/\Delta t$.

Здесь $\Delta N = N_{t+1} - N_t$, $\Delta t = 1$.

Получим:

$$N_{t+1} = N_t \left[1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right] \quad (3.12)$$

или $N_{t+1} = N_t \bullet f(N_t)$.

Однако, уравнение (3.12) биологически некорректно. Если в какой-то момент времени значение численности становится больше определенной величины:

$$N_t > K(1+r)/r,$$

то уравнение (3.12) дает отрицательное значение N_{t+1} . Это связано с видом функции $f(N_t)$ (рис. 3.11 а).

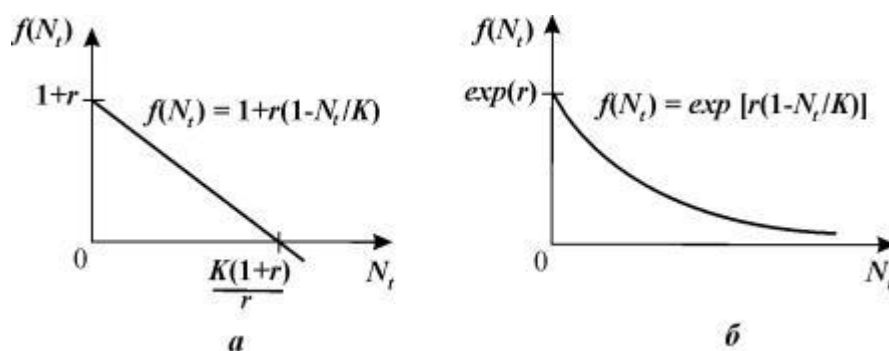


Рис. 3.11. Вид функции для дискретного аналога логистического уравнения: (а) – $f(N_t) = r(1 - N_t/K)$, (б) – $f(N_t) = \exp\{r(1 - N_t/K)\}$

Этот недостаток отсутствует у непрерывного логистического уравнения.

Чтобы исправить положение в дискретном уравнении, в качестве $f(N_t)$ следует взять функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при $N_t \rightarrow \infty$. Вид такой функции изображен на рис. 3.11 б.

Экспоненциальная форма такой зависимости была предложена Мораном (1950) для численности насекомых и Рикером (1952) для рыбных популяций:

$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right\} \quad (3.13)$$

Ход решения можно наглядно продемонстрировать графически с помощью диаграммы и лестницы Ламерея. Точка пересечения биссектрисы первого координатного угла $N_{t+1} = N_t$ и функции $F(N_t)$ определяет равновесное состояние системы, аналогичное стационарному состоянию дифференциального уравнения.

На рис. 3.12 б показан способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени $N=N_0$. $F(N_0)=N_1$ задает значение численности в последующий момент времени $t=1$. Величина N_1 в свою очередь определяет значение $F(N_1)=N_2$. И так далее. На рис. 3.12 б изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания.

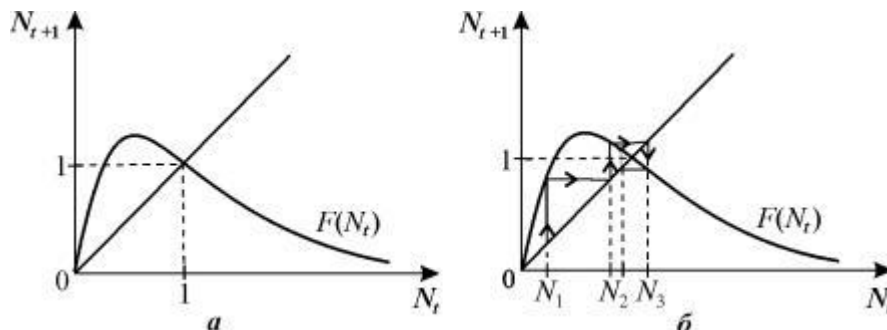


Рис. 3.12. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с перекрывающимися поколениями диаграмма (а) и лестница Ламерея (б)

Введем для разностных уравнений (отображений) некоторые понятия, соответствующие основным понятиям теории дифференциальных уравнений.

Решение – (траектория) – любая последовательность значений $\{N_t\}$, ($t=0,1,\dots$), удовлетворяющая данному разностному уравнению при любом t . Разным начальным значениям соответствуют разные решения.

Равновесием называется решение вида: $N_t = \text{const} = N^*$, удовлетворяющее соотношению $N^* = F(N^*)$

Как и в случае дифференциальных уравнений для исследования устойчивости применим линейный анализ. Положим:

$$N_t = N^* + x_t$$

Линеаризуем уравнение (3.11), разлагая F в ряд по степеням x_t и отбрасывая члены порядка x_t^2 и выше.

Получим:

$$x_{t+1} = \left(\frac{dF}{dN} \right)_{N^*} * x_t + O(x_t^2)$$

Из условий сходимости геометрической прогрессии следует, что

$$x_t \rightarrow 0 \text{ при } t \rightarrow \infty, \text{ если } \left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} < 1 \quad (3.14)$$

$$\text{и } x_t \rightarrow \infty \text{ при } t \rightarrow \infty, \text{ если } \left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} > 1 \quad (3.15)$$

Случаи $|dF/dN| = 1$ и $|dF/dN| = 0$ требуют дополнительного исследования членов более высокого порядка в разложении.

$$\text{Обозначим } \left| \frac{dF}{dN} \right|_{N^*} = A$$

В случае устойчивого равновесия:

при $0 < A < 1$ - отклонения от равновесия исчезают монотонно,

при $-1 < A < 0$ - затухающие колебания вокруг N^* .

Графики монотонного и немонотонного стремления численности к равновесному состоянию в модели (3.13) представлены на рис. 3.13

В случае неустойчивого равновесия:

$A > 1$ - отклонение от равновесия монотонно растет,

$A < -1$ - отклонение от равновесия в виде нарастающих колебаний.

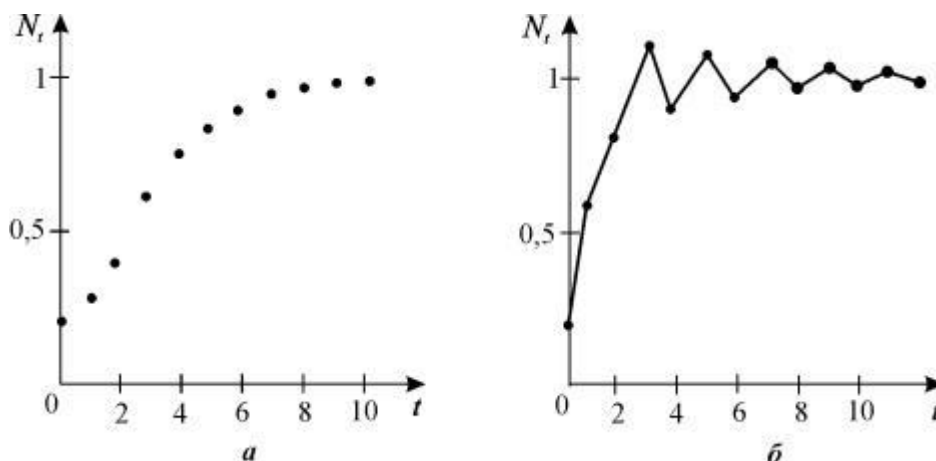


Рис. 3.13. Графики численности популяции, вычисленные по формуле (3.13) при выполнении условия (3.14). Устойчивое состояние равновесия; *a* - монотонный рост, *б* - затухающие колебания

$$\exp\left\{r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)\right\} = 1$$

Для уравнения (3.13) равновесие находится из выражения

Единственное равновесное значение $N^* = K > 0$ существует при любом r .

Равновесие устойчиво, если $0 < r < 2$, решение монотонно при $0 < r < 1$ и представляет собой затухающие колебания при $1 < r < 2$.

В уравнении 3.13 возможны и более сложные решения - циклы, являющиеся аналогом предельных циклов для систем дифференциальных уравнений (см. лекция 8).

Решение называется циклом длины T , если

$$N_t^* = N_{t+r}^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots;$$

$$N_{t+j}^* \neq N_t^*, \quad j = 1, 2, \dots, T-1$$

В уравнении (3.14) циклы (колебательное поведение переменных) наблюдается при следующих значениях параметра:

при $2 < r = r_2 < 2,526$ – двухточечные циклы

при $r_2 < r < r_c$ появляются циклы длины $4, 8, 16, \dots, 2^k$.

При $r > r_c = 3,102$ решение зависит от начальных условий. Существуют трехточечные циклы и квазистохастические решения.

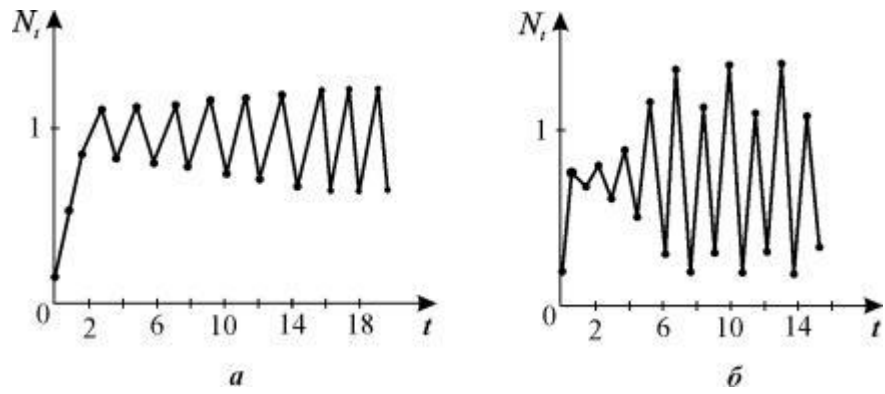


Рис. 3.14. Циклическое поведение решения уравнения 3.13
a - двухточечный цикл, *б* - четырехточечный цикл.

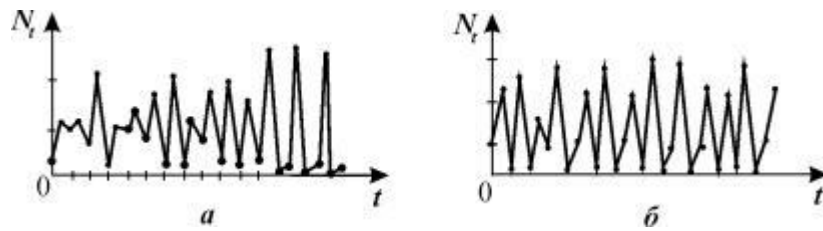


Рис. 3.15. Примеры хаотических решений для уравнения 3.13

Иногда в качестве дискретного аналога используется более простая формула, в которой численность выражена в безразмерном виде. При $N_t > 1$ численность принимается равной нулю.

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t) \quad (3.16)$$

На рис. 3.16 показаны диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра a в уравнении 3.16.

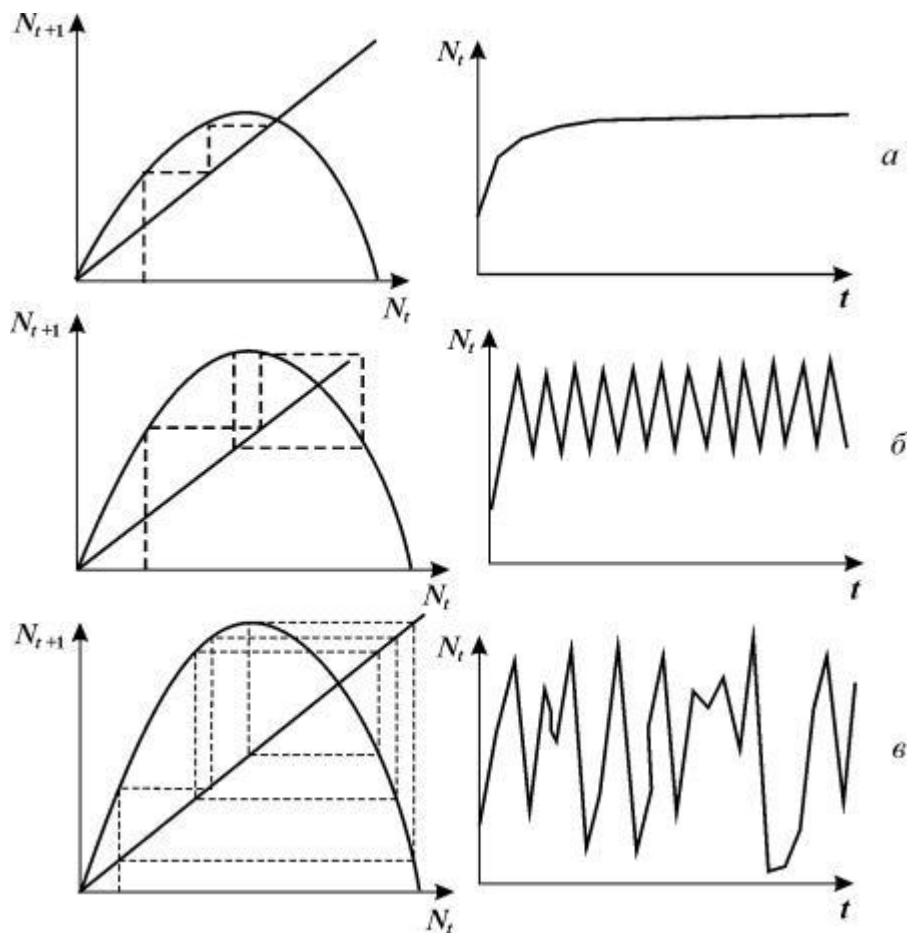
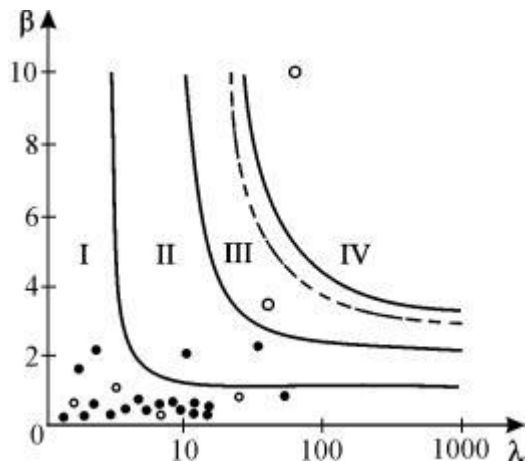


Рис. 3.16. Диаграммы Ламерея и динамика численности во времени для разных значений параметра a в уравнении 3.16. a - монотонный рост; b - двухточечный цикл; v - квазистохастическое поведение

Рис. 3.17. Области значений параметров для уравнения 3.17 с различным характером поведения. Точками указаны значения параметров для реальных популяций (Hassel 1976)



Аналогичными свойствами обладает уравнение

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t (1 + a N_t)^{-\beta} \quad (3.17)$$

которое хорошо описывает динамику численности 28 видов сезонно размножающихся насекомых с неперекрывающимися поколениями (Hassel, 1976).

На рис. 3.17 показаны области параметров, где реализуются различные типы поведения. Видно, что в стохастическую область попала лишь одна популяция. Большинство популяций демонстрирует монотонный переход к состоянию равновесия. Эти результаты наблюдений подтверждают правомерность использования в большом числе случаев для описания динамики численности непрерывного логистического уравнения.

Матричные модели популяций

Детализация возрастной структуры популяций приводит к классу моделей, впервые предложенных Лесли, (1945, 1948).

Пусть ресурсы питания не ограничены. Размножение происходит в определенные моменты времени t_1, t_2, \dots, t_n . Пусть популяция содержит n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix} \quad (3.18)$$

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором $\mathbf{X}(t_0)$ через матрицу перехода L :

$$\mathbf{X}(t_1) = L\mathbf{X}(t_0) \quad (3.19)$$

Установим вид этой матрицы. Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут $k, k+1, \dots, k+p$.

Предположим, что за единичный промежуток времени особи i -й группы переходят в группу $i+1$, от групп $k, k+1, \dots, k+p$ появляется потомство, а часть особей от каждой группы погибает.

Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} a_i x_i(t_0) = a_k x_k(t_0) + a_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + a_{k+p} x_{k+p}(t_0) \quad (3.20)$$

Вторая компонента получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находившихся в момент t_0 в первой группе, во вторую. Вторым процессом – возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента $x_2(t_1)$ равна не всей численности $x_1(t_0)$, а только некоторой ее части

$$\beta_1 x_1(t_0), \quad 0 < \beta_1 < 1$$

Аналогично получаются третья компонента $\beta_2 x_2(t_0)$ и все остальные.

Предположим, что все особи, находившиеся в момент t_0 в последней возрастной группе к моменту t_1 погибли. Поэтому последняя компонента вектора $\mathbf{X}(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t), \quad 0 < \beta_n < 1$$

Коэффициенты для каждой группы имеют следующий смысл:

α - коэффициент рождаемости, β - коэффициент выживания. Вектор численностей возрастных групп в момент времени t_1 представим в виде:

$$\mathbf{X}(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_2) \\ \vdots \\ x_n(t_n) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^{k+1} \alpha_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix} \quad (3.21)$$

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$ получается умножением вектора $\mathbf{X}(t_0)$ на матрицу

$$\mathbf{L} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \quad (3.22)$$

По диагонали матрицы стоят нули, под диагональными элементами - коэффициенты выживания β , на первой строке стоят члены, характеризующие число особей, родившихся от соответствующих групп. Все остальные элементы матрицы равны нулю.

$$\begin{aligned} \mathbf{X}(t_1) &= \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0); \\ \mathbf{X}(t_2) &= \mathbf{L}\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{L}\mathbf{X}(t_0) = \mathbf{L}^2\mathbf{X}(t_0); \\ \mathbf{X}(t_k) &= \mathbf{L}\mathbf{X}(t_{k-1}) = \mathbf{L}^k\mathbf{X}(t_0); \end{aligned} \quad (3.23)$$

Таким образом, зная структуру матрицы \mathbf{L} и начальное состояние популяции – вектор-столбец $\mathbf{X}(t_0)$, – можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени.

Главное собственное число матрицы \mathbf{L} дает скорость, с которой размножается популяция, когда ее возрастная структура стабилизировалась.

Пример популяции из трех возрастных групп (Уильямсон, 1967)

Пусть возрастная динамика популяции характеризуется матрицей:

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_2) \\ x_3(t_3) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

Такая запись означает, что исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста (вектор столбец в правой части уравнения). Каждое животное старшего возраста, прежде чем умереть, успевает произвести в среднем 12 потомков, каждое животное среднего возраста, прежде чем умереть или перейти в следующий возрастной класс (вероятности этих событий одинаковы) производит в среднем 9 потомков. Молодые животные не производят потомства и с вероятностью 1/3 попадают в среднюю возрастную группу.

По прошествии одного временного интервала в популяции будет уже 12 самок младшего возраста:

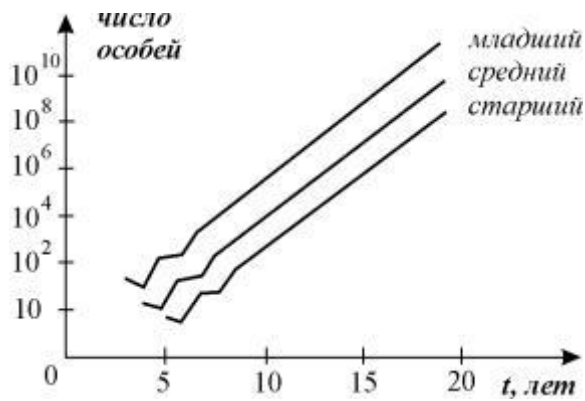


Рис. 3.18. Численность самок старшего, среднего и младшего возраста в зависимости от времени для первых 20 временных интервалов (Джефферс, 1981)

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

Далее процедуру следует повторять на каждом шаге.

Из графика видно, что до некоторого момента времени ($\approx t_{10}$), наблюдаются колебания численности, после чего количество самок всех трех возрастов экспоненциально возрастает, причем соотношение между ними остается постоянным. Главное собственное число λ_1 при этом равно 2, т.е. размер популяции за каждый временной шаг удваивается.

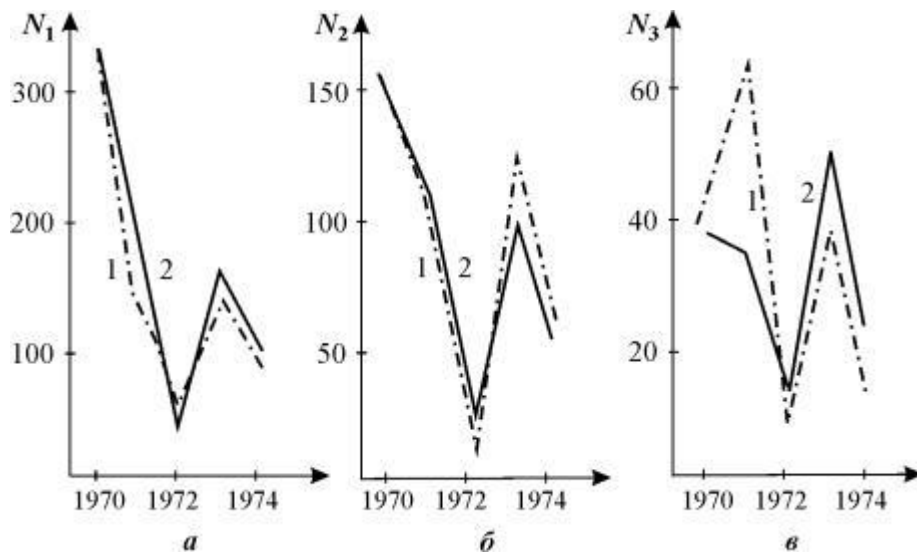


Рис. 3.19. Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlictotrichon S.* Для различных возрастных групп; а - проростки, прегенеративные и генеративные особи, б - субсенильные особи, в - сенильные особи. 1 - эмпирические данные, 2 - прогноз по модели Лесли. (Розенберг, 1984).

Наклон графика равен $\ln \lambda_1$ — собственной скорости естественного прироста. Соответствующий главному собственному числу собственный вектор отражает устойчивую структуру популяции и в нашем случае равен

$$\mathbf{b}_1 = \begin{bmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Этот пример страдает тем же недостатком, что и модель Мальтуса экспоненциального роста: мы допускаем, что популяция может неограниченно расти. Более реалистическая модель должна учитывать, что все элементы матрицы \mathbf{L} являются некоторыми функциями размера популяции.

Модели с применениями матриц Лесли для крупных возрастных групп могут дать описание колебательных изменений численности популяции. Пример такой модели - описание динамики популяции овсеца Шелли - мелкодерновинного злака северных луговых степей (Розенберг, 1984). Модель позволила описать наблюдаемые в природе явления - старение овсеца и колебания распределений по возрастному спектру в течение ряда лет (рис. 3.19).

Уравнения с запаздыванием

В реальных системах всегда имеется некоторое запаздывание в регуляции численности, вызванное несколькими причинами. Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует определенного времени. Поэтому если какое-нибудь изменение внешних факторов, например, увеличение ресурсов, вызовет повышение продуктивности взрослых особей, то соответствующее изменение численности произойдет лишь по прошествии времени T . Это означает, что уравнение

$$dx/dt=f(x),$$

где x - число взрослых особей в момент времени t следует заменить уравнением

$$dx/dt=f\{x(t-T)\}.$$

Логистическое уравнение с запаздыванием может быть записано в виде:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right]. \quad (3.24)$$

Более точное уравнение, учитывающее распределение времени запаздывания имеет вид:

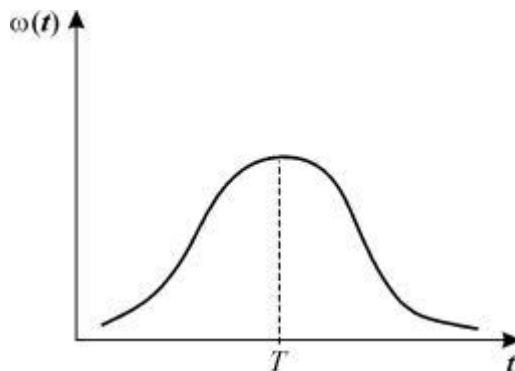
$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - K^{-1} \int_{t-T}^t \omega(t-s) N(s) ds \right]. \quad (3.25)$$

Типичный вид весовой функции $\omega(t)$ изображен на рисунке 3.20. Такого типа уравнения могут иметь колебательные решения. Это легко проверить для простого линейного уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\pi}{2T} N(t-T). \quad (3.26)$$

Уравнение (3.26) имеет периодическое решение $N(t) = A \cos(\pi/2T)$ в широком диапазоне значений скоростей роста r и времени запаздывания T .

Рис. 3.20. Весовая функция распределения времени запаздывания для уравнения 3.25



Решение уравнений с запаздыванием демонстрирует замечательное разнообразие динамических режимов, в том числе колебания и динамический хаос, в зависимости от значений параметров системы.

В технике хорошо известно, что запаздывание в регуляции системы может привести к возникновению колебаний переменных. Если система регулируется петлей обратной связи, в которой происходит существенная задержка, то весьма вероятно возникновение колебаний. (В экономике – причина бумов и спадов). Если продолжительность задержки в петле обратной связи больше собственного времени системы, могут возникнуть колебания с нарастающей амплитудой, нарушаются их период и фаза.

Принято считать, что малое запаздывание слабо сказывается на поведение системы. Однако в работах последних лет показано, что интуитивное представление о том, что чем больше запаздывание, тем больше его дестабилизирующий эффект, неправильно. В некоторых системах взаимодействующих видов оказалось, что малые времена запаздывания наиболее опасны для стабильности системы.

ВЕРОЯТНОСТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Рассмотренные нами модели популяций были детерминистическими. Однако существуют два аспекта, по которым детерминистическая модель не может служить точным отражением реальных экологических систем.

Во-первых, она не учитывает вероятностный характер процессов размножения и гибели; во-вторых, не учитывает случайных колебаний, происходящих в среде во времени и приводящих к случайным флуктуациям параметров моделей. Учет этих факторов приводит к существенному усложнению математического аппарата. Поэтому обычно исследователи стараются строить детерминистические модели, ограничиваясь упоминанием о возможных последствиях учета стохастики. Если детерминистическая модель свидетельствует об устойчивом равновесии, стохастическая модель предскажет длительное выживание. Если детерминистическая модель предсказывает периодические снижения численности одного или нескольких видов, стохастическая модель даст некоторую положительную вероятность вымирания этих видов. Наконец, если детерминистическая модель не выявляет равновесия или равновесие неустойчивое, стохастическая модель предскажет высокую вероятность вымирания.

Вероятностное описание процессов размножения и гибели.

В качестве простейшего примера рассмотрим *вероятностное описание* процесса роста популяции с учетом только размножения. При детерминистическом подходе мы считали,

что существует определенная скорость размножения ε такая, что численность популяции n за время dt увеличивается на $dn = \varepsilon n dt$. Это приводит к экспоненциальному закону

$$n = a e^{\varepsilon t}.$$

Здесь a – численность популяции в начальный момент времени. Подойдем к процессу размножения с вероятностной точки зрения. Пусть вероятность появления одного потомка у данной особи в интервале времени dt равна εdt . Тогда вероятность появления одной новой особи в целой популяции за время dt равна $\varepsilon n dt$. Обозначим через $p_n(t)$ вероятность того, что в момент t в популяции имеется ровно n особей. Предположим, что в каждый момент времени может произойти только одно событие, а именно за время dt численность популяции может либо увеличиться на 1, либо остаться неизменной. Размер популяции в момент t можно связать с размером популяции в момент $t + dt$ с помощью следующих рассуждений. Если число особей в момент $t + dt$ равно n , это означает, что либо в момент t их было $n - 1$ и за время dt появилась еще одна, либо в момент t было n особей и за время dt это число не изменилось. Складывая вероятности, получим соотношение

$$p_n(t+dt) = p_{n-1}(t)\varepsilon(n-1)dt + p_n(t)(1-\varepsilon)n dt, \quad (3.27)$$

$$\frac{p_n(t+dt) - p_n(t)}{dt} = p_{n-1}(t)\varepsilon(n-1) - p_n(t)\varepsilon n$$

или

$$\frac{dp_n}{dt} = \varepsilon(n-1)p_{n-1} - \varepsilon n p_n, \quad (3.28)$$

$$\frac{dp_a}{dt} = -\varepsilon a p_a. \quad (3.29)$$

Системы дифференциально-разностных уравнений, аналогичных уравнениям (3.27), которые можно рассматривать как динамические уравнения для случайного процесса, обычно бывает трудно разрешить в общем виде. Однако в нашем примере это довольно просто. Проинтегрируем уравнение (3.29) с учетом того обстоятельства, что $p_a(0) = 1$. Это дает

$$p_a(t) = e^{-\varepsilon a t},$$

$$p_{a+1}(t) = a e^{-\varepsilon(a+1)t} (e^{\varepsilon a t} - 1).$$

В свою очередь этот результат подставляем в последующее уравнение, и весь процесс повторяется. После вычисления нескольких последовательных членов можно записать результат в общем виде:

$$p_n(t) = C_{n-1}^{a-1} e^{-\varepsilon n t}. \quad (3.30)$$

Выражение (3.30) определяет распределение вероятностей для любого момента времени, заменяющее при вероятностном описании то единственное значение которое рассматривалось в детерминистической модели.

Выражение (3.30) является частным случаем биномиального распределения. Его математическое ожидание и дисперсия записываются следующим образом:

$$m(t) = a e^{\varepsilon t}, \quad (3.31)$$

$$a^2(t) = a e^{2\varepsilon t} (1 - e^{-\varepsilon t}). \quad (3.32)$$

Легко заметить, что математическое ожидание (3.31) совпадает с детерминистическим средним. Таким образом, при большом числе особей детерминистическое описание будет удовлетворительно заменять любую стохастическую модель, в которой основное внимание уделяется нахождению средних значений. Когда же число особей мало, например, когда начальный размер популяции составляет всего лишь несколько единиц, дисперсия, т.е. среднее квадратичное отклонение численности отдельно взятой популяции от математического ожидания, может быть довольно значительной. При этом при $t \rightarrow \infty$ коэффициент вариации величины n , равный σ/m , стремится к $1/\sqrt{a}$.

При рассмотрении какой-либо определенной популяции мы наблюдаем только одно численное значение. График роста обнаруживает значительные колебания. Возникает вопрос: каким образом эти колебания связаны с распределением вероятностей? Смысл выражения (3.30) состоит в том, что если имеется некоторое большое число популяций и в начальный момент времени $t = 0$ численность каждой из них равна a , то доля этих популяций, имеющих в момент t численность a , теоретически равна $p_n(t)$ с математическим ожиданием $m(t)$ и дисперсией $\sigma^2(t)$. Кривая роста любой отдельно взятой популяции может значительно отклоняться от соответствующей кривой математического ожидания, так что последняя вместе с дисперсией служит показателем случайной флуктуационной изменчивости, характерной для данного процесса.

Рассмотрим теперь более сложный процесс – *размножение и гибель особей в популяции*.

Как и ранее, полагаем, что вероятность появления одного потомка у одной особи в интервале времени Δt равна $\varepsilon \Delta t$, поэтому для всей популяции вероятность увеличения ее численности на единицу равна $\varepsilon n \Delta t$. Допустим также, что вероятность гибели одной особи составляет $\mu \Delta t$. Вероятность того, что размер популяции в момент $t + \Delta t$ составляет n особей, будет в таком случае представлять собой сумму вероятностей трех событий:

- 1) в момент времени t было n особей, и за время dt это число не изменилось;
- 2) в момент t было $n - 1$ особей, за время dt их количество увеличилось на единицу;
- 3) в момент времени t было $n + 1$ особей, за время dt их количество уменьшилось на единицу. Выражение для $p_n(t + dt)$ принимает вид

$$p_n(t + dt) = p_{n-1}(t) \varepsilon(n-1)dt + p_n(t)(1 - \varepsilon n dt - \mu dt) + p_{n+1}(t) \varepsilon(n+1)dt,$$

при $n=1, 2, \dots$

Эта система уже не решается простым интегрированием, однако применение метода производящей функции (Бейли, 1970) позволяет найти общее решение:

$$P_n(t) = \sum_{j=0}^{\min(a,n)} C_a^j C_{a+n-j-1}^{a-1} \varepsilon^{a-j} h^{n-1} (1 - \varepsilon - h)^j, \quad n \geq 1, \quad (3.33)$$

$$\varepsilon = \frac{\mu [\exp(\varepsilon - \mu)t - 1]}{\delta [\exp(\varepsilon - \mu)t - \mu]}, \quad h = \frac{\varepsilon}{\mu}.$$

Таким образом, даже в случае простейшего стохастического процесса размножения и гибели общее выражение для $p_n(t)$ оказывается довольно сложным, и выразить его в явном виде, как правило, не удается.

Математическое ожидание и дисперсия распределения (3.33) имеют вид

$$m(t) = a e^{(\varepsilon - \mu)t},$$

$$\delta^2(t) = \frac{a(\varepsilon + \mu)}{\varepsilon - \mu} e^{(\varepsilon - \mu)t} [e^{(\varepsilon - \mu)t} - 1]. \quad (3.34)$$

Как и в случае простого процесса размножения, математическое ожидание совпадает со значением численности в детерминистической модели, а выражение для дисперсии показывает, что имеет место значительная флуктуационная изменчивость.

Рассмотрим случай, когда размножение и гибель уравниваются друг друга, т.е. когда $\varepsilon = \mu$. Математическое ожидание и дисперсию находим из формул (3.34), полагая, что $\mu \rightarrow \varepsilon$, и используя во втором выражении правило Лопиталя для раскрытия неопределенности вида $0/0$, получаем

$$m(e) = a,$$

$$\sigma(t) = 2 a t.$$

Первое выражение представляет собой очевидный результат, а именно средний размер популяции сохраняет свое начальное значение. Второе выражение показывает, что дисперсия размера популяции возрастает пропорционально длительности интервала времени, в течение которого протекает процесс.

Детерминистическая модель в тех случаях, когда скорость размножения превышает скорость гибели, предсказывает устойчивое экспоненциальное увеличение размера популяции. Однако в вероятностной модели учитывается, что всегда существует определенная вероятность такого большого числа случаев гибели, при котором популяция полностью вымирает. Таким образом, вероятность вымирания является важной характеристикой вероятностной модели. Обозначим через $p_0(t)$ вероятность того, что в момент времени t не останется ни одной живой особи. Приравняв правую часть к нулю, из уравнений (3.33) можно найти выражения для этой вероятности в явном виде:

$$p_0(t) = \left\{ \frac{\varepsilon [e^{\varepsilon - \mu} t - 1]}{\varepsilon (e^{\varepsilon - \mu} t - \mu)} \right\}^a, \quad \varepsilon \neq \mu \quad (3.35)$$

$$p_0(t) = \left(\frac{\varepsilon t}{\varepsilon t + 1} \right)^a, \quad \varepsilon = \mu. \quad (3.36)$$

Вероятность того, что рано или поздно произойдет вымирание популяции, можно найти, полагая $t \rightarrow \infty$. В пределе при $t \rightarrow \infty$ выражения (3.35) и (3.36) для случаев $\varepsilon < \mu$, $\varepsilon = \mu$, $\varepsilon > \mu$ можно записать следующим образом:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = 1, \quad \varepsilon \leq \mu,$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = \left(\frac{\mu}{\varepsilon} \right)^a, \quad \varepsilon > \mu$$

Следовательно, если скорость размножения не превышает скорости гибели, вымирание рано или поздно обязательно произойдет. Если же скорость размножения выше скорости гибели, то вероятность вымирания составляет $(\mu/\varepsilon)^a$.

Интересно, что в том случае, когда $\varepsilon = \mu$ и математическое ожидание численности имеет постоянную величину, вероятность полного вымирания все же равна единице. На самом деле в природе происходит следующее. Несколько популяций увеличиваются до очень больших размеров, тогда как большинство популяций вымирают, и в результате сохраняется некоторое постоянное среднее. Изучая эти наиболее многочисленные в биоценозе популяции, часто можно ограничиться их детерминистической моделью.

Учет флуктуаций среды.

Флуктуации условий среды могут приводить к изменению характера взаимодействий между отдельными особями, т.е. случайному изменению параметров модели. Для модели экспоненциального роста – это случайные изменения коэффициента естественного прироста, учет которых приводит к уравнению

$$\begin{aligned} dx/dt &= (\varepsilon + y(t))x, \\ m(t) &= ae^{\varepsilon t}, \\ \sum(x) &= a^2 e^{2\varepsilon t} (e^{\sigma^2 t} - 1), \end{aligned}$$

где σ^2 – дисперсия $y(t)$. Отсюда

$$\sigma / m = (e^{\sigma^2 t} - 1)^{1/2}.$$

Таким образом, с течением времени колебания численности популяции становятся более резкими; это значит, что детерминистическая система не имеет устойчивого стационарного состояния. Можно показать (Свирижев, Логофет, 1978), что при $\varepsilon < \sigma^2$ вероятность вырождения со временем увеличивается, стремясь в пределе к единице – популяция вероятностно неустойчива, т.е. достаточно длительное воздействие возмущений с большой вероятностью может привести к ее гибели. При $\varepsilon > \sigma^2$ вероятность вырождения уменьшается, и при $t \rightarrow \infty$ стремится к нулю – популяция в этом смысле устойчива.

Из полученного результата следуют более жесткие ограничения на коэффициент естественного прироста, чем из детерминистической модели. В самом деле, в последней для невырождения популяции достаточно, чтобы среднее значение коэффициента ε было положительным, в то время как в стохастической модели этого недостаточно – нужно, чтобы $\varepsilon > \sigma^2$.

Следствием учета случайных факторов в математических моделях теории популяций (и в теории биологических сообществ) являются более жесткие требования к параметрам системы, которые обеспечивают ее устойчивость. Область устойчивости, полученная по какому-либо критерию на основании стохастической модели, как правило, бывает уже аналогичной области для детерминированной модели.

В целом видно, что детерминированная модель гораздо более проста и наглядна, но не дает сведений о том, насколько кривая роста той или иной популяции под действием случайных величин может на самом деле отклоняться от теоретической кривой, задаваемой этой моделью. Детерминистическая модель также не позволяет оценить вероятность случайного вырождения популяции. Однако, поскольку при возрастании численности случайные величины, характеризующие численности популяций, сходятся по вероятности к своим средним значениям, то поведение популяций с достаточно большой численностью удовлетворительно описываются динамикой средних величин. Поэтому для сообществ, численность которых велика, применимо детерминистическое описание.

Литература.

- Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985.
 Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., Мир 1989

Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М., Изд. МГУ, 1993

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М., Наука, 1978

Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, v.35, 1948

Malthus T.R. An essay on the principal of Population . 1798 (Penguin Books 1970)

May R.M. When two and two make four: nonlinear phenomena in ecology. *Proc. R. Soc. London*, B228, N1252, 241-268, 1986

Verhulst P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement *Corr. Math. Et Phys.* 10, 113-121, 18

ЛЕКЦИЯ 4

МОДЕЛИ, ОПИСЫВАЕМЫЕ СИСТЕМАМИ ДВУХ АВТОНОМНЫХ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ.

Фазовая плоскость. Фазовый портрет. Метод изоклин. Главные изоклины. Устойчивость стационарного состояния. Линейные системы. Типы особых точек: узел, седло, фокус, центр. Пример: химические реакции первого порядка.

Наиболее интересные результаты по качественному моделированию свойств биологических систем получены на моделях из двух дифференциальных уравнений, которые допускают качественное исследование с помощью метода *фазовой плоскости*. Рассмотрим систему двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений общего вида

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y). \end{aligned} \quad (4.1)$$

$P(x, y)$, $Q(x, y)$ - непрерывные функции, определенные в некоторой области G евклидовой плоскости (x, y - декартовы координаты) и имеющие в этой области непрерывные производные порядка не ниже первого.

Область G может быть как неограниченной, так и ограниченной. Если переменные x, y имеют конкретный биологический смысл (концентрации веществ, численности видов) чаще всего область G представляет собой положительный квадрант правой полуплоскости:

$$0 \leq x < \infty, \quad 0 \leq y < \infty.$$

Концентрации веществ или численности видов также могут быть ограничены сверху объемом сосуда или площадью ареала обитания. Тогда область значений переменных имеет вид:

$$0 \leq x < x_0, \quad 0 \leq y < y_0.$$

Переменные x, y во времени изменяются в соответствии с системой уравнений (4.1), так что каждому состоянию системы соответствует пара значений переменных (x, y) .

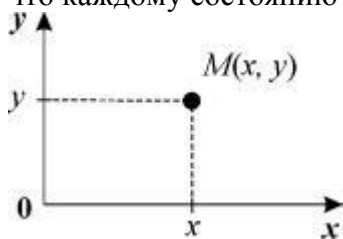


Рис. 4.1.
Изображающая точка на фазовой плоскости

Обратно, каждой паре переменных (x, y) соответствует определенное состояние системы.

Рассмотрим плоскость с осями координат, на которых отложены значения переменных x, y . Каждая точка M этой плоскости соответствует определенному состоянию системы. *Такая плоскость носит название фазовой плоскости и изображает*

совокупность всех состояний системы. Точка $M(x,y)$ называется изображающей или представляющей точкой.

Пусть в начальный момент времени $t=t_0$ координаты изображающей точки $M_0(x(t_0), y(t_0))$. В каждый следующий момент времени t изображающая точка будет смещаться в соответствии с изменениями значений переменных $x(t), y(t)$. Совокупность точек $M(x(t), y(t))$ на фазовой плоскости, положение которых соответствует состояниям системы в процессе изменения во времени переменных $x(t), y(t)$ согласно уравнениям (4.1), называется *фазовой траекторией*.

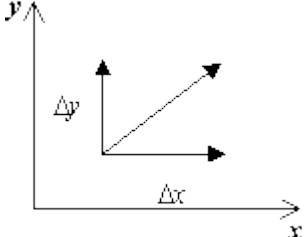
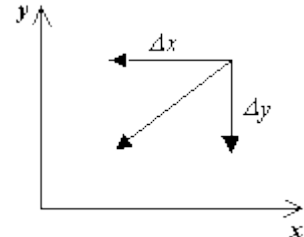
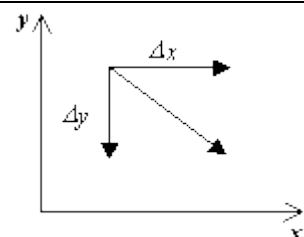
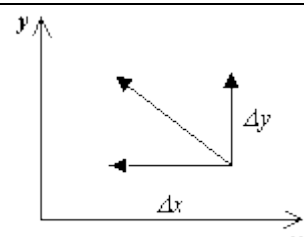
Совокупность фазовых траекторий при различных начальных значениях переменных дает легко обозримый "портрет" системы. Построение *фазового портрета* позволяет сделать выводы о характере изменений переменных x, y без знания аналитических решений исходной системы уравнений (4.1).

Для изображения фазового портрета необходимо построить векторное поле направлений траекторий системы в каждой точке фазовой плоскости. Задавая приращение $\Delta t > 0$, получим соответствующие приращения Δx и Δy из выражений:

$$\Delta x = P(x,y) \Delta t,$$

$$\Delta y = Q(x,y) \Delta t.$$

Направление вектора dy/dx в точке (x, y) зависит от знака функций $P(x, y), Q(x, y)$ и может быть задано таблицей:

$P(x,y) > 0, Q(x,y) > 0$	
$P(x,y) < 0, Q(x,y) < 0$	
$P(x,y) > 0, Q(x,y) < 0$	
$P(x,y) < 0, Q(x,y) > 0$	

Задача построения векторного поля упрощается, если получить выражение для фазовых траекторий в аналитическом виде. Для этого разделим второе из уравнений системы (4.1) на первое:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x,y)}{P(x,y)}. \quad (4.2)$$

Решение этого уравнения $y = y(x, c)$, или в неявном виде $F(x,y)=c$, где c – постоянная интегрирования, дает семейство интегральных кривых уравнения (4.2) – *фазовых траекторий* системы (4.1) на плоскости x, y .

Метод изоклин

Для построения фазового портрета пользуются *методом изоклин* – на фазовой плоскости наносят линии, которые пересекают интегральные кривые под одним определенным углом. Уравнение изоклин легко получить из (4.2). Положим

$$\frac{dx}{dy} = A,$$

где A – определенная постоянная величина. Значение A представляет собой тангенс угла наклона касательной к фазовой траектории и может принимать значения от $-\infty$ до $+\infty$. Подставляя вместо dy/dx в (4.2) величину A получим уравнение изоклин:

$$A = \frac{Q(x,y)}{P(x,y)}. \quad (4.3)$$

Уравнение (4.3) определяет в каждой точке плоскости единственную касательную к соответствующей интегральной кривой за исключением точки, где $P(x,y) = 0, Q(x,y) = 0$, в которой направление касательной становится неопределенным, так как при этом становится неопределенным значение производной:

$$\left. \frac{dy}{dx} \right|_{x=\bar{x}, y=\bar{y}} = \frac{Q(\bar{x}, \bar{y})}{P(\bar{x}, \bar{y})} = \frac{0}{0}.$$

Эта точка является точкой пересечения всех изоклин – *особой точкой*. В ней одновременно обращаются в нуль производные по времени переменных x и y .

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x,\bar{y}} = P(\bar{x}, \bar{y}) = 0, \quad \left. \frac{dy}{dt} \right|_{x,\bar{y}} = Q(\bar{x}, \bar{y}) = 0.$$

Таким образом, в особой точке скорости изменения переменных равны нулю. Следовательно, особая точка дифференциальных уравнений фазовых траекторий (4.2) соответствует *стационарному состоянию системы* (4.1), а ее координаты – суть стационарные значения переменных x, y .

Особый интерес представляют *главные изоклины*:

$dy/dx=0, P(x,y)=0$ – изоклина горизонтальных касательных и

$dy/dx=\infty, Q(x,y)=0$ – изоклина вертикальных касательных.

Построив главные изоклины и найдя точку их пересечения (x,y) , координаты которой удовлетворяют условиям:

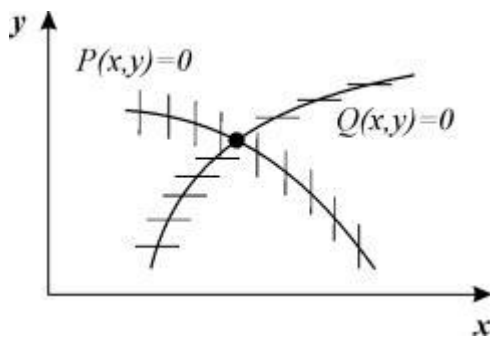
$$P(\bar{x}, \bar{y}) = 0, \quad Q(\bar{x}, \bar{y}) = 0,$$

мы найдем тем самым точку пересечения всех изоклин фазовой плоскости, в которой направление касательных к фазовым траекториям неопределенно. Это – *особая точка*, которая соответствует *стационарному состоянию системы* (рис. 4.2).

Система (4.1) обладает столькими стационарными состояниями, сколько точек пересечения главных изоклин имеется на фазовой плоскости.

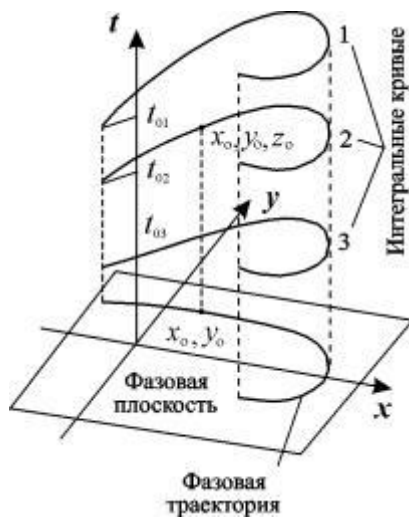
Каждая фазовая траектория соответствует совокупности движений динамической системы, проходящих через одни и те же состояния и отличающихся друг от друга только началом отсчета времени.

Рис. 4.2. Пересечение главных изоклин на фазовой плоскости.



Таким образом, фазовые траектории системы – это проекции интегральных кривых в пространстве всех трех измерений x, y, t на плоскость x, y (рис.4.3).

Рис. 4.3. Траектории системы в пространстве (x, y, t) .



Если условия теоремы Коши выполнены, то через каждую точку пространства x, y, t проходит единственная интегральная кривая. То же справедливо, благодаря автономности, для фазовых траекторий: через каждую точку фазовой плоскости проходит единственная фазовая траектория.

Устойчивость стационарного состояния

Пусть система находится в состоянии равновесия.

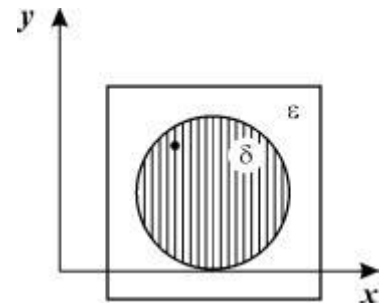
Тогда изображающая точка находится в одной из особых точек системы, в которых по определению:

$$\frac{dx}{dt} = 0; \quad \frac{dy}{dt} = 0.$$

Устойчива или нет особая точка, определяется тем, уйдет или нет изображающая точка при малом отклонении от стационарного состояния. Применительно к системе из двух уравнений определение устойчивости на языке ε, δ выглядит следующим образом.

Состояние равновесия устойчиво, если для любой заданной области отклонений от состояния равновесия (ε) можно указать область $\delta(\varepsilon)$, окружающую состояние равновесия и обладающую тем свойством, что ни одна траектория, которая начинается внутри области δ , никогда не достигнет границы ε . (рис. 4.4)

Рис. 4.4.
Иллюстрация к определению устойчивости области ε и δ на плоскости (x, y)



Для большого класса систем – *грубых систем* – характер поведения которых не меняется при малом изменении вида уравнений, информацию о типе поведения в окрестности стационарного состояния можно получить, исследуя не исходную, а упрощенную *линеаризованную* систему.

Линейные системы.

Рассмотрим систему двух линейных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy. \quad (4.4)$$

Здесь a, b, c, d - константы, x, y - декартовы координаты на фазовой плоскости.

Общее решение будем искать в виде:

$$x = Ae^{\lambda t}, \quad y = Be^{\lambda t}. \quad (4.5)$$

Подставим эти выражения в (4.4) и сократим на $e^{\lambda t}$:

$$\begin{aligned}\lambda A &= aA + bB, \\ \lambda B &= cA + dB.\end{aligned}\tag{4.6}$$

Алгебраическая система уравнений (4.6) с неизвестными A, B имеет ненулевое решение лишь в том случае, если ее определитель, составленный из коэффициентов при неизвестных, равен нулю:

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Раскрывая этот определитель, получим характеристическое уравнение системы:

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0.\tag{4.7}$$

Решение этого уравнения дает значения показателя $\lambda_{1,2}$, при которых возможны ненулевые для A и B решения уравнения (4.6). Эти значения суть

$$\lambda_{1,2} = \frac{a + d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}{4}}.\tag{4.8}$$

Если подкоренное выражение отрицательно, то $\lambda_{1,2}$ комплексно сопряженные числа. Предположим, что оба корня уравнения (4.7) имеют отличные от нуля действительные части и что нет кратных корней. Тогда общее решение системы (4.4) можно представить в виде линейной комбинации экспонент с показателями λ_1, λ_2 :

$$\begin{aligned}x &= c_{11}e^{\lambda_1 t} + c_{12}e^{\lambda_2 t}, \\ y &= c_{21}e^{\lambda_1 t} + c_{22}e^{\lambda_2 t}.\end{aligned}\tag{4.9}$$

Для анализа характера возможных траекторий системы на фазовой плоскости используем *линейное однородное преобразование координат*, которое позволит привести систему к *каноническому виду*:

$$\frac{d\xi}{dt} = \lambda_1 \xi, \quad \frac{d\eta}{dt} = \lambda_2 \eta,\tag{4.10}$$

допускающее более удобное представление на фазовой плоскости по сравнению с исходной системой (4.4). Введем новые координаты ξ, η по формулам:

$$\xi = \alpha x + \beta y, \quad \eta = \gamma x + \delta y.\tag{4.1}$$

Из курса линейной алгебры известно, что в случае неравенства нулю действительных частей λ_1, λ_2 исходную систему (4.4) при помощи преобразований (4.11) всегда можно преобразовать к каноническому виду (4.10) и изучать ее поведение на фазовой плоскости ξ, η . Рассмотрим различные случаи, которые могут здесь представиться.

Корни λ_1, λ_2 – действительны и одного знака

В этом случае коэффициенты преобразования действительны, мы переходим от действительной плоскости x, y к действительной плоскости ξ, η . Разделив второе из уравнений (4.10) на первое, получим:

$$\frac{d\eta}{d\xi} = \frac{\lambda_2 \eta}{\lambda_1 \xi}.\tag{4.12}$$

Интегрируя это уравнение, находим:

$$\eta = c|\xi|^a, \text{ где } a = \frac{\lambda_2}{\lambda_1}. \quad (4.13)$$

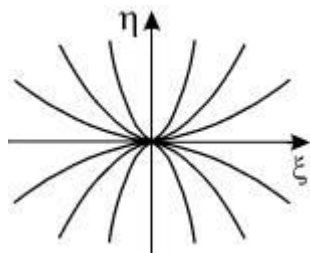
Условимся понимать под λ_2 корень характеристического уравнения с большим модулем, что не нарушает общности нашего рассуждения. Тогда, поскольку в рассматриваемом случае корни λ_1, λ_2 – действительны и одного знака, $a > 1$, и мы имеем дело с интегральными кривыми параболического типа.

Все интегральные кривые (кроме оси η , которой соответствует $c = \infty$) касаются в начале координат оси ξ , которая также является интегральной кривой уравнения (4.11). Начало координат является особой точкой.

Выясним теперь направление движений изображающей точки вдоль фазовых траекторий. Если λ_1, λ_2 – отрицательны, то, как видно из уравнений (4.10), $|\xi|, |\eta|$ убывают с течением времени. Изображающая точка приближается к началу координат, никогда, однако, не достигая его. В противном случае это противоречило бы теореме Коши, которая утверждает, что через каждую точку фазовой плоскости проходит лишь одна фазовая траектория.

Такая особая точка, через которую проходят интегральные кривые, подобно тому, как семейство парабол $y = cx^a$ ($a > 0$) проходит через начало координат, носит название узла (рис. 4.5)

Рис. 4.5. Особая точка типа узел на плоскости канонических координат ξ, η



Состояние равновесия типа узел при $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ устойчиво по Ляпунову, так как изображающая точка по всем интегральным кривым движется по направлению к началу координат. Это *устойчивый узел*. Если же $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, то $|\xi|, |\eta|$ возрастают с течением времени и изображающая точка удаляется от начала координат. В этом случае особая точка – *неустойчивый узел*.

На фазовой плоскости x, y общий качественный характер поведения интегральных кривых сохранится, но касательные к интегральным кривым не будут совпадать с осями координат. Угол наклона этих касательных будет определяться соотношением коэффициентов $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ в уравнениях (4.11).

Корни λ_1, λ_2 – действительны и разных знаков.

Преобразование от координат x, y к координатам ξ, η опять действительное. Уравнения для канонических переменных снова имеют вид (4.10), но теперь знаки λ_1, λ_2 различны. Уравнение фазовых траекторий имеет вид:

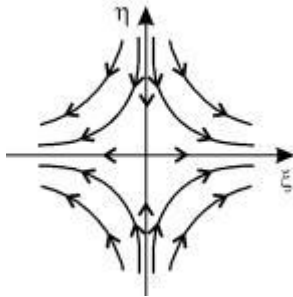
$$\frac{d\eta}{d\xi} = -a \frac{\eta}{\xi}, \quad \text{где } a = \left| \frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right|, \quad (4.14)$$

Интегрируя (4.14), находим

$$\eta = c |\xi|^{-a}. \quad (4.15)$$

Это уравнение определяет семейство кривых гиперболического типа, где обе оси координат – асимптоты (при $a=1$ мы имели бы семейство равнобочных гипербол). Оси координат и в этом случае являются интегральными кривыми – это будут единственные интегральные кривые, проходящие через начало координат. Каждая из них состоит из трех фазовых траекторий: из двух движений к состоянию равновесия (или от состояния равновесия) и из состояния равновесия. Все остальные интегральные кривые – суть гиперболы, не проходящие через начало координат (рис. 4.6) Такая особая точка носит название «седло». Линии уровня вблизи горной седловины ведут себя подобно фазовым траекториям в окрестности седла.

Рис. 4.6. Особая точка типа седло на плоскости канонических координат ζ, η



Рассмотрим характер движения изображающей точки по фазовым траекториям вблизи состояния равновесия. Пусть, например, $\lambda_1 > 0$, $\lambda_2 < 0$. Тогда изображающая точка, помещенная на оси ζ , будет удаляться от начала координат, а помещенная на оси η – будет неограниченно приближаться к началу координат, не достигая его за конечное время. Где бы ни находилась изображающая точка в начальный момент (за исключением особой точки и точек на асимптоте $\eta=0$), она в конечном счете будет удаляться от состояния равновесия, даже если в начале она движется по одной из интегральных кривых по направлению к особой точке.

Очевидно, что *особая точка типа седла всегда неустойчива*. Только при специально выбранных начальных условиях на асимптоте $\eta=0$ система будет приближаться к состоянию равновесия. Однако это не противоречит утверждению о неустойчивости системы. Если считать, что все начальные состояния системы на фазовой плоскости равновероятны, то вероятность такого начального состояния, которое соответствует движению по направлению к особой точке, равна нулю. Поэтому всякое реальное движение будет удалять систему от состояния равновесия. Переходя обратно к координатам x, y , мы получим ту же качественную картину характера движения траекторий вокруг начала координат.

Пограничным между рассмотренными случаями узла и седла является случай, когда один из характеристических показателей, например λ_1 , обращается в нуль, что имеет место, когда определитель системы – выражение $ad-bc=0$ (см. формулу 4.8). В этом случае коэффициенты правых частей уравнений (4.4) пропорциональны друг другу:

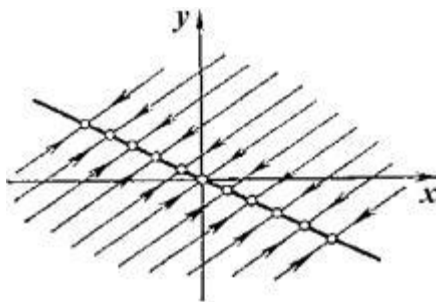
$$\frac{a}{c} = \frac{b}{d},$$

и система имеет своими состояниями равновесия все точки прямой:

$$ax + by = 0.$$

Остальные интегральные кривые представляют собой семейство параллельных прямых с угловым коэффициентом $x = c/d$, по которым изображающие точки либо приближаются к состоянию равновесия, либо удаляются от него в зависимости от знака второго корня характеристического уравнения $\lambda_2 = a+d$. (Рис.4.7) В этом случае координаты состояния равновесия зависят от начального значения переменных.

Рис. 4.7. Фазовый портрет системы, один из характеристических корней которой равен нулю, а второй отрицателен.



Корни λ_1, λ_2 – комплексные сопряженные

В этом случае при действительных x и y мы будем иметь комплексные сопряженные ξ, η (4.10). Однако, вводя еще одно промежуточное преобразование, можно и в этом случае свести рассмотрение к действительному линейному однородному преобразованию. Положим:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= a_1 + ib_1, & \lambda_2 &= a_1 - ib_1, \\ \xi &= u + iv, & \eta &= u - iv, \end{aligned} \quad (4.16)$$

где a, b , и u, v – действительные величины. Можно показать, что преобразование от x, y к u, v является при наших предположениях действительным, линейным, однородным с детерминантом, отличным от нуля. В силу уравнений (4.10, 4.16) имеем:

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} + i \frac{dv}{dt} &= (a_1 + ib_1)(u + iv), \\ \frac{dv}{dt} - i \frac{du}{dt} &= (a_1 - ib_1)(u - iv), \end{aligned}$$

откуда

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= a_1 u - b_1 v, \\ \frac{dv}{dt} &= a_1 v + b_1 u. \end{aligned} \quad (4.17)$$

Разделив второе из уравнений на первое, получим:

$$\frac{dv}{du} = \frac{a_1 v + b_1 u}{a_1 u - b_1 v},$$

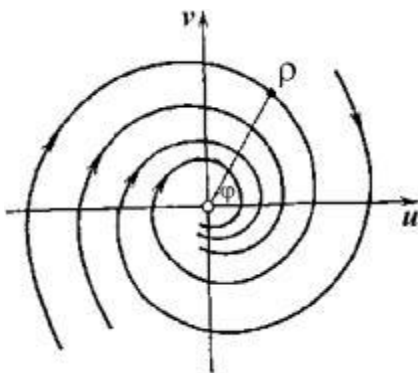
которое легче интегрируется, если перейти к полярной системе координат (r, φ) . После

подстановки $u = r \cos \varphi, v = r \sin \varphi$ получим $\frac{dr}{d\varphi} = \frac{a_1}{b_1 r}$, откуда:

$$r = C e^{\frac{a_1}{b_1} \varphi}. \quad (4.18)$$

Таким образом, на фазовой плоскости u, v мы имеем дело с семейством логарифмических спиралей, каждая из которых имеет асимптотическую точку в начале координат. Особая точка, которая является асимптотической точкой всех интегральных кривых, имеющих вид спиралей, вложенных друг в друга, называется *фокусом* (рис.4.8).

Рис. 4.8. Фазовый портрет системы в окрестности особой точки типа фокус на плоскости координат u, v .



Рассмотрим характер движения изображающей точки по фазовым траекториям. Умножая первое из уравнений (4.17) на u , а второе на v и складывая, получаем:

$$\frac{1}{2} \frac{d\rho}{dt} = a_1 \rho, \quad \text{где } \rho = u^2 + v^2.$$

Пусть $a_1 < 0$ ($a_1 = \text{Re} \lambda$). Изображающая точка тогда непрерывно приближается к началу координат, не достигая его в конечное время. Это означает, что фазовые траектории представляют собой скручивающиеся спирали и соответствуют затухающим колебаниям переменных. Это *-устойчивый фокус*.

В случае устойчивого фокуса, как и в случае устойчивого узла, выполнено не только условие Ляпунова, но и более жесткое требование. Именно, при любых начальных отклонениях система по прошествии времени вернется как угодно близко к положению равновесия. Такая устойчивость, при которой начальные отклонения не только не нарастают, но затухают, стремясь к нулю, называют *абсолютной устойчивостью*.

Если в формуле (4.18) $a_1 > 0$, то изображающая точка удаляется от начала координат, и мы имеем дело с *неустойчивым фокусом*. При переходе от плоскости u, v к фазовой плоскости x, y спирали также останутся спиралями, однако будут деформированы.

Рассмотрим теперь случай, когда $a_1 = 0$. Фазовыми траекториями на плоскости u, v будут окружности $u^2 + v^2 = \text{const}$, которым на плоскостях x, y соответствуют эллипсы:

$$bu^2 + (a-d)xy - cx^2 = \text{const}.$$

Таким образом, при $a_1=0$ через особую точку $x=0, y=0$ не проходит ни одна интегральная кривая. Такая изолированная особая точка, вблизи которой интегральные кривые представляют собой замкнутые кривые, в частности, эллипсы, вложенные друг в друга и охватывающие особую точку, называется центром.

Таким образом, возможны шесть типов состояния равновесия в зависимости от характера корней характеристического уравнения (4.7). Вид фазовых траекторий на плоскости x, y для этих шести случаев изображен на рис. 4.9.

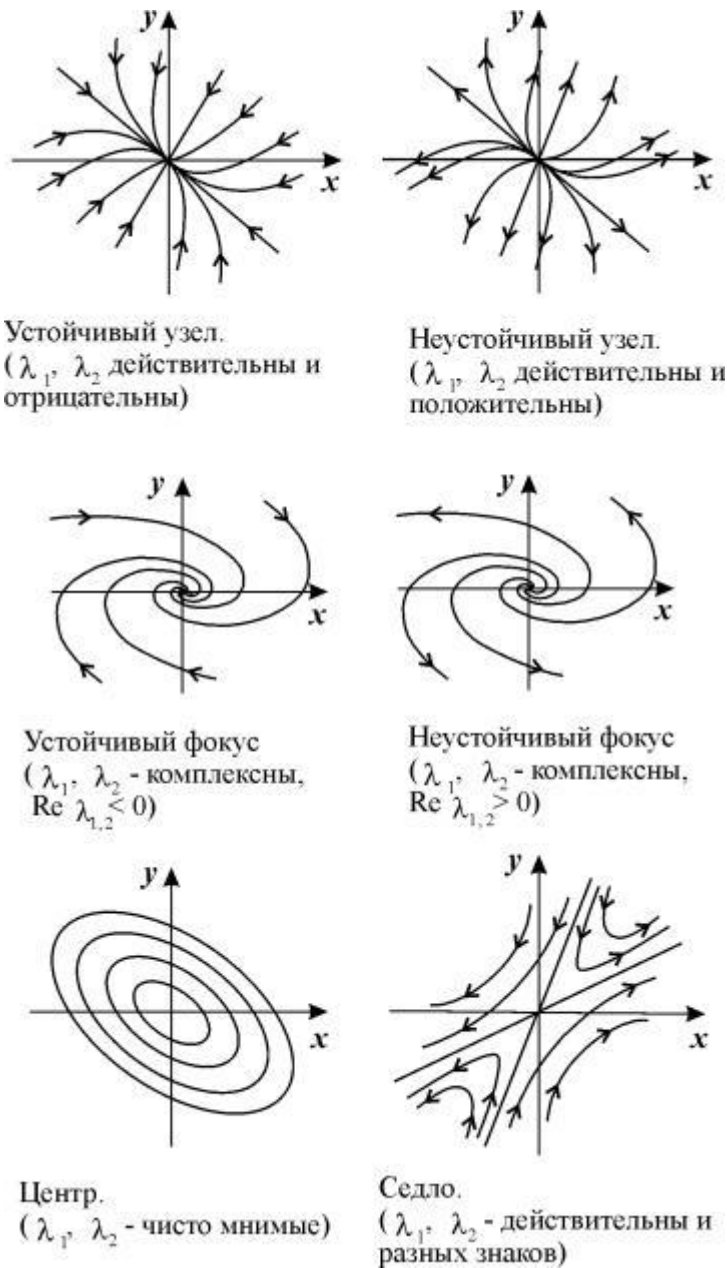


Рис. 4.9. Типы фазовых портретов в окрестности стационарного состояния для системы линейных уравнений (4.4).

Пять типов состояния равновесия грубые, их характер не изменяется при достаточно малых изменениях правых частей уравнений (4.4). При этом малыми должны быть изменения не только правых частей, но и их производных первого порядка. Шестое состояние равновесия – центр – негрубое. При малых изменениях параметров правой части уравнений он переходит в устойчивый или неустойчивый фокус.

Бифуркационная диаграмма

Введем обозначения:

$$\sigma = -(a+d); \Delta = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}. \quad (4.11)$$

Тогда характеристическое уравнение запишется в виде:

$$\lambda^2 + \sigma \lambda + \Delta = 0. \quad (4.12)$$

Рассмотрим плоскость с прямоугольными декартовыми координатами σ, Δ и отметим на ней области, соответствующие тому или иному типу состояния равновесия, который определяется характером корней характеристического уравнения

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\sigma \pm \sqrt{\sigma^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (4.13)$$

Условием устойчивости состояния равновесия будет наличие отрицательной действительной части у λ_1 и λ_2 . Необходимое и достаточное условие этого – выполнение неравенств $\sigma > 0, \Delta > 0$. На диаграмме (4.15) этому условию соответствуют точки, расположенные в первой четверти плоскости параметров. Особая точка будет фокусом, если λ_1 и λ_2 комплексны. Этому условию соответствуют те точки плоскости, для которых $\sigma^2 - 4\Delta < 0$, т.е. точки между двумя ветвями параболы $\sigma^2 = 4\Delta$. Точки полуоси $\sigma = 0, \Delta > 0$, соответствуют состояниям равновесия типа центр. Аналогично, λ_1 и λ_2 - действительны, но разных знаков, т.е. особая точка будет седлом, если $\Delta < 0$, и т.д. В итоге мы получим диаграмму разбиения плоскости параметров σ, Δ , на области, соответствующие различным типам состояния равновесия.

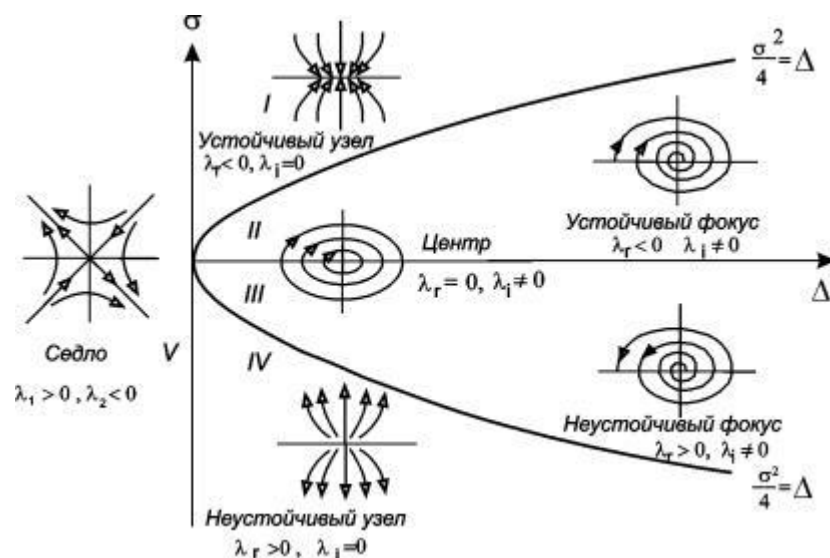


Рис. 4.10. Бифуркационная диаграмма для системы линейных уравнений 4.4

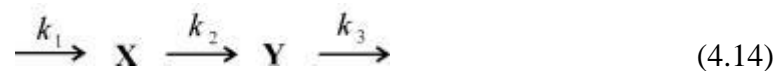
Если коэффициенты линейной системы a, b, c, d зависят от некоторого параметра, то при изменении этого параметра будут меняться и величины σ, Δ . При переходе через границы характер фазового портрета качественно меняется. Поэтому такие границы называются бифуркационными – по разные стороны от границы система имеет два топологически различных фазовых портрета и, соответственно два разных типа поведения.

На диаграмме видно, как могут проходить такие изменения. Если исключить особые случаи – начало координат, – то легко видеть, что седло может переходить в узел, устойчивый или неустойчивый при пересечении оси ординат. Устойчивый узел может перейти либо в седло, либо в устойчивый фокус, и т.д. Отметим, что переходы устойчивый узел – устойчивый фокус и неустойчивый узел – неустойчивый фокус не являются бифуркационными, так как топология фазового пространства при этом не меняется. Более подробно мы поговорим о топологии фазового пространства и бифуркационных переходах в лекции 6.

При бифуркационных переходах меняется характер устойчивости особой точки. Например, устойчивый фокус через центр может переходить в неустойчивый фокус. Эта бифуркация называется *бифуркацией Андронова-Хопфа* по именам исследовавших ее ученых. При этой бифуркации в нелинейных системах происходит рождение предельного цикла, и система становится автоколебательной (см. лекцию 8).

Пример. Система линейных химических реакций

Вещество X притекает извне с постоянной скоростью, превращается в вещество Y и со скоростью, пропорциональной концентрации вещества Y , выводится из сферы реакции. Все реакции имеют первый порядок, за исключением притока вещества извне, имеющего нулевой порядок. Схема реакций имеет вид:



и описывается системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2 x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2 x - k_3 y. \end{aligned} \quad (4.15)$$

Стационарные концентрации получим, приравняв правые части нулю:

$$\bar{x} = \frac{k_1}{k_2}; \quad \bar{y} = \frac{k_1}{k_3}. \quad (4.16)$$

Рассмотрим фазовый портрет системы. Разделим второе уравнение системы (4.16) на первое. Получим:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{k_2 x - k_3 y}{k_1 - k_2 x}. \quad (4.17)$$

Уравнение (4.17) определяет поведение переменных на фазовой плоскости. Построим фазовый портрет этой системы. Сначала нарисуем главные изоклины на фазовой плоскости. Уравнение изоклины вертикальных касательных:

$$\frac{dy}{dx} = \infty, \quad x = \frac{k_1}{k_2}.$$

Уравнение изоклины горизонтальных касательных:

$$\frac{dy}{dx} = 0, \quad y = \frac{k_2 x}{k_3}.$$

Особая точка (стационарное состояние) лежит на пересечении главных изоклин.

Теперь определим, под каким углом пересекаются координатные оси интегральными кривыми.

$$\text{Если } x=0, \text{ то } \frac{dy}{dx} = -\frac{k_3}{k_1} y.$$

Таким образом, тангенс угла наклона касательной к интегральным кривым $y=y(x)$, пересекающим ось ординат $x=0$, отрицателен в верхней полуплоскости (вспомним, что переменные x, y имеют значения концентраций, и поэтому нас интересует только правый верхний квадрант фазовой плоскости). При этом величина тангенса угла наклона касательной увеличивается с удалением от начала координат.

Рассмотрим ось $y=0$. В месте пересечения этой оси интегральными кривыми они описываются уравнением

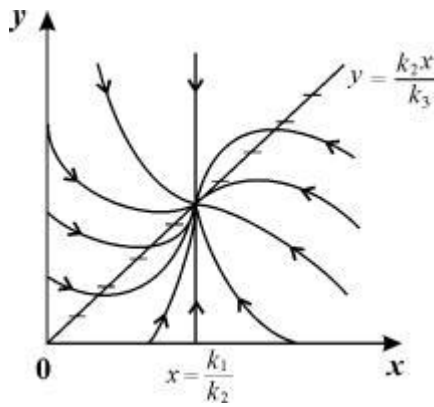
$$\frac{dy}{dx} = \frac{k_2 x}{k_1 - k_2 x}.$$

При $0 < x < \frac{k_1}{k_2}$ тангенс угла наклона интегральных кривых, пересекающих ось абсцисс, положителен и увеличивается от нуля до бесконечности с увеличением x .

$$\frac{dy}{dx} = \infty \quad \text{при} \quad x = \frac{k_1}{k_2}.$$

Затем при дальнейшем увеличении тангенс угла наклона уменьшается по абсолютной величине, оставаясь отрицательным и стремится к -1 при $x \rightarrow \infty$. Зная направление касательных к интегральным кривым на главных изоклинах и на осях координат, легко построить всю картину фазовых траекторий.

Рис. 4.12. Фазовый портрет системы линейных химических реакций (4.15)



Характер устойчивости особой точки установим, пользуясь методом Ляпунова. Характеристический определитель системы имеет вид:

$$\begin{vmatrix} -k_2 - \lambda & 0 \\ k_2 & -k_3 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Раскрывая определитель, получим характеристическое уравнение системы:

$$\lambda^2 + (k_2 + k_3)\lambda + k_2k_3 = 0$$

Корни этого уравнения

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}[-(k_2 + k_3) \pm \sqrt{(k_2 + k_3)^2 - 4k_2k_3}]$$

оба действительны, так как дискриминант

$$D = (k_2 + k_3)^2 - 4k_2k_3 = (k_2 - k_3)^2$$

положителен при любых значениях параметров. \sqrt{D} всегда меньше, чем $k_2 + k_3$, т.е. корни характеристического уравнения оба отрицательны. Следовательно, стационарное состояние системы представляет собой устойчивый узел. При этом концентрация вещества X стремится к стационарному состоянию всегда монотонно, концентрация вещества Y может проходить через min или max. Колебательные режимы в такой системе невозможны.

ЛЕКЦИЯ 5

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СТАЦИОНАРНЫХ СОСТОЯНИЙ НЕЛИНЕЙНЫХ СИСТЕМ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Метод Ляпунова линеаризации систем в окрестности стационарного состояния. Примеры исследования устойчивости стационарных состояний моделей биологических систем. Уравнения Лотки. Уравнения Вольтерра. Метод функции Ляпунова

Пусть биологическая система описывается системой двух автономных дифференциальных уравнений второго порядка общего вида:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}\tag{5.1}$$

Стационарные значения переменных системы определяются из алгебраических уравнений:

$$\begin{aligned}P(\bar{x}, \bar{y}) &= 0, \\ Q(\bar{x}, \bar{y}) &= 0.\end{aligned}\tag{5.2}$$

Стационарные состояния соответствуют особым точкам дифференциального уравнения первого порядка, определяющего интегральные кривые:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}.\tag{5.3}$$

Математический анализ поведения траекторий этой системы на фазовой плоскости связан с именами французского математика Анри Пуанкаре и русского математика и механика Александра Михайловича Ляпунова (1857-1918).

Ляпунов показал, что в большом числе случаев анализ устойчивости стационарного состояния нелинейной системы можно заменить анализом устойчивости системы, линеаризованной в окрестности стационарного состояния.

Рассмотрим характер поведения переменных при некотором небольшом отклонении системы от состояния равновесия. Введем вместо переменных x, y новые независимые переменные ξ, η , определив их как смещения относительно равновесных значений переменных

$$\begin{aligned}x &= \bar{x} + \xi, \\ y &= \bar{y} + \eta.\end{aligned}\tag{5.4}$$

Подставив эти выражения в (5.1), получим:

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} &= P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta), \\ \frac{d\bar{y}}{dt} + \frac{d\eta}{dt} &= Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta).\end{aligned}\tag{5.5}$$

$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{d\bar{y}}{dt} = 0$, так как \bar{x}, \bar{y} - координаты особой точки.

Предположим, что функции P и Q непрерывны и имеют непрерывные производные не ниже первого порядка. Тогда мы можем разложить правые части уравнений (5.5) в ряд Тейлора по переменным ξ , η .

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= P(\bar{x}, \bar{y}) + a\xi + b\eta + (p_{11}\xi^2 + 2p_{12}\xi\eta + p_{22}\eta^2 + \dots) + \dots, \\ \frac{d\eta}{dt} &= Q(\bar{x}, \bar{y}) + c\xi + d\eta + (q_{11}\xi^2 + 2q_{12}\xi\eta + q_{22}\eta^2 + \dots) + \dots,\end{aligned}\quad (5.6)$$

где

$$\begin{aligned}a &= P'_x(\bar{x}, \bar{y}), b = P'_y(\bar{x}, \bar{y}), \\ c &= Q'_x(\bar{x}, \bar{y}), d = Q'_y(\bar{x}, \bar{y}).\end{aligned}\quad (5.7)$$

Учтем, что по определению особой точки

$$\begin{aligned}P(\bar{x}, \bar{y}) &= 0, \\ Q(\bar{x}, \bar{y}) &= 0,\end{aligned}$$

и отбросим в уравнениях (5.6) нелинейные члены. Получим систему линейных уравнений с постоянными коэффициентами — *систему первого приближения*:

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= a\xi + b\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} &= c\xi + d\eta.\end{aligned}\quad (5.8)$$

Решение этой системы было рассмотрено в Лекции 4. Оно определяется корнями характеристического уравнения системы:

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0.\quad (5.9)$$

Ляпунов показал, что в случае, если оба корня уравнения (5.9):

$$\lambda_{1,2} = \frac{(a+d) \pm \sqrt{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}}{2}\quad (5.10)$$

имеют отличные от нуля действительные части, исследование уравнений первого приближения (5.8) всегда дает правильный ответ на вопрос о типе устойчивости состояния равновесия в системе (5.1). А именно:

- если *оба* корня имеют отрицательную действительную часть и, следовательно, все решения уравнений первого приближения (5.8) затухают, то *состояние равновесия устойчиво*;

- если *хотя бы один* корень имеет положительную действительную часть, то есть система (5.8) имеет нарастающие решения, то *состояние равновесия неустойчиво*.

Если действительные части *обоих* корней характеристического уравнения равны нулю или если *один* корень равен нулю, а *другой* отрицателен, то уравнения (5.8) не дают ответа на вопрос об устойчивости состояния равновесия, и необходимо рассматривать члены более высокого порядка малости в разложении в ряд Тейлора правых частей уравнений (5.6).

В случае, когда *оба* корня характеристического уравнения имеют отличные от нуля действительные части (*грубые системы*), уравнение первого приближения определяют

не только устойчивость стационарного состояния, но и характер фазовых траекторий в достаточно малой его окрестности.

Как и в случае линейных уравнений (Лекция 4) здесь возможны пять типов грубых состояний равновесия: устойчивый узел, неустойчивый узел, устойчивый фокус, неустойчивый фокус и седло. Для исследования типов состояний равновесий удобно пользоваться диаграммой, изображенной на рис. 4.11. Для системы (5.1):

$$\sigma = [P'_x(\bar{x}, \bar{y}) + Q'_y(\bar{x}, \bar{y})], \quad (5.11)$$

$$\Delta = \begin{vmatrix} P'_x(\bar{x}, \bar{y}) & Q'_x(\bar{x}, \bar{y}) \\ P'_y(\bar{x}, \bar{y}) & Q'_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{vmatrix}. \quad (5.12)$$

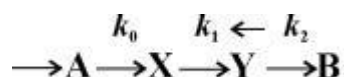
Грубым состояниям равновесия соответствуют все точки плоскости параметров σ , Δ , лежащие вне оси $\Delta=0$ и полуоси $\sigma=0$, $\Delta>0$.

Точкам оси $\Delta = 0$ и полуоси $\sigma = 0$, $\Delta>0$ соответствуют негрубые состояния равновесия (негрубые особые точки). Их свойства могут быть изменены сколь угодно малыми изменениями правых частей уравнений (5.1) за счет сколь угодно малых изменений функций $P(x,y)$, $Q(x,y)$ и их производных. Поэтому характер негрубых состояний равновесия (в частности, устойчивость) уже не определяется значениями коэффициентов в правых частях уравнений первого приближения (5.8). В отличие от линейных систем, уже при небольших изменениях в правых частях содержащихся там нелинейных членов может произойти качественное изменение фазового портрета — *бифуркация*.

Примеры

1. Кинетические уравнения Лотки (А.Ж. Lotka. Elements of Physical Biology, 1925)

Лоткой была исследована гипотетическая химическая реакция:



Модель очень простая и служит хорошей иллюстрацией применения исследования устойчивости стационарного состояния системы методом линеаризации.

Пусть в некотором объеме находится в избытке вещество А. Молекулы А с некоторой постоянной скоростью k_0 превращаются в молекулы вещества X (реакция нулевого порядка). Вещество X может превращаться в вещество Y, причем скорость этой реакции тем больше, чем больше концентрация вещества Y – реакция второго порядка. В схеме это отражено обратной стрелкой над символом Y. Молекулы Y в свою очередь необратимо распадаются, в результате образуется вещество B (реакция первого порядка).

Запишем систему уравнений, описывающих реакцию:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy, \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y, \\ \frac{dB}{dt} &= k_2y.\end{aligned}\tag{5.13}$$

Здесь x , y , B - концентрации химических компонентов. Первые два уравнения этой системы не зависят от B , поэтому их можно рассматривать отдельно. Рассмотрим стационарное решение системы:

$$\frac{dx}{dt} = 0, \quad \frac{dy}{dt} = 0.$$

Из этих условий получим систему алгебраических уравнений, связывающих равновесные концентрации \bar{x} , \bar{y} :

$$\begin{aligned}k_0 - k_1\bar{x}\bar{y} &= 0, \\ k_1\bar{x}\bar{y} - k_2\bar{y} &= 0.\end{aligned}\tag{5.14}$$

Координаты особой точки:

$$\bar{x} = \frac{k_2}{k_1}, \quad \bar{y} = \frac{k_0}{k_2}.$$

Исследуем устойчивость этого стационарного состояния методом Ляпунова. Введем новые переменные ξ , η , характеризующие отклонения переменных от равновесных концентраций \bar{x} , \bar{y} :

$$\begin{aligned}x(t) &= \bar{x} + \xi(t) \\ y(t) &= \bar{y} + \eta(t).\end{aligned}$$

Линеаризованная система в новых переменных имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= -k_2\eta - \frac{k_1k_0}{k_2}\xi, \\ \frac{d\eta}{dt} &= \frac{k_1k_0}{k_2}\xi.\end{aligned}\tag{5.15}$$

Отметим, что величины отклонений от стационарных значений переменных ξ , η могут менять знак, в то время как исходные переменные x , y , являющиеся концентрациями, могут быть только положительными.

Запишем характеристическое уравнение системы (4.3):

$$\begin{vmatrix} -\frac{k_1k_0}{k_2} - \lambda & -k_2 \\ \frac{k_1k_0}{k_2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

или

$$\lambda^2 + \lambda \frac{k_1 k_0}{k_2} + k_0 k_1 = 0$$

Корни характеристического уравнения:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[\frac{k_1 k_0}{k_2} \pm \sqrt{\left(\frac{k_1 k_0}{k_2} \right)^2 - 4k_0 k_1} \right]$$

Фазовый портрет системы (5.13) изображен на рис. 5.1.

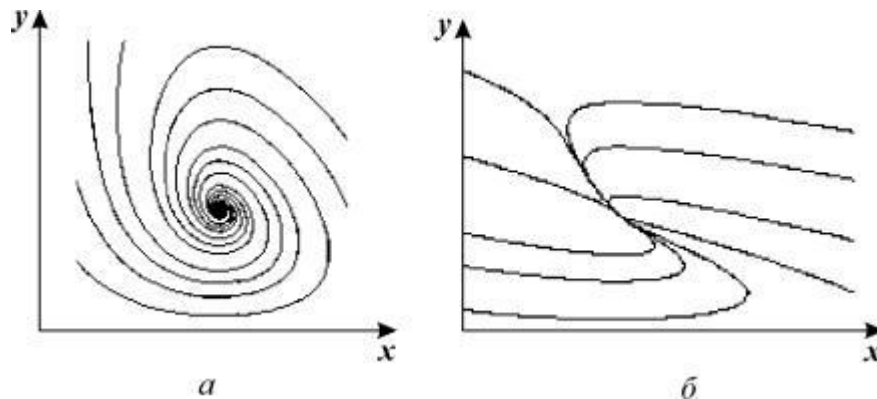


Рис. 5.1. Фазовый портрет системы 5.13.

a – устойчивый фокус, $k_0 = 2$, $k_1 = 10$, $k_2 = 2$.

б – устойчивый узел. $k_0 = 2$, $k_1 = 2$, $k_2 = 4$.

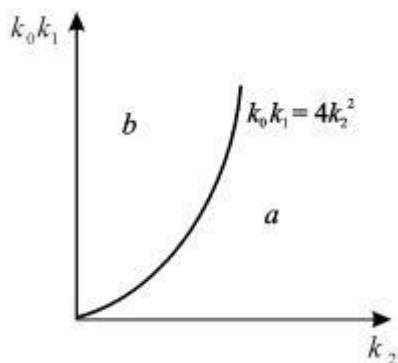
При $4k_2^2 > k_0 k_1$ подкоренное выражение отрицательно, и особая точка – фокус, при обратном соотношении – узел. И в том и в другом случае особая точка устойчива, так как действительная часть обоих корней характеристического уравнения отрицательна.

Таким образом, в описанной выше химической реакции возможны разные режимы изменения переменных в зависимости от соотношения величин констант скоростей.

Если $4k_2^2 > k_0 k_1$, имеют место затухающие колебания концентраций компонентов, при $4k_2^2 < k_0 k_1$ – бесколебательное приближение концентраций к стационарным.

Рис. 5.2 Плоскость параметров для системы 5.14.

a – область устойчивого фокуса; *б* – область устойчивого узла



Соотношение параметров $4k_2^2 > k_0 k_1$ соответствует изменению типа особой точки системы уравнений (5.13).

Рассмотрим плоскость параметров, где по оси абсцисс отложены значения константы k_2 , а по оси ординат – произведение $k_0 k_1$. Парабола $k_0 k_1 = 4 k_2^2$ делит изображенную на рис. 5.2 плоскость параметров на две области – устойчивых узлов и устойчивых фокусов. Задавая те или иные значения параметров, можно получить колебательный и бесколебательный режимы изменения концентраций веществ x и y , и фазовый портрет системы, соответственно, будет собой представлять фокус (а) или узел (б), изображенные соответственно на рис 5.1а, и 5.1б.

Если в системе установятся стационарные концентрации веществ x и y , это приведет к установлению постоянной скорости прироста концентрации вещества **B** в третьем уравнении системы (5.13):

$$\frac{dB}{dt} = k_2 y.$$

Ясно, что в действительности такая система реализоваться не может, так как в ней при $t \rightarrow \infty$ концентрация вещества **B** стремится к бесконечности. Однако система, подобная системе реакций Лотки, может представлять собой фрагмент более сложной химической системы. Исследованные нами уравнения правильно описывают поведение компонентов x и y , если приток вещества x (скорость его постоянна и равна k_0) осуществляется из большого «резервуара», а отток вещества y – в большой «резервуар» (значение B очень велико). При этих предположениях на малых промежутках времени (по сравнению с временем существенного изменения заполненности емкости **B**) наше рассмотрение является вполне правомерным.

2. Модель Вольтерра

В качестве второго примера рассмотрим классическую модель взаимодействия видов, которая впервые была предложена В. Вольтерра в тридцатые годы XX века для объяснения периодических изменений числа особей, так называемую *вольтерровскую модель «хищник-жертва»*. Более подробно модели взаимодействия видов мы рассмотрим в Лекции 9.

Пусть в некотором замкнутом районе живут хищники и жертвы, например, зайцы и волки. Зайцы питаются растительной пищей, имеющейся всегда в достаточном количестве. Волки могут питаться лишь зайцами. Обозначим число зайцев (жертв) x , а число волков (хищников) – y . Так как количество пищи у зайцев неограниченно, мы можем предположить, что они размножаются со скоростью, пропорциональной их числу:

$$\varepsilon_x x. \quad (5.16)$$

Если рождаемость зайцев превышает их смертность, $\varepsilon > 0$. Выражение (5.16) соответствует автокаталитической реакции первого порядка.

Пусть убыль зайцев пропорциональна вероятности встречи зайца с волком, т.е. пропорциональна произведению численностей x и y . Можно предположить по аналогии с бимолекулярными реакциями, где вероятность появления новой молекулы пропорциональна вероятности встречи двух молекул, что и количество волков нарастает тем быстрее, чем чаще происходят их встречи с зайцами, а именно, пропорционально x .

Кроме того, имеет место процесс естественной смертности волков, причем скорость смертности пропорциональна их количеству.

Эти рассуждения приводят к системе уравнений для изменений численности зайцев-жертв x и волков-хищников y .

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\varepsilon_x - \gamma_{xy}y), \\ \frac{dy}{dt} &= -y(\varepsilon_y - \gamma_{yx}x).\end{aligned}\tag{5.17}$$

Покажем, что система уравнений (5.17) имеет на фазовой плоскости переменных x, y ненулевую особую точку типа центр. Координаты этой особой точки (\bar{x}, \bar{y}) легко найти, приравняв правые части уравнений системы (5.17) нулю. Это дает стационарные ненулевые значения:

$$\bar{x} = \frac{\varepsilon_y}{\gamma_x}, \quad \bar{y} = \frac{\varepsilon_x}{\gamma_y}.$$

Так как все параметры $\varepsilon_x, \varepsilon_y, \gamma_x, \gamma_y$ положительны, точка (\bar{x}, \bar{y}) расположена в положительном квадранте фазовой плоскости. Линеаризация системы вблизи этой точки дает:

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= -\frac{\varepsilon_y \gamma_y}{\gamma_x} \xi \\ \frac{d\eta}{dt} &= \frac{\varepsilon_y \gamma_x}{\gamma_y} \eta\end{aligned}\tag{5.18}$$

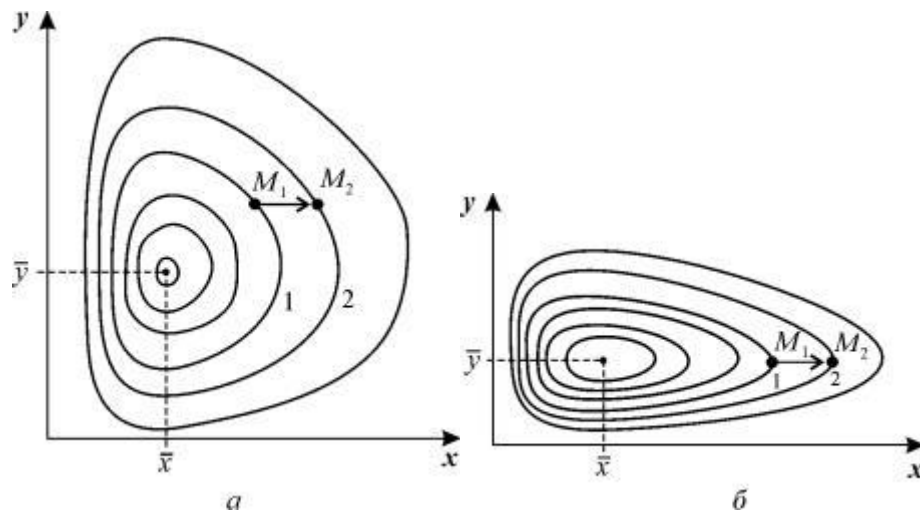


Рис. 5.3. Фазовый портрет системы 5.17. Особая точка типа «центр».

a – параметры системы: $\varepsilon_x = 4, \gamma_{xy} = 0,3, \varepsilon_y = \gamma_{yx} = 0,4$

б – параметры системы: $\varepsilon_x = 2, \gamma_{xy} = 0,3, \varepsilon_y = \gamma_{yx} = 0,4$

Здесь ξ, η – отклонения \bar{x}, \bar{y} численностей от их стационарных значений:

$$\begin{aligned}\xi(t) &= x(t) - \bar{x}, \\ \eta(t) &= y(t) - \bar{y}.\end{aligned}$$

Характеристическое уравнение системы (5.18):

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{\varepsilon_y Y_y}{Y_x} \\ -\frac{\varepsilon_x Y_x}{Y_y} & -\lambda \end{vmatrix} = 0; \quad \lambda^2 + \varepsilon_x \varepsilon_y = 0.$$

Корни этого уравнения чисто мнимые:

$$\lambda_{1,2} = \pm i \sqrt{\varepsilon_x \varepsilon_y}.$$

Таким образом, исследование системы показывает, что траектории вблизи особой точки являются концентрическими эллипсами, а сама особая точка – центром. Рассматриваемая модель Вольтерра и вдали от особой точки имеет замкнутые траектории, хотя форма этих траекторий уже отличается от эллипсоидальной, и определяется параметрами системы (рис. 5.3).

Изменения численности жертвы и хищника во времени представляют собой колебания, причем колебания численности хищника отстают по фазе от колебаний жертв.

Как мы уже отмечали в Лекции 4, особая точка типа центр устойчива по Ляпунову, но не асимптотически. Покажем на данном примере, в чем это проявляется. Пусть колебания $x(t)$ и $y(t)$ происходят таким образом, что изображающая точка движется по фазовой траектории 1 (рис 5.3).

В момент, когда точка находится в положении M_1 , в систему добавляется извне некоторое число особей у такое, что изображающая точка переходит скачком из точки M_1 в точку M_2 . Если после этого систему предоставить самой себе, колебания $x(t)$, $y(t)$ уже будут происходить с большими амплитудами, чем прежде, и изображающая точка будет двигаться по траектории 2. Это и означает, что колебания в системе неустойчивы: они навсегда изменяют свои характеристики при внешнем воздействии.

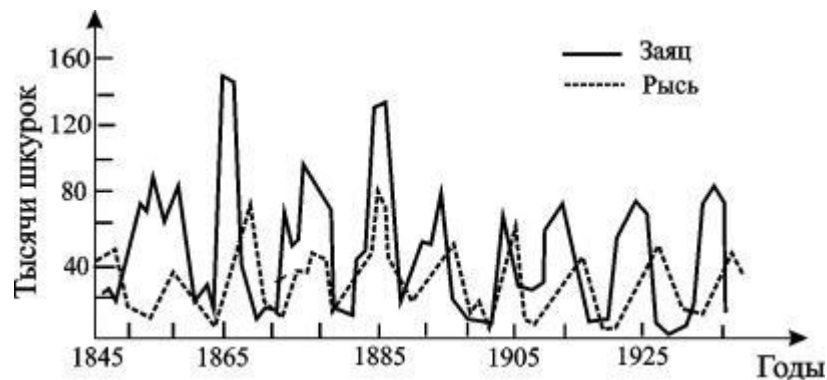


Рис. 5.4. Кривые численности зайца и рыси в Канаде (по К. Вилли, В. Детье, 1974)

В дальнейшем мы рассмотрим модели, описывающие устойчивые колебательные режимы, и покажем, что на фазовой плоскости такие асимптотически устойчивые периодические движения описываются предельными циклами.

На рис. 5.4 кривые колебаний численности пушных зверей по данным компании Гудзонова залива о числе заготовленных шкурок. Во всех классических учебниках в течение многих лет колебательный характер этих изменений приводили как

подтверждение гипотез, положенных в основу модели Вольтерра, которую мы только что рассмотрели. Действительно, периоды колебаний численности зайцев (жертв) и рысей (хищников) примерно одинаковы и составляют порядка 9 – 10 лет. При этом максимум численности зайцев опережает, как правило, максимум численности рысей на один год. Можно полагать, что мы видим регулярные колебания, осложненные случайными факторами, связанными с погодой и проч.

Однако возможна и другая интерпретация этих данных наблюдений на основе моделей детерминированного хаоса. О дискретных моделях такого типа мы уже говорили в Лекции 3. Непрерывные модели популяционной динамики, приводящие к детерминированному хаосу, мы рассмотрим в Лекции 9.

Серьезным недостатком рассмотренной модели Вольтерра является неустойчивость решений по отношению к малым случайным воздействиям, приводящим к изменению переменных. Кроме того, в силу «негрубости» этой системы произвольно малое изменение вида правых частей уравнений (величин параметров системы) приведет к изменению типа особой точки, и, следовательно, к изменению характера фазовых траекторий.

Поскольку природные системы подвергаются огромному количеству случайных воздействий, реалистическая модель должна быть по отношению к ним устойчивой. Поэтому негрубые системы не могут давать адекватное описание природных явлений.

Различные модификации рассмотренной нами системы, изученные самим Вольтерра и другими авторами, лишены этих недостатков. Наиболее широко известные из них будут рассмотрены в Лекции 9. Здесь мы остановимся на модели, которая учитывает самоограничение в росте обеих популяций. На ее примере видно, как может меняться характер решений при изменении параметров системы.

Итак, рассмотрим систему:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\varepsilon_x - \gamma_{xy}y - \delta_x x), \\ \frac{dy}{dt} &= -y(\varepsilon_y + \gamma_{yx}x - \delta_y y). \end{aligned} \quad (5.19)$$

Система (5.19) отличается от ранее рассмотренной системы наличием в правых частях членов: $-\delta_x x^2$, $-\delta_y y^2$.

Эти члены отражают тот факт, что численность популяции жертв не может расти до бесконечности даже в отсутствие хищников в силу ограниченности пищевых ресурсов, ареала существования и проч. Такие же «самоограничения» накладываются на популяцию хищников.

Система имеет два стационарных решения: нулевое и ненулевое. Анализ показывает, что нулевое решение представляет собой неустойчивый узел. Рассмотрим систему алгебраических уравнений, решение которых дает координаты ненулевого стационарного состояния.

$$\begin{aligned} \gamma_{xy}\bar{x} + \delta_x\bar{y} &= \varepsilon_1, \\ \gamma_{yx}\bar{x} - \delta_y\bar{y} &. \end{aligned} \quad (5.20)$$

Стационарное решение:

$$\bar{x} = \frac{\varepsilon_x \delta_y - \varepsilon_y \gamma_{xy}}{\delta_x \delta_y - \gamma_{xy} \gamma_{yx}},$$

$$\bar{y} = \frac{\gamma_{yx} \delta_x - \varepsilon_x \gamma_{yx}}{\delta_x \delta_y - \gamma_{xy} \gamma_{yx}}.$$

Корни характеристического уравнения системы, линеаризованной в окрестности особой точки:

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2} \varepsilon_x \delta_y (\delta_x - \delta_y) + \varepsilon_y \delta_x (\gamma_{xy} + \delta_y) \pm \frac{1}{2} \sqrt{[\varepsilon_x \delta_y (\delta_x - \delta_y) + \varepsilon_y \delta_x (\gamma_{yx} + \delta_y)]^2 - 4 \gamma_{xy} \gamma_{yx} (\varepsilon_x \delta_y + \varepsilon_y \gamma_{yx})(\varepsilon_x \gamma_{yx} - \varepsilon_y \delta_y)}.$$

Из выражения для характеристических чисел видно, что если выполнено условие

$$[\varepsilon_x \delta_y (\delta_x - \delta_y) + \varepsilon_y \delta_x (\gamma_{xy} + \delta_y)]^2 \leq \leq 4 \gamma_{xy} \gamma_{yx} (\varepsilon_x \delta_y + \varepsilon_y \gamma_{yx})(\varepsilon_x \gamma_{yx} - \varepsilon_y \delta_y),$$

то численности хищников и жертв совершают во времени затухающие колебания. Система имеет особую точку – устойчивый фокус.

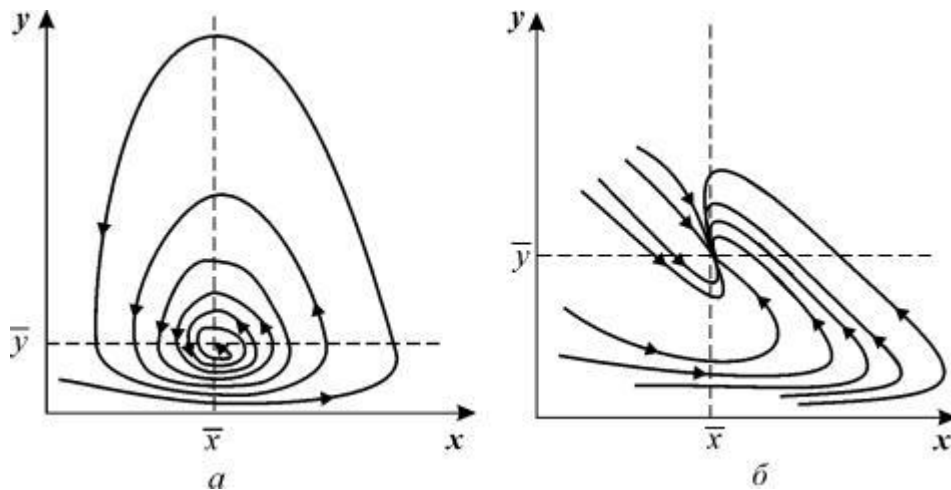


Рис. 5.5. Фазовый портрет системы 5.19

a – устойчивый фокус,

параметры системы: $\varepsilon_x = 2, \gamma_{xy} = 18, \delta_x = 1, \varepsilon_y = 3, \gamma_{yx} = 5, \delta_y = 1$

б – устойчивый узел,

параметры системы: $\varepsilon_x = 2, \gamma_{xy} = 1, \delta_x = 1, \varepsilon_y = 3, \gamma_{yx} = 1, \delta_y = 1$

При изменении знака неравенства на обратный точка становится устойчивым узлом.

И в том и в другом случае стационарное состояние асимптотически устойчиво, и решение устойчиво к малым изменениям правых частей уравнений. Таким образом, самоограничение популяции приводит к устойчивости ее численности.

Важно отметить, что простейшие вольтерровские модели, которые мы рассмотрели, не могут описывать устойчивые колебания с постоянными периодом и амплитудой. Для описания таких колебаний необходимы нелинейные модели, имеющие на фазовой плоскости *предельный цикл*. Они будут рассмотрены в Лекции 8.

МЕТОД ФУНКЦИЙ ЛЯПУНОВА ИССЛЕДОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ СТАЦИОНАРНОГО СОСТОЯНИЯ.

При аналитическом исследовании устойчивости стационарного состояния часто используется метод подбора функции, линии уровня которой представляют собой замкнутые траектории – «ловушки» для фазовых траекторий системы типа (5.1)

Этот метод применим к автономной системе уравнений n -го порядка

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ &\dots\dots \\ \dot{x}_n &= f_n(x_1, x_2, \dots, x_n),\end{aligned}\tag{5.21}$$

где $f_i(0, 0, \dots, 0) = 0$, ($i = 1, \dots, n$).

Он состоит в непосредственном исследовании устойчивости ее стационарного состояния при помощи подходящим образом подобранной функции Ляпунова $V(x_1, \dots, x_n)$. Метод основан на двух теоремах.

Теорема 1

Если существует дифференцируемая функция $V(x_1, \dots, x_n)$, удовлетворяющая в окрестности начала координат следующим условиям:

а) $V(x_1, \dots, x_n) \geq 0$, причем $V(x_1, \dots, x_n) = 0$ лишь в начале координат;

б)
$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial x_i} f_i(x_1, \dots, x_n) \leq 0,$$

$$\frac{dV}{dt} = 0$$

причем $\frac{dV}{dt}$ лишь при $x_1 = \dots = x_n = 0$, то точка покоя системы (5.21) устойчива.

Теорема 2

Если существует дифференцируемая функция $V(x_1, \dots, x_n)$, удовлетворяющая в окрестности начала координат следующим условиям:

а) $V(x_1, \dots, x_n) = 0$ и сколь угодно близко от начала координат имеются точки, в которых $V(x_1, \dots, x_n) > 0$;

б)
$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial x_i} f_i(x_1, \dots, x_n) \geq 0,$$

$$\frac{dV}{dt} = 0$$

причем $\frac{dV}{dt}$ лишь при $x_1 = \dots = x_n = 0$, то точка покоя системы (5.21) неустойчива.

С доказательством этих теорем можно познакомиться в книге Л.Э. Эльсгольц «Теория дифференциальных уравнений» или в других учебниках по теории дифференциальных уравнений.

Общего методы построения функции Ляпунова не существует. Однако для линейных автономных систем ее следует искать в виде:

$$V = ax^2 + dy^2, \quad V = ax^4 + dy^4$$

и т.п., подбирая надлежащим образом коэффициенты $a > 0, b > 0$. Для нелинейных систем a и b могут быть произвольных знаков.

Примеры

1. Рассмотрим линейную систему:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -x + y, \\ \dot{y} &= 2y^3 - x. \end{aligned}$$

Выберем функцию Ляпунова: $V = x^2 + y^2$. Тогда

$$\frac{dV}{dt} = 2x(-x + y) + 2y(-2y^3 - x) = -2(x^2 + 2y^4).$$

Это выражение всегда отрицательно при $x \neq 0$, т.к. в скобках стоят четные степени x . Следовательно, точка $(0, 0)$ устойчива.

2. Рассмотрим систему уравнений, описывающую конкуренцию видов, численности которых x и y . Каждый из видов размножается в соответствии с логистическим законом, а при встрече (произведения в правых частях уравнений), численность как одного, так и другого вида уменьшается.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1 - x^2 - axy) \\ \dot{y} &= \varepsilon(y - y^2 - bxy) \end{aligned} \quad (5.22)$$

Исследуем стационарное состояние, соответствующее сосуществованию видов (\bar{x}, \bar{y}) – ненулевое для x и y . Его координаты:

$$\bar{x} = \frac{1 - a}{1 - ab}, \quad \bar{y} = \frac{1 - b}{1 - ab}. \quad (5.23)$$

В. Вольтерра показал, что стационарное состояние (5.23) устойчиво для параметров системы $a > 0, b \leq 1$, построив функцию Ляпунова:

$$V(x, y) = x + y - (\bar{x} + \bar{y}) - \bar{x} \ln\left(\frac{x}{\bar{x}}\right) - \bar{y} \ln\left(\frac{y}{\bar{y}}\right).$$

Ее производная равна

$$\frac{dV}{dt} = -(\bar{x}^2(x - 1)^2 + \varepsilon\bar{y}^2(y - 1)^2) - (a\bar{x}^2y(x - 1) + \varepsilon b\bar{y}^2x(y - 1))$$

и отрицательна при малых значениях коэффициентов a, b и $x, y > 0$. Доказательство приведено в книге В. Вольтерра. «Математическая теория борьбы за существование» (М., 1976)

Литература

Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М., изд. МГУ, 1993

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование М., Наука, 1976

Эльсгольц Л.Э. Теория дифференциальных уравнений. М., Наука, 1971

Lotka A.J. Elements of Physical biology. Williams and Wilkins. Baltimore 1925.

ЛЕКЦИЯ 6

ПРОБЛЕМА БЫСТРЫХ И МЕДЛЕННЫХ ПЕРЕМЕННЫХ. ТЕОРЕМА ТИХОНОВА. ТИПЫ БИФУРКАЦИЙ. КАТАСТРОФЫ

Метод квазистационарных концентраций. Теорема Тихонова. Уравнение Михаэлиса-Ментен. Бифуркации динамических систем. Типы бифуркаций. Бифуркационные диаграммы и фазопараметрические портреты. Катастрофы.

Биологические системы включают большое число процессов с разными характерными временами, причем иерархия этих времен такова, что они различаются на много порядков. Примером такой иерархической системы является процесс фотосинтеза, который обеспечивает существование жизни на Земле.

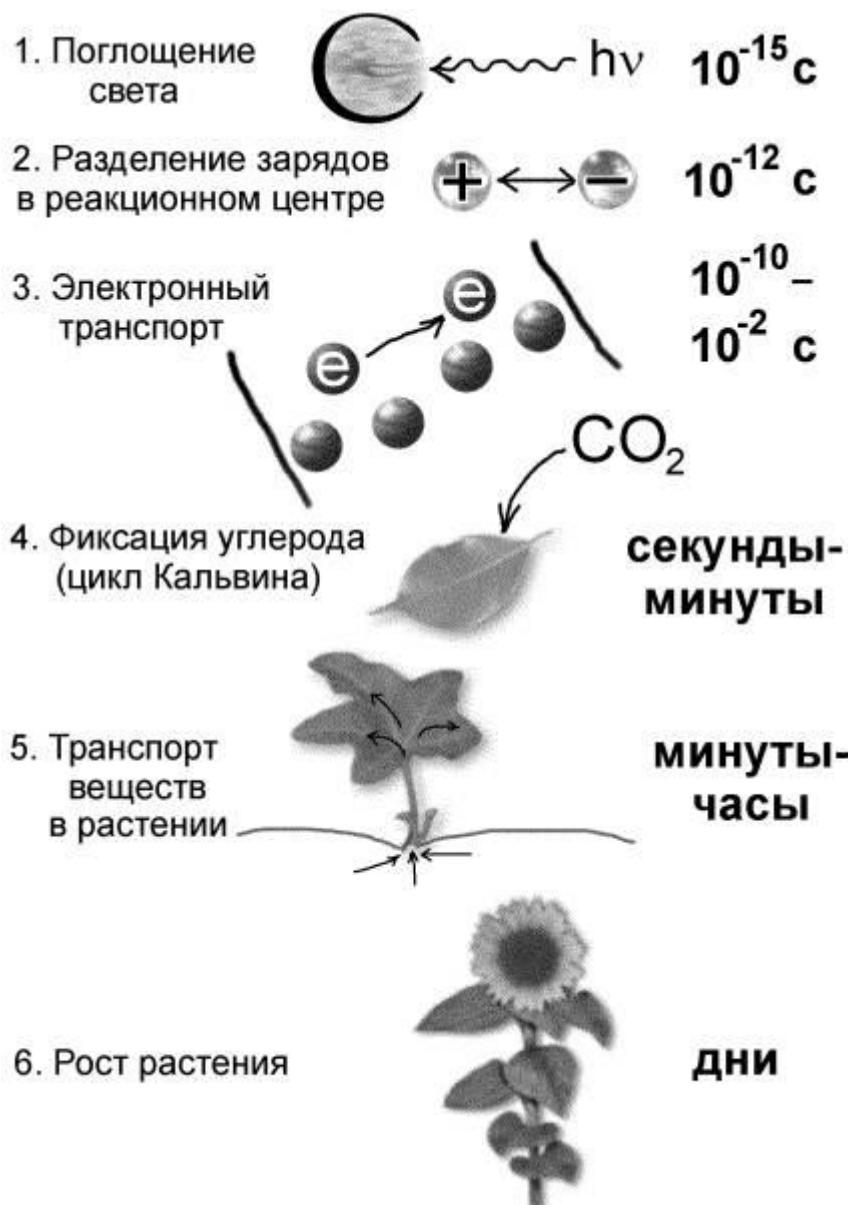


Рис. 6.1. Иерархия фотосинтетических процессов

Благодаря фотосинтезу образуется органическое вещество из углекислого газа и воды с использованием энергии солнечного света и неорганических веществ из почвы и воды. Фотосинтез также служит источником земного кислорода, необходимого для дыхания всех аэробных организмов. Иерархия времен процессов, вовлеченных в процесс фотосинтеза растений, представлена на рис. 6.1.

Степень подробности моделирования изучаемых явлений зависит от цели моделирования. Однако в любом случае задача моделирования заключается в том, чтобы

построить модель явления, содержащую возможно меньшее число переменных и произвольных параметров, и в то же время правильно отражающую свойства явления.

Учет временной иерархии процессов позволяет сократить число дифференциальных уравнений. «Совсем медленные» переменные не меняются на временах рассматриваемых процессов, и их можно считать постоянными параметрами. Для «быстрых» переменных можно вместо дифференциальных уравнений записать алгебраические уравнения для их стационарных значений, поскольку «быстрые» переменные достигают своих стационарных значений практически мгновенно по сравнению с «медленными».

Средние, быстрые и медленные времена.

Пусть имеется три группы переменных с различными характерными временами:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y, z), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y, z), \\ \frac{dz}{dt} &= F(x, y, z).\end{aligned}$$

Переменные изменяются с разными характерными временами, причем

$$T_x \ll T_y \ll T_z.$$

Пусть мы наблюдаем за переменной y , характерное время изменения которой - T_y . Тогда за время T_y «совсем медленная» переменная z практически не будет изменяться, и ее можно считать постоянным параметром, обозначим его z^* .

Система дифференциальных уравнений с учетом этого обстоятельства будет содержать два уравнения и может быть записана в виде:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y, z^*), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y, z^*).\end{aligned}$$

Отметим, что z^* не является истинно стационарным значением, «медленная» переменная z будет продолжать меняться и «вести» за собой более быстрые переменные x и y . В этом смысле медленная переменная является ведущей, или «параметром порядка».

Рассмотрим теперь уравнение для x . Эта «быстрая» переменная изменяется значительно быстрее, чем y , и за время T_y успеет достичь своего стационарного значения. Значит, для переменной x дифференциальное уравнение можно заменить алгебраическим:

$$P(x, y, z^*) = 0$$

или

$$x = \bar{x}(y, z^*).$$

Таким образом, благодаря учету иерархии времен, исходную систему из трех дифференциальных уравнений удастся свести к одному дифференциальному уравнению для переменной y :

$$\frac{dy}{dt} = Q(\bar{x}(y, z^*), y, z^*).$$

В химической кинетике метод такой редукции системы был впервые предложен Боденштейном и носит название *метода квазистационарных концентраций (КСК)*.

Обычно он применяется для систем химических реакций, промежуточные продукты которых являются частицами с высокой реакционной способностью. К ним относятся каталитические процессы, свободно радикальные и цепные реакции.

В процессах с участием активных промежуточных частиц разность скоростей образования v_o и расхода v_p этих частиц мала по сравнению с этими скоростями. Режим называется *квазистационарным*, а отвечающие ему концентрации активных промежуточных веществ – *квазистационарными концентрациями*.

Дифференциальные уравнения для промежуточных соединений:

$$\frac{dR_i}{dt} = v_o^i - v_p^i, \quad i = 1, 2, \dots, l$$

можно заменить алгебраическими:

$$v_o^i = v_p^i, \quad i = 1, 2, \dots, l.$$

Из l алгебраических уравнений можно выразить l квазистационарных концентраций промежуточных химических соединений. По мере расходования исходных веществ, квазистационарные концентрации промежуточных соединений будут меняться, но если время установления квазистационарного режима мало, он не будет нарушаться в течение всего процесса.

Конечно, такое рассмотрение не правомерно для начальных стадий процесса, когда R_i меняются от нуля до своих квазистационарных значений. Этот период носит название *периода индукции*.

Разработке метода КСК и оценке длительности периода индукции посвящены работы Бенсона, Семенова, Франк-Каменецкого.

Аналогичная ситуация имеет место в биохимических ферментативных процессах, где процессы образования и распада фермент-субстратного комплекса происходят значительно быстрее, чем процессы расходования субстрата и образования продукта.

Теорема Тихонова

Математически строгое обоснование применения метода квазистационарных концентраций (редукции системы в соответствии с иерархией времен) и формулировка условий его применимости дана в работе А.Н. Тихонова (1952).

Рассмотрим простейший случай двух дифференциальных уравнений

$$\frac{dx}{dt} = \varphi(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y) \quad (6.1)$$

Пусть y - медленная, а x - быстрая переменная. Это означает, что отношение приращений Δy и Δx за короткий промежуток времени Δt много меньше единицы:

$$\Delta y / \Delta x \ll 1.$$

Скорость изменения x значительно превосходит скорость изменения y , поэтому правую часть первого уравнения можно записать в виде:

$$\varphi(x, y) = A F(x, y), \quad \text{где } A \gg 1.$$

Первое уравнение системы можно представить в виде:

$$\frac{dx}{dt} = AF(x, y).$$

Разделив левую и правую часть уравнения на A и обозначив $\varepsilon = 1/A$, получим *полную* систему уравнений, тождественную исходной:

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = F(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y), \quad (6.2)$$

где $\varepsilon \ll 1$ - *малый параметр*.

Если характер решения не изменится при устремлении малого параметра ε к нулю (условия этого обстоятельства и составляют содержание теоремы Тихонова), можно устремить ε к нулю и получить для «быстрой» переменной x вместо дифференциального уравнения — алгебраическое.

$$F(x, y) = 0, \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y). \quad (6.3)$$

В отличие от полной такая система называется *вырожденной*. Фазовый портрет такой системы представлен на рис. 6.2.

Фазовые траектории в любой точке фазовой плоскости за исключением ε -окрестности кривой $F(x, y) = 0$ имеют наклон, определяемый уравнением:

$$\frac{dy}{dx} = \varepsilon \frac{G(x, y)}{F(x, y)} \approx \varepsilon \ll 1,$$

т.е. расположены почти горизонтально. Это области быстрых движений, при которых вдоль фазовой траектории $y = \text{const}$, а x быстро меняется. Достигнув по одной из таких горизонталей ε -окрестности кривой $F(x, y) = 0$, изображающая точка потом будет двигаться по этой кривой.

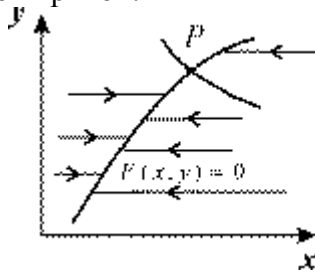


Рис. 6.2
Фазовый портрет системы 6.3.

Скорость движения по горизонтальным участкам траектории $dx/dt \approx 1/\varepsilon = A$, т.е. очень велика по сравнению со скоростью движения в окрестности кривой $F(x, y) = 0$. Поэтому общее время достижения некоего состояния на кривой $F(x, y)$ определяется лишь характером движения вдоль этой кривой, т.е. зависит лишь от начальных значений медленной переменной y и не зависит от начальных значений быстрой переменной x .

Отметим, что квазистационарные значения быстрых переменных являются функциями не окончательных стационарных значений медленных переменных, а лишь их мгновенных значений. В этом смысле говорят о том, что быстрая переменная «подчинена» медленной.

Теорема Тихонова устанавливает условия редукции системы дифференциальных уравнений с малым параметром (условия замены дифференциальных уравнений для быстрых переменных - алгебраическими).

Запишем систему N уравнений, часть из которых содержит малый параметр ε перед производной.

$$\varepsilon \frac{dx_p}{dt} = F_p(x_1, x_2, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_M), \quad (6.4)$$

$$\frac{dx_q}{dt} = F_q(x_1, x_2, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_M). \quad (6.5)$$

Назовем систему (6.4) *присоединенной*, а систему (6.5) - *вырожденной*.

Решение *полной* системы (6.4 - 6.5) стремится к решению *вырожденной* системы (6.5) при $\varepsilon \rightarrow 0$, если выполняются следующие условия:

а) решение полной и присоединенной системы единственно, а правые части непрерывны;

б) решение $x_1 = \varphi_1(x_1, x_2, \dots, x_M), \dots, x_r = \varphi_r(x_1, x_2, \dots, x_M)$

представляет собой изолированный корень алгебраической системы

$$F_p(x_1, x_2, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_M) = 0, \quad p = 1, \dots, r$$

(в окрестности этого корня нет других корней);

в) решение x_1, x_2, \dots, x_r — устойчивая изолированная особая точка присоединенной системы (6.4) при всех значениях $x_{r+1}, x_{r+2}, \dots, x_M$;

г) начальные условия $x_1^0, x_2^0, \dots, x_r^0$ попадают в область влияния устойчивой особой точки присоединенной системы.

Число начальных условий вырожденной системы меньше, чем полной: начальные значения быстрых переменных не используются в вырожденной системе. Согласно теореме Тихонова, если выполняется условие в), результат не зависит от начальных условий для переменных присоединенной системы.

Таким образом, необходимым условием редукции является наличие малого параметра в уравнениях (6.4).

Представляет интерес система двух дифференциальных уравнений вида (6.2), в которой особая точка расположена на неустойчивой ветви кривой $F(x, y) = 0$. Такая система совершает релаксационные колебательные движения. Вопрос о релаксационных колебаниях мы обсудим в лекции 8.

Теорема Тихонова явно или неявно применяется при исследовании практически любых моделей биологических систем, в этом мы убедимся в дальнейшем (лекции 7-12).

Фермент-субстратная реакция Михаэлиса-Ментен

Классическим примером является модель базовой ферментативной реакции, предложенная Михаэлисом и Ментен в 1913 г.



Схема реакции может быть представлена в виде:

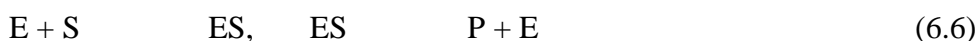


Схема означает, что субстрат S соединяется с ферментом E в комплекс ES, в котором происходит химическое превращение, и который затем распадается на фермент E и продукт P. По *закону действующих масс*, скорость реакции пропорциональна произведению концентраций. Обозначив концентрации реагентов малыми буквами:

$$s=[S], \quad e=[E], \quad c=[ES], \quad p=[P],$$

получим систему уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= -k_1es + k_{-1}c, \\ \frac{de}{dt} &= -k_1es + (k_{-1} + k_2)c, \\ \frac{dc}{dt} &= k_1es - (k_{-1} + k_2)c, \\ \frac{dp}{dt} &= k_2c.\end{aligned}\tag{6.7}$$

В системе (6.7.) учтены следующие процессы:

- Субстрат S расходуется, образуя комплекс ES (бимолекулярная реакция), и его концентрация увеличивается при распаде комплекса;
- Фермент E расходуется на образование комплекса ES, его концентрация увеличивается при распаде комплекса.
- Комплекс ES образуется из фермента E и субстрата S (бимолекулярная реакция) и распадается на субстрат S и фермент E.
- Продукт P образуется при распаде комплекса.

Для полной математической формулировки задачи Коши необходимо задать начальные условия:

$$s_0(0)=s_0, e(0)=e_0, c(0)=0, p(0)=0.\tag{6.8}$$

Уравнения (6.7) не являются независимыми. Кроме того, последнее уравнение отделяется от первых трех. Если система первых трех уравнений решена, концентрация продукта может быть рассчитана по формуле:

$$p(t) = k_2 \int_0^t c(t') dt'.$$

В соответствии со схемой реакций (6.6–6.7) общее количество фермента, свободного и связанного в комплекс, сохраняется:

$$e(t) + c(t) = e_0.$$

Это условие позволяет одно из дифференциальных уравнений системы (6.7) заменить алгебраическим, и модель сводится к двум дифференциальным уравнениям:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= -k_1e_0s + (k_1s + k_{-1})c, \\ \frac{dc}{dt} &= k_1e_0s - (k_1s + k_{-1} + k_2)c\end{aligned}\tag{6.9}$$

с начальными условиями: $s_0(0)=s_0, c(0)=0$.

Введем безразмерные переменные и параметры:

$$\begin{aligned}\tau = k_1e_0t, \quad x(\tau) = \frac{s(t)}{s_0}, \quad y(\tau) = \frac{c(t)}{e_0}, \\ \lambda = \frac{k_2}{k_1s_0}, \quad K = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1s_0}, \quad \varepsilon = \frac{e_0}{s_0}.\end{aligned}\tag{6.10}$$

Запишем уравнения (6.9) в безразмерном виде:

$$\frac{dx}{d\tau} = -x + (x + K - \lambda)y, \quad \varepsilon \frac{dy}{d\tau} = x - (x + K)y,$$

$$x(0) = 1, \quad y(0) = 0.$$

(6.11)

Из (6.10) следует, что $(K - \lambda) > 0$.

Поскольку реакция превращения фермент-субстратного комплекса необратима, уже из схемы реакций (6.6) ясно, что с течением времени весь субстрат будет превращен в продукт, и в стационарном состоянии концентрации субстрата и комплекса станут равны нулю: $x=0, y=0$.

Систему (6.7) нельзя решить аналитически. Проанализируем качественно, как ведут себя $x(t)$ и $y(t)$.

Вблизи $\tau=0$ $dx/d\tau < 0$. Это означает, что x уменьшается от $x=1$. В то же время $dy/dt > 0$, y растет от $y=0$ до величины $y=x/(x+K)$, при которой правая часть уравнения для dy/dt обращается в нуль. После этого величина y будет уменьшаться до нуля. Таким образом, концентрация фермент-субстратного комплекса y проходит через максимум. В это время величина x (концентрация субстрата) монотонно уменьшается. Относительная концентрация свободного фермента e/e_0 сначала убывает а затем снова возрастает до величины $e/e_0=1$, поскольку с течением времени субстрат исчерпывается, и все меньшая доля фермента оказывается связанной. Кинетические кривые изображены на рис. 6.2.

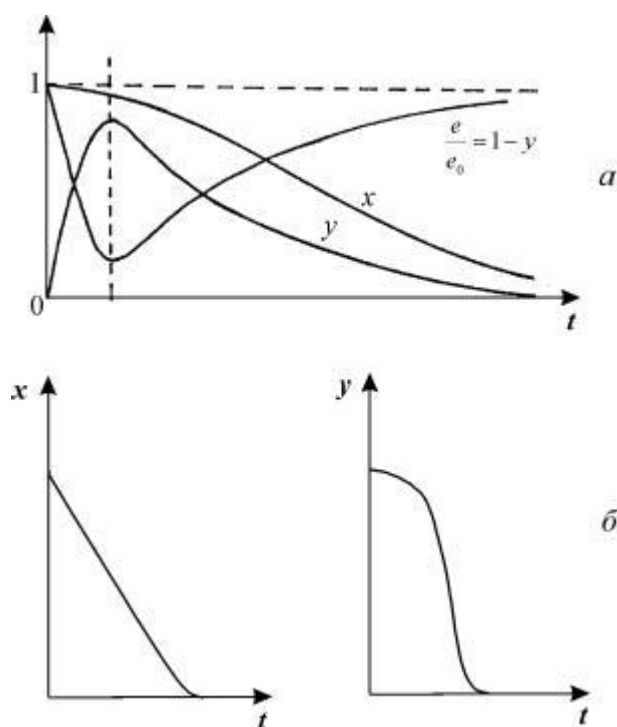


Рис. 6.2. Кинетика изменения безразмерных переменных в уравнении Михаэлиса-Ментен. *a* – с учетом области переходных процессов на малых временах (полная система 6.11). *б* – без учета области переходных процессов (редуцированная система 6.12)

Предположим, что концентрация субстрата значительно превышает концентрацию фермента: $s_0 \gg e_0$. Тогда из соотношений (6.10) следует, что $\varepsilon \ll 1$. Если условия Теоремы Тихонова выполняются (для уравнений Михаэлиса-Ментен это можно показать), мы имеем право заменить второе из уравнений (6.11) алгебраическим и найти «квазистационарную концентрацию» фермент-субстратного комплекса:

$$\bar{y}^* = \frac{x^*}{x^* + K}. \quad (6.12)$$

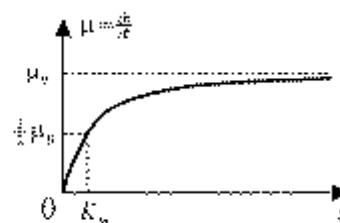
По терминологии Тихонова, мы получим вырожденную систему:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= -x + (x + K - \lambda)y, \\ y &= \frac{x}{x + K}, \quad x(0) = 1. \end{aligned} \quad (6.13)$$

Подставив выражение для y в дифференциальное уравнение для x , получим:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= -x + (x + K - \lambda) \frac{x}{x + K}, \quad \text{или} \\ \frac{dx}{d\tau} &= -\frac{\lambda x}{x + K}, \\ x(0) &= 1. \end{aligned}$$

Рис. 6.3. Закон Михаэлиса-Ментен. Зависимость скорости реакции как функция начальной концентрации субстрата S . μ_0 – максимальная скорость, K_m – константа Михаэлиса.



В размерном виде это – классическая формула Михаэлиса - Ментен для кинетики изменения субстрата в ферментативной реакции:

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{\mu_0 s}{K_m + s}. \quad (6.14)$$

Таким образом, формула (6.14) верно отражает изменение концентрации субстрата, но ничего не может сказать об изменении концентраций свободного фермента и фермент-субстратного комплекса, которые на малых временах ведут себя немонотонно (см. рис. 6.2).

Величина K_m называется константой Михаэлиса и имеет размерность концентрации. При $s < K_m$ скорость пропорциональна концентрации: $-\mu_0 s / K_m$. Она соответствует концентрации субстрата, при которой скорость $\mu(S)$ равна половине максимальной. Максимальная скорость ферментативной реакции $\mu_0 = k_2 e_0$ и зависит линейно от константы скорости стадии распада ферментативного комплекса, которую называют *лимитирующей стадией*.

В эксперименте для оценки параметров ферментативной реакции используют кривую зависимости скорости реакции от концентрации субстрата (рис.6.3, формула 6.14)

В ферментативных реакциях возможны гораздо более сложные типы динамического поведения: два или несколько устойчивых стационарных состояния, автоколебания, квазистохастические режимы. Эти типы поведения мы рассмотрим в следующих лекциях. Они связаны с изменением характера фазового портрета системы, который содержит не одну стационарную точку, как это мы видели в лекциях 4, 5, а носить более сложный

характер. Для того, чтобы понять, как возможны такие усложнения в поведении системы, рассмотрим понятие *бифуркации*.

Бифуркации динамических систем.

Мы рассматриваем динамические модели биологических процессов, то есть считаем, что система может быть описана системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = F(x, \alpha). \quad (6.15)$$

Здесь x – вектор переменных, α – вектор параметров.

Пусть $\bar{x}(\alpha)$ – стационарное решение – особая точка системы, координаты которой представляют собой решение системы алгебраических уравнений:

$$F(x, \alpha) = 0. \quad (6.16)$$

Зафиксируем некоторое $\alpha = \alpha^*$, и рассмотрим фазовые портреты системы при данном значении параметра, а также при $\alpha > \alpha^*$ и $\alpha < \alpha^*$.

Фазовые портреты топологически эквивалентны, если существует невырожденное непрерывное преобразование координат, которое переводит все элементы одного фазового портрета в элементы другого. Для того чтобы представить себе такое преобразование на поверхности, представим себе, что поверхность резиновая, ее можно сжимать и изгибать, но нельзя перекручивать. При таких преобразованиях все начальные точки будут однозначно переходить в точки деформированной «резиновой» поверхности, незамкнутые кривые будут переходить в незамкнутые, замкнутые – в замкнутые, связность множеств не будет нарушаться. Такое преобразование происходит с фазовыми кривыми при невырожденном непрерывном преобразовании координат.

Недаром говорят, что топология – это «резиновая геометрия»

Если фазовые портреты при значениях $\alpha > \alpha^*$ и $\alpha < \alpha^*$ топологически не эквивалентны, это означает, что при $\alpha = \alpha^*$ происходит качественная перестройка системы. Тогда говорят, что α^* — *бифуркационное значение параметра*.

Простейший пример бифуркационного значения параметра – нулевое значение собственной константы скорости роста в уравнении экспоненциального роста (2.7):

$$\frac{dx}{dt} = rx.$$

При $r > 0$ стационарное значение $\bar{x} = 0$ – неустойчиво, при $r < 0$ – устойчиво. $r = 0$ — бифуркационное значение параметра. Напомним, что биологический смысл величины r – разница коэффициентов рождаемости и смертности. Если рождаемость преобладает – популяция растет, если преобладает смертность – вымирает. Переход от выживания к вымиранию – качественная перестройка системы.

С понятием бифуркации мы также столкнулись в лекции 3, когда рассматривали смену режимов в дискретном уравнении Ферхюльста при увеличении параметра роста. Там режим монотонного роста сменялся режимом двухточечного цикла, следующее бифуркационное значение параметра приводило к четырехточечному циклу, каждая дальнейшая бифуркация вела к удвоению предельного цикла, и, наконец, наступал хаос.

Бифуркационную диаграмму для системы двух линейных автономных уравнений мы рассматривали в лекции 4. На рис. 4.11 представлена бифуркационная диаграмма для системы двух линейных автономных уравнений. На ней мы видим бифуркационные границы двух типов – линии –

оси координат $0 < x < \infty$, $-\infty < y < \infty$, которые отделяют области с разным типом особой точки или разным типом устойчивости, и точку $(0,0)$ – начало координат, где соприкасаются несколько различных областей. Отметим, что границы устойчивый узел – устойчивый фокус и неустойчивый фокус – неустойчивый узел не являются бифуркационными, т.к. переход узел \leftrightarrow фокус (без смены устойчивости) приводит к топологически эквивалентному фазовому портрету (его можно получить, «изгибая» плоскость).

Для оценки «сложности» бифуркации вводится понятие «корузмерности». Корузмерность k совпадает с числом параметров, при независимой вариации которых эта бифуркация происходит. В системе происходит бифуркация корузмерности k (*codim* k , *dimension* – размерность), если в ней выполняются k условий типа равенств. Значение $k=0$ соответствует отсутствию бифуркации в данной точке. На рис. 4.11. линии представляют собой бифуркации корузмерности 1, а начало координат – бифуркацию корузмерности 2.

Бифуркации разделяют на локальные и нелокальные. Все рассмотренные нами ранее бифуркации, а также другие бифуркации смены устойчивости или исчезновения предельного множества в результате слияния с другим предельным множеством (как мы это увидим при параметрическом переключении триггера в лекции 7) – локальные. Они диагностируются с помощью линейного анализа ляпуновских показателей (собственных чисел). *Нелокальные бифуркации* нельзя определить на основе линейного анализа окрестности стационарного состояния, здесь требуется нелинейный анализ системы. К нелокальным бифуркациям относятся образование сепаратрисных петель, касание аттрактором сепаратрисных кривых или поверхностей.

Бифуркации аттракторов принято подразделять на *мягкие (внутренние) бифуркации* и *кризисы (жесткие бифуркации)*. Внутренние бифуркации приводят к топологическим изменениям самих притягивающих множеств, не затрагивая их бассейнов притяжения – областей, из которых фазовые траектории сходятся к данному аттрактору.

Кризисы – бифуркации аттракторов, сопровождающиеся качественной перестройкой границ областей притяжения (бассейнов) аттракторов. Пример – бифуркация слияния устойчивого узла с седлом, в результате чего аттрактор исчезает (рис. 6.5).

Часто кроме бифуркационных диаграмм для наглядности строят *фазопараметрические диаграммы*. В этом случае по одним координатным осям откладывают значения параметров, а по другим – динамические переменные или связанные с ними величины. Получают некоторую гиперповерхность, точки которой соответствуют определенным динамическим режимам, меняющимся с изменением параметров. Бифуркации на таких диаграммах могут проявляться в образовании складок поверхности или в расщеплении ее на несколько частей.

Резкие значительные изменения переменных состояния динамической системы, вызванные малыми возмущениями в правых частях уравнений, в частности, малыми изменениями параметров, часто

называют *катастрофами*. Теория катастроф была разработана топологом Рене Тома (Thom R. Structural Stability and Morphogenesis. N.Y., 1972). В основу ее была положена разработанная ранее теория особенностей Уитни. Показано, что существует небольшое количество элементарных катастроф, с помощью которых можно локально описать поведение системы. С основами теории катастроф можно познакомиться по книге: В.И. Арнольд. Теория катастроф. М., Изд. МГУ, 1983.

Модельные системы

Для описания событий, происходящих вблизи бифуркационной границы удобно использовать системы самых простых уравнений, обычно – полиномиальных, которые описывают качественные особенности процесса. Такие системы называются *модельными* и активно используются в теории бифуркаций и в теории катастроф. Например, для системы, которая может быть описана одним автономным дифференциальным уравнением, модельная система имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = ax + Q(x)$$

Условием вырождения (бифуркации) является равенство нулю коэффициента a , то есть отсутствие в правой части линейного члена.

В качестве модельной системы, описывающей бифуркацию коразмерности k , обычно выступает полиномиальная система $l \leq k$ уравнений, зависящая от k малых параметров. При нулевых значениях параметров в системе возникает вырождение, а при вариации параметров происходит бифуркация. В простейшем случае в качестве параметров выступают вещественные части собственных чисел. Размерность модельной системы l совпадает с количеством собственных чисел, вещественные части которых обращаются в нуль при бифуркационном значении параметра α .

Рассмотрим основные бифуркации – катастрофы.

Седло-узловая бифуркация (складка).

Пусть в системе при $\alpha < \alpha^*$ существуют два состояния равновесия: устойчивый узел Q и седло S (Рис. 6.5, а). При $\alpha = \alpha^*$ происходит слияние узла и седла с образованием негрубого состояния равновесия, называемого *седло-узлом*. (рис. 6.5, б).

При $\alpha > \alpha^*$ положение равновесия исчезает (рис. 6.5, в). Переменная x с течением времени стремится к бесконечности. Поскольку в результате бифуркации аттрактор (узел) исчезает, границы бассейнов должны качественно перестроиться. Следовательно, данная бифуркация является кризисом (катастрофой). Простейшая модельная система, описывающая данную бифуркацию, имеет вид:

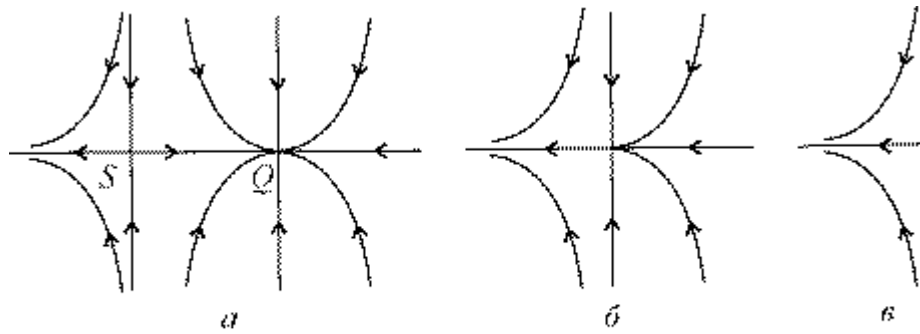


Рис. 6.5. Бифуркация седло-узел.

$$\dot{x} = \alpha - x^2. \quad (6.17)$$

Уравнение (6.17) имеет два стационарных состояния

$$\bar{x}_{1,2} = \pm\sqrt{\alpha}.$$

Линеаризуем уравнение (6.17) в окрестности стационарного состояния. Собственные значения

$$\lambda_{1,2} = \pm 2\sqrt{\alpha}.$$

Таким образом \bar{x}_1 — устойчивое состояние, \bar{x}_2 — неустойчивое. При $\alpha = 0$ имеем $\bar{x}_1 = \bar{x}_2 = 0$, и собственное значение в этой точке равно нулю. Бифуркация имеет коразмерность 1, так как выделяется одним условием $\lambda(\alpha) = 0$. На рис. 6.6 а изображена фазопараметрическая диаграмма системы (6.17). Если бифуркация седло-узел происходит в двухпараметрической системе, то в фазопараметрическом пространстве ей соответствует особенность (катастрофа) типа *складки* вдоль линии l^* на плоскости параметров.

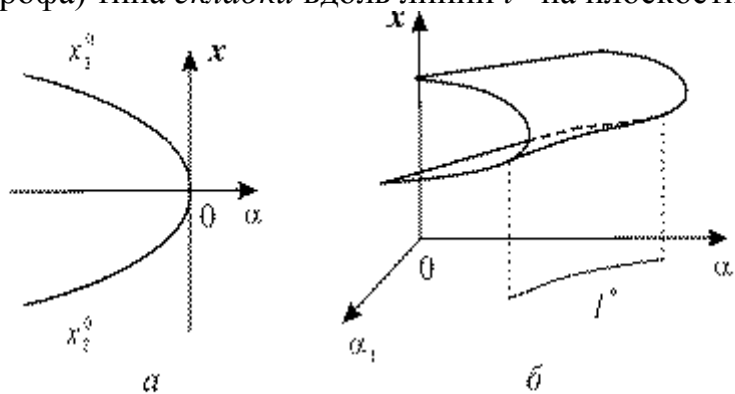


Рис. 6.6. Фазопараметрическая диаграмма бифуркации седло-узел а — с одним управляющим параметром. При $\alpha > 0$ в системе нет устойчивых равновесий, при $\alpha < 0$ в системе два равновесия, устойчивое и неустойчивое, б — бифуркации седло-узел с двумя управляющими параметрами (катастрофа типа складка). l^* — линия бифуркации на плоскости параметров α_1, α_2 .

Поясним, как можно пользоваться образами теории катастроф при изучении математических моделей на примере модели второго порядка, содержащей переменные x и u . u – это фактически управляющий параметр α , бифуркационному значению которого $\alpha = \alpha^*$ соответствует $u = 0$.

Пусть x – «быстрая» переменная, но исключить ее нельзя, поскольку система не удовлетворяет условиям Теоремы Тихонова (см. выше), так как быстрый процесс не везде устойчив. «Складка» соответствует модели

$$\begin{aligned} \tau \frac{du}{dt} &= Q(u, x) \\ \frac{dx}{dt} &= P(u, x) = -u + x^2. \end{aligned} \quad (6.18)$$

Здесь $\tau \gg 1$, характерное время изменения переменной x будем считать порядка единицы. Изоклина $P=0$ имеет устойчивую ветвь – аттрактор в форме «складки». При медленном уменьшении u в соответствии с первым уравнением (6.18) при достижении $u=0$ произойдет срыв изображающей точки, которая либо уйдет на ∞ , либо перескочит на другой устойчивый аттрактор. Заметим, что в реальных моделях такая устойчивая ветвь всегда присутствует.

Катастрофа типа «складки» появляется в моделях, описывающих релаксационные колебания, «ждушие» режимы и триггерные системы (параметрическое переключение). В распределенных моделях (2 том лекций) модели, имеющие «складки», используются при описании автоволновых процессов и диссипативных структур.

Трехкратное равновесие (сборка)

Бифуркация состоит в слиянии трех состояний равновесия – узлов Q_1, Q_2 и седла Q_0 между ними (в рождении двух устойчивых узлов из седла) (рис. 6.7, 6.8)

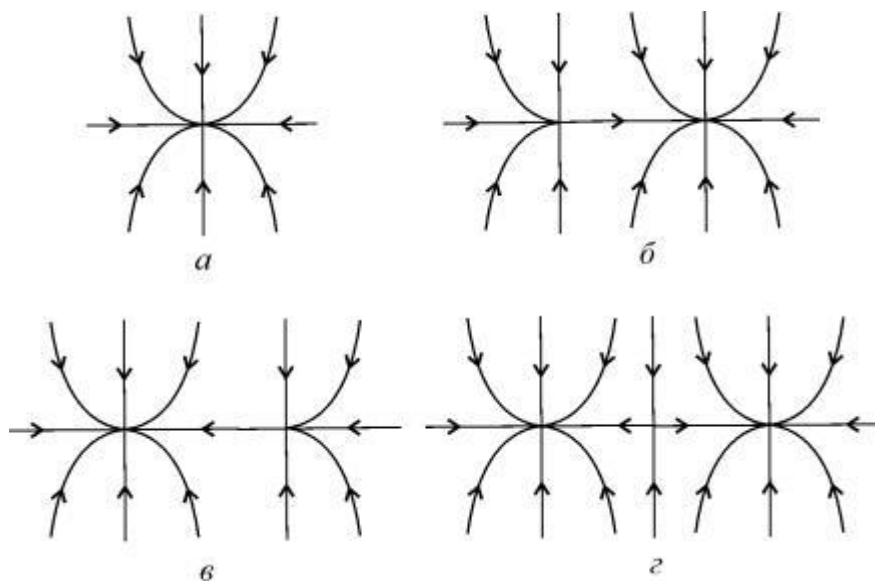


Рис. 6.7. Трансформации фазового портрета при бифуркации «рождение двух узлов из седла». a – фазовый портрет в незаштрихованной области (рис. 6.8 а); $б$ – фазовый портрет на границе l_1 ; $в$ – фазовый портрет на границе l_2 ; $г$ – фазовый портрет в заштрихованной области представлен двумя устойчивыми узлами и седлом между ними.

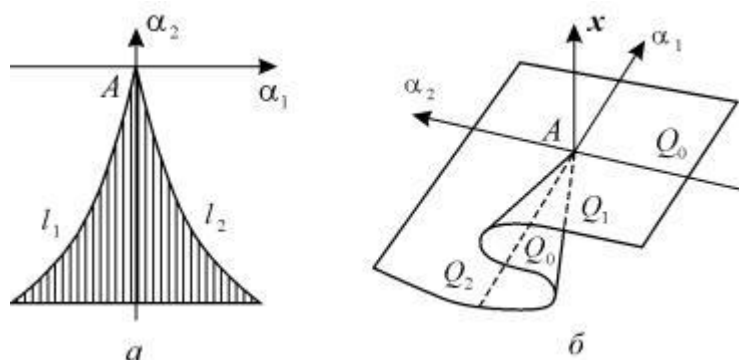


Рис. 6.8. Бифуркация трехкратного равновесия (катастрофа – сборка).
a – бифуркационная диаграмма, *б* – фазопараметрическая диаграмма

Бифуркация имеет коразмерность 2 и требует для своего описания как минимум двух параметров. Модельной системой для нее служит уравнение:

$$\dot{x} = \alpha_1 + \alpha_2 x + x^3. \quad (6.19)$$

Система имеет три особых точки. Линейный анализ показывает, что при $\alpha_2 > 0$ и любом α_1 система имеет единственное состояние равновесия Q_0 с отрицательным собственным значением, то есть асимптотически устойчивое. При $\alpha_2 < 0$ существует область значений α_1 (заштрихованная область на бифуркационной диаграмме (рис.6.8, *a*), где система имеет три состояния равновесия Q_1 , Q_2 и Q_0 , причем Q_0 - неустойчивое состояние равновесия., а Q_1 , Q_2 - устойчивые. Такие системы (триггерные) широко применяются для описания бистабильных режимов, их модели будут подробно рассмотрены в лекции 7.

Границы области бистабильности образованы линиями l_1 и l_2 , соответствующими бифуркациям седло-узел, на которых два из состояний равновесия сливаются и исчезают. Линии l_1 и l_2 сходятся в точке A ($\alpha_1 = \alpha_2 = 0$), где одновременно выполняются два условия: $\rho(\alpha_1, \alpha_2)$ в точках Q_1 и Q_2 одновременно равны нулю, поэтому бифуркация в этой точке, называемая трехкратным равновесием, имеет коразмерность 2. Для уравнения 6.19. в точке A фазовый портрет представляет собой седло. В фазопараметрическом пространстве (рис. 6.8, *б*) имеет место структура, называемая сборкой. Верхний и нижний лист сборки соответствуют устойчивым состояниям равновесия, а средний – неустойчивому. На ребрах сборки имеют место катастрофы типа складки.

Модели, содержащие катастрофу типа сборки, используются при описании релаксационных автоколебаний малой амплитуды, колебательных режимов со смещением средней точки и диссипативных структур ступенчатого типа.

Слияние четырех или пяти особых точек приводит к катастрофам типа «ласточкин хвост» (рис. 6.9) и «бабочка». (Арнольд В.И. Теория катастроф. М., Знание, 1983). Фазовые пространства при этом – четырех- и пятимерные.

Отметим важное различие катастроф типа складки и сборки. «Складка» не описывает поведение системы на больших временах. Изображающая точка уходит из рассматриваемой области фазового пространства, где справедлива

формула (6.18). Катастрофа складка не локализуема, то же относится к катастрофе «ласточкин хвост» с четной коразмерностью (рис. 6.9).

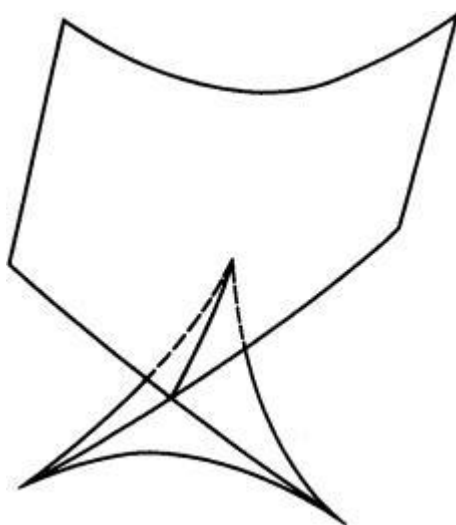


Рис. 6.9. Бифуркация «Ласточкин хвост»

В случае сборки изображающая точка остается вблизи прежнего стационарного состояния. Сборка локализуема, как и катастрофа «бабочка» с четной коразмерностью.

Бифуркации, приводящие к возникновению незатухающих колебаний и квазистохастических режимов, мы рассмотрим в лекциях 8 и 10, соответственно.

Литература

Андронов А.А., Леонтович Е.А., Гордон Н.Н., Майер А.Г. Качественная теория динамических систем второго порядка. М., Наука, 1966

Арнольд В.И.. Теория катастроф. М., Изд. МГУ, 1983.

Базыкин А.Д., Кузнецов, Ю.А., Хибник А.И. Портреты бифуркаций. М., Изд. Знание, 1989

Березовская Ф.С., Карев Г.П. Дифференциальные уравнения в математических моделях, М., Изд. МИРЭА, 2000

Варфоломеев С.Д., Гуревич К.Г. Биокинетика. М., Фаир-Пресс, 1998

Лобанов А.И., Петров И.Б. Вычислительные методы для анализа моделей сложных динамических систем. М., Изд. МФТИ, 2000

Тихонов А.Н. Системы дифференциальных уравнений, содержащие малые параметры при производных. Мат. сб. т32, №3, 1952

Франк-Каменецкий Д.А. Диффузия и теплопередача в химической кинетике. М., 1967

Thom R. Structural Stability and Morphogenesis. N.Y., 1972.

ЛЕКЦИЯ 7

МУЛЬТИСТАЦИОНАРНЫЕ СИСТЕМЫ

Триггер. Примеры систем с двумя устойчивыми стационарными состояниями. Конкуренция. Силовое и параметрическое переключение триггера. Эволюция. Отбор одного из двух и нескольких равноправных видов. Генетический триггер Жакоба и Моно.

Важная особенность биологических систем – переключение из одного режима функционирования в другой. Приведем простые примеры переключения процессов в живых системах:

- Сон и бодрствование – это разные типы метаболизма. Переключение происходит периодически и синхронизируется геофизическим ритмом.
- У большинства насекомых один и тот же организм может существовать в виде гусеницы, куколки, бабочки. Переключение происходит последовательно в соответствии с генетической программой.
- Дифференцировка тканей – клетки получают путем деления из одного типа клеток, но впоследствии каждая выполняет свои функции.

На фазовой плоскости триггерной системе в простейшем случае соответствует два или несколько устойчивых стационарных решений, разделенных сепаратрисами. Напомним, что все особые точки (устойчивые и седло) лежат на пересечении главных изоклин – изоклин вертикальных и горизонтальных касательных (см. Лекция 4).

На рис. 7.1 представлен относительно простой фазовый портрет триггерной системы, описывающей явление конкуренции двух одинаковых видов:

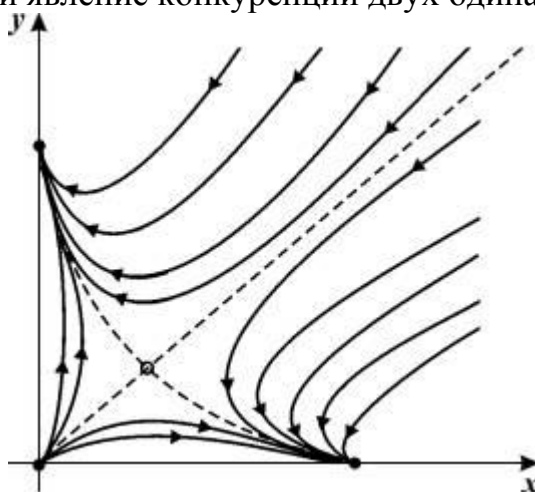


Рис. 7.1. Фазовый портрет триггерной системы, описывающей явление конкуренции между двумя одинаковыми видами.

Соответствующая система уравнений имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_1 - x_1 x_2 - \alpha x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 - x_1 x_2 - \alpha x_2^2.\end{aligned}\quad (7.1)$$

Такая система имеет четыре стационарных решения:

1. $x_1 = x_2 = 0$ – неустойчивый узел;

2. $x_1 = x_2 = \frac{1}{1+\alpha}$ – седло;

3. $x_1 = \frac{1}{a}, x_2 = 0$ – устойчивый узел;

4. $x_1 = 0, x_2 = \frac{1}{a}$ – устойчивый узел.

Бистабильная система может иметь гораздо более сложную структуру фазового портрета. Пример такой системы - движение шарика в ложбине с двумя лунками в присутствии трения (Д.С. Чернавский).

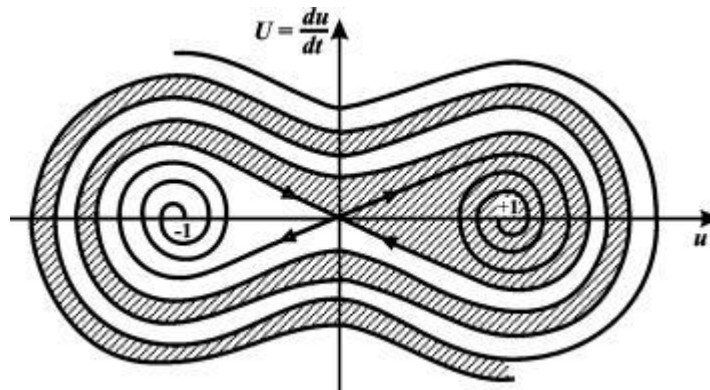


Рис. 7.2. Фазовый портрет системы 7.2 (шарик в ложбине с двумя лунками). Темным обозначена область притяжения стационарного состояния (+1)

Система описывается уравнениями:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= y, \\ \frac{dy}{dt} &= -ay + b(x - x^3) \end{aligned} \quad (7.2)$$

В такой системе три стационарных состояния. Состояние $x=y=0$ – седло. Два других стационарных состояния – устойчивые фокусы. Вблизи этих стационарных состояний траектории представляют собой закручивающиеся спирали. Вдали от стационарных состояний области притяжения имеют слоистую структуру. Толщина слоев уменьшается при уменьшении параметра a .

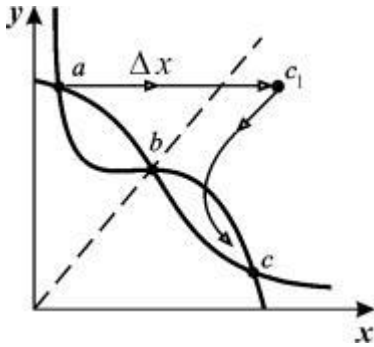
Как видно из приведенных выше примеров, в триггерных системах и поведение во времени и стационарное решение зависит не только от параметров, но и от начальных условий.

Способы переключения триггера

Слово *триггер* означает *переключатель*. Встает вопрос, как можно переключить триггер из одного в другое стационарное состояние?

Рассмотрим фазовый портрет системы, обладающей двумя устойчивыми стационарными состояниями (рис. 7.3). Здесь a, c – устойчивые стационарные состояния, b – седло.

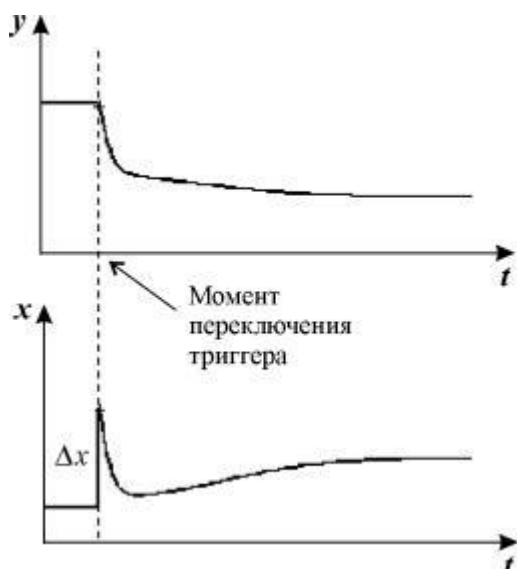
Рис. 7.3. Триггерная система. Жирными линиями показаны главные изоклины. Пунктирной линией обозначена сепаратриса, отделяющая области влияния двух устойчивых стационарных состояний a и c . Двойная стрелка показывает процесс силового переключения триггера.



Если начальное положение изображающей точки расположено левее *сепаратрисы седла* (пунктирная линия), система находится в области притяжения особой точки a и со временем стремится к этому устойчивому стационарному состоянию. Из точек, лежащих правее сепаратрисы, система будет двигаться к особой точке c . Рассмотрим возможные способы переключения системы из режима a в режим c .

1. Силовое переключение. Можно изменить значения концентраций (например, добавить определенное количество вещества x_1 , так что система «перепрыгнет» через сепаратрису, например в некоторую точку c_1 , которая находится по правую сторону сепаратрисы в области влияния устойчивого стационарного состояния c , к которому система перейдет сама с течением времени. На фазовом портрете рис. 7.3 силовое (специфическое) переключение показано двойной стрелкой. Кинетика переменных при таком переключении показана на рис. 7.4.

Рис. 7.4. Поведение переменных во времени при силовом переключении после добавления в систему вещества x в количестве, достаточном для переключения системы из режима a в режим c (смотри рис. 7.3).



2. Параметрическое переключение.

Другой – неспецифический способ переключения показан на рис. 7.5, 7.6.

При таком способе переключения непосредственному воздействию подвергаются не переменные, а параметры системы. Это может быть достигнуто разными способами, например, изменением скорости поступления субстрата, температуры, pH .

Сущность такого способа переключения состоит в использовании зависимости фазового портрета системы от некоторого управляющего параметра. Пусть с изменением этого параметра фазовый портрет претерпевает последовательность превращений, показанных на рис. 7.5 ($a - z$). На стадии ($в$) устойчивый узел (a) и седло (b) сливаются в одну полуустойчивую точку седло-узел. На стадии (z) в системе остается лишь одно устойчивое стационарное состояние, к которому и сходятся все фазовые траектории.

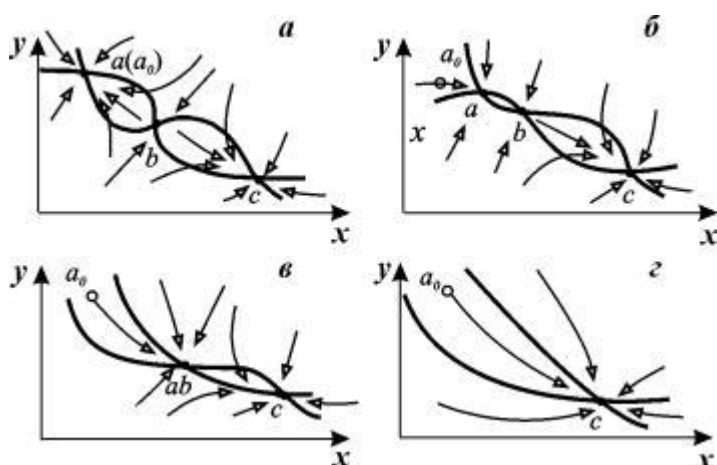
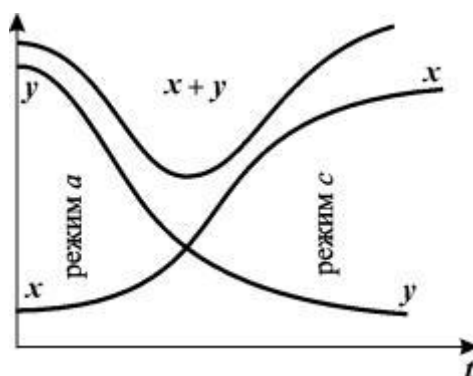


Рис. 7.5. Параметрическое переключение триггера. Последовательные стадии трансформации фазового портрета. Стрелками обозначено направление фазовых траекторий.

Рис. 7.б. Кинетика изменения переменных в процессе параметрического переключения триггера.



Тогда система, находившаяся в начале процесса переключения в стационарном режиме a , в результате параметрического переключения окажется в области притяжения единственного устойчивого стационарного режима c , куда с течением времени и перейдет (рис. 7.б).

Параметрический способ переключения реализуется при изменении любой генетической программы, он может также иметь место при изменении внешних условий, приводящих к изменению управляющего параметра системы.

Модели отбора

Как мы видели выше, в триггерной системе изображающая точка “выбирает” (в зависимости от параметров и начальных условий) стационарный режим функционирования. Триггерные модели могут быть использованы при описании процесса отбора, и потому применимы к процессам эволюции.

Геохронологическая таблица

1000 тыс. лет	КАЙНОЗОЙ	Эволюция человека
	МЕЗОЗОЙ	Появление млекопитающих
	ПАЛЕОЗОЙ	Первые многоклеточные
2000 – 3000 тыс. лет	ПРОТЕОЗОЙ	Биологическая эволюция
4000 тыс. лет	АРХЕЙ	Микроископаемые
5000 тыс. лет		Образование земли
6000 тыс. лет		Возникновение солнечной системы

Изучая приведенную выше геохронологическую таблицу, можно выделить два класса процессов эволюции:

1) Системы: где новые элементы не появляются, а старые не исчезают – происходит их перераспределение в пространстве и во времени.

2) Возможен самопроизвольный отбор немногих элементов (и их размножение) из очень большого числа различных уже существующих или тех, которые могут возникнуть.

К первому типу относятся процессы эволюции галактик, упорядоченных вихрей в гидродинамике, автоколебаний и автоволн в активных средах. Сюда же относятся процессы образования негомогенных стационарных

распределений вещества в пространстве – диссипативных структур. Более подробно эти процессы будут рассмотрены во второй части лекций.

Ко второму типу относится образование изотопов химических элементов, макромолекул в химической эволюции и видов в биологической эволюции, а также образование человеческих языков. Все эти процессы идут в результате размножения и конкурентного отбора.

Структурирование в пространстве (тип 1) обычно предшествует конкурентному отбору (тип 2). До образования изотопов химических элементов (водород и гелий) должны были возникнуть "сгустки материи" - зародыши галактик и звезд. До возникновения макромолекул должна была образоваться планетная структура и атмосфера Земли, доступная для солнечных лучей. Человеческие языки возникают в замкнутых коллективах и проч.

Наоборот, процессы отбора ведут к возможности образования новых, более сложных структур. На базе разнообразия макромолекул идет становление живого организма. Биогеоценозы формируются из разных видов живых существ и т.д.

Главный вопрос эволюции: «*как появилось свойство авторепродукции?*» включает в себя несколько вопросов. Вот основные из них:

- Как возникли комплексы белка и полинуклеотидов?
- Как образовался единый генетический код? (т.е. соответствие между последовательностями нуклеотидов в ДНК и аминокислот в белках?)
- Почему именно эти три нуклеотида кодируют данную аминокислоту (кодон).

Действительно, существующий генетический код не связан с физико-химическими свойствами аминокислот и кодонов. Число равноправных кодов - $20!$ а реализован только один. Вероятность случайного возникновения именно существующего кода крайне мала.

На вопрос «*Как же произошел отбор?*» возможно несколько ответов:

Кастлер: начальный код возник случайно, другие комбинации не успели возникнуть.

Эйген: возникло несколько разных кодов, но отобрались наилучшие.

Чернавский: произошел отбор одного из равноправных.

Модель образования единого кода.

Можно выделить четыре стадии эволюции формирования единого генетического кода.

1. Образование первичного бульона.
2. Образование белково-нуклеотидных комплексов, способных к авторепродукции.
3. Образование единого кода в результате отбора.
4. Образование разных видов на основе единого кода.

Рассмотрим 3-й этап. Мы уже говорили, что существует три возможных механизма:

- а) Один объект возникает раньше других и развивается так быстро, что другие не успевают возникнуть.
- б) В результате конкуренции между объектами с различными свойствами выжили и отобрались наилучшие, обеспечив наибольшую скорость репликации.
- в) В результате антагонистического взаимодействия между равноправными объектами (с одинаковой скоростью репликации), но разными последовательностями нуклеотидов, выживает один вид объектов.

Действие каждого из этих механизмов может привести к возникновению совокупности полностью одинаковых объектов, в которой одной последовательности нуклеотидов соответствует одна последовательность аминокислот - *однозначный код*.

Отбор одного из равноправных

Общая модель такого отбора имеет вид:

$$\frac{dx_i}{dt} = aX_i - \gamma \sum_{j=1, j \neq i}^N X_i X_j; \quad i = 1, 2, \dots, N \quad (7.3)$$

Здесь a - эффективный коэффициент репродукции, γ - вероятность гибели в результате встречи.

Пусть $N=2$, $X_1 = x$, $X_2 = y$. Система уравнений имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma xy; \quad \frac{dy}{dt} = ay - \gamma xy. \quad (7.4)$$

Стационарные решения находятся из алгебраических уравнений, полученных приравниванием правых частей нулю.

$$ax - \gamma xy = 0; \quad ay - \gamma xy = 0. \quad (7.5)$$

Система имеет два стационарных решения:

$$\begin{aligned} 1) \quad & x = 0, \quad y = 0; \\ 2) \quad & x = \frac{a}{\gamma}; \quad y = \frac{a}{\gamma}. \end{aligned} \quad (7.6)$$

Для второго – нетривиального симметричного стационарного состояния характеристический определитель системы имеет вид:

$$\begin{vmatrix} a - \gamma y - \lambda & -\gamma x \\ -\gamma y & a - \gamma x - \lambda \end{vmatrix} = 0; \quad (7.7)$$

Характеристическое уравнение:

$$\lambda^2 - \lambda(2a - \gamma x - \gamma y) + (a - \gamma y)(a - \gamma x) - \gamma^2 xy = 0;$$

или

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

Выражения для характеристических чисел находятся из уравнения:

$$\begin{aligned} \lambda^2 - a^2 &= 0; \\ \lambda_{1,2} &= \pm a. \end{aligned} \quad (7.8)$$

Корни положительны и разных знаков. Это означает, что симметричное стационарное состояние представляет собой седло.

Аналогичный анализ показывает, что нулевая особая точка представляет собой неустойчивый узел.

Изоклины горизонтальных касательных: $y=0$ – ось абсцисс и вертикальная прямая $x=a/\gamma$; изоклины вертикальных касательных: $x=0$ – ось ординат – и горизонтальная прямая $y=a/\gamma$.

Все траектории уходят на бесконечность, так как самоограничение роста популяции в данной модели не учитывается.

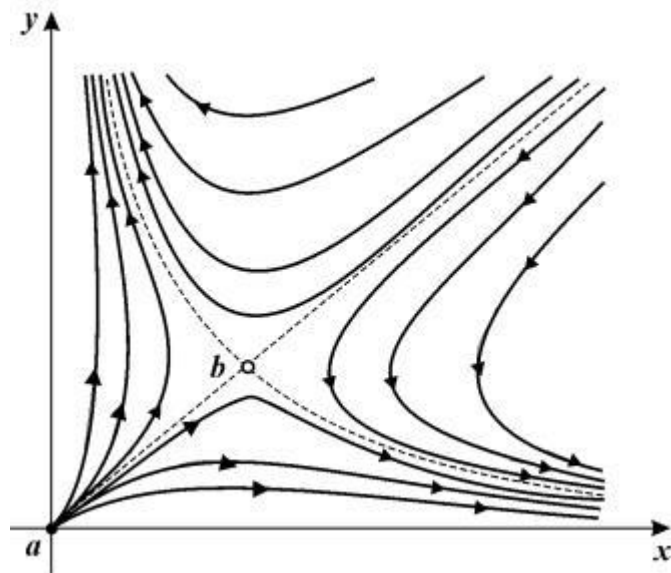


Рис. 7.7. Фазовый портрет системы (7.4), описывающей отбор одного из двух равноправных видов в отсутствие ограничений роста. a (начало координат) – неустойчивый узел, b – седло

Биологический смысл модели.

Модель (7.4) демонстрирует принципиальную возможность отбора в системе равноправных видов, где симметричное состояние сосуществования является неустойчивым. Вот один из примеров такой системы.

Известно, что сахара и аминокислоты являются оптически активными соединениями, причем сахара – левовращающие плоскость поляризации света, аминокислоты – правовращающие. Противоположные изомеры не только не встречаются в живых организмах и не усваиваются ими, но являются ядами. В этом заключается одна из сложностей искусственного синтеза.

Ясно, что «зеркальные» организмы не лучше и не хуже. В неживой природе распространены рацемические смеси, содержащие равное количество зеркальных изомеров. То же – при небиологическим синтезе. По-видимому, и первичный бульон был рацемической смесью.

Рассмотренная модель описывает выживание одних и уничтожение других. Условие, которое обеспечивает при этом отбор одного вида, заключается в том, что при встрече они взаимно отравляются и гибнут. *Причина отбора здесь – не преимущество одного из видов, а их взаимный антагонизм.*

Однако модель (7.4) не может описывать реальную систему, так как описывает неограниченный рост биомассы с течением времени. Этот недостаток может быть исправлен несколькими способами. Один из них – введение самоограничения численности вида в виде ферхюльстовских членов. Тогда мы придем к модели (7.1). Другой способ – ввести в модель переменную, описывающую поступающий в систему с определенной скоростью питательный ресурс, общий для обоих видов.

Учтем ограниченность питательных ресурсов. Пусть S -лимитирующий субстрат (световая энергия, минеральное питание и т.п.). Сам субстрат не является оптически активным, но преобразуется в оптически активные продукты.

Выразим скорость роста каждой популяции a через S в соответствии с формулой Моно (7.9.). График этой функции приведен на рис. 6.3.

$$a = \frac{a_0 S}{k_s + S} \quad (7.9)$$

Пусть v - интенсивность притока субстрата. Расход субстрата пропорционален поглощению его организмами, т.е. сумме их концентраций. Уравнение для скорости изменения концентрации субстрата во времени имеет вид:

$$\frac{dS}{dt} = -\alpha a_0 \frac{S}{K_s + S} (X + Y) + v; \quad (7.10)$$

Здесь $a > 1$ - экономический коэффициент - указывает, сколько субстрата идет на образование единицы биомассы.

Уравнения для концентраций объектов типа x и y :

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= a_0 \frac{S}{K_s + S} X - \beta X - \gamma XY, \\ \frac{dY}{dt} &= a_0 \frac{S}{K_s + S} Y - \beta Y - \gamma XY. \end{aligned} \quad (7.11)$$

Введем безразмерные переменные:

$$\begin{aligned} t' &= \beta t, \quad x = \frac{\gamma X}{\beta}, \quad y = \frac{\gamma Y}{\beta}, \\ z &= \frac{\gamma S}{\beta}, \quad v' = \frac{\gamma v}{\beta^2} \\ f(z) &= \frac{a_0 z}{K_z + z}, \quad K_z = \frac{\gamma K_s}{\beta}, \end{aligned} \quad (7.12)$$

Система в безразмерном виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(z)x - x - xy, \\ \frac{dy}{dt} &= f(z)y - y - xy, \\ \frac{dz}{dt} &= -\alpha f(z)(x + y) + v'. \end{aligned} \quad (7.13)$$

Пусть процессы поглощения субстрата существенно более быстрые, чем процессы репродукции. В этом случае может быть использован метод квазистационарных концентраций (лекция 6), и дифференциальное уравнение для быстрой переменной z (S) – концентрации субстрата – заменено алгебраическим. Тогда субстрат на интересующих нас временах достигнет квазистационарной концентрации: $dz/dt=0$.

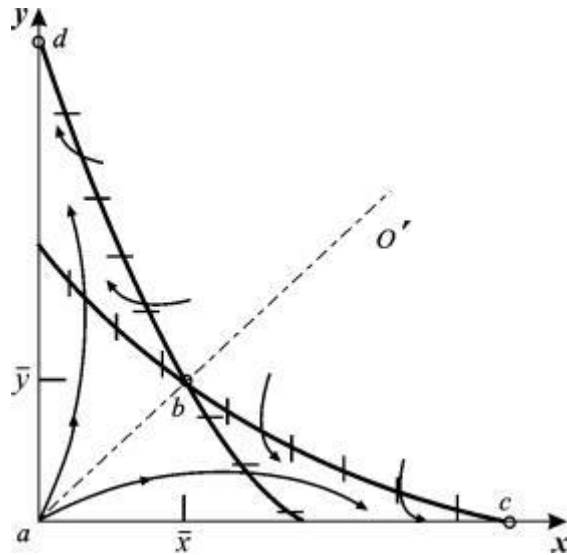


Рис. 7.8. Фазовый портрет системы 7.15, описывающей отбор одного из двух равноправных видов когда субстрат поступает в систему с постоянной скоростью. a (начало координат) – неустойчивый узел, b – седло, c, d – устойчивые узлы.

Отсюда

$$f(z) = \frac{v}{\alpha(x+y)} = \frac{v_0}{x+y}. \quad (7.14)$$

В итоге получается система двух безразмерных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x \left[\frac{v_0}{x+y} - (1+y) \right], \\ \frac{dy}{dt} &= y \left[\frac{v_0}{x+y} - (1+x) \right] \end{aligned} \quad (7.15)$$

Построим фазовый портрет системы. (Рис.7.8) Изоклины вертикальных касательных:

$$x=0 \text{ (ось ординат) и кривая } \frac{v_0}{x+y} - (1+y) = 0;$$

Изоклины горизонтальных касательных:

$$y=0 \text{ (ось абсцисс) и } v_0 - (1+x)(x+y) = 0 \text{ или: } y = \frac{v_0}{1+x} - x \text{ – гипербола.}$$

Переменные x и y симметричны, поэтому изоклина вертикальных касательных симметрична изоклине горизонтальных касательных.

Система имеет четыре особые точки:

- 1) $x=0, y=0$ - неустойчивый узел;
- 2) $x=0, y=v_0$ - устойчивый узел;
- 3) $x=v_0, y=0$ - устойчивый узел;
- 4) и, наконец, симметричную точку - седло

$$x = y = \frac{\sqrt{1+2v_0} - 1}{2}. \quad (7.16)$$

В такой системе выживет один из видов: x или y . Его стационарная концентрация определяется скоростью притока субстрата и экономическим коэффициентом α . Как и в предыдущей системе (7.4) здесь причина отбора – *неустойчивость симметричного состояния*.

Генетический триггер Жакоба и Моно

Рассмотрим модель биохимической регуляции белкового синтеза, предложенную Жакобом и Моно в 1964 г. и математически разработанную Д.С. Чернавским в 1967 г. Эта модель показывает принципиальные возможности триггерных систем. Она легла в основу целой серии более подробных и конкретных моделей. Подробный вывод модели описан в книге Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. «Математическое моделирование в биофизике. М., 1975.

Схема взаимной регуляции двух систем синтеза ферментов изображена на рис. 7.9. Ген-регулятор каждой системы синтезирует неактивный репрессор. Этот репрессор, соединяясь с продуктом противоположной системы, образует активный комплекс, который обратимо реагируя с участком структурного гена, называемым опероном, блокирует синтез $mRNK$. Таким образом, продукт первой системы P_1 является корепрессором второй системы, а продукт второй системы P_2 – корепрессором первой. При этом в процессе корепрессии могут принимать участие одна, две и более молекул продукта.

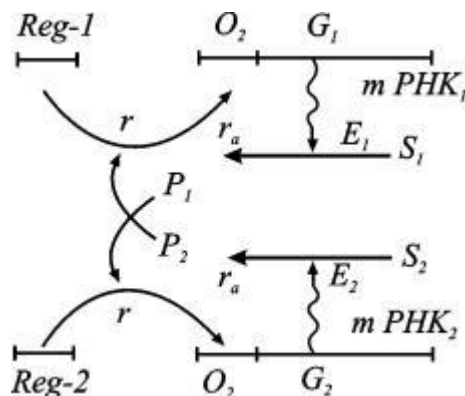


Рис. 7.9. Схема синтеза двух ферментов по Жакобу и Моно

Очевидно, что при таком характере взаимодействий при интенсивной работе первой системы вторая заблокирована, и наоборот. Простейшая система уравнений, описывающая такой тип взаимодействий, имеет вид

$$\frac{dP_1}{dt} = \frac{A_1}{B_1 + P_2^m} - q_1 P_1,$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \frac{A_2}{B_2 + P_1^m} - q_2 P_2.$$

(7.17)

Здесь P_1, P_2 – концентрации продуктов, величины A_1, A_2, B_1, B_2 выражаются через параметры своих систем. Показатель степени m показывает, сколько молекул активного репрессора (соединений молекул продукта с молекулами неактивного репрессора,

который предполагается в избытке) соединяются с опероном для блокировки синтеза *mRNK*.

Введем безразмерные переменные:

$$x_1 = \frac{F_1}{B_1^m}, \quad x_2 = \frac{F_2}{B_2^m}, \quad L_1 = \frac{A_1}{q_1 B_1}, \quad L_2 = \frac{A_2}{q_2 B_2}, \quad t' = qt \quad (7.18)$$

Опустив штрих у времени, перепишем систему в безразмерном виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{L_1}{1+x_2^m} - x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{L_2}{1+x_1^m} - x_2 \end{aligned} \quad (7.19)$$

Исследование системы (7.19) показало, что при $m = 0$ фазовый портрет имеет одну устойчивую особую точку в первом квадранте фазовой плоскости (рис. 7.10а) и не может описывать процессов переключения в системе.

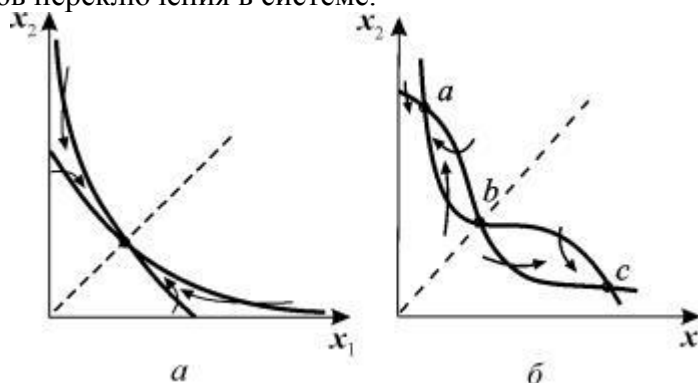
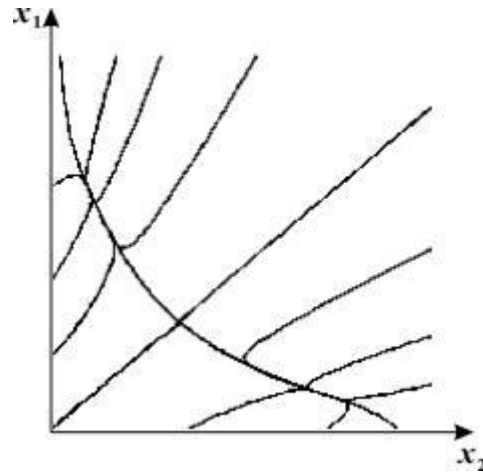


Рис. 7.10. Главные изоклины на фазовой плоскости системы 7.19. При $m = 1$ система имеет единственное устойчивое стационарное состояние (а). При $m = 2$ в системе три стационарных состояния, два из которых (а и с) – устойчивые узлы, а третье (б) – седло.

При $m \geq 2$ и определенных значениях отношения $L_1/L_2 > \gamma$ система приобретает триггерные свойства. На фазовой плоскости такая система имеет две устойчивые особые точки, между которыми расположено седло (рис. 7.10 б). Значение параметра γ является бифуркационным, причем бифуркация имеет триггерный характер (образуется седло). Отношение L_1/L_2 служит управляющим параметром, изменение значения $L_1/L_2 > \gamma$ которого может привести к смене стационарного режима в системе, как это было описано выше при рассмотрении параметрического способа переключения системы. Величина параметров L_1, L_2 зависит от многих биохимических характеристик: скорости снабжения субстратами, активности ферментов, времени жизни ферментов, *mRNK* и продуктов и проч.

Фазовый портрет триггерной системы 7.19 приведен на рис. 7.11

Рис. 7.11. Фазовый портрет триггерной системы 7.19. Значения параметров:



Таким образом, триггерные модели могут описывать процессы отбора и дифференцировки. Подобные механизмы взаимодействия в распределенной системе (при учете пространственной неоднородности и процессов переноса) могут описывать процессы морфогенеза (формообразования). Эту модель – *«распределенный генетический триггер»* - мы рассмотрим во второй части лекций.

Литература

Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. «Математическое моделирование в биофизике. М., 1975.

Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М., 1979

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999

ЛЕКЦИЯ 8

КОЛЕБАНИЯ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Понятие автоколебаний. Изображение автоколебательной системы на фазовой плоскости. Предельные циклы. Условия существования предельных циклов. Рождение предельного цикла. Бифуркация Андронова - Хопфа. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний. Модель брюсселятор. Примеры автоколебательных моделей процессов в живых системах. Колебания в темновых процессах фотосинтеза. Автоколебания в модели гликолиза. Внутриклеточные колебания концентрации кальция. Клеточные циклы.

Для биологических систем характерно периодическое изменение различных характеристик. Период этих колебаний может быть связан с периодическими изменениями условий жизни на Земле – смена времен года, смена дня и ночи. Существуют и другие геофизические ритмы – солнечные, лунные, связанные с периодами атмосферных явлений. Геофизические и биологические ритмы сопоставлены на рис. 8.1. Но многие периодические процессы имеют частоту изменения, не связанную очевидным образом с внешними геокосмическими циклами. Это так называемые «биологические часы» различной природы, начиная от колебаний биомакромолекул, биохимических колебаний, вплоть до популяционных волн.

Внутриклеточные колебания задают эндогенные биологические ритмы, которые свойственны всем живым системам. Именно они определяют периодичность деления клеток, отмеряют время рождения и смерти живых организмов. Модели колебательных систем используются в ферментативном катализе, теории иммунитета, в теории трансмембранного ионного переноса, микробиологии и биотехнологии.

С некоторыми из типов периодических движений мы уже имели дело при рассмотрении особых точек типа центр и затухающих или нарастающих колебаний в случае устойчивого и неустойчивого фокуса. Однако «биологические часы» имеют свойство, отличающее их от рассмотренных типов колебаний – *неизменность во времени периода и амплитуды* таких колебаний, означающую *стационарность и устойчивость колебательного режима*.

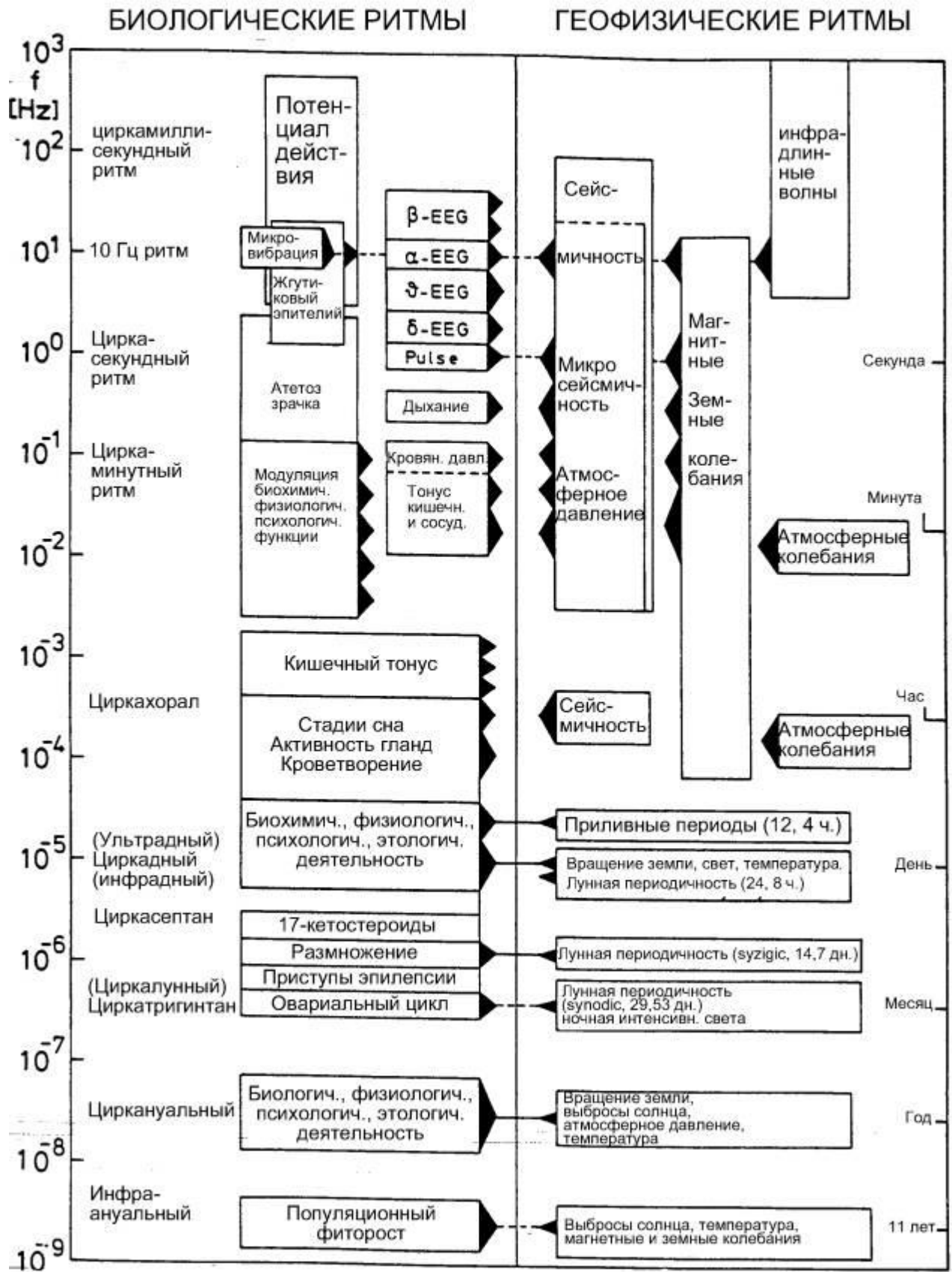


Рис. 8.1. Космофизические, геофизические и биологические ритмы. Справа – шкала периодов, слева – шкала частот

В данном случае периодическое изменение величин представляет собой один из типов стационарного поведения системы. Если колебания в системе имеют постоянные период и амплитуду, устанавливаются независимо от начальных условий и поддерживаются благодаря свойствам самой системы, а не вследствие воздействия периодической силы, система называется *автоколебательной*.

Незатухающие колебания в таких системах устойчивы, так как отклонения от стационарного колебательного режима затухают. К классу автоколебательных систем относятся колебания в гликолизе и других метаболических системах, периодические процессы фотосинтеза, колебания концентрации кальция в клетке, колебания численности животных в популяциях и сообществах.

Предельный цикл. В фазовом пространстве такому типу поведения соответствует притягивающее множество (аттрактор), называемое *предельным циклом*.

Предельный цикл есть изолированная замкнутая кривая на фазовой плоскости, к которой в пределе при $t \rightarrow \infty$ стремятся все интегральные кривые. Предельный цикл представляет стационарный режим с определенной амплитудой, не зависящий от начальных условий, а определяющийся только организацией системы. Существование предельного цикла на фазовой плоскости есть основной признак автоколебательной системы. Очевидно, что при автоколебательном процессе фаза колебаний может быть любой.

Остановимся на общих характеристиках автоколебательных систем. Рассмотрим систему уравнений общего вида:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= P(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= Q(x, y).\end{aligned}\tag{8.1}$$

Если T ($T > 0$) — наименьшее число, для которого при всяком t

$$x(t + T) = x(t), \quad y(t + T) = y(t),$$

то изменение переменных $x = x(t)$, $y = y(t)$ называется *периодическим изменением с периодом T* .

Периодическому изменению соответствует замкнутая траектория на фазовой плоскости, и обратно: всякой замкнутой траектории соответствует бесконечное множество периодических изменений, отличающихся друг от друга выбором начала отсчета времени.

Если периодическому изменению на фазовой плоскости соответствует изолированная замкнутая кривая, к которой с внешней и внутренней стороны приближаются (при возрастании t) соседние траектории по спиральям, эта *изолированная замкнутая траектория есть предельный цикл*.

Простые примеры позволяют убедиться, что система общего вида (8.1) допускает в качестве траекторий предельные циклы.

Например, для системы

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y + x[1 - (x^2 + y^2)], \\ \frac{dy}{dt} &= -x + y[1 - (x^2 + y^2)],\end{aligned}\tag{8.2}$$

траектория $x^2 + y^2 = 1$ является предельным циклом. Его параметрические уравнения будут:

$$x = \cos(t - t_1), \quad y = \sin(t - t_1),$$

а уравнения всех других фазовых траекторий запишутся в виде:

$$x = \frac{\cos(t - t_0)}{\sqrt{1 + C e^{-2(t-t_0)}}},$$

$$y = \frac{\sin(t - t_0)}{\sqrt{1 + C e^{-2(t-t_0)}}}.$$

Значениям постоянной интегрирования $C > 0$ соответствуют фазовые траектории, накручивающиеся на предельный цикл изнутри (при $t \rightarrow \infty$), а значениям $-1 < C < 0$ траектории, накручивающиеся снаружи.

Предельный цикл называется устойчивым, если существует такая область на фазовой плоскости, содержащая этот предельный цикл, ε -окрестность ε , что все фазовые траектории, начинающиеся в окрестности ε , асимптотически при $t \rightarrow \infty$ приближаются к предельному циклу.

Если же, наоборот, в любой сколь угодно малой окрестности ε предельного цикла существует по крайней мере одна фазовая траектория, не приближающаяся к предельному циклу при $t \rightarrow \infty$, то такой предельный цикл называется неустойчивым. Такие циклы разделяют области влияния (бассейны) разных притягивающих множеств.

На рис. 8.2 изображены устойчивый предельный цикл (а) и неустойчивые (б) и (в).

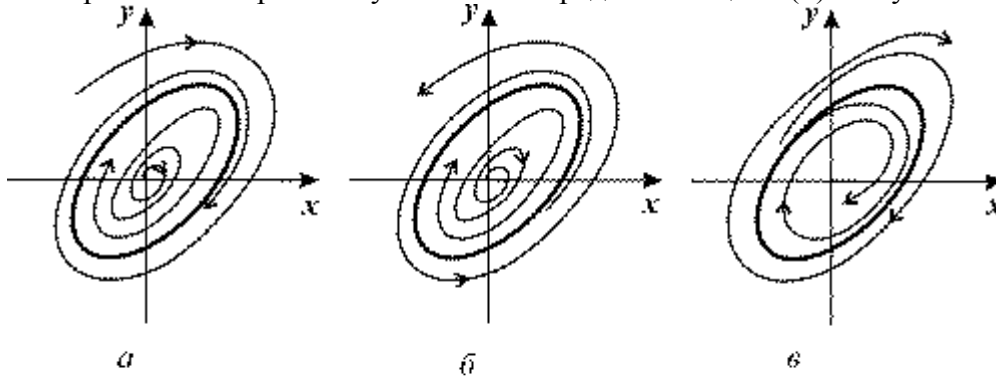


Рис. 8.2. Устойчивый (а) и неустойчивые (б и в) предельные циклы на фазовой плоскости

Неустойчивые предельные циклы, подобные изображенному на рис. 8.2 б, такие, что все траектории с одной стороны (например, изнутри) приближаются к ним, а с другой стороны (например, извне) удаляются от них при $t \rightarrow \infty$, называют «полуустойчивыми» или двойными. Последнее название связано с тем, что обычно такие циклы при подходящем изменении параметра системы расщепляются на два, один из которых устойчив, а другой неустойчив.

А.М. Ляпунов показал, что для исследования устойчивости периодического движения $x = \varphi(t)$, $y = \psi(t)$ можно идти по пути линеаризации уравнений, подобно тому, как мы это делали при исследовании устойчивости состояний равновесия. Если положить

$$x = \varphi(t) + \xi, \quad y = \psi(t) + \eta,$$

подставить эти выражения в уравнения (8.1), разложить правые части этих уравнений – функции

$$P(\varphi + \xi, \psi + \eta), \quad Q(\varphi + \xi, \psi + \eta),$$

в ряды по степеням ξ и η и отбросить нелинейные члены, то мы получим линейные уравнения (уравнения первого приближения) для координат возмущения ξ и η :

$$\frac{d\xi}{dt} = a\xi + b\eta,$$

$$\frac{d\eta}{dt} = c\xi + d\eta.$$

Коэффициенты в правой части:

$$a = P'_x[\varphi(t), \psi(t)], \quad b = P'_y[\varphi(t), \psi(t)],$$

$$c = Q'_x[\varphi(t), \psi(t)], \quad d = Q'_y[\varphi(t), \psi(t)].$$

Это система линейных дифференциальных уравнений с периодическими коэффициентами периода T , поскольку a, b, c, d суть функции от φ, ψ — периодических функций времени с периодом T . Общий вид ее решения

$$\xi = -c_1 f_{11}(t) e^{h_1 t} + c_2 f_{12}(t) e^{h_2 t},$$

$$\eta = -c_1 f_{21}(t) e^{h_1 t} + c_2 f_{22}(t) e^{h_2 t}.$$

Здесь f_{ij} — некоторые периодические функции с периодом T . От показателей h_1 и h_2 , которые носят название «характеристических показателей», зависят свойства решений для отклонений от стационарного периодического решения ξ и η . А именно, знаки их действительных частей определяют, являются ли эти решения нарастающими или затухающими. Можно показать, что в силу автономности исходной системы (8.1) один из характеристических показателей равен нулю, а другой равен h .

$$h = \frac{1}{T} \int_0^T \{P'_x[\varphi(t), \psi(t)] + Q'_y[\varphi(t), \psi(t)]\} dt,$$

где $x = \varphi(t), y = \psi(t)$ — любое периодическое решение, соответствующее рассматриваемому предельному циклу, T — период решения.

Таким образом, устойчивость предельного цикла (и устойчивость в смысле Ляпунова соответствующих периодических движений) определяется знаком характеристического показателя. Предельный цикл устойчив, если $h < 0$ и неустойчив, если $h > 0$. Если же $h = 0$, уравнения первого приближения не решают вопроса об устойчивости периодического движения.

Для нахождения предельных циклов не существует таких простых аналитических методов, как для нахождения стационарных точек и исследования их устойчивости. Однако, исследование фазовой плоскости системы позволяет ответить на вопрос, есть в данной системе предельный цикл, или нет.

Сформулируем несколько теорем, определяющих наличие предельного цикла по топологическому строению фазовой плоскости. Они могут быть полезны как при аналитическом, так и при компьютерном анализе системы.

Теорема 1. Пусть на фазовой плоскости существует область, из которой фазовые траектории не выходят, и в которой нет положений равновесия (особых точек). Тогда в этой области обязательно существует предельный цикл, причем все остальные траектории обязательно наматываются на него.

На рис. 8.3. изображена такая область G , из которой фазовые траектории не выходят. Это означает, что фазовые траектории либо входят, пересекая границу, внутрь области, либо сама граница является траекторией. Легко видеть, что такая область не может быть односвязной. Поскольку траектория наматывается на предельный цикл изнутри, это означает, что внутри этого предельного цикла на фазовой плоскости существует либо неустойчивая особая точка, либо неустойчивый предельный цикл, очевидно, не принадлежащие рассматриваемой области G .

Таким образом, если найти на фазовой плоскости такую двусвязную область, что направления фазовых траекторий на всей границе обращены внутрь этой области, то можно утверждать, что внутри этой области имеется предельный цикл.

Теорема 2. Если существует на фазовой плоскости некоторая замкнутая область, такая, что все фазовые траектории, пересекающие границу этой области, входят в нее, и внутри этой области находится неустойчивая особая точка, то в этой области обязательно имеется хотя бы один предельный цикл (рис. 8.4)

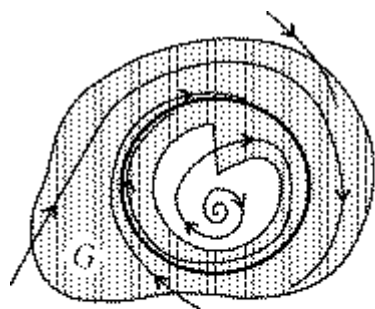


Рис. 8.3. Иллюстрация к теореме 1. Жирная кривая – предельный цикл

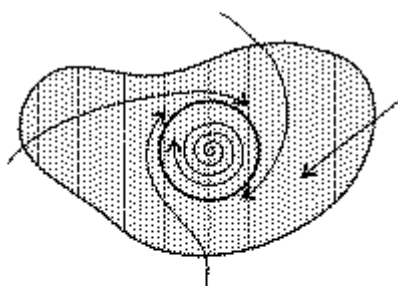


Рис. 8.4. Иллюстрация к теореме 2

Приведем также некоторые критерии отсутствия замкнутых фазовых траекторий (в том числе предельных циклов).

1. Если в системе не существует особых точек, то в ней не может быть и замкнутых фазовых траекторий.

2. Если в системе существует только одна особая точка, отличная от узла, фокуса и центра (например, седло), то такая система не допускает замкнутых фазовых траекторий.

3. Если в системе имеются только простые особые точки, причем через все точки типа узел и фокус проходят интегральные кривые, уходящие на бесконечность, то в такой системе нет замкнутых фазовых траекторий.

В случае, если критерии 1–3 выполнены, можно с уверенностью утверждать, что в системе нет предельных циклов. Однако невыполнение этих критериев

еще не позволяет сделать вывод о наличии в системе предельных циклов и, следовательно, автоколебаний.

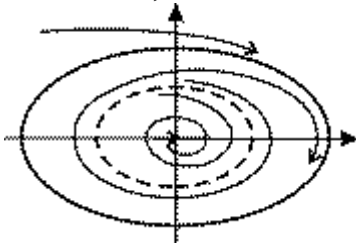


Рис. 8.5. Фазовый портрет системы, имеющий устойчивый и неустойчивый (пунктир) предельные циклы

Неустойчивый предельный цикл также может содержаться в фазовом портрете грубых систем. Однако такой предельный цикл не соответствует реальному периодическому процессу, он играет лишь роль «водораздела», по обе стороны которого траектории имеют различное поведение. Например, на рис. 8.5 представляет собой сепаратрису, отделяющую область тяготения траекторий к устойчивой особой точке, с одной стороны, и к устойчивому предельному циклу, с другой.

Рождение предельного цикла. Бифуркация Андронова-Хопфа.

Существование предельных циклов возможно лишь в системе типа (8.1), правые части которой представлены нелинейными функциями.

На бифуркационной диаграмме 4.11 мы видели, что при пересечении оси абсцисс происходит смена устойчивости фокуса. Нулевым значениям действительной части характеристических чисел (ляпуновских показателей) соответствует особая точка типа центр. В нелинейной системе, где возникает неустойчивый фокус, при этом возможно рождение предельного цикла. Такой переход легко проследить в «модельной» системе:

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= r(c - r^2), \\ \frac{d\varphi}{dt} &= 2\pi. \end{aligned} \tag{8.3}$$

Схематически возникновение предельного цикла в системе (8.3) изображено на фазопараметрической диаграмме на рис. 8.6.

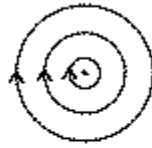
Устойчивый фокус
(неустойчивый
предельный цикл)



$$c > 0$$

a

Центр



$$c = 0$$

б

Неустойчивый фокус
(устойчивый
предельный цикл)



$$c < 0$$

в

Рис. 8.7. Докритическая (субкритическая) бифуркация Андронова – Хопфа. Жесткое возбуждение автоколебаний «Локальные события» при изменении параметра при переходе через бифуркационное значение: устойчивый фокус и неустойчивый предельный цикл пунктир, (а) при уменьшении параметра c переходят в центр (б), а затем в неустойчивый фокус (в). Внешний большой устойчивый предельный цикл находится за пределами локальной системы, в которой происходит бифуркация.

«Модельной» системой (см. лекция 6), описывающей рождение предельного цикла при жестком возбуждении, является система:

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= r(c + r^2 - r^4), \\ \frac{d\varphi}{dt} &= 2\pi. \end{aligned} \tag{8.4}$$

Приравняв правую часть первого уравнения нулю, получим стационарные значения r :

$$\begin{aligned} r &= 0, \\ r^2 &= 1 \pm (1 + c)^{1/2}. \end{aligned}$$

Ветвь $r = 0$ устойчива при $c < 0$ и неустойчива при $c > 0$.

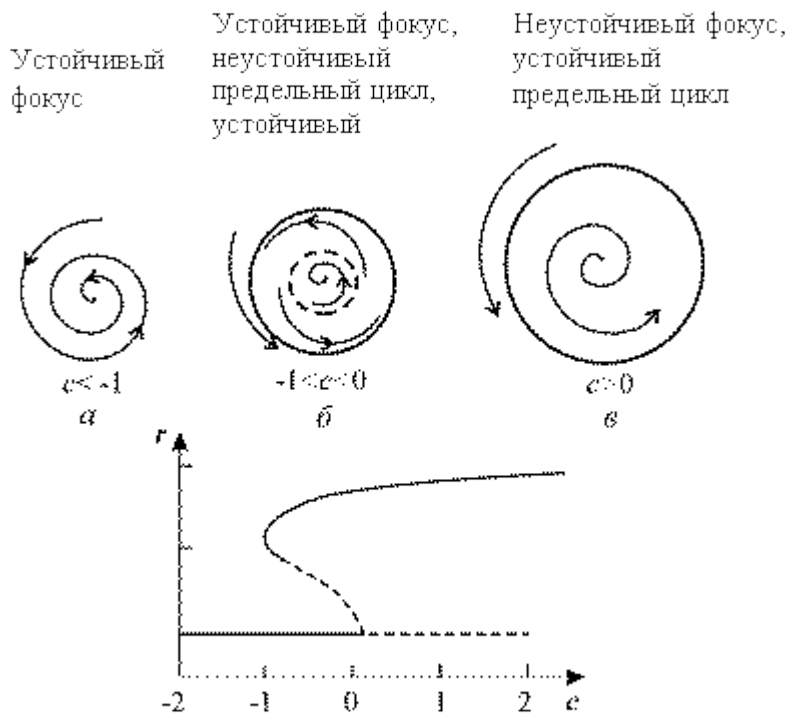


Рис 8.8. Фазовые траектории в окрестности «черной дыры» при разных значениях параметра c .

При $c > -1$ стационарное решение $r = [1 \pm (1+c)^{1/2}]^{1/2}$ – устойчивый предельный цикл.

При $-1 < c < 0$ стационарное решение $r = [1 \pm (1+c)^{1/2}]^{1/2}$ – неустойчивый предельный цикл.

Рассмотрим, что произойдет, если двигаться по параметру c , начиная с отрицательных значений (Рис.8.8). Первоначально имеется единственное устойчивое стационарное состояние $r = 0$, колебаний нет. При $c > -1$ существует также устойчивый предельный цикл, но система не покидает своего устойчивого стационарного состояния. Однако после того как c становится положительным, стационарное состояние становится неустойчивым, и происходит резкий скачок к устойчивому предельному циклу. В системе начинаются колебания сразу большой амплитуды. Если двигаться от положительных значений c к отрицательным, колебания большой амплитуды сохраняются до тех пор, пока c не станет меньше -1 , а затем внезапно исчезнут. Таким образом при $-1 < c < 0$ могут существовать два различных типа поведения. Какой из них реализуется, зависит от предыстории системы. Такой феномен называется *эффектом гистерезиса*.

При увеличении параметра c и его переходе через ноль скачком возникают устойчивые автоколебания конечной амплитуды и частоты. Для промежуточных значений параметра c существуют два типа устойчивого поведения (два аттрактора) – устойчивое стационарное состояние и устойчивый предельный цикл.

Винфри (*Winfree A.T.*) назвал области, в которых возможны два режима: устойчивая точка покоя и предельный цикл, – *черной дырой* (рис. 8.8 б). В этой области параметров можно так приложить возмущение к колебательной системе, что она попадет в область притяжения точки покоя, что приведет к прекращению колебаний. В частности, это показано для уравнений Ходжкина–Хаксли, моделирующих проведение нервного импульса (см. ниже).

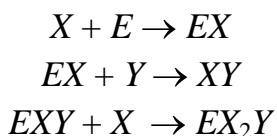
Брюсселятор. Простейшим классическим примером существования автоколебаний в системе химических реакций является тримолекулярная модель «Брюсселятор», предложенная в Брюсселе Пригожиным и Лефевром (1965). Основной целью при изучении этой модели было установление качественных типов поведения, совместимых с фундаментальными законами химической и биологической кинетики.

В этом смысле брюсселятор играет роль базовой модели, такую же как гармонический осциллятор в физике, или модели Вольтерра в динамике популяций. Во 2-й части лекций мы остановимся на пространственно-временных свойствах распределенной системы, локальным элементом которой является брюсселятор. Здесь мы рассмотрим свойства брюсселятора как автоколебательной системы.

Брюсселятор содержит простейшую реализацию кубической нелинейности посредством химической реакции

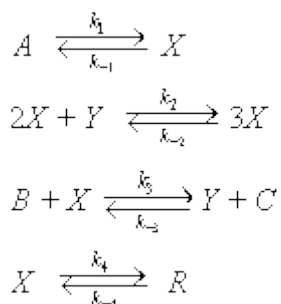


Хотя тримолекулярная стадия в химической кинетике не столь распространена, как бимолекулярные процессы, выражения для скорости ряда биохимических реакций в определенных случаях можно свести к кубическому виду. В качестве примера приведем следующую последовательность ферментативных реакций:



Здесь предполагается что фермент E имеет по крайней мере три каталитических центра, способных одновременно фиксировать две молекулы X и одну молекулу Y . Если образующиеся комплексы распадаются с достаточно большой скоростью, а ферменты присутствуют в небольших количествах, легко показать, что всю последовательность реакций можно свести к одной стадии, дающей нелинейный член типа X^2Y в выражении для скорости реакции.

Брюсселятор представляет собой следующую схему гипотетических химических реакций:



Здесь A, B — исходные вещества, C, R — продукты, X, Y — промежуточные вещества.

Пусть конечные продукты C и R немедленно удаляются из реакционного пространства. Это означает, что обратные константы $k_{-3} = k_{-4} = 0$. Если субстрат A находится в избытке, $k_{-1} = 0$. Предположим также, что $k_{-2} = 0$. Значения остальных констант положим равными единице. Тогда схема реакций 9.2 (в случае точечной системы) описывается системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= A + X^2 Y - (B+1)X, \\ \frac{dy}{dt} &= BX - X^2 Y. \end{aligned} \quad (8.6)$$

Модель (8.5) имеет одну особую точку с координатами:

$$\bar{X} = A, \quad \bar{Y} = \frac{B}{A}. \quad (8.7)$$

Исследуем стационарное решение (8.6) на устойчивость по методу Ляпунова. Введем переменные, характеризующие отклонения от особой точки:

$$\xi = x - \bar{x}, \quad \eta = y - \bar{y}.$$

Линеаризованная система имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{dt} &= (B-1)\xi + A^2\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} &= -B\xi - A^2\eta. \end{aligned}$$

Характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} B-1-\lambda & A^2 \\ -B & -A^2-\lambda \end{vmatrix} = 0$$

или

$$\lambda^2 + (A^2 + 1 - B)\lambda + A^2 = 0$$

имеет корни:

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}(A^2 + 1 - B) \pm \frac{1}{2}\sqrt{(A^2 + 1 - B)^2 - 4A^2}. \quad (8.7)$$

Напомним, что особая точка является устойчивой, если действительные части корней характеристического уравнения отрицательны. Из выражения (8.7) видно, что при $B < 1 + A^2$ особая точка (8.6) устойчива. Если же $B > 1 + A^2$ особая точка становится неустойчивой, и у системы (8.5) появляется устойчивый предельный цикл. Значение $B = 1 + A^2$ является бифуркационным. Если величина B лишь немного превосходит бифуркационный порог, автоколебания в системе носят квазигармонический характер. Таким образом, брюсселятор при выполнении условия

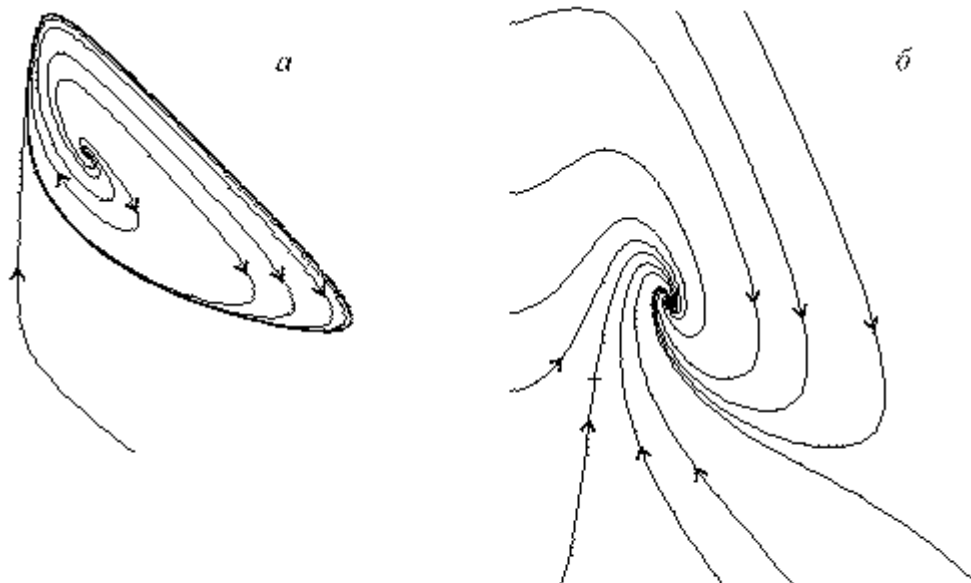


Рис. 8.9. Фазовый портрет системы брюсселятор при $B > 1 + A^2$ (а) и $B < 1 + A^2$ (б).

$$B > 1 + A^2 \quad (8.8)$$

является автоколебательной системой. Фазовый портрет брюсселятора при разных значениях параметров изображен на рис. 8.9

Здесь мы приведем краткий обзор нескольких «успешных» моделей колебательных биологических процессов. Более подробно некоторые колебательные процессы будут рассмотрены в лекциях 9, 11, 12.

Модель темновых процессов фотосинтеза.

Одной из первых моделей, описывающих колебательный процесс в живой системе, была модель темновых процессов фотосинтеза, предложенная и исследованная Д.С.Чернавским с сотрудниками (1967). Модель является примером системы второго порядка с квадратичными правыми частями, в которой возникают автоколебания (существует предельный цикл) и допускает полное аналитическое исследование (Белюстина, 1967)

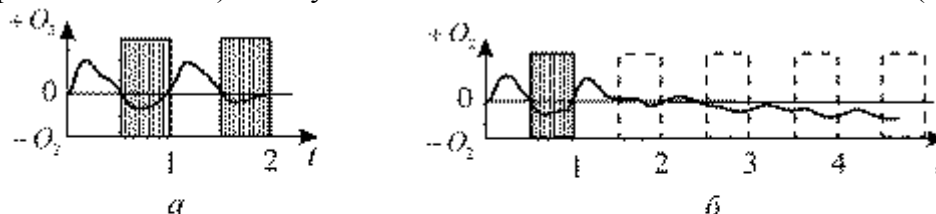


Рис. 8.10. Зависимость поглощения кислорода и выделения углекислоты зеленым листом от времени. а - при периодическом освещении, б - при непрерывном освещении

Известно, что в условиях смены дня и ночи интенсивность фотосинтеза, то есть скорость выделения кислорода и поглощения CO_2 изменяется периодически (рис.8.10 а). Если

растение поместить в условия непрерывной освещенности, то периодичность в интенсивности фотосинтеза с периодом несколько часов сохраняется достаточно длительное время. По-видимому, растение имеет свой внутренний ритм, синхронизованный с периодическим внешним воздействием.

Напомним, что в процесс фотосинтеза входят световой и темновой циклы химических реакций. Первый включает поглощение энергии квантов света и, через ряд промежуточных стадий, приводит к образованию высокоэнергетических восстановленных химических соединений и богатых энергией молекул АТФ. Эти вещества употребляются в темновом цикле (цикле Кальвина), в котором свет непосредственно не участвует. Здесь происходит восстановление углекислоты CO_2 с помощью веществ, богатых энергией, и доноров водорода, полученных в световом цикле, и превращение ее в углеводы - фруктозу и глюкозу (рис. 8.11).

В цикле участвуют углеводы с различным содержанием углерода (индекс внизу означает число атомов углевода в молекуле). Все трехуглеродные сахара имеют общее название триозы (c_3), пятиуглеродные (c_5) - пентозы, шестиуглеродные (c_6) - гексозы. Цикл замкнут, т.е. вещество, к которому первоначально присоединяется углекислота (акцептор CO_2 , обозначенный на рис. 8.8 символом c_5) в результате реакции регенерируется. Самые простые сахара - триозы - непосредственно связаны со световым циклом, остальные сахара со световым циклом не связаны. Все реакции в цикле, за исключением первичной фиксации CO_2 на рибулезе, бимолекулярные, и зависимость скорости реакции от концентрации описывается членами второго порядка.



Рис. 8.11. Упрощенная схема цикла Кальвина темновых реакций фотосинтеза - превращения углекислоты в углеводы.

Для упрощения системы были выделены группы веществ, реакции между которыми протекают быстро и обратимо, легкие сахара (трехуглеродистые углеводы) и более тяжелые шестиуглеродные сахара. Суммарная концентрация первых обозначалась условно c_3 , а вторых c_6 .

Предполагалось, что прибыль тяжелых сахаров c_6 может осуществляться за счет соединения двух легких c_3 . Их убыль, так же как и убыль тяжелых сахаров, происходит в результате бимолекулярного взаимодействия тяжелых и легких сахаров. Имеет место также приток продукта c_3 в сферу реакции за счет биохимически сходных процессов (гликолиза, дыхания). Эти предположения приводят к системе уравнений:

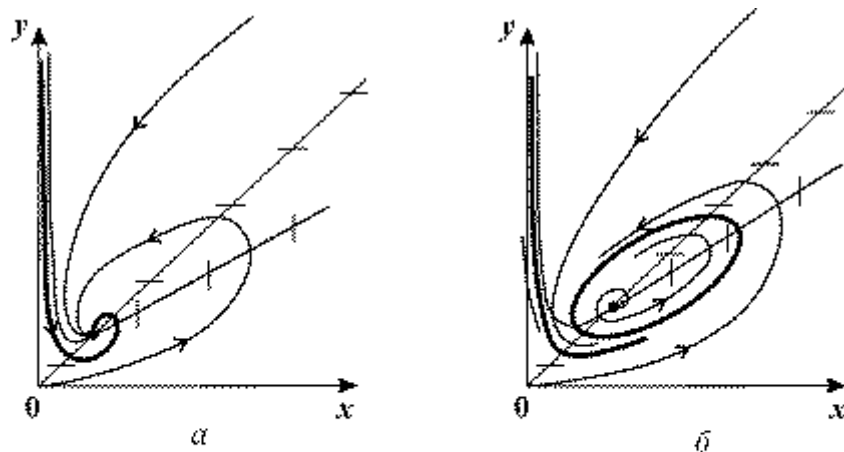


Рис. 8.12. Фазовый портрет системы (8.9) при разных соотношениях параметров (указаны в тексте). *а* – стационарное состояние (1,1) – устойчивый фокус. *б* – (1,1) – неустойчивый фокус, жирная кривая – предельный цикл

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x^2 - (1-\gamma)xy + \gamma, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{1}{7} \varepsilon (7x^2 - y^2 - 6xy). \end{aligned} \quad (8.9)$$

Переменные представляют собой нормированные концентрации легких (x) и тяжелых (y) сахаров. В положительном квадранте имеется одно состояние равновесия с координатами (1,1). Изоклины горизонтальных касательных определяются из уравнения

$$(x - y)\left(x + \frac{1}{7}y\right) = 0,$$

а изоклины вертикальных касательных – из уравнения

$$x^2 - (1 + \gamma)xy + \gamma = 0.$$

На рис. 8.12 изображены фазовые портреты системы. При $\varepsilon < \frac{7}{8}(1-\gamma)$ это устойчивый фокус (рис. 8.12 *а*). При $\varepsilon > \frac{7}{8}(1-\gamma)$ – неустойчивый фокус, окруженный предельным циклом (рис. 8.12 *б*).

Колебания в гликолизе.

Классическим примером колебательной биохимической реакции является гликолиз. В процессе гликолиза осуществляется распад глюкозы и других сахаров, при этом соединения, содержащие шесть молекул углерода, превращаются в трикарбоновые кислоты, включающие три молекулы углерода. За счет избытка свободной энергии в процессе гликолиза на одну молекулу шестиуглеродного сахара образуются две молекулы АТФ. Основную роль в генерации наблюдаемых колебаний концентраций компонентов реакции: фруктозо-6-фосфата, фруктозо-1,6-фосфата и восстановленного НАД

(никотинаминадениндинуклеотид) играет ключевой фермент гликолитического пути – фосфофруктокиназа (ФФК). Упрощенная схема реакций представлена на рис. 8.13:

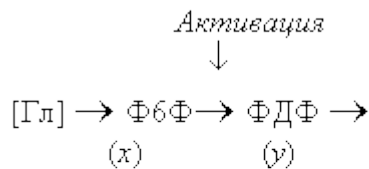


Рис. 8.13. Упрощенная схема реакций гликолиза

На схеме [Гл] - глюкоза, Ф6Ф - фруктозо-6-фосфат – субстрат ключевой реакции, ФДФ - продукт этой реакции, который является субстратом в следующей стадии. Обе реакции катализируются ферментами. В безразмерных переменных система описывающих реакции уравнений может быть записана в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k - x \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)} \\ \frac{dy}{dt} &= x \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)} - q \frac{y}{(K'_{my} + y)} \end{aligned}$$

Здесь зависимости скоростей реакций от переменных записаны в форме Михаэлиса-Ментен (Моно), как это было представлено в уравнении (8.10). Если выполняются условия: $K_{mx} \gg x$, $K_{my} \gg y$, можно произвести замену переменных

$$t' = \frac{t k K'_{m_y}}{K_{m_x} K_{m_y} (q - k)}, \quad x' = \frac{x K'_{m_y}}{K_{m_x} K_{m_y} (q - k)}, \quad y' = y \frac{q - k}{k K'_{m_y}}$$

Опустив штрихи у новых переменных, получим систему в безразмерном виде :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 1 - xy, \\ \frac{dy}{dt} &= \alpha y \left(x - \frac{1+r}{1+ry} \right) \end{aligned} \tag{8.10}$$

где

$$\alpha = \frac{(q - k)^2 K_{m_x} K_{m_y}}{(K'_{m_y})^2 k x}, \quad r = \frac{k}{q + k}$$

Кинетика изменений переменных и фазовые портреты системы (8.10) при разных значениях параметров представлены на рис. 8.14

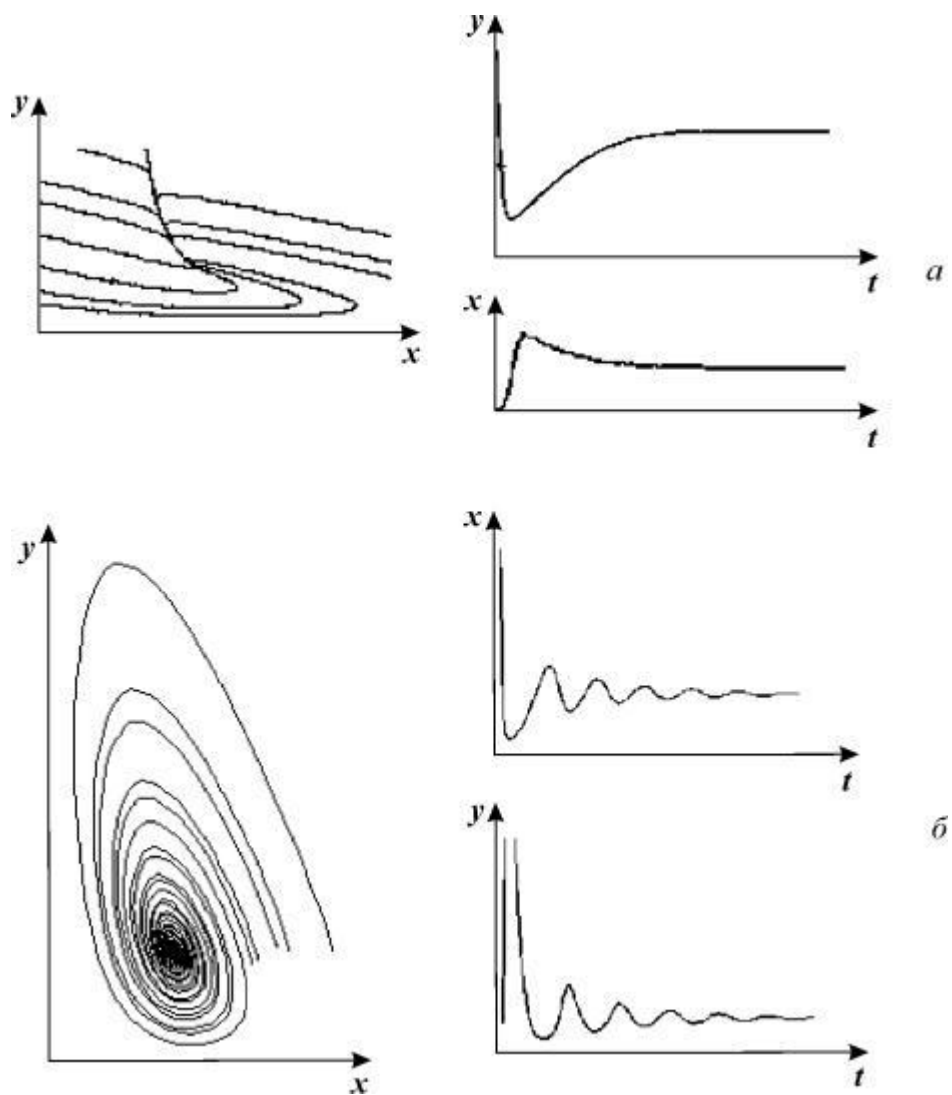


Рис. 8.14. Модель гликолиза (8.10). Кинетика изменений концентраций фруктозо-6-фосфата (x) и фруктозодифосфата (y) (справа) и фазовый портрет системы (слева) при разных значениях параметров системы, *a* - бесколебательный процесс (узел на фазовой плоскости), $\alpha = 0.25$; $r = 1$. *б* - затухающие колебания (устойчивый фокус на фазовой плоскости) $\alpha = 4$; $r = 0.2$

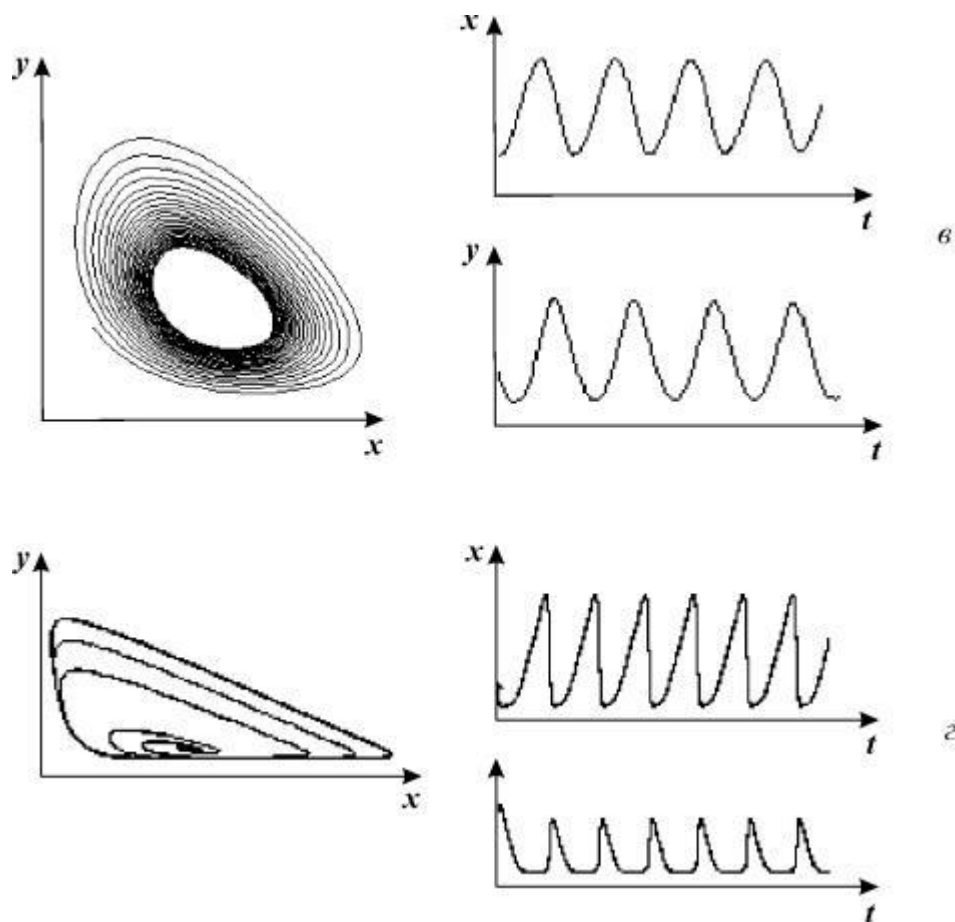


Рис. 8.14. Модель гликолиза (8.10). Кинетика изменений концентраций фруктозо-6-фосфата (x) и фруктозодифосфата (y) (справа) и фазовый портрет системы (слева) при разных значениях параметров системы, β – колебания с постоянной амплитудой и фазой, близкие к гармоническим (предельный цикл на фазовой плоскости), $\alpha = 6$; $r = 0.2$. γ – релаксационные колебания с постоянной амплитудой и фазой, (предельный цикл почти треугольной формы на фазовой плоскости) $\alpha = 8$; $r = 0.5$

Интересно, что колебательные реакции в системе гликолиза были сначала предсказаны на математической модели (Higgins, 1964), и лишь после этого зарегистрированы экспериментально с помощью метода дифференциальной спектроскопии в лаборатории Б. Чанса (1966).

Внутриклеточные колебания кальция.

Во многих типах живых клеток наблюдаются колебания внутриклеточной концентрации кальция, период которых может варьировать от 0,5 до 10 мин. Простейшая схема процессов, приводящих к гармонично обусловленным колебаниям кальция, основой которых служит кальций индуцированный выхода кальция из клетки, приведена на рис. 8.15. Такие колебания впервые наблюдались Эндо с соавторами (1970) на клетках скелетных мышц, Фабиато (1975) на клетках саркоплазматического ретикулума сердца быка, и позднее — многими другими исследователями.

Схема и модель процессов, предложена и описана в [Dupont and Goldbetter (1989, 1994)]. Рассматриваются приток и отток кальция в клетку через плазматическую мембрану (константы скоростей v_1 и v_2 , соответственно); гормонально активируемое

освобождение кальция из пула (скорость v_3); активный транспорт цитозольного кальция в пул, (v_4), освобождение кальция из пула, активируемое цитозольным кальцием (v_5); свободный отток кальция из пула в цитозоль (v_6). Модель состоит из двух дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= v_1 - v_2 + v_3 - v_4 + v_5 + v_6 \\ \frac{dS_2}{dt} &= v_4 - v_5 - v_6 \end{aligned} \quad (8.11)$$

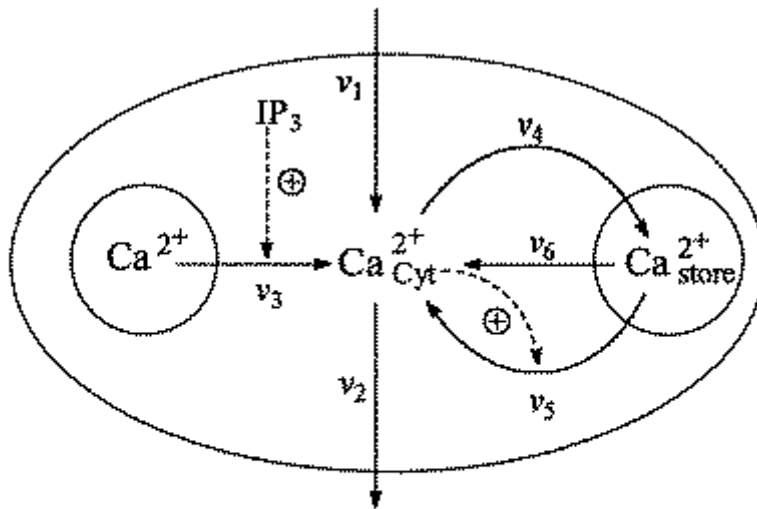


Рис. 8.15: Схема процессов, приводящих к внутриклеточным колебаниям кальция (Dupont, Goldbeter, 1983). IP_3 - рецептор, стимулирующий колебания

Здесь S_1 - концентрация кальция в цитозоле, S_1 - концентрация кальция в гормонально чувствительном пуле.

Выражения для величин скоростей были предложены в Simogyi, Stuckin (1991):

$$v_2 = k_2 S_1; \quad v_4 = k_4 S_1; \quad v_5 = \frac{k_5 S_2 S_1^{nH}}{K_{0.5}^{nH} + S_1^{nH}}; \quad v_6 = k_6 S_2 \quad (8.12)$$

Модель предсказывает колебания концентрации кальция во времени, по форме близкие к экспериментальным (рис. 8.16).

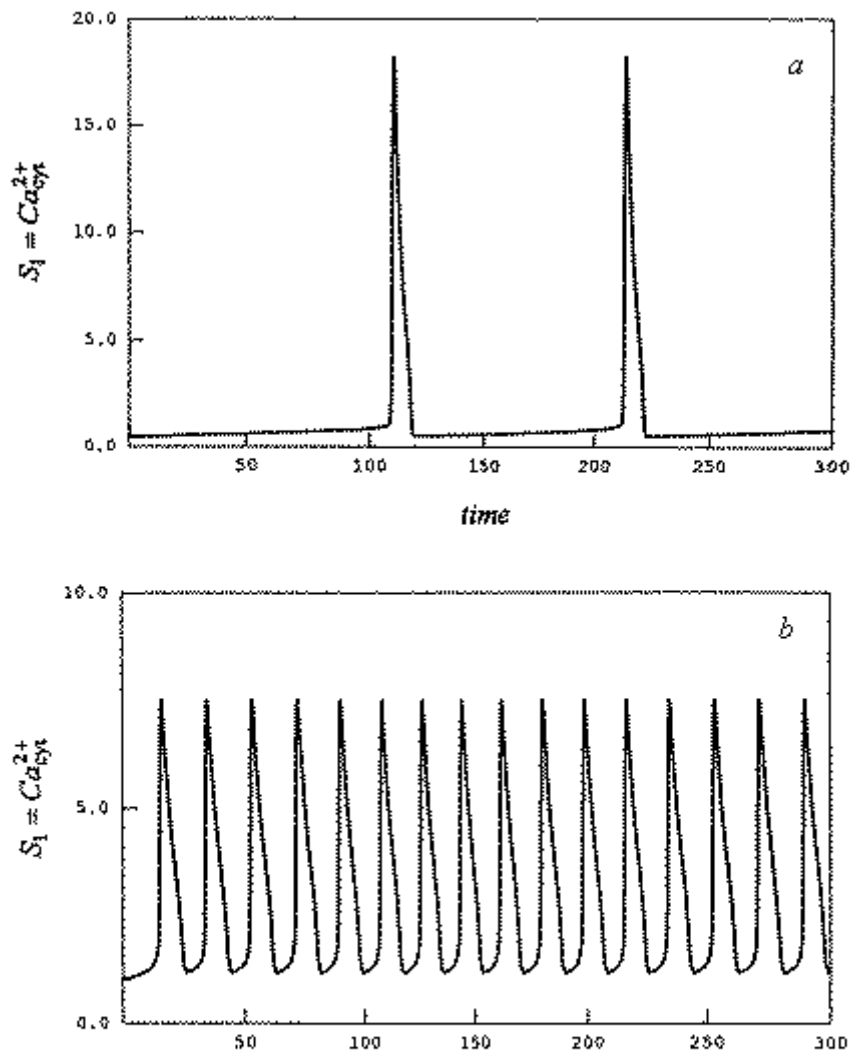


Рис. 8.16: Модель внутриклеточных колебаний кальция. Кинетика концентрации Ca при разных значениях параметров.
a - $k_3 = 1$, $\nu_0 = 1.4$, *б* - $k_3 = 1$, $\nu_0 = 3.0$. (Dupont, Goldbeter, 1983).

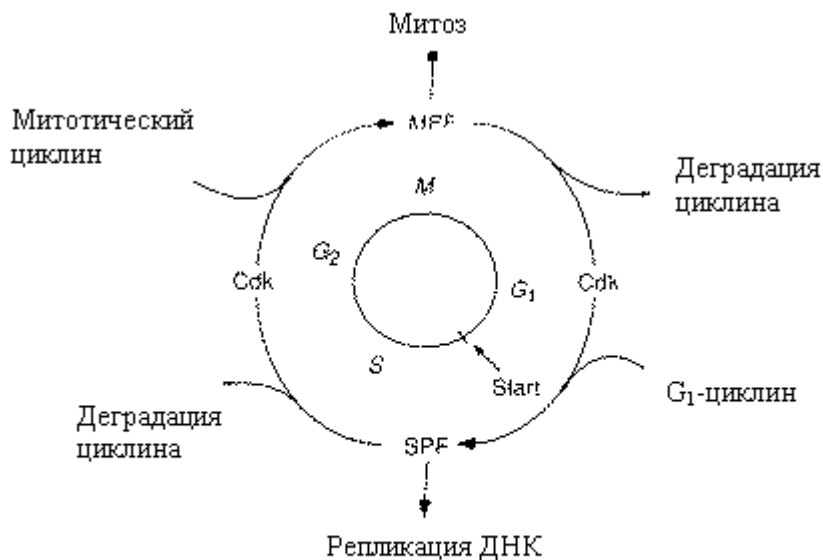


Рис. 8.17. Схема регуляции клеточного цикла

Клеточные циклы.

В процессе жизненного цикла клетка удваивает свое содержимое и делится на две. В организме млекопитающего для поддержания жизни производятся ежесекундно миллионы новых клеток. Нарушение регуляции пролиферации клеток проявляется как онкологическое заболевание. Этим вызван большой интерес к изучению и моделированию механизмов регуляции клеточного деления.

Схема клеточного цикла изображена на рис. 8.17. Клеточный цикл состоит из двух периодов: митоз (*M*-фаза) включает разделение предварительно удвоенного ядерного материала, деление ядра и деление самой клетки - цитокинез и занимает около часа. Значительно более длительный период между двумя митозами занимает интерфаза, включающая стадию роста *G*₁, фазу репликации ДНК (*S*), фазу подготовки к делению *G*₂. Клеточный цикл (рис.8.17) регулируется генами и белками-ферментами двух основных классов.

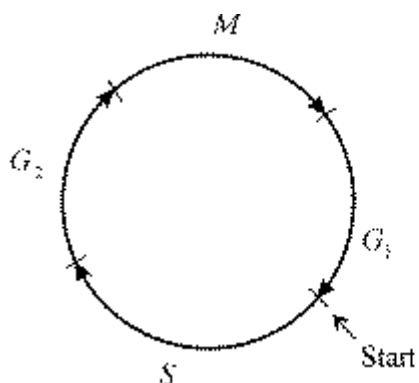


Рис. 8.18. Схема стадий клеточного цикла

Циклин-зависимые протеин-киназы (Cdk) индуцируют последовательность процессов путем фосфорилирования отдельных белков. Циклины, которые синтезируются и деградируют при каждом новом цикле деления, связываются с

молекулами Cdk и контролируют их способность к фосфорилированию, без циклина Cdk не активны. Количество этих молекул-регуляторов различно в разного вида клетках.

В делении дрожжевой клетки основные роли играют один Cdk и девять циклинов, которые образуют девять разных циклин-Cdk комплексов. У гораздо более сложно организованных млекопитающих изучено шесть Cdk и полтора десятка циклинов. Контроль выхода клетки из G_1 , и G_2 фаз осуществляют промотор-фактор S -фазы (SPF) и промотор-фактор M -фазы (MPF), представляющие собой гетеродимеры. Существует особая контрольная точка клеточного цикла (Start), с которой заканчивается рост (G_1 фаза) и начинается процесс синтеза ДНК.

Простая модель процесса предложена Тайсоном (Tyson, 1995). Постулируется существование фактора транскрипции SBF, который может быть в активной S_a и пассивной S_i форме. Он переходит в активную форму под действием циклина Cln (N) и Start-киназы (Cdc28-Cln3) (A) и инактивируется другим веществом (E). Циклин продуцируется путем активации SBF и деградирует. SBF активируется Chu и Start-киназой и инактивируется фосфатазой. Безразмерная модель процессов имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{d\tau} &= \frac{s}{k_1 + s} - n, \\ \frac{ds}{d\tau} &= (\alpha + \lambda n) \frac{1-s}{k_1 + 1-s} - \mu \frac{s}{k_2 + s} \end{aligned} \quad (8.13)$$

Модель имеет одно или три стационарных решения (два устойчивых) в зависимости от значений параметров, и при увеличении параметра α (в процессе роста клетки) описывает переключение системы из G_1 в S фазу.

Добавление двух уравнений сходного вида позволяет описать также переключение из G_2 в фазу митоза M . Полная модель, учитывающая и другие регуляторные ферменты в фосфорилированной и дефосфорилированной форме содержит 9 нелинейных уравнений (Novak, Tyson 1993) и хорошо описывает кинетику деления ооцитов *Xenopus*. При соответствующем подборе параметров она применима к описанию деления других типов клеток.

Большое количество работ было посвящено попыткам моделирования периодического воздействия на клеточный цикл с целью оптимизации параметров рентгено- радио- или хемотерапии при воздействии на клетки онкологических опухолей.

В современной литературе по математической биологии рассмотрены сотни автоколебательных систем на разных уровнях организации живой природы. Несомненно, колебательный характер процессов — эволюционное изобретение природы, и их функциональная роль имеет несколько разных аспектов.

Во-первых колебания позволяют разделить процессы во времени, когда в одном компартменте клетки протекает сразу несколько различных реакций, организуя периоды высокой и низкой активности отдельных метаболитов. Во-вторых, характеристики колебаний, их амплитуда и фаза, несут определенную информацию и могут играть регуляторную роль в каскадах процессов, проходящих на уровне клетки и живого организма. Наконец, колебательные (потенциально или реально) системы служат локальными элементами

распределенных активных сред, способных к пространственно-временной самоорганизации, в том числе к процессам морфогенеза. Эту роль колебательных систем мы подробно рассмотрим во второй части лекций.

Литература

Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э. Теория колебаний. М., Наука, 1981.

Белюстина Л.Н., Кокина Г.А. Качественное исследование уравнений фотосинтеза. – В сб. Колебательные процессы в биологических и химических системах. М., Наука, 1967

Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, стабильности и флуктуаций. М., 1978

Николис Ж, Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. М., Мир., 1979

Чернавский Д.С., Чернавская Н.М. О колебаниях в темновых реакциях фотосинтеза. – В сб. Колебательные процессы в биологических и химических системах. М., Наука, 1967

Dupont G. and Goldbeter A. Theoretical insights into the origin of signal-induced calcium oscillations, in Goldbeter A. (ed). Cell to Cell signalling: From experiments to theoretical models. Acad. Press, London, pp. 461-474, 1989

Dupont G. and Goldbeter A. Oscillations and waves of cytosolic calcium: insights from theoretical models. Bioessays, 14, 485-493, 1992

Higgins J.A. A chemical mechanism for oscillations in glycolytic intermediates in yeast cells. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, v.51, 1954

Higgins J.A. The theory of oscillating reactions. Ing. Chem. V.59, N5, 1967

Hopf E. Abzweigung einer periodischen Lösung von einer stationären Lösung eines Differentialsystems (bifurcation of a periodic solution from stationary solution of a system of differential equations) Ber. Math-phys. Kl. Sachs. Akad. Wiss. Leipzig 94, 3-22, 1942

Novak B, Tyson J.J. Modeling the cell division cycle: M-phase trigger, oscillation and size control, J. Theor. Biol. 165, 101-104, 1993

Somogyi R, Stuckin J.W. Hormone-induced calcium oscillations in liver cells can be explained by a simple one pool model. J. Biol. Chem. 266, 11068-11077, 1991

Prigogine I.R., Lefebvre R. Symmetry breaking instabilities in dissipative systems. J. Chem. Phys., 48, 1665-1700, 1968

Winfree A.T. The Geometry of Biological Time. Springer, 1980

ЛЕКЦИЯ 9

МОДЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ ВИДОВ

Гипотезы Вольтерра. Аналогии с химической кинетикой. Вольтерровские модели взаимодействий. Классификация типов взаимодействий Конкуренция. Хищник-жертва. Обобщенные модели взаимодействия видов. Модель Колмогорова. Модель взаимодействия двух видов насекомых Макарура. Параметрический и фазовые портреты системы Базыкина.

Основателем современной математической теории популяций справедливо считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служат дифференциальные и интегродифференциальные уравнения. (Vito Volterra. Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris, 1931). В последующие десятилетия популяционная динамика развивалась, в основном, в русле высказанных в этой книге идей. Русский перевод книги Вольтерра вышел в 1976 г. под названием: «Математическая теория борьбы за существование» с послесловием Ю.М. Свиричева, в котором рассматривается история развития математической экологии в период 1931-1976 гг.

Книга Вольтерра написана так, как пишут книги по математике. В ней сначала сформулированы некоторые предположения о математических объектах, которые предполагается изучать, а затем проводится математическое исследование свойств этих объектов.

Системы, изученные Вольтерра, состоят из двух или нескольких видов. В отдельных случаях рассматривается запас используемой пищи. В основу уравнений, описывающих взаимодействие этих видов, положены следующие представления.

Гипотезы Вольтерра

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.
2. Особи каждого вида отмирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.
3. Хищные виды поедают жертв, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.
4. Если имеется пища в ограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемой видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятому с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).
5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида в единицу времени пропорционален численности вида.
6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Аналогии с химической кинетикой

Эти гипотезы имеют близкие параллели с химической кинетикой. В уравнениях популяционной динамики, как и в уравнениях химической кинетики, используется “принцип соударений”, когда скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагирующих компонентов.

Действительно, согласно гипотезам Вольтерра, скорость процесса отмирания каждого вида пропорциональна численности вида. В химической кинетике это соответствует мономолекулярной реакции распада некоторого вещества, а в математической модели – отрицательным линейным членам в правых частях уравнений.

Согласно представлениям химической кинетики, скорость бимолекулярной реакции взаимодействия двух веществ пропорциональна вероятности столкновения этих веществ, т.е. произведению их концентрации. Точно так же, в соответствии с гипотезами Вольтерра, скорость размножения хищников (гибели жертв) пропорциональна вероятности встреч особей хищника и жертвы, т.е. произведению их численностей. И в

том и в другом случае в модельной системе появляются билинейные члены в правых частях соответствующих уравнений.

Наконец, линейные положительные члены в правых частях уравнений Вольтерра, отвечающие росту популяций в неограниченных условиях, соответствуют автокаталитическим членам химических реакций. Такое сходство уравнений в химических и экологических моделях позволяет применить для математического моделирования кинетики популяций те же методы исследований, что и для систем химических реакций.

Классификация типов взаимодействий

В соответствии с гипотезами Вольтерра взаимодействие двух видов, численности которых x_1 и x_2 , могут быть описаны уравнениями:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= a_1 N_1 + b_{12} N_1 N_2 - c_1 N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= a_2 N_2 + b_{21} N_1 N_2 - c_2 N_2^2 \end{aligned} \quad (9.1)$$

Здесь параметры a_i - константы собственной скорости роста видов, c_i - константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции), b_{ij} - константы взаимодействия видов, ($i, j=1,2$). Знаки этих коэффициентов определяют тип взаимодействия.

В биологической литературе обычно классифицируют взаимодействия по участвующим в них механизмам. Разнообразие здесь огромно: различные трофические взаимодействия, химические взаимодействия, существующие между бактериями и планктонными водорослями, взаимодействия грибов с другими организмами, сукцессии растительных организмов, связанные в частности, с конкуренцией за солнечный свет и с эволюцией почв и т.д. Такая классификация кажется необозримой.

Е. Одум, учитывая предложенные В.Вольтерра модели, предложил классификацию не по механизмам, а по результатам. Согласно этой классификации, оценивать взаимоотношения следует как положительные, отрицательные или нейтральные в зависимости от того, возрастает, убывает или остается неизменной численность одного вида в присутствии другого вида. Тогда основные типы взаимодействий могут быть представлены в виде таблицы.

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВИДОВ

СИМБИОЗ	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
ХИЩНИК-ЖЕРТВА	+	-	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
АМЕНСАЛИЗМ	0	-	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
КОНКУРЕНЦИЯ	-	-	$b_{12}, b_{21} < 0$
НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

В последнем столбце указаны знаки коэффициентов взаимодействия из системы (9.1)

Рассмотрим основные типы взаимодействий

Уравнения КОНКУРЕНЦИИ:

Как мы уже видели в лекции 6, уравнения конкуренции имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2) \end{aligned} \quad (9.2)$$

Стационарные решения системы:

$$(1). \bar{x}_1^{(1)} = 0, \bar{x}_2^{(1)} = 0$$

Начало координат, при любых параметрах системы представляет собой неустойчивый узел.

$$(2). \bar{x}_1^{(2)} = 0, \bar{x}_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2} \quad (9.3)$$

Стационарное состояние (9.3) представляет собой седло при $a_1 > b_{12}/c_2$ и устойчивый узел при $a_1 < b_{12}/c_2$. Это условие означает, что вид вымирает, если его собственная скорость роста меньше некоторой критической величины.

$$(3). \bar{x}_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, \bar{x}_2^{(3)} = 0 \quad (9.4)$$

Стационарное решение (9.4) — седло при $a_2 > b_{21}/c_1$ и устойчивый узел при $a_2 < b_{21}/c_1$

$$(4). \bar{x}_1^{(4)} = \frac{a_1c_2 - a_2b_{12}}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}}; \bar{x}_2 = \frac{c_1b_{12} - b_{21}a_1}{c_1c_2 - b_{12}b_{21}} \quad (9.5)$$

Стационарное состояние (9.5) характеризует сосуществование двух конкурирующих видов и представляет собой устойчивый узел в случае выполнения соотношения:

$$\frac{a_1b_{12}}{c_2} < a_1 < \frac{a_2c_1}{b_{21}}$$

Отсюда следует неравенство:

$$b_{12}b_{21} < c_1c_2, \quad (9.6)$$

позволяющее сформулировать условие сосуществования видов:

Произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутри популяционного взаимодействия.

Действительно, пусть естественные скорости роста двух рассматриваемых видов a_1, a_2 одинаковы. Тогда необходимым для устойчивости условием будет

$$c_2 > b_{12}, \quad c_1 > b_{21}.$$

Эти неравенства показывают, что увеличение численности одного из конкурентов сильнее подавляет его собственный рост, чем рост другого конкурента. Если численность обоих видов ограничивается, частично или полностью, различными ресурсами, приведенные выше неравенства справедливы. Если же оба вида имеют совершенно одинаковые потребности, то один из них окажется более жизнеспособным и вытеснит своего конкурента.

Поведение фазовых траекторий системы дает наглядное представление о возможных исходах конкуренции. Приравняем нулю правые части уравнений системы (9.2):

$$x_1 (a_1 - c_1 x_1 - b_{12} x_2) = 0 \quad (dx_1/dt = 0),$$

$$x_2 (a_2 - b_{21} x_1 - c_2 x_2) = 0 \quad (dx_2/dt = 0),$$

При этом получим уравнения для главных изоклин системы

$$x_2 = -b_{21} x_1 / c_2 + a_2 / c_2, \quad x_2 = 0$$

– уравнения изоклин вертикальных касательных.

$$x_2 = -c_1 x_1 / b_{12} + a_1 / b_{12}, \quad x_1 = 0$$

– уравнения изоклин вертикальных касательных. Точки попарного пересечения изоклин вертикальных и горизонтальных касательных систем представляют собой стационарные решения системы уравнений (9.2.), а их координаты $\bar{x}_1^i, \bar{x}_2^i (i = 1 \div 4)$ суть стационарные численности конкурирующих видов.

Возможное расположение главных изоклин в системе (9.2) изображено на рис.9.1. Рис. 9.1 *a* соответствует выживанию вида x_1 , рис. 9.1 *б* – выживанию вида x_2 , рис. 9.1 *в* – сосуществованию видов при выполнении условия (9.6). Рисунок 9.1 *г* демонстрирует триггерную систему. Здесь исход конкуренции зависит от начальных условий. Ненулевое для обоих видов стационарное состояние (9.5) – неустойчивое. Это – седло, через которое проходит сепаратриса, отделяющая области выживания каждого из видов.

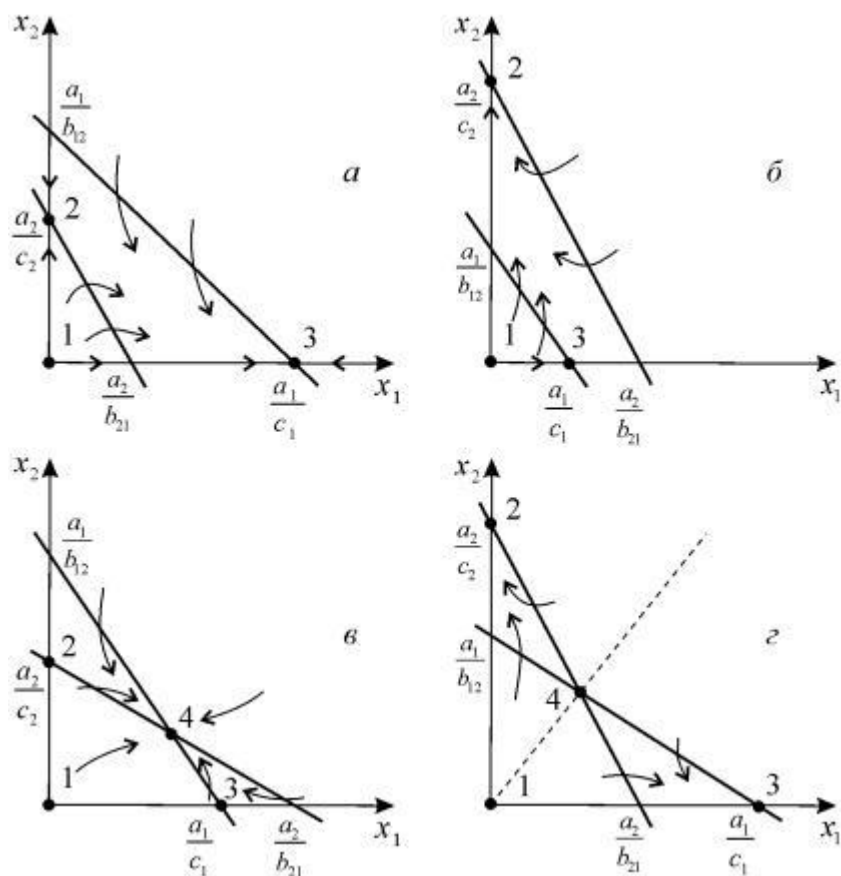


Рис. 9.1. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской системы конкуренции двух видов (9.2) при разном соотношении параметров. Пояснения в тексте.

Для изучения конкуренции видов ставились эксперименты на самых различных организмах. Обычно выбирают два близкородственных вида и выращивают их вместе и по отдельности в строго контролируемых условиях. Через определенные промежутки времени проводят полный или выборочный учет численности популяции. Регистрируют данные по нескольким повторным экспериментам и анализируют. Исследования проводили на простейших (в частности, инфузориях), многих видах жуков рода *Tribolium*, дрозофилах, пресноводных ракообразных (дафниях). Много экспериментов проводилось на микробных популяциях (см. лекция 11). В природе также проводили эксперименты, в том числе на планариях (Рейнольдс), двух видах муравьев (Понтин) и др. На рис. 9.2. изображены кривые роста диатомовых водорослей, использующих один и тот же ресурс (занимающих одну и ту же экологическую нишу). При выращивании в монокультуре *Asterionella Formosa* выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне. Б. При выращивании в монокультуре *Synedra* ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. В. При совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedra* вытесняет *Asterionella Formosa*. По-видимому, *Synedra* выигрывает конкуренцию благодаря своей способности к более полному использованию субстрата (см. также Лекцию 11).

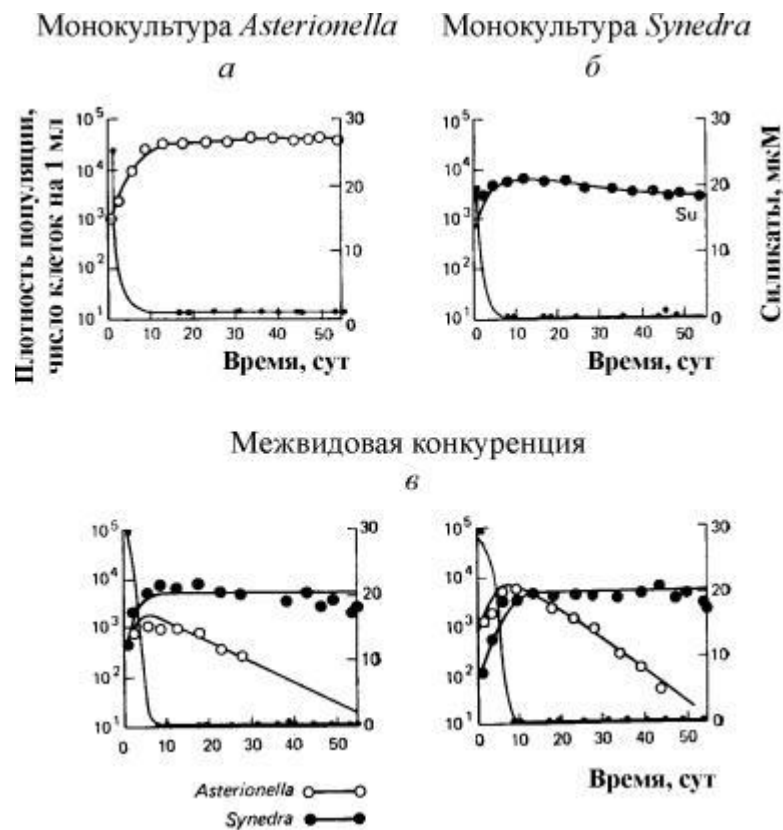


Рис. 9.2. Конкуренция у диатомовых водорослей. *а* - при выращивании в монокультуре *Asterionella Formosa* выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянно низком уровне. *б* - при выращивании в монокультуре *Synedra* ведет себя сходным образом и поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *в* - при совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedra* вытесняет *Asterionella Formosa*. По-видимому, *Synedra* выигрывает конкуренцию благодаря своей способности к более полному использованию субстрата (см. также Лекцию 11).

Широко известны эксперименты по изучению конкуренции Г. Гаузе, продемонстрировавшие выживание одного из конкурирующих видов и позволившие ему сформулировать «закон конкурентного исключения». Закон гласит, что в одной экологической нише может существовать только один вид. На рис. 9.3. приведены результаты экспериментов Гаузе для двух видов *Paramecium*, занимающих одну экологическую нишу (рис. 9.3 а, б) и видами, занимающими разные экологические ниши (рис. 9.3. в).

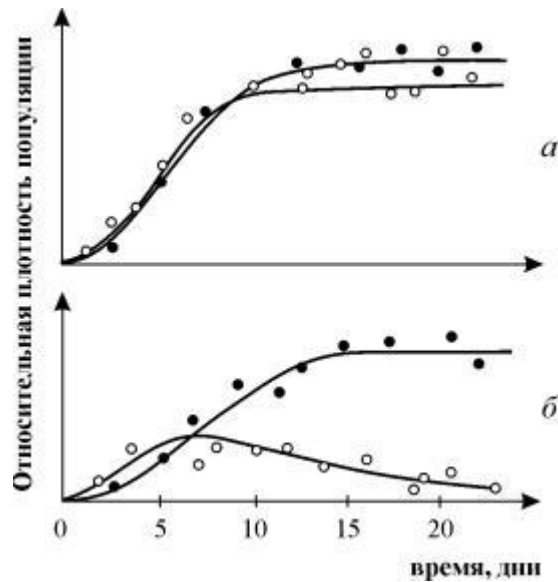


Рис. 9.3. *a* - Кривые роста популяций двух видов *Parametium* в одновидовых культурах. Черные кружки – *P. Aurelia*, белые кружки – *P. Caudatum*
б - Кривые роста *P. Aurelia* и *P. Caudatum* в смешанной культуре.
 По Gause, 1934

Модель конкуренции (9.2) имеет недостатки, в частности, из нее следует, что сосуществование двух видов возможно лишь в случае, если их численность ограничивается разными факторами, но модель не дает указаний, насколько велики должны быть различия для обеспечения длительного сосуществования. В то же время известно, что для длительного сосуществования в изменчивой среде необходимо различие, достигающее определенной величины. Внесение в модель стохастических элементов (например, введение функции использования ресурса) позволяет количественно исследовать эти вопросы.

Система ХИЩНИК+ЖЕРТВА

Для взаимоотношений типа хищник-жертва или паразит-хозяин система уравнений (9.1) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(a_2 + b_{21}x_1 - c_2x_2) \end{aligned} \quad (9.7)$$

Здесь, в отличие от (9.2) знаки b_{12} и b_{21} - разные. Как и в случае конкуренции, начало координат

$$x_1^{(1)} = 0, x_2^{(1)} = 0 \quad (9.8)$$

является особой точкой типа неустойчивый узел. Три других возможных стационарных состояния:

$$x_1^{(2)} = 0, x_2^{(2)} = \frac{a_2}{c_2}, \quad (9.9)$$

$$x_1^{(3)} = \frac{a_1}{c_1}, x_2^{(3)} = 0, \quad (9.10)$$

$$x_1^{(4)} = \frac{a_1 c_1 - a_2 b_{12}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}}, x_2^{(4)} = \frac{a_2 c_1 + a_1 b_{21}}{c_1 c_2 + b_{12} b_{21}} \quad (9.11)$$

Таким образом, возможно выживание только жертвы (9.10), только хищника (9.9) (если у него имеются и другие источники питания) и сосуществование обоих видов (9.11). Последний вариант уже был рассмотрен нами в лекции 5. Возможные типы фазовых портретов для системы хищник-жертва представлены на рис. 9.4.

Изоклины горизонтальных касательных представляют собой прямые

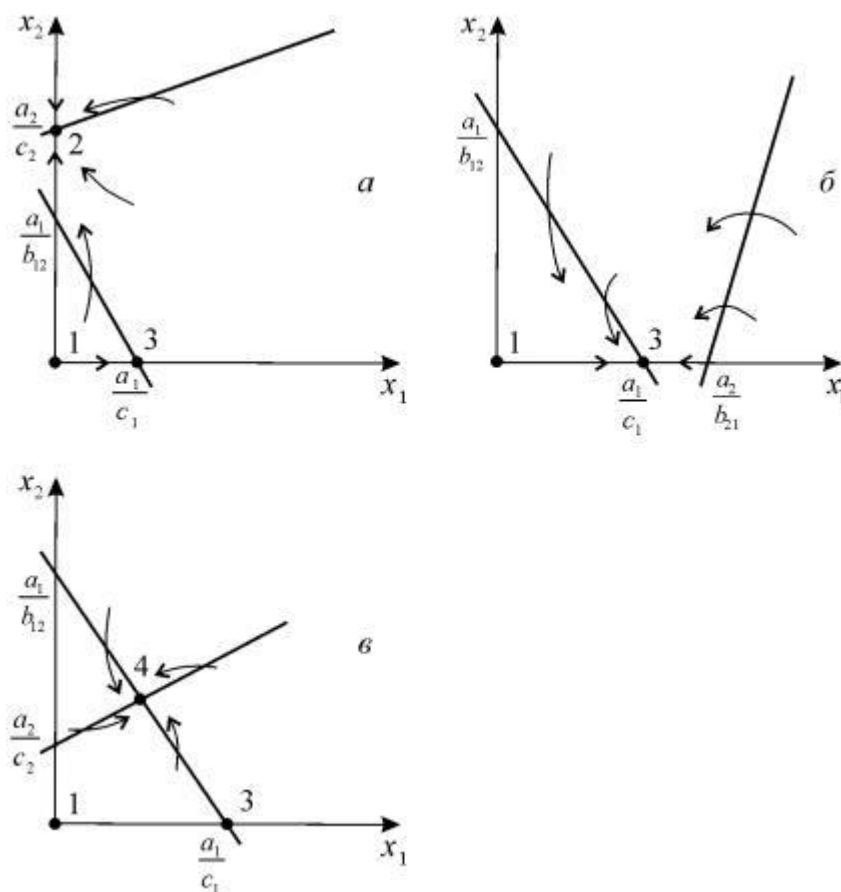
$$x_2 = -b_{21}x_1/c_2 + a_1/c_2, \quad x_2 = 0,$$

а изоклины вертикальных касательных – прямые

$$x_2 = -c_1x_1/b_{12} + a_2/b_{12}, \quad x_1 = 0.$$

Стационарные точки лежат на пересечении изоклин вертикальных и горизонтальных касательных.

Рис. 9.4. Расположение главных изоклин на фазовом портрете вольтерровской системы хищник-жертва (9.7) при различных соотношениях параметров. Стрелками указано направление фазовых траекторий. Пояснения в тексте.



Из рис. 9.4 видно следующее. Система хищник – жертва (9.7) может иметь устойчивое положение равновесия, в котором популяция жертв полностью вымерла ($\bar{x}_1 = 0$) и остались только хищники (точка 2 на рис. 9.4 а). Очевидно, такая ситуация может реализоваться лишь в случае, если кроме рассматриваемого вида жертв x_1 хищник x_2 имеет дополнительные источники питания. Этот факт в модели отражается положительным членом в правой части уравнения для x_2 . Особые точки (1) и (3) (рис. 9.4 а) являются неустойчивыми. Вторая возможность – устойчивое стационарное состояние, в котором популяция хищников полностью вымерла и остались одни жертвы – устойчивая точка (3) (рис.9.4 б). Здесь особая точка (1) – также неустойчивый узел.

Наконец, третья возможность – устойчивое сосуществование популяций хищника и жертвы (рис. 9.4 в), стационарные численности которых выражаются формулами (9.11).

Как и в случае одной популяции (см. Лекция 3), для модели (9.7) можно разработать стохастическую модель, но для нее нельзя получить решение в явном виде. Поэтому мы ограничимся общими рассуждениями. Допустим, например, что точка равновесия находится на некотором расстоянии от каждой из осей. Тогда для фазовых траекторий, на которых значения x_1, x_2 останутся достаточно большими, вполне удовлетворительной будет детерминистическая модель. Но если в некоторой точке фазовой траектории какая-либо переменная не очень велика, то существенное значение могут приобрести случайные флуктуации. Они приводят к тому, что изображающая точка переместится на одну из осей, что означает вымирание соответствующего вида.

Таким образом, стохастическая модель оказывается неустойчивой, так как стохастический “дрейф” рано или поздно приводит к вымиранию одного из видов. В такого рода модели хищник в конечном счете вымирает, это может произойти либо случайно, либо вследствие того, что сначала элиминируется популяция его жертвы. Стохастическая модель системы хищник – жертва хорошо объясняет эксперименты Гаузе

(Гаузе, 1934), в которых инфузория *Paramecium caudatum* служила жертвой для другой инфузории *Didinium nasutum* – хищника. Ожидавшиеся согласно детерминистическим уравнениям (9.7) равновесные численности в этих экспериментах составляли примерно всего по пять особей каждого вида, так что нет ничего удивительного в том, что в каждом повторном эксперименте довольно быстро вымирали либо хищники, либо жертвы (а за ними и хищники) Результаты экспериментов представлены на рис. 9.5.

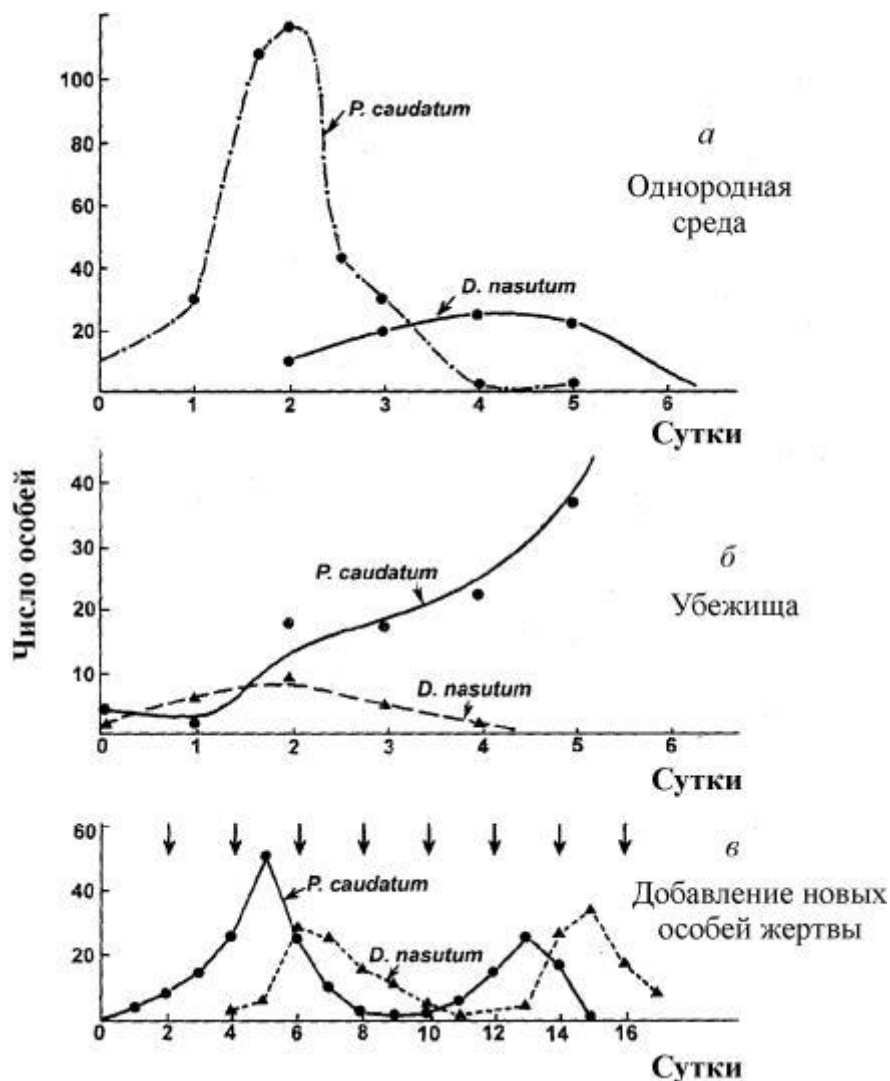


Рис. 9.5. Рост *Paramecium caudatum* и хищной инфузории *Didinium nasutum*. Из: Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934

Итак, анализ вольтерровских моделей взаимодействия видов показывает, что, несмотря на большое разнообразие типов поведения таких систем, незатухающих колебаний численности в модели конкурирующих видов не может быть вовсе. Однако в природе и в эксперименте такие колебания наблюдаются. Необходимость их теоретического объяснения послужила одной из причин для формулировки модельных описаний в более общем виде.

Обобщенные модели взаимодействия двух видов

Было предложено большое число моделей, описывающих взаимодействие видов, правые части уравнений которых представляли собой функции численностей взаимодействующих

популяций. Решался вопрос о выработке общих критериев, позволяющих установить, какого вида функции могут описать особенности поведения временной численности популяции, в том числе устойчивые колебания. Наиболее известные из этих моделей принадлежат Колмогорову (1935, переработанная статья - 1972) и Розенцвейгу (1963).

А.Н.Колмогоров рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа хищник-жертва или паразит-хозяин. Модель представляет собой систему двух уравнений общего вида

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k_1(x)x - L(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= k_2(x)y. \end{aligned} \tag{9.12}$$

В модель заложены следующие предположения:

- 1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависят от y .
- 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$, - непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y \geq 0$.
- 3) $dk_1/dx < 0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.
- 4) $dk_2/dx > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$. С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно убывает с возрастанием численности жертв, переходя от отрицательных значений, (когда нечего есть) к положительным.
- 5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x) > 0$ при $N > 0$; $L(0) = 0$.

Возможные типы фазовых портретов системы (9.12) представлены на рис. 9.6:

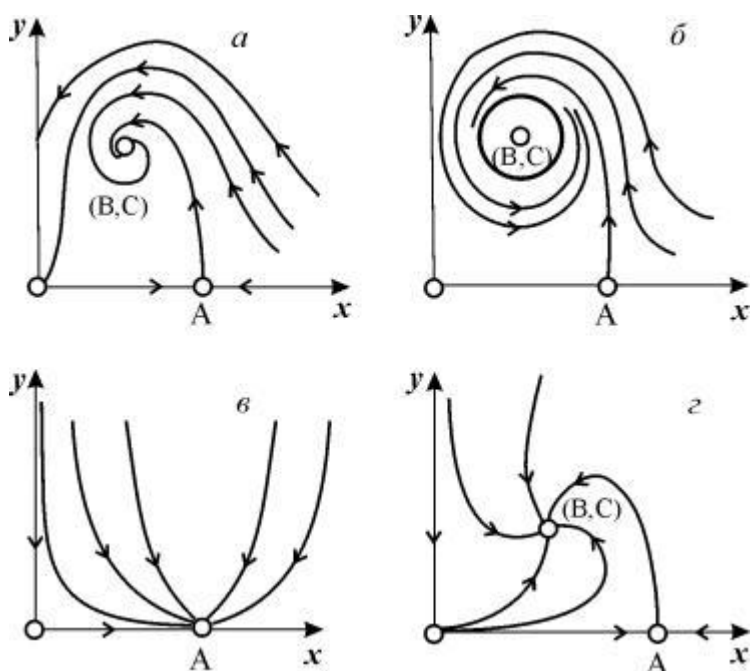


Рис. 9.6. Фазовые портреты системы Колмогорова (9.12), описывающей взаимодействие двух видов при разных соотношениях параметров. Пояснения в тексте.

Стационарные решения (их два или три) имеют следующие координаты:

$$(1). \bar{x}=0; \bar{y}=0.$$

Начало координат при любых значениях параметров представляет собой седло (рис. 9.6 а-г).

$$(2). \bar{x}=A, \bar{y}=0. \tag{9.13}$$

A определяется из уравнения:

$$k_1(A)=0.$$

Стационарное решение (9.13) - седло, если $B < A$ (рис. 9.6 а, б, г), B определяется из уравнения

$$k_2(B)=0$$

Точка (9.13) помещается в положительном квадранте, если $B > A$. Это - устойчивый узел.

Последний случай, который соответствует гибели хищника и выживанию жертвы, представлен на рис. 9.6 в.

$$(3). \bar{x}=B, \bar{y}=C. \tag{9.14}$$

Величина C определяется из уравнений:

$$k_2(B) = 0; k_1(B)B - L(B)C = 0$$

Точка (9.14) – фокус (рис.9.6 а) или узел (рис.9.6 г), устойчивость которых зависит от знака величины σ

$$\sigma^2 = -k_1(B) - k_1(B)B + L(B)C.$$

Если $\sigma > 0$, точка устойчива, если $\sigma < 0$ - точка неустойчива, и вокруг нее могут существовать предельные циклы (рис. 9.6 б)

В зарубежной литературе чаще рассматривается сходная модель, предложенная Розенцвейгом и Макатуром (1963):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x) - \Phi(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= -ey + k\Phi(x, y), \end{aligned} \tag{9.15}$$

где $f(x)$ - скорость изменения численности жертв x в отсутствие хищников, $\Phi(x, y)$ - интенсивность хищничества, k - коэффициент, характеризующий эффективность переработки биомассы жертвы в биомассу хищника, e - смертность хищника.

Модель (9.15) сводится к частному случаю модели Колмогорова (9.12) при следующих предположениях:

- 1) численность хищника ограничивается только численностью жертвы,
- 2) скорость, с которой данная особь хищника поедает жертву, зависит только от плотности популяции жертв и не зависит от плотности популяции хищников.

Тогда уравнения (9.15) принимают вид.

$$\frac{dx}{dt} = f(x) - y\Phi(x),$$

$$\frac{dy}{dt} = -ey + k\gamma\Phi(x).$$

При описании взаимодействия реальных видов, правые части уравнений конкретизируются в соответствии с представлениями о биологических реалиях. Рассмотрим одну из самых популярных моделей такого типа.

Модель взаимодействия двух видов насекомых (MacArthur, 1971)

Модель, которую мы рассмотрим ниже, использовалась для решения практической задачи борьбы с вредными насекомыми с помощью стерилизации самцов одного из видов. Исходя из биологических особенностей взаимодействия видов, была написана следующая модель

$$\frac{dx}{dt} = x(-k_1 + k_2x - x^2 + k_3xy),$$

$$\frac{dy}{dt} = y(k_5 - k_6 - k_7x + k_8xy).$$

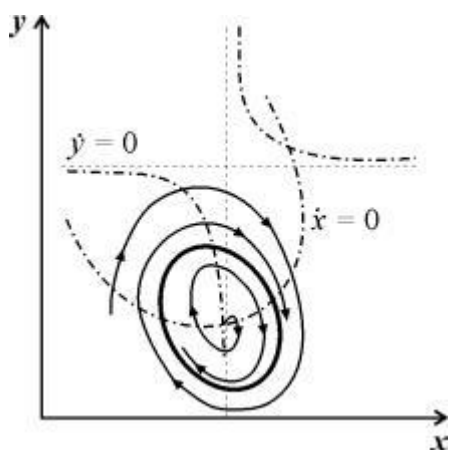
(9.16)

Здесь x, y - биомассы двух видов насекомых. Трофические взаимодействия описываемых в этой модели видов – весьма сложные. Этим определяется вид многочленов в правых частях уравнений.

Рассмотрим правую часть первого уравнения. Насекомые вида x поедают личинок вида y (член $+k_3y$), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности видов x или y или обоих видов (члены $-k_4xy$, $-y^2$). При малых x смертность вида x выше, чем его естественный прирост ($1-k_1+k_2x-x^2 < 0$ при малых x). Во втором уравнении член k_5 отражает естественный прирост вида y ; $-k_6y$ – самоограничение этого вида, $-k_7x$ – поедание личинок вида y насекомыми вида x , k_8xy – прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x .

На рис. 9.7 представлен предельный цикл, являющийся траекторией устойчивого периодического решения системы (9.16).

Рис 9.7. Фазовый портрет модели (9.16)(MacArthur, 1971)
Жирная замкнутая кривая – предельный цикл,
штрих-пунктир – изоклины вертикальных и горизонтальных касательных



Решение вопроса о том, каким образом обеспечить сосуществование популяции с ее биологическим окружением, разумеется, не может быть получено без учета специфики конкретной биологической системы и анализа всех ее взаимосвязей. Вместе с тем изучение формальных математических моделей позволяет ответить на некоторые общие вопросы. Можно утверждать, что для моделей типа (9.12) факт совместимости или несовместимости популяций не зависит от их начальной численности, а определяется только характером взаимодействия видов. Модель помогает ответить на вопрос: как следует воздействовать на биоценоз, управлять им, чтобы по возможности быстро уничтожить вредный вид.

Пусть популяция вредного вида совместима с окружающим биоценозом. Это означает, что существует устойчивый стационарный режим (устойчивая точка покоя или предельный цикл), описывающий динамику популяций хищника (паразита) и жертвы (хозяина). Введение управления в такую систему возможно в двух формах.

Управление может сводиться к кратковременному, скачкообразному изменению величин численности x и y . Такой способ отвечает методам борьбы типа однократного уничтожения одной или обеих популяций химическими средствами. Из сформулированного выше утверждения видно, что для совместимых популяций этот метод борьбы будет малоэффективным, поскольку с течением времени система опять выйдет на стационарный режим.

Другой способ - изменение вида функций взаимодействия между видами, например, при изменении значений параметров системы. Именно такому, параметрическому, способу отвечают биологические методы борьбы. Так при внедрении стерилизованных самцов уменьшается коэффициент естественного прироста популяции. Если при этом мы получим другой тип фазового портрета, такой, где имеется лишь устойчивое стационарное состояние с нулевой численностью вредителя, управление приведет к желаемому результату – уничтожению популяции вредного вида. Интересно отметить, что иногда воздействие целесообразно применить не к самому вредителю, а к его партнеру. Какой из способов более эффективен, в общем случае сказать нельзя. Это зависит от имеющихся в распоряжении средств управления и от явного вида функций, описывающих взаимодействие популяций.

Модель А.Д.Базыкина

Теоретический анализ моделей взаимодействий видов наиболее исчерпывающе проведен в книге А.Д.Базыкина “Биофизика взаимодействующих популяций” (М., Наука, 1985).

Рассмотрим одну из изученных в этой книге моделей типа хищник-жертва.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2.\end{aligned}\tag{9.17}$$

Система (9.17) является обобщением простейшей модели хищник-жертва Вольтерра (5.17) с учетом эффекта насыщения хищников. В модели (5.17) предполагается, что интенсивность выедания жертв линейно растет с ростом плотности жертв, что при больших плотностях жертв не соответствует реальности. Для описания зависимости рациона хищника от плотности жертв могут быть выбраны разные функции. Наиболее существенно, чтобы выбранная функция с ростом x асимптотически стремилась к постоянному значению. В модели (9.6) использовалась логистическая зависимость. В модели Базыкина в роли такой функции выбрана гипербола $x/(1+px)$. Вспомним, что такой вид имеет формула Моно, описывающая зависимость скорость роста микроорганизмов от концентрации субстрата. Здесь в роли субстрата выступает жертва, а в роли микроорганизмов – хищник.

Система (9.17) зависит от семи параметров. Число параметров можно уменьшить с помощью замены переменных:

$$\begin{aligned}x &\rightarrow (A/D)x; \quad y \rightarrow (A/D)y; \\ t &\rightarrow (1/A)t; \quad \gamma = c/A; \\ \alpha &= PD/A; \quad \varepsilon = E/D; \quad \mu = M/B\end{aligned}$$

В новых безразмерных переменных система имеет вид

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} + \mu y^2\end{aligned}\tag{9.18}$$

и зависит от четырех параметров.

Для полного качественного исследования необходимо разбить четырехмерное пространство параметров на области с различным типом динамического поведения, т.е. построить параметрический, или структурный портрет системы.

Затем надо построить фазовые портреты для каждой из областей параметрического портрета и описать бифуркации, происходящие с фазовыми портретами на границах различных областей параметрического портрета.

Построение полного параметрического портрета производится в виде набора “срезов” (проекций) параметрического портрета малой размерности при фиксированных значениях некоторых из параметров.

Параметрический портрет системы (9.18) при фиксированных γ и малых ε представлен на рис.9.8. Портрет содержит 10 областей с различным типом поведения фазовых траекторий.

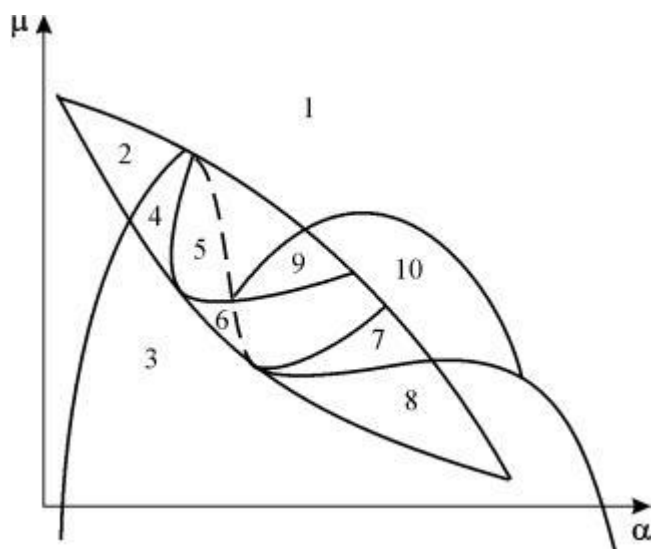


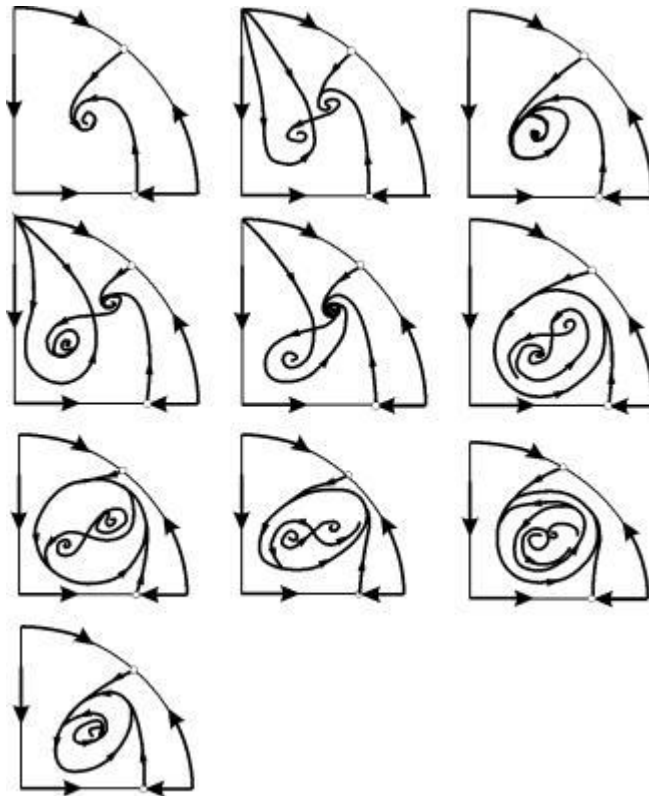
Рис. 9.8. Параметрический портрет системы (9.18) при фиксированных γ и малых ε

Поведение системы при различных соотношениях параметров может быть существенно различным (рис.9.9). В системе возможны:

- 1) одно устойчивое равновесие (области 1 и 5);
- 2) один устойчивый предельный цикл (области 3 и 8);
- 3) два устойчивых равновесия (область 2)
- 4) устойчивый предельный цикл и неустойчивое равновесие внутри него (области 6, 7, 9, 10)
- 5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область 4).

В параметрических областях 7, 9, 10 область притяжения равновесия ограничивается неустойчивым предельным циклом, лежащим внутри устойчивого. Наиболее интересно устроен фазовый портрет, соответствующий области 6 на параметрическом портрете. Детально он изображен на рис. 9.10.

Рис. 9.9. Набор фазовых портретов системы (9.18), возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета рис. 9.8 (Базыкин, 1985)



Область притяжения равновесия B_2 (заштрихована) представляет собой “улитку”, скручивающуюся с неустойчивого фокуса B_1 . Если известно, что в начальный момент времени система находилась в окрестности B_1 , то судить о том, придет ли соответствующая траектория в равновесие B_2 или на устойчивый предельный цикл, окружающий три точки равновесия C (седло), B_1 и B_2 можно лишь на основе вероятностных соображений.

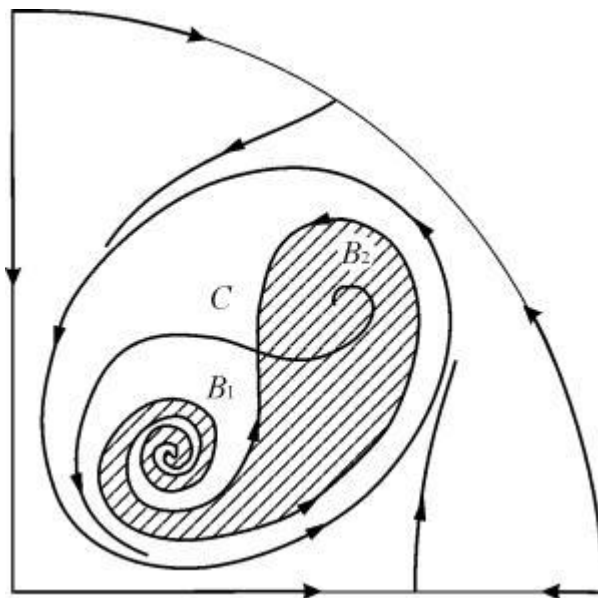


Рис.9.10. Фазовый портрет системы 9.18 для параметрической области 6. Область притяжения B_2 заштрихована

На параметрическом портрете (9.7) имеются 22 различные бифуркационные границы, которые образуют 7 различных типов бифуркаций. Их изучение позволяет выявить возможные типы поведения системы при изменении ее параметров. Например, при переходе из области 1 в область 3 происходит рождение малого предельного цикла, или мягкое рождение автоколебаний вокруг единственного равновесия V . Аналогичное мягкое рождение автоколебаний, но вокруг одного из равновесий, а именно V_1 , происходит при пересечении границы областей 2 и 4. При переходе из области 4 в область 5 устойчивый предельный цикл вокруг точки V_1 “лопается” на петле сепаратрис и единственной притягивающей точкой остается равновесие V_2 и т.д.

Особый интерес для практики представляет, конечно, выработка критериев близости системы к бифуркационным границам. Действительно, биологам хорошо известно свойство “буферности”, или “гибкости”, природных экологических систем. Этими терминами обычно обозначают способность системы как бы поглощать внешние воздействия. Пока интенсивность внешнего воздействия не превышает некоторой критической величины, поведение системы не претерпевает качественных изменений. На фазовой плоскости это соответствует возвращению системы в устойчивое состояние равновесия или на устойчивый предельный цикл, параметры которого не сильно отличаются от первоначального. Когда же интенсивность воздействия превышает допустимую, система “ломается”, переходит в качественно иной режим динамического поведения, например просто вымирает. Это явление соответствует бифуркационному переходу.

Каждый тип бифуркационных переходов имеет свои отличительные особенности, позволяющие судить об опасности такого перехода для экосистемы. Приведем некоторые общие критерии, свидетельствующие о близости опасной границы. Как и в случае одного вида, если при уменьшении численности одного из видов происходит “застревание” системы вблизи неустойчивой седловой точки, что выражается в очень медленном восстановлении численности к начальному значению, значит, система находится вблизи критической границы. Индикатором опасности служит также изменение формы колебаний численностей хищника и жертвы. Если из близких к гармоническим колебания становятся релаксационными, причем амплитуда колебаний увеличивается, это может привести к потере устойчивости системы и вымиранию одного из видов.

Итак, мы рассмотрели автономные непрерывные математические модели, описывающие взаимодействие двух видов. Сделаем некоторые выводы. При моделировании биоценоза из двух видов система Вольтерра (9.1) дает возможность для описания устойчивого сосуществования видов в условиях конкуренции, симбиоза и хищничества (паразитизма). При попытке описать устойчивые колебания численности видов мы сталкиваемся с трудностями. Система уравнений (5.17), описывающая взаимодействия хищник-жертва без учета самоограничения численности популяций и имеющая особую точку типа центр, - негрубая и, следовательно, неустойчива к случайным флуктуациям численности. Предельных же циклов, являющихся фазовыми траекториями устойчивых автоколебаний, система типа Вольтерра (9.1) иметь не может. Для получения предельных циклов в модельных системах приходится выходить за рамки гипотез Вольтерра и учитывать более тонкие эффекты взаимодействия между видами. Правые части уравнений при этом становятся существенно нелинейными.

Дальнейшее углубление математической теории взаимодействия видов идет по линии детализации структуры самих популяций и учета временных и пространственных факторов.

Литература.

Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. // Проблемы кибернетики. М., 1972, Вып.5.

MacArthur R. Graphical analysis of ecological systems// Division of biology report Perinceton University. 1971

А.Д.Базыкин “Биофизика взаимодействующих популяций”. М., Наука, 1985.

В.Вольтерра: «Математическая теория борьбы за существование». М.. Наука, 1976

Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.

ЛЕКЦИЯ 10

ДИНАМИЧЕСКИЙ ХАОС. МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Основные понятия теории динамических систем. Предельные множества. Аттракторы. Странные аттракторы. Динамический хаос. Линейный анализ устойчивости траекторий. Диссипативные системы. Устойчивость хаотических решений. Размерность странных аттракторов.

Стационарные состояния и динамические режимы в сообществе из трех видов. Трофические системы с фиксированным количеством вещества. Модель четырехвидовой системы.

Мы рассмотрели модели систем, которые описываются с помощью двух дифференциальных уравнений, их поведение можно наглядно изобразить на фазовой плоскости. Для таких двумерных систем в рамках качественной теории дифференциальных уравнений разработана исчерпывающая теория возможных типов динамического поведения. Применение этой теории к моделям двух взаимодействующих видов мы рассмотрели в лекции 9.

Когда встает вопрос описания сложных многокомпонентных систем, например, биологических сообществ, необходимо использовать системы большей размерности. Здесь полной классификации типов динамического поведения не существует. Известно, что увеличение размерности позволяет описать качественно новые типы поведения. Так, одно автономное уравнение может описать лишь монотонные изменения переменной. Система двух автономных уравнений может иметь более сложные типы поведения – предельные циклы, множественные стационарные состояния.

Во второй половине 20 века стало понятно, что в автономной системе третьего и более высокого порядка возможны квазистохастические режимы. Впервые этот вывод для некоторых механических систем сделал еще на грани 19-20 веков французский математик Анри Пуанкаре. В книге «*Наука и метод*» в 1908 г. он писал: «В неустойчивых системах совершенно ничтожная причина, ускользающая от нас по своей малости, вызывает значительные действия, которые мы не в состоянии предугадать... Предсказание становится невозможным, мы имеем перед собой явление случайное».

Однако большинством физиков этот результат был воспринят как курьез, и прошло более 70 лет, пока метеоролог Лоренц (Lorenz, 1963) не обнаружил, что даже простая система из трех нелинейных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \sigma y - \sigma x, \\ \dot{y} &= rx - y - xz, \\ \dot{z} &= xy - bz. \end{aligned} \tag{10.1}$$

может привести к хаотическим траекториям (рис.10.1).

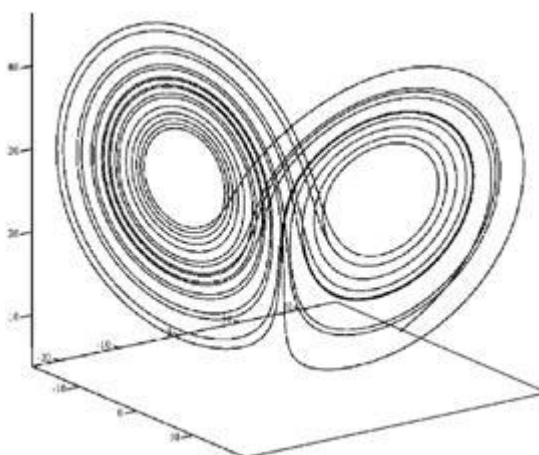


Рис.10.1. Хаотические траектории в системе Лоренца

В последующие десятилетия значимость работы Лоренца стала общепризнанной. Он открыл один из первых примеров детерминированного хаоса в диссипативных системах. Хаотическое поведение затем было обнаружено при расширении их размерности в большинстве классических моделей биологических систем, имеющих колебательные решения, в том числе в моделях взаимодействия видов, моделях гликолиза и клеточного цикла, моделях ферментативного катализа и других. Некоторые из этих моделей мы рассмотрим в дальнейшем.

Хаотическое поведение в таких системах возникает

- не из-за внешних источников шума (их нет в системе Лоренца);
- не из-за бесконечного количества степеней свободы (их три в системе Лоренца);
- не из-за неопределенности, связанной с квантовой механикой (рассматриваемые системы чисто классические).

Настоящая причина нерегулярности определяется свойством нелинейных систем экспоненциально быстро разводить первоначально близкие траектории в ограниченной области фазового пространства. Механической системой такого типа является бильярд Синая, у которого стенки выпуклы внутрь, отчего угол отражения шара от стенки приводит к большому (экспоненциальному) разбеганию траекторий при малых отклонениях угла падения. То же происходит при рассеивании частиц на круглых шарах. В таких системах траектория частицы становится непредсказуемой на больших временах.

К такому типу процессов относятся жидкости вблизи порога возникновения турбулентности, приборы нелинейной оптики (лазеры), некоторые химические реакции, метеорологические процессы, движения горных масс при землетрясениях. К ним относятся и многие биологические процессы в достаточно узкой области значений параметров. Изучение роли динамического хаоса в организации биологических процессов – одна из актуальных задач математической биологии.

Необходимым (но не достаточным) условием существования динамического (детерминированного) хаоса является НЕЛИНЕЙНОСТЬ. Линеиные дифференциальные и разностные уравнения могут быть решены преобразованием Фурье и не приводят к хаосу.

Понятие «*хаотическое поведение*» означает *неустойчивость фазовых траекторий, рост малого начального возмущения во времени, перемешивание элементов фазового объема, и, как следствие, непредсказуемость поведения системы на больших временах.*

Важно, что такого типа режимы обнаруживаются в *детерминированных* системах, где однозначно задан закон изменения системы с течением времени. *Детерминированность* означает, что зависимость будущего состояния $x(t)$ можно записать в виде:

$$x(t) = F [x(t_0)] . \quad (10.2)$$

Здесь F – детерминированный закон (оператор), который осуществляет строго однозначное преобразование начального состояния $x(t_0)$ в будущее

состояние $x(t)$ для любого $t > t_0$. Частный случай такого закона мы видели в лекции 3, когда изучали дискретный аналог *логистического уравнения*. При некоторых значениях параметра эта система демонстрировала *квазистохастическое* поведение. Мы видели, что траектории системы при этом приобретали сложный непериодический характер. И попытки воспроизвести начальную реализацию приводили к непредсказуемым результатам. Как в случае истинно хаотического броуновского движения, с каждой новой реализацией при тех же начальных условиях (в пределах возможной точности!) мы получали другие сложные траектории, даже близко не напоминающие друг друга. На самом деле, если бы начальные значения воспроизводились с абсолютной точностью, сложная траектория также бы повторилась. Но в области детерминированного хаоса траектории являются неустойчивыми по отношению к малым отклонениям. Поэтому даже малейшие отклонения, допускаемые компьютером, приводят к разбеганию.

Этим и объясняется название «*детерминированный хаос*», объединяющее два несовместимых представления – детерминированность (однозначную определенность) и непредсказуемость поведения.

Для понимания свойств детерминированного хаоса вернемся к определению основных понятий теории динамических систем.

Устойчивость и неустойчивость.

В лекциях 2,4 мы рассмотрели понятие устойчивости стационарного состояния по Ляпунову. Однако устойчивостью и неустойчивостью характеризуются не только состояния равновесия, но любые фазовые траектории. Существует несколько понятий устойчивости движения: устойчивость по Ляпунову, асимптотическая устойчивость, орбитальная устойчивость, устойчивость по Пуассону.

Для *устойчивого по Ляпунову* движения малое начальное возмущение не нарастает. Т.е. *движение устойчиво по Ляпунову, если для любого $\varepsilon > 0$ можно указать такое $\delta(\varepsilon)$, что для всякого движения $x(t)$, для которого $\|x(t) - x^*(t)\| < \delta$, при всех $t > t_0$ выполняется неравенство $\|x(t) - x^*(t)\| < \varepsilon$.*

Знак $\| \cdot \|$ означает норму вектора.

Если малое начальное возмущение δ не только не нарастает, а со временем стремится к нулю, то есть $\|x(t) - x^*(t)\| \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$ то движение обладает более сильным свойством *асимптотической устойчивости*.

В понятии *орбитальной устойчивости* рассматривается не расстояние между точками исходной и возмущенной траекторий в один и тот же момент времени, а минимальное расстояние от изображающей точки возмущенной траектории до орбиты Γ^* , соответствующей исходному движению. Орбитально устойчивое движение может не быть устойчивым по Ляпунову.

Устойчивость движения по Пуассону предполагает, что соответствующая фазовая траектория при $t \rightarrow \infty$ не покидает ограниченной области фазового пространства. Находясь в этой области бесконечно долго, она неизбежно будет возвращаться в сколь угодно малую окрестность начальной точки. Времена возврата могут соответствовать *периоду* или *квазипериоду* при регулярном

движении, а могут представлять собой случайную последовательность, если решение отвечает режиму динамического хаоса.

Предельные множества.

Понятие предельного множества играет важнейшую роль в нелинейной динамике. Изучая некоторые модели биологических систем, мы уже сталкивались с несколькими типами предельных множеств. В первую очередь, с устойчивыми стационарными состояниями типа устойчивый узел и фокус, а также с устойчивыми замкнутыми фазовыми траекториями – предельными циклами (лекция 8). В динамических системах третьего порядка кроме этих двух типов возможны тороидальные предельные множества, соответствующие квазипериодическим фазовым траекториям, и еще более сложные хаотические предельные множества.

Пусть в момент времени t_0 состояние системы определяется вектором \mathbf{x}_0 , а в момент t – вектором $\mathbf{x}(t) = \mathbf{T}_{\Delta t} \mathbf{x}_0$, где $\mathbf{T}_{\Delta t}$ – оператор эволюции на интервале $\Delta t = t - t_0$. Если в фазовом пространстве существуют два множества V и $L \in V$, такие, что для любого начального состояния $x_0 \in V$ при $t \rightarrow \infty$ или при $t \rightarrow -\infty$, начиная с определенного момента времени $x(t) \in L$, то тогда L называют предельным множеством динамической системы.

Таким образом под действием оператора эволюции все точки системы в пределе переходят в точки предельного множества.

Если все точки множества V будут принадлежать L при $t \rightarrow +\infty$, то L – притягивающее предельное множество, или аттрактор. Тогда V – бассейн притяжения аттрактора (подобно бассейну реки – территории, с которой она собирает свои воды).

Если все точки множества V будут принадлежать L при $t \rightarrow -\infty$, то L – отталкивающее предельное множество, или репеллер.

Если множество V состоит из двух подмножеств $V = W^s \cup W^u$, причем точки, принадлежащие W^s , стремятся к L в прямом времени, а точки, принадлежащие W^u , стремятся к L в обратном времени, тогда L называется седловым предельным множеством (или седлом). Множества W^s и W^u – устойчивое и неустойчивое многообразия седла. При инверсии времени (такую возможность предоставляют большинство современных математических пакетов для визуального решения дифференциальных уравнений) аттракторы системы становятся репеллерами, репеллеры – аттракторами, а у седел меняются ролями устойчивое и неустойчивое многообразия.

Мы знакомы с простейшими предельными множествами динамической системы – состояниями равновесия (лекция 4). Устойчивый узел и устойчивый фокус являются аттракторами, неустойчивый узел и неустойчивый фокус – репеллерами. Седлами являются простое седло, рассмотренное в лекции 4, и седло-фокус, реализуемый в фазовом пространстве с размерностью $N \geq 3$ (рис. 10.2).

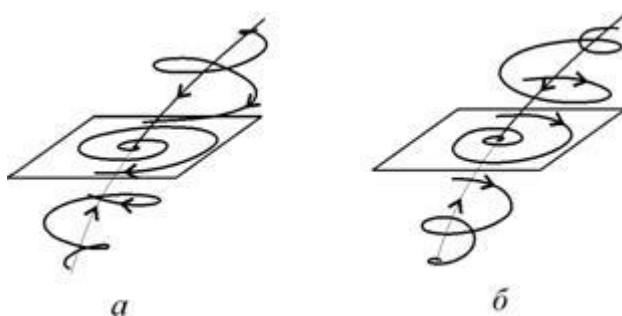


Рис. 10.2. Седло-фокусы в пространстве $N = 3$.

а) p_1 – действительно и отрицательно, $p_{2,3}$ – комплексно сопряженные, $Re p_{2,3} > 0$; б) p_1 – действительно и положительно, $p_{2,3}$ – комплексно сопряженные, $Re p_{2,3} < 0$

Точка типа «центр», которую мы рассматривали в простейшей вольтерровской системе «хищник-жертва» (лекция 5) не является ни аттрактором, ни репеллером, ни седлом, так как не существует множества точек, стремящихся к центру в прямом или обратном времени. Это особый случай предельного множества, для которого $V = L$. Такая особая точка является негрубой.

Предельное множество в виде замкнутой кривой также может быть аттрактором – устойчивый предельный цикл, репеллером – неустойчивый (см. лекция 8). Седловые предельные циклы существуют лишь в фазовом пространстве размерности $N \geq 3$.

Таким же образом подразделяются тороидальные предельные множества, соответствующие квазипериодическим колебаниям с двумя несоизмеримыми частотами. Седловые торы существуют в пространстве $N \geq 4$.

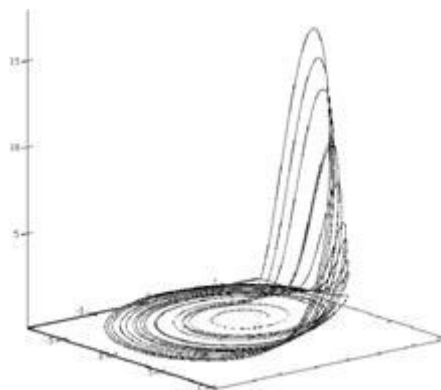
Все перечисленные предельные множества представляют собой простые в геометрическом смысле множества – точка, кривая, поверхность – целой размерности (0, 1, 2). Их называют *регулярными*. Отметим, что с увеличением размерности фазового пространства старые типы предельных множеств, присущие пространствам малой размерности, сохраняются, и появляются новые.

В системах с размерностью фазового пространства $N \geq 3$ возможны установившиеся изменения переменных, не являющиеся ни периодическими, ни квазипериодическими. Таким хаотическим изменениям переменных соответствуют аттракторы, представляющие собой геометрически сложные множества дробной размерности, названные «*хаотическими аттракторами*». Пример одной из классических систем, демонстрирующих детерминированный хаос, представляет система Ресслера:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -(x + y), \\ \dot{y} &= x + \alpha y, \\ \dot{z} &= \alpha + z(x - \mu). \end{aligned} \quad (10.3)$$

Траектории системы (10.3) напоминают клубок спутанных ниток (рис.10.3).

Рис.10.3. Вид проекций фазовой траектории на странном аттракторе в системе Ресслера



Линейный анализ устойчивости траекторий.

Линейный анализ устойчивости траекторий проводится подобно тому, как мы проводили линейный анализ устойчивости стационарных состояний в лекции 4. Поскольку мы анализируем малое возмущение, можно линеаризовать оператор эволюции в окрестности исследуемой траектории и провести линейный анализ ее устойчивости.

Для автономной динамической системы

$$\dot{x} = F(x, \alpha)$$

x – вектор переменных, α – вектор параметров, F – вектор-функция с компонентами f_j .

Нас интересует устойчивость решения $x^0(t)$

Введем малое возмущение $y = x(t) - x^0(t)$. Для него можно записать

$$\dot{y} = F(x^0 + y) - F(x^0).$$

Раскладывая $F(x^0 + y)$ в ряд в окрестности x^0 и учитывая малость возмущения, получим линеаризованное уравнение относительно y :

$$\dot{y} = \hat{A}(t)y, \quad (10.4)$$

где A – матрица линеаризации системы с элементами

$$a_{jk} = \left. \frac{\partial f_j}{\partial x_k} \right|_{x^0}, \quad j, k = 1, 2, \dots, N.$$

Матрица A характеризуется собственными векторами e_i и собственными значениями ρ_i :

$$Ae_i = \rho_i e_i, \quad i=1, 2, \dots, N. \quad (10.5)$$

Собственные числа являются корнями характеристического уравнения

$$\text{Det}[\hat{A} - \rho \hat{E}] = 0, \quad (10.6)$$

где E – единичная матрица.

Начальное возмущение с течением времени будет меняться в соответствии с эволюцией вектора

$$y^i(t) = y^i(t^*) \exp \rho_i(t - t^*). \quad (10.7)$$

Будет отклонение уменьшаться или нарастать, определяется значением действительной части ρ_i .

Элементы матрицы A со временем могут меняться. Соответственно меняются ее собственные вектора и собственные значения, в том числе может меняться знак действительной части ρ_i . Необходимо понять, что происходит с возмущением в пределе при $t \rightarrow \infty$.

Для общей характеристики устойчивости траектории по отношению к возмущению вдоль i -го собственного вектора используют величину, называемую *характеристическим показателем Ляпунова*:

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_0} \ln \|y^i(t)\| \quad (10.8)$$

Для N -мерной задачи устойчивость траектории характеризуется набором N Ляпуновских характеристических показателей. Они связаны с собственными значениями матрицы линеаризации соотношением:

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t \operatorname{Re} \rho_i(t') dt'. \quad (10.9)$$

Таким образом, ляпуновский показатель – это усредненное вдоль исследуемой траектории значение действительной части собственного значения ρ_i матрицы линеаризации.

Устойчивость траектории по Ляпунову означает, что произвольное начальное возмущение $y(t_0)$ в среднем вдоль траектории не возрастает. Для этого необходимо и достаточно, чтобы спектр ляпуновских показателей λ_i не содержал положительных показателей.

Диссипативные системы.

В физике системы принято подразделять на консервативные и диссипативные. В консервативных системах энергия сохраняется (маятник без затухания). В диссипативных системах энергия со временем уменьшается (маятник в вязкой среде). Для того чтобы диссипативная система поддерживала непрерывное движение (например, автоколебания), необходимы источники энергии.

Биологические системы по своей природе являются *диссипативными*. Поэтому их модели принципиально *нелинейны*. Существование аттрактора в диссипативной системе связано со свойством сжатия элемента фазового объема под действием оператора эволюции. Рассмотрим множество точек, заполняющих элемент объема ΔV , и множество фазовых траекторий, стартующих из этих точек в момент времени t_0 (рис. 10.4).

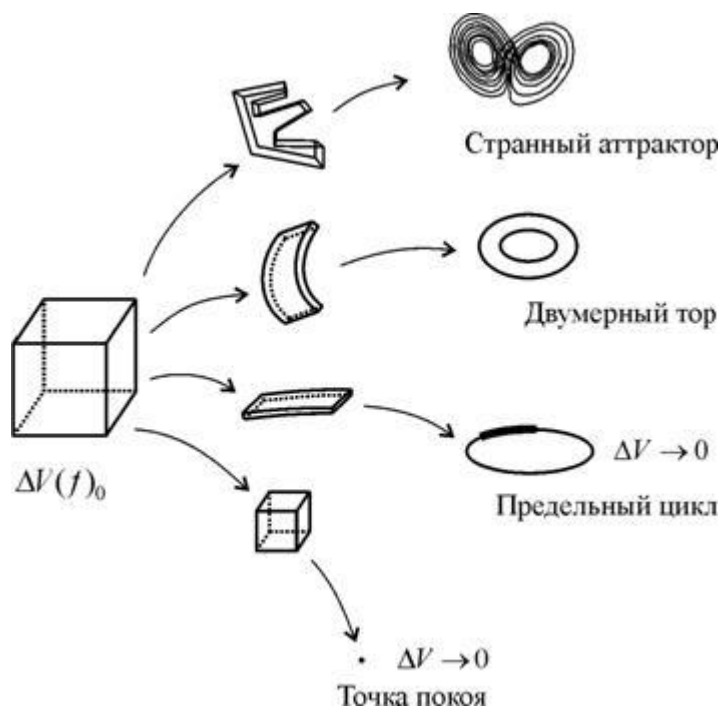


Рис. 10.4. Сжатие элемента фазового объема в разные типы аттракторов

С течением времени объем ΔV меняется по закону:

$$\Delta V(t) = \Delta V(t_0) \exp[(t - t_0) \overline{\text{div} \mathbf{F}(x(t))}],$$

где $F(x(t))$ – поле фазовых скоростей (поток) динамической системы. Черта сверху означает усреднение вдоль фазовой траектории. Если в среднем дивергенция потока отрицательна, а это всегда выполняется для систем с потерями, то элемент фазового объема ΔV в пределе при $t \rightarrow \infty$, стремится к нулю. Это означает, что рассматриваемое множество фазовых траекторий, которые берут свое начало в ΔV , стремится попасть на некоторое предельное множество, размерность которого меньше размерности N фазового пространства системы.

На рис. 4.10 нарисованы различные типы аттракторов, в которые может перейти элемент фазового пространства размерности 3. Это – точка покоя (1), предельный цикл (2), двумерная поверхность, диффеоморфная поверхности тора (3), и, наконец, хаотический аттрактор (4).

Средняя вдоль траектории дивергенция потока и, следовательно, эволюция элемента фазового объема, определяется суммой ляпуновских показателей

$$\sum_{i=1}^N \lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t \text{div} F(t') dt'. \quad (10.10)$$

Для фазовых траекторий на аттракторе должно иметь место сжатие элемента фазового объема. Соответственно, дивергенция потока вдоль траектории отрицательна, а значит, ляпуновские показатели удовлетворяют неравенству

$$\sum_{i=1}^N \lambda_i < 0. \quad (10.11)$$

Хаотические аттракторы имеют по крайней мере один положительный ляпуновский показатель. Если траектории на аттракторе имеют более, чем одно направление неустойчивости, хаос называется *гиперхаосом*.

Устойчивость хаотических решений.

Фазовые траектории, принадлежащие регулярным предельным множествам – аттракторам – устойчивы по Ляпунову, а принадлежащие репеллерам и седлам – неустойчивы. Для хаотических траекторий это не так. Хаотическая траектория обязательно неустойчива хотя бы по одному направлению. Значит, в спектре характеристических показателей Ляпунова обязательно присутствуют положительные величины. Неустойчивость фазовых траекторий и притягивающий характер предельного множества не противоречат друг другу, так как фазовые траектории, стартующие из близких точек бассейна притяжения, стремятся к аттрактору, но на аттракторе разбегаются. Траектории на хаотическом аттракторе *неустойчивы по Ляпунову, но устойчивы по Пуассону*. Такое поведение возможно лишь на множествах, обладающих сложной геометрической структурой.

Представление о том, как формируется структура хаотического аттрактора, дает рассмотрение предельного множества, возникающего *в отображении подковы (отображении Смейла)* (рис. 10.5).

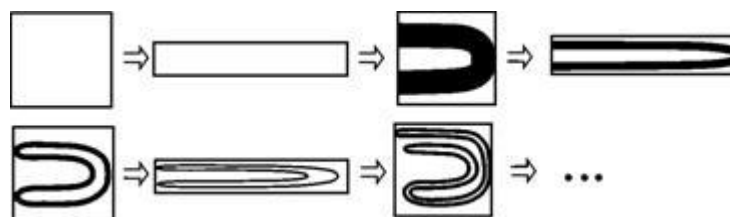


Рис. 10.5. Возникновение странного аттрактора в отображении подковы (Смейла)

Единичный квадрат сжимается по одному направлению и растягивается по другому, причем площадь при этом уменьшается. Затем получившаяся полоска изгибается в форме подковы и вкладывается обратно в исходный квадрат. Эта процедура повторяется много раз. В пределе образуется множество с нулевой площадью, которое имеет в поперечном сечении *канторову структуру* (см. ПРИЛОЖЕНИЕ 10.1)

Отметим, что сложность геометрической структуры аттрактора может и не сопровождаться неустойчивостью траекторий на нем.

Перемешивание.

Непредсказуемость поведения системы в области динамического хаоса связана с неустойчивостью системы по отношению к малым отклонениям начального состояния. Это означает, что мы должны анализировать эволюцию во времени не начальной точки, а начального объема вокруг этой точки.

Рассмотрим малую сферу радиуса $\varepsilon > 0$, окружающую начальное состояние x_0 . Любая точка внутри сферы характеризует малое отклонение от начального состояния. Применим оператор эволюции и посмотрим за трансформацией этого малого объема во времени. Если система устойчива, любое малое отклонение со временем будет затухать, шарик радиуса ε будет уменьшаться со временем, и в пределе при $t \rightarrow \infty$ его радиус уменьшится до нуля. Такая трансформация объема фазового пространства изображена на рис. 10.4 в случаях устойчивых режимов – регулярных аттракторов 1, 2, 3. На рис. 10.6 представлено последовательное сжатие первоначальной области неопределенности фазового объема радиуса ε в случае, когда устойчивое предельное множество представляет собой предельный цикл

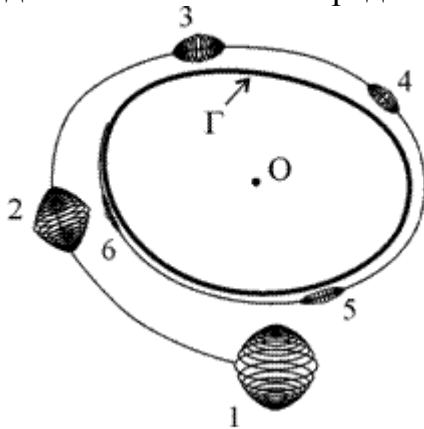


Рис. 10.6. Сжатие элемента фазового пространства радиуса ε при «наматывании» траектории на устойчивый предельный цикл – траектория Γ . (Анищенко и др, 1999)

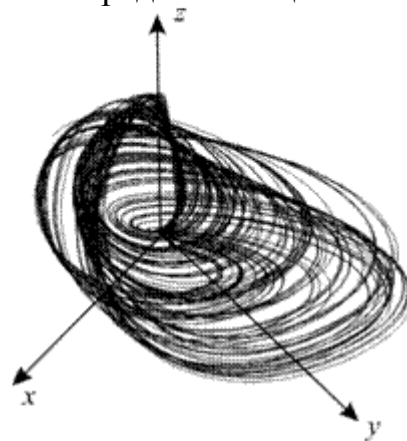


Рис. 10.7. Детерминированный хаос в трехмерной системе (10.12). Фазовая траектория для значений параметров $m=1,5, g=0,2$. (Анищенко и др, 1999)

Для неустойчивых режимов дело происходит сложнее. Неустойчивость режима ведет к росту возмущений. Но если система диссипативна, независимо от того, устойчива или неустойчива система, происходит уменьшение элемента фазового объема во времени, что связано с потерями энергии. Это значит, что элемент фазового пространства по одним направлениям растягивается (что соответствует положительным показателям Ляпунова), а по другим – сжимается. Причем степень сжатия превалирует над степенью расширения. Пример такой трансформации для системы, описывающей радиотехническое устройство (модифицированный генератор с инерционной нелинейностью) представили В.С. Анищенко с соавторами в книге «Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем». Модель генератора описывается системой уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= mx + y - xz, \\ \dot{y} &= -x, \\ \dot{z} &= -gz + gI(x)x^2, \quad I = \begin{cases} 1, & x > 0, \\ 0, & x \leq 0. \end{cases} \end{aligned} \quad (10.12)$$

При определенных значениях параметров система демонстрирует квазистохастическое поведение (рис. 10.7).

Рассмотрим, как будет себя вести малый фазовый объем радиуса ε , окружающий начальную точку, для такой квазистохастической системы. Результаты компьютерного моделирования представлены на рис. 10.8.

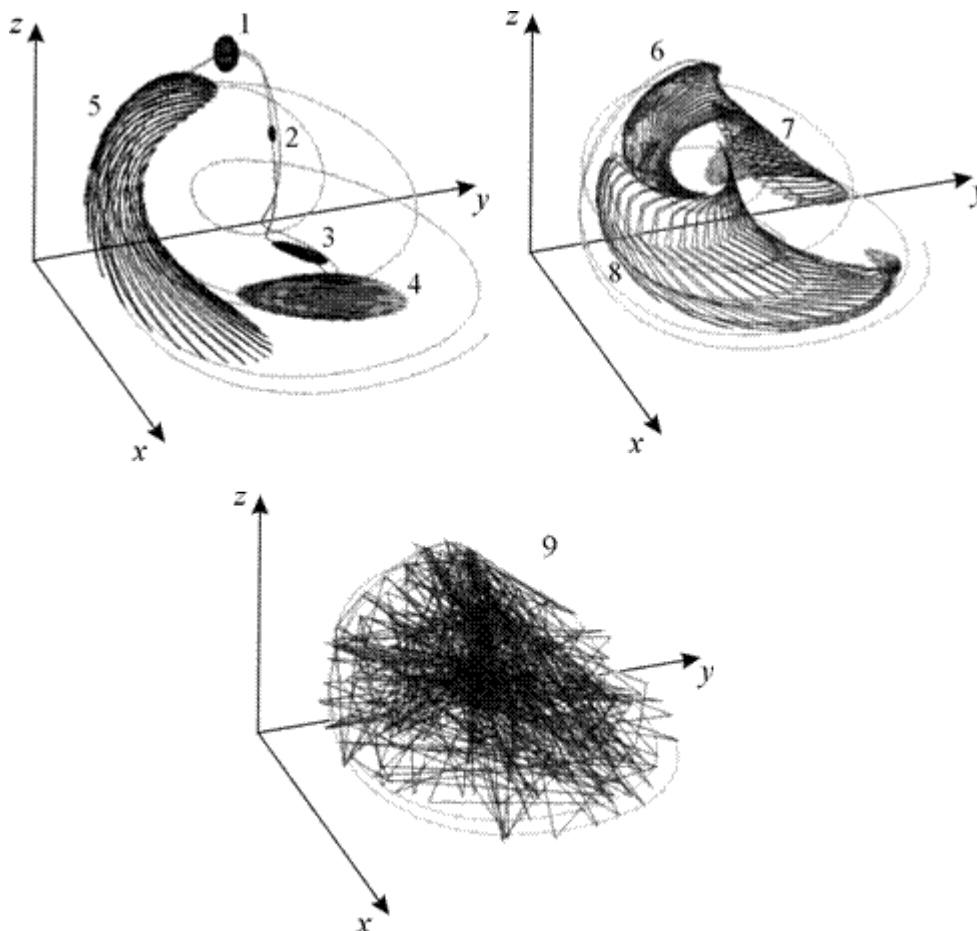


Рис. 10.8. Перемешивание в квазистохастической системе. Эволюция малого первоначального фазового объема во времени в динамической системе (10.12). (Аншиченко и др., 1999).

Видно, что со временем имеет место растяжение в некоторых направлениях и сжатие – в других. Спустя некоторое время точки траекторий, начинающихся в элементе 1, можно обнаружить в любой части фазового пространства, занятого аттрактором.

Процесс перемешивания имеет простую аналогию. Поместим в жидкость, находящуюся в сосуде, капельку чернил, и будем жидкость перемешивать. В силу «неустойчивости» капли молекулы чернил под влиянием потоков жидкости, скоро «разбегутся» по всему объему. Их траектории будут представлять собой хаотические траектории. Если же в сосуд поместить твердую частицу, молекулы вещества будут перемещаться по влиянию потока жидкости тоже по сложной траектории, но не удаляясь друг от друга (траектория устойчива).

Размерности аттракторов

Важной отличительной чертой странного аттрактора является его сложная геометрическая структура. Характеристикой геометрической структуры является размерность, которая зависит от метрических свойств аттрактора. Такую размерность называют *фрактальной размерностью*.

Размерность, определяемую с учетом вероятности посещения траекторией различных областей аттрактора в фазовом пространстве, называют *информационной*. Она зависит от статистических свойств потока, определяемого динамикой системы и может быть оценена из спектра Ляпуновских показателей.

Введем определение фрактальной размерности D_F произвольного предельного множества G в N -мерном фазовом пространстве по Колмогорову-Хаусдорфу:

$$D_F = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \left[\frac{\ln M(\varepsilon)}{\ln(1/\varepsilon)} \right], \quad (10.13)$$

Здесь M – минимальное число N -мерных кубиков со стороной ε , необходимых для покрытия всех элементов множества G .

Если это определение применить для вычисления размерности точки, линии и поверхности, мы получим привычные для нас величины 0, 1, 2. Для геометрически сложных множеств размерность (10.13) может оказаться дробной.

Примером множества дробной размерности является канторовское множество, описанное в приложении 10.1.

Вычисленная по формуле (10.13) размерность канторовского множества

$$D_F = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \left[\frac{\ln 2}{\ln 3} \right] \approx 0.63$$

Мы уже видели на примере преобразования подковы Смейла, что странные аттракторы имеют структуру типа канторовской.

Информационная размерность D_I определяется следующим образом:

$$D_I = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{I(\varepsilon)}{\ln(1/\varepsilon)}, \quad I(\varepsilon) = - \sum_{i=1}^{M(\varepsilon)} P_i \ln P_i \quad (10.14)$$

Здесь $I(\varepsilon)$ – количество информации, необходимое для того, чтобы определить состояние системы в пределах точности ε , $M(\varepsilon)$ – число кубиков, со стороной ε , покрывающих аттрактор, P_i – вероятность посещения фазовой траекторией i -го кубика. Поскольку для малых ε $I(\varepsilon) \approx D_I \ln(1/\varepsilon)$, размерность D_I характеризует скорость возрастания информации с уменьшением ε .

Существует также понятие ляпуновской размерности, которая позволяет выразить величину размерности через значения характеристических ляпуновских показателей.

После определения характерных свойств и разработки методов диагностики явления детерминированного хаоса, оно было обнаружено практически во всех областях науки. Мы рассмотрим некоторые примеры моделей квазистохастического поведения биологических систем.

СТАЦИОНАРНЫЕ СОСТОЯНИЯ И ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ В СООБЩЕСТВЕ ИЗ ТРЕХ ВИДОВ

Для системы из трех видов в случае разветвленной трофической цепи даже исследование автономной локальной системы становится чрезвычайно сложным. Здесь отступление от вольтерровской схемы и учет биологических факторов, влияющих на динамику численности сосуществующих популяций, приводят к большому разнообразию модельных систем.

В работах А.Д. Базыкина, А.И. Хибника, Т.И. Буриева (1985) проведено качественное исследование систем, состоящих из трех видов, и получены полные наборы двумерных срезов параметрического портрета и фазовых портретов для сообществ два хищника–жертва и две жертвы–хищник. При исследовании последней системы получены результаты, свидетельствующие о стабилизирующей роли хищника в таком биоценозе. Если в отсутствие хищника, в соответствии с теорией Гаузе, сосуществование двух видов жертв невозможно, то при наличии хищника в системе при разных значениях параметров возможны следующие разнообразные режимы (Базыкин, 1985).

1. *Глобально притягивающие режимы:* а) одна популяция без хищника; б) одна популяция жертвы с хищником; в) стационарное сосуществование трех популяций.

2. *Триггерные режимы:*

- а) в отсутствие хищника либо одна, либо другая популяция жертвы;
- б) либо одна популяция жертвы сосуществует с хищником, либо другая существует без хищника;
- в) с хищником сосуществует либо одна, либо другая популяция жертвы;
- г) устойчивое стационарное сосуществование всех трех популяций либо существование одной из популяций жертвы в отсутствие хищника и конкурента;
- д) то же, но сосуществование всех трех видов возможно лишь в автоколебательном режиме.

Отсюда следуют интересные результаты, касающиеся условий сосуществования популяций.

1. Введение в сообщество хищника может обеспечить устойчивое сосуществование конкурирующих видов жертвы, невозможное в отсутствие хищника. Сходный результат был получен В.В. Алексеевым (1976) при анализе систем с ограничением по массе.

2. Режим сосуществования всех трех популяций может быть либо глобально устойчивым, либо иметь в фазовом пространстве границу области притяжения (триггерность).

3. Сосуществование всех трех видов может происходить в стационарном или автоколебательном режиме в отсутствие каких-либо специальных дестабилизирующих факторов (в силу автономных свойств системы).

В системах, состоящих из хищника и двух жертв при наличии внутривидовой конкуренции между жертвами при изменении параметров системы, возможны

бифуркационные явления, приводящие к появлению квазистохастических режимов.

Примером такой системы, обладающей различными типами поведения в зависимости от соотношения параметров, является рассмотренная А.Д. Базыкиным с сотрудниками модель хищник — две жертвы:

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4v), \\ \frac{du_2}{dt} &= u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10v), \\ \frac{du_3}{dt} &= u_3(1 - 0.25u_1 - 4u_2 - v).\end{aligned}\tag{10.15}$$

Здесь u_1, u_2 — безразмерные численности жертв, v — безразмерная численность хищников, α_1, α_2 — параметры, соответствующие скоростям роста численностей жертв.

В такой системе наряду с устойчивым состоянием равновесия возможны колебательные изменения численностей всех трех видов. В некоторой области параметров в системе имеется предельный цикл сложной формы.

При уменьшении α_2 наблюдается серия последовательных удвоений цикла (рис. 10.8 а–в). В некотором диапазоне значений α_2 , из результатов численного эксперимента видно, что траектория системы полностью заполняет некоторый фазовый объем. При этих значениях параметров поведение системы неотличимо от случайного, т.е. является квазистохастическим (рис. 10.8 г). Притягивающая область в фазовом пространстве является странным аттрактором.

Модельному режиму, изображенному на рис. 10.8 г соответствуют наблюдаемые в природе нерегулярные квазистохастические изменения численностей животных.

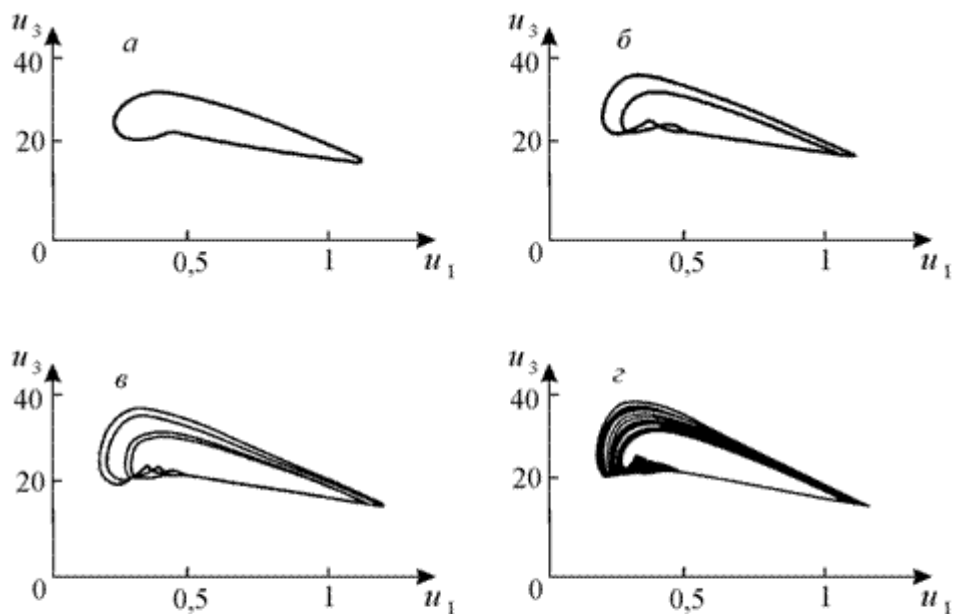


Рис. 10.9. Система (10.15), описывающая взаимодействие трех видов: хищник - две жертвы (А.Д. Базькин, 1985). При уменьшении параметра скорости роста первой жертвы происходит усложнение траектории (последовательное удвоение предельного цикла) $a - г$. Колебательная динамика переходит в квазистохастическую

Системы с фиксированным количеством вещества

При моделировании динамики численности видов в замкнутых экосистемах продуктивным оказался подход, когда переменными, входящими в уравнения, являются не биомассы видов, а общие массы того или иного вещества, содержащегося в организмах каждого вида. Такой подход, позволяющий учесть замкнутость системы по массе, впервые предложен В.В. Алексеевым в 1976, и в настоящее время широко используется в имитационном моделировании конкретных экосистем.

Рассмотрим циркуляции вещества в системе, состоящей из растений-продуцентов ($M_1^{(i)}$), опада ($M_2^{(i)}$), редуцентов ($M_3^{(i)}$), минерализующих спад, и

почвы (M_{π}) (рис. 10.9). Перечеркнутыми стрелками обозначены потоки вещества, определяемые процессом отмирания живых организмов. Скорости этих процессов считаются пропорциональными биомассе соответствующих видов (линейные члены в уравнениях). Простыми стрелками обозначены потоки вещества, обусловленные активными взаимодействиями живых организмов друг с другом и с неживым веществом. Скорости таких потоков, следуя Вольтерра, пропорциональны вероятности встречи особей разных видов друг с другом, т. е. произведению масс вещества, заключенного в каждом из взаимодействующих блоков системы (билинейные члены в уравнениях).

Резервуар минеральных питательных веществ M_{π} будет общим для n трофических пирамид, причем между видами на разных трофических уровнях могут осуществляться всевозможные взаимодействия. Чтобы не загромождать схему, на рис. 10.10 указаны лишь некоторые из потоков вещества между компонентами системы.

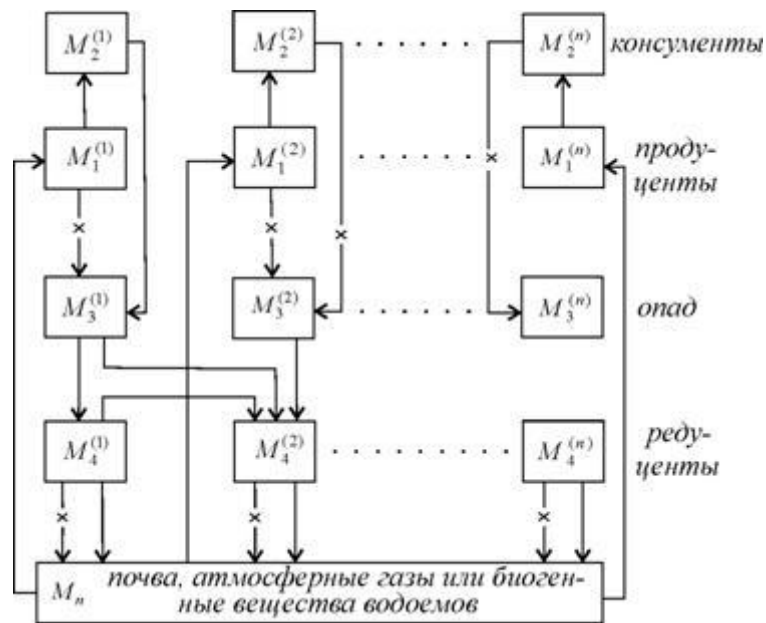


Рис. 10.10. Схема потоков вещества по трофическим пирамидам в замкнутой экосистеме

Система уравнений, описывающая потоки вещества, приведенные на рис. 10.10, имеет вид

$$\begin{aligned}
 dM_1^{(i)} / dt &= -\varepsilon_1^{(i)} M_1^{(i)} + \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_{\pi}, \\
 dM_2^{(i)} / dt &= -\varepsilon_2^{(i)} M_2^{(i)} - \sum_{k=1}^n \gamma_2^{(ik)} M_2^{(i)} M_3^{(k)}, \\
 dM_3^{(i)} / dt &= -\varepsilon_3^{(i)} M_3^{(i)} + \sum_{k=1}^n \gamma_3^{(ik)} M_2^{(i)} M_3^{(k)}, \\
 dM_{\pi} / dt &= \sum_{i=1}^n \left[\varepsilon_3^{(i)} M_3^{(i)} + \sum_{k=1}^n (\gamma_2^{(ik)} - \gamma_3^{(ik)}) M_2^{(i)} M_3^{(k)} - \gamma_1^{(i)} M_1^{(i)} M_{\pi} \right].
 \end{aligned} \tag{10.16}$$

Здесь верхние индексы указывают номер трофической пирамиды, а нижние – номер трофического уровня, которому принадлежит соответствующий вид. Все ε и γ – положительные числа. $\varepsilon_1^{(i)}$ и $\varepsilon_3^{(i)}$ – коэффициенты естественной смертности продуцентов и редуцентов i -й пирамиды, $\gamma_1^{(i)}$ и $\gamma_3^{(i)}$ коэффициенты роста продуцентов и редуцентов i -й пирамиды. Так как прирост биомассы редуцентов $\gamma_3^{(k)}$ происходит только за счет опада от всех n пирамид, константа скорости роста редуцентов $\gamma_3^{(k)}$ не должна превышать константу поступления опада $\gamma_2^{(k)}$, т.е. должны выполняться соотношения:

$$\gamma_2^{(k)} \geq \gamma_3^{(k)}.$$

В системе (10.16) сохраняется общая масса компонентов. Действительно, сложив уравнения (10.16), получим

$$d(M_{\Pi}) + \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)} / dt = 0, \text{ т.е.}$$

$$M_{\Pi} + \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)} = \text{const}$$

Обозначим через M массу всего биогеоценоза, будем иметь

$$M_{\Pi} = M - \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)}.$$

Выберем два произвольных уравнения из (10.16), пусть это будет p -е и k -е уравнения. Умножим первое из них на $\gamma_1^{(k)} / M_1^{(p)}$, а второе – на $\gamma_1^{(p)} / M_1^{(k)}$, вычтем затем из первого уравнения второе:

$$d \left(\ln \left[M_1^{(p)} \right]^{\gamma_1^{(k)}} / \left[M_1^{(k)} \right]^{\gamma_1^{(p)}} \right) / dt = \gamma_1^{(p)} \varepsilon_1^{(k)} - \gamma_1^{(k)} \varepsilon_1^{(p)}.$$

Обозначим через M массу всего биогеоценоза, будем иметь

$$M_{\Pi} = M - \sum_{j=1}^3 \sum_{i=1}^n M_j^{(i)}.$$

Интегрируем и получим

$$\left[M_1^{(p)} \right]^{\gamma_1^{(k)}} / \left[M_1^{(k)} \right]^{\gamma_1^{(p)}} = C \exp \left[\left(\gamma_1^{(p)} \varepsilon_1^{(k)} - \gamma_1^{(k)} \varepsilon_1^{(p)} \right) t \right] = A,$$

где $C = \text{const}$. Пусть теперь

$$\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)} < \varepsilon_1^{(p)} / \gamma_1^{(p)}.$$

В этом случае $A \rightarrow 0$. Но величина $M_1^{(k)}$ ограничена сверху значением M . Поэтому $M_1^{(p)} \rightarrow 0$, т.е. p -й вид вытесняется k -тым видом, у которого отношение $\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)}$ меньше. Условие равновесия видов, т.е.

совместного бесконечно долгого существования на одном и том же трофическом уровне, имеет вид

$$\varepsilon_1^{(k)} / \gamma_1^{(k)} = \varepsilon_1^{(p)} / \gamma_1^{(p)}$$

Оно очень жесткое и в природе вряд ли может быть выполнено.

Повторяя аналогичную процедуру для всех пар уровней получим, что в результате конкурентной борьбы между продуцентами и в отсутствие консументов выживает вид s с наименьшим значением отношения коэффициента смертности $\varepsilon_1^{(s)}$ к коэффициенту роста $\gamma_1^{(s)}$, независимо от характера связей редуцентов с опадом. В фазовом пространстве, по осям которого отложены биомассы видов, траектории системы будут сходиться к одной устойчивой особой точке, соответствующей состоянию, в котором элиминируются виды всех трофических пирамид, кроме одной, где отношение $\varepsilon_1^{(s)} / \gamma_1^{(s)}$ наименьшее.

Отношение определяется, с одной стороны, свойствами организмов, а с другой – внешними условиями: температурой, влажностью и химическим составом среды. Это позволяет сделать вывод, что, подбирая условия жизни биоценоза так, чтобы отношение $\varepsilon_1^{(s)} / \gamma_1^{(s)}$ было минимальным для интересующего нас вида, мы тем самым создаем условия для устранения нежелательных конкурентов.

Рассмотрение биогеоценоза как замкнутой по веществу системы позволяет дать математическое толкование роли консументов в сообществе. Система со специализированными консументами в отличие от системы без консументов не вырождается в одну трофическую пирамиду: существуют устойчивые стационарные состояния, ненулевые для нескольких видов продуцентов и соответствующих им специализированных консументов. Это объясняется тем, что введение специализированных консументов приводит к ослаблению конкурентного воздействия продуцентов друг на друга, так как соответствующий консумент ограничивает увеличение численности наиболее приспособленного продуцента и препятствует вытеснению остальных видов растений.

Буферная система, состоящая из опада и редуцентов, определяет количество минерализуемого вещества, биомассу и количество пар продуцент – консумент, но не сказывается на взаимодействии между теми парами, для которых в данной системе существует стационарное состояние.

Таким образом, система со специализированными консументами более стабильна, чем без консументов, которая вырождается в конечном итоге в одновидовую систему и оказывается поэтому очень чувствительной к резким изменениям внешних условий. Однако если консументы неспециализированны, например один консумент поедает все продуценты системы, то, как и в случае отсутствия консументов, это приводит с течением времени к одной простой пищевой цепи, которая неустойчива по отношению к резким изменениям внешних условий.

В природе чаще всего наблюдается некоторый промежуточный случай, когда консументы преимущественно питаются одним или несколькими видами

растений. Специализация консументов играет ведущую роль в сохранении видового и генетического разнообразия растений, которое обеспечивает устойчивость биоценозов к изменению внешних условий.

В рассмотренных моделях сложных биогеоценозов как замкнутых по массе систем могут существовать не только устойчивые стационарные состояния. В отличие от систем Вольтерра, в моделях систем, замкнутых по массе, не может быть негрубых особых точек типа центр. Зато появляются широкие возможности для существования автоколебательных и триггерных режимов, по-видимому, наиболее соответствующих природным ситуациям.

Еще более осложняется система при учете того факта, что незаменимых компонентов питания, необходимых живым организмам, много. В процессе жизнедеятельности может происходить такое перераспределение вещества в питательной среде, что процесс роста попеременно ограничивается разными биогенами. На примере замкнутой системы из двух видов водорослей и двух лимитирующих биогенов показано, что конкурентные отношения в такой системе достаточно сложные. Например, здесь существует область параметров с колебательным изменением переменных, а также области, имеющие вид двойных и тройных триггеров, причем исход конкуренции зависит от начальных плотностей популяций.

В системах с фиксированным количеством вещества могут возникать также хаотические режимы. Результаты о зарождении таких режимов и их свойствах получены в работах В.В. Алексеева и А.Ю. Лоскутова для 4-видовой системы, состоящей из двух хищников и двух жертв. В более ранних работах В.В. Алексеевым (1976) были предложены модели замкнутых по веществу сообществ, в которых насыщение процессов выражается в форме Моно. Для сообщества из N пар хищник–жертва такая модель запишется в виде

$$\begin{aligned} \frac{dM_1^i}{dt} &= \varepsilon_1^i M^i + \gamma_1^i \frac{M_1^i M_2^1}{1 + \alpha^i M_1^i} + \beta^i \frac{M_1^i M_0}{1 + b^i M_0}, \\ \frac{dM_2^i}{dt} &= -\varepsilon_2^i M_2^i + \gamma_2^i \frac{M_1^i M_2^i}{1 + \alpha^i M_1^i}, \quad 1, \dots, N, \\ \sum_{i=1}^N (M_1^i + M_2^i) + M_0 &= M = const. \end{aligned} \quad (10.19)$$

Здесь i - номер трофической пирамиды, M_1^i – биомасса (масса лимитирующего вещества) 1-й жертвы, M_2^i – биомасса 1-го хищника. Взаимодействие между трофическими парами осуществляется на уровне потребления общего ресурса M_0 . В случае двух пар систему можно представить в виде

$$\begin{aligned}
dx_k / dt &= f_k(x), \quad k=1, \dots, 4, \quad x = \{x_1, x_2, x_3, x_4\}, \\
f_1(x) &= x_1 \left\{ -\frac{\delta\beta}{b} - \gamma_1 \frac{x_2}{1+ax_1} + \beta \frac{M}{1+bM_0} \right\}, \\
f_2(x) &= \gamma_2 x_2 \left(-\frac{\alpha}{a} + \frac{x_2}{1+ax_1} \right), \\
f_3(x) &= x_3 \left(-\frac{\delta'\beta'}{b'} - \gamma_1 \frac{x_4}{1+a'x_3} + \beta \frac{M_0}{1+b'M_0} \right), \\
f_4(x) &= \gamma_2' x_4 \left(-\frac{\alpha'}{a'} + \frac{x_2}{1+a'x_3} \right).
\end{aligned} \tag{10.20}$$

Здесь x_1, x_2 – биомассы жертв первой и второй пары, x_3, x_4 – биомассы хищников первой и второй пары,

$$\alpha = \frac{a\varepsilon_2}{\gamma_2} \geq 0, \quad \alpha' = \frac{a'\varepsilon_2'}{\gamma_2'} \geq 0, \quad \delta = \frac{b\varepsilon_1}{\beta} \geq 0, \quad \delta' = \frac{b'\varepsilon_1'}{\beta'} \geq 0.$$

От рассмотренных выше моделей в обыкновенных дифференциальных уравнениях, имеющих области хаотического поведения, система (10.19-10.20) отличается неполиномиальным заданием правых частей уравнений. Фазовым пространством системы является 4-мерный положительный конус. Показано, что стохастическое движение стационарно и обладает сплошным спектром; в отличие от регулярного движения оно обладает положительной энтропией Колмогорова. Это означает, что система “забывает” начальные условия после первого же оборота в фазовом пространстве.

В моделях типа (10.19) обнаружена следующая последовательность перехода к квазистохастическому режиму: устойчивая особая точка – устойчивый предельный цикл – двухмерный инвариантный тор – хаотичность.

На основании численных расчетов установлено, что хаотическое множество локально имеет вид произведения канторова множества на отрезок. Это фрактальное множество занимает промежуточное положение между гладкой линией и гладкой поверхностью, т.е. его фрактальная размерность дробная. Границы зон динамической стохастичности в пространстве параметров очень изрезаны (рис. 10.11).

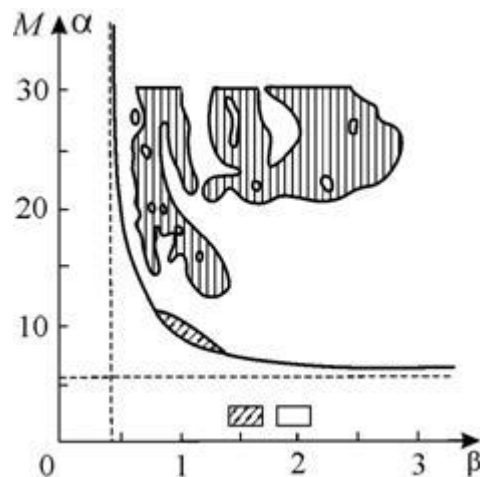


Рис. 10.11. Области стохастичности (штриховка) для системы (10.19): два хищника – две жертвы. (Алексеев, Лоскутов, 1985)

При наложении шумов на систему (а в реальности такие случайные воздействия на систему всегда присутствуют) границы будут размываться, и общий объем хаотических областей, по-видимому, увеличится. Поэтому при биологической трактовке моделей таких систем не следует придавать большого значения точным величинам параметров на границах областей стохастичности. Гораздо больший интерес представляет вопрос, насколько велик общий объем таких параметрических областей и имеют ли параметры значения, близкие к реальным.

ПРИЛОЖЕНИЕ.

ПРИМЕРЫ ФРАКТАЛЬНЫХ МНОЖЕСТВ.

Мы говорили о том, что странные аттракторы имеют фрактальную структуру. Относительно определения фрактала до сих пор ведутся споры. Однако, все эти определения включают в себя представление о том, что *фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому.*

Измерение длины, площади, или объема такого типа объектов представляет значительные трудности. Классическим примером фрактальной линии является береговая линия Норвегии. (Е. Феддер. Фракталы, М., Мир, 1991, с. 260).

Для измерения этой изрезанной линии можно воспользоваться штангенциркулем с раствором δ , и измерять длину в количестве отрезков. Тогда длина береговой линии будет равна произведению числа отрезков на длину одного отрезка $L=N(\delta)\delta$. При этом, чем меньше будет раствор циркуля (подробнее измерение), тем больше будет полученная длина.

Другой способ – воспользоваться квадратными ячейками с размером $\delta \times \delta$, которыми мы будем покрывать эту кривую. Число $N(\delta)$ ячеек, необходимых для того, чтобы покрыть береговую линию на карте приближенно равно числу шагов, за которое можно обойти по карте береговую линию с циркулем раствором δ . Однако, чем более подробным будет измерение (меньше площадь одной ячейки), тем меньше будет полученная общая площадь. При уменьшении δ ($\delta \rightarrow 0$) измеренная длина береговой линии не стремится к постоянному значению, как это было бы для обычной гладкой кривой, но хорошо описывается формулой:

$$L(\delta) = a \delta^{1-D} \quad (П.1)$$

Для обычной кривой множитель a равен сумме длин отрезков: $a=L_N$, а показатель D равен единице. Но для береговой линии Норвегии $D \sim 1,52$. Показатель D называется размерностью Хаусдорфа-Безиковича или фрактальной размерностью.

По определению основателя науки о фракталах Бенуа Мандельброта, «*фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа-Безиковича которого строго больше его топологической размерности*».

Фракталы можно рассматривать как множества точек, вложенные в пространство. Например, множество точек, образующих линию в обычном евклидовом пространстве ($E=3$) имеет топологическую размерность $D_t = 1$ и фрактальную размерность $D = 1$. Линия, согласно определению Мандельброта, не фрактальна. Аналогично, множество точек, образующих поверхность в евклидовом пространстве, имеет топологическую размерность $D_t = 2$ и фрактальную размерность $D = 2$. Обычная поверхность не фрактальна независимо от того, насколько она сложна. Однако существуют множества, для которых топологическая и фрактальная размерность не совпадают. Это имеет место в случае, когда при последовательном уменьшении измеряющего элемента, длина кривой не стремится к определенному пределу. Например, существуют кривые, закрученные так сильно, что длина их окажется

бесконечной, или поверхности, изогнутые столь причудливым образом, что они занимают все пространство.

Фрактальная размерность D кривых, подобных береговой линии, заключена в интервале от 1 до 2, фрактальная размерность существенно пространственных объектов – облаков – от 2 до 3.

Вот некоторые примеры фрактальных множеств, предложенных математиками.

Кривая Кох.

Пример предложен Хельгой фон Кох в 1904 г. Построение, представленное на рис. П.1, начинается ($n=0$) с отрезка прямой длиной $L(1)=1$. Отрезок делится на три части, средняя часть вынимается, вместо нее встраиваются две стороны равностороннего треугольника, длиной $1/3$ каждая. В результате получаем кривую первого поколения ($n=1$) из четырех прямолинейных звеньев, каждое длиной по $1/3$. Длина кривой первого поколения составляет величину $L(1/3)=4/3$. Следующее поколение получается при замене каждого прямолинейного звена уменьшенным образующим элементом. В результате получим кривую второго поколения ($n=2$), состоящую из $N=4^2=16$ звеньев. Каждое звено имеет длину $\delta=3^{-2}=1/9$. Длина кривой второго поколения равна $L(1/9)=(4/3)^2=16/9$. Заменяя все звенья предыдущего поколения кривой уменьшенным образующим элементом (треугольником без нижней стороны), получаем новое поколение кривой. Кривые для трех поколений представлены на рис. П.1. Кривая n -ного поколения при любом конечном n называется *предфракталом*.

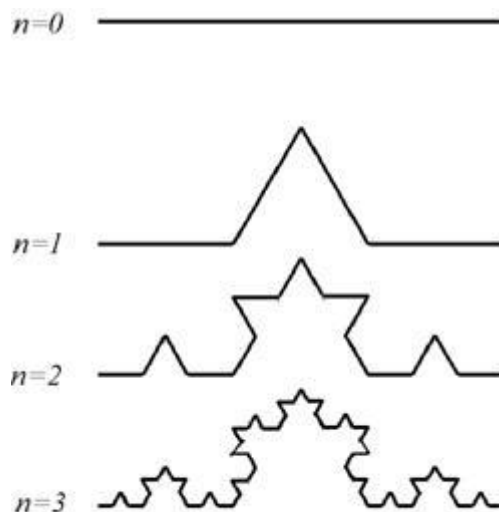


Рис. П. 1. Кривая Кох.
Первые четыре шага построения.

Получим выражение для величины размерности D . Длина предфрактала зависит от номера поколения и для n -го поколения определяется формулой

$$L(\delta) = (4/3)^n$$

Длина каждого звена составляет $\delta=3^{-n}$. Отсюда число поколений n можно представить в виде

$$n = -\ln \delta / \ln 3.$$

Длина предфрактала запишется в виде

$$L(\delta) = (4/3)^n = \exp\left(-\frac{\ln \delta (\ln 4 - \ln 3)}{\ln 3}\right) = \exp\left(\ln \delta \left(1 - \frac{\ln 4}{\ln 3}\right)\right). \quad (\text{П.2})$$

Сравнивая формулу (П.2) с формулой (П.1), получим выражение для фрактальной размерности кривой Кох:

$$D = \ln 4 / \ln 3 \sim 1,2628.$$

На каждой стадии построения предфракталы Кох могут быть растянуты в линию, поэтому топологическая размерность триадной кривой Кох $D_T=1$. Таким образом, кривая Кох – фрактальное множество с фрактальной размерностью $D=\ln 4/\ln 3$.

Сходным образом строятся фрактальные треугольная салфетка и ковер Серпинского, изображенные на рис. П2, П3.

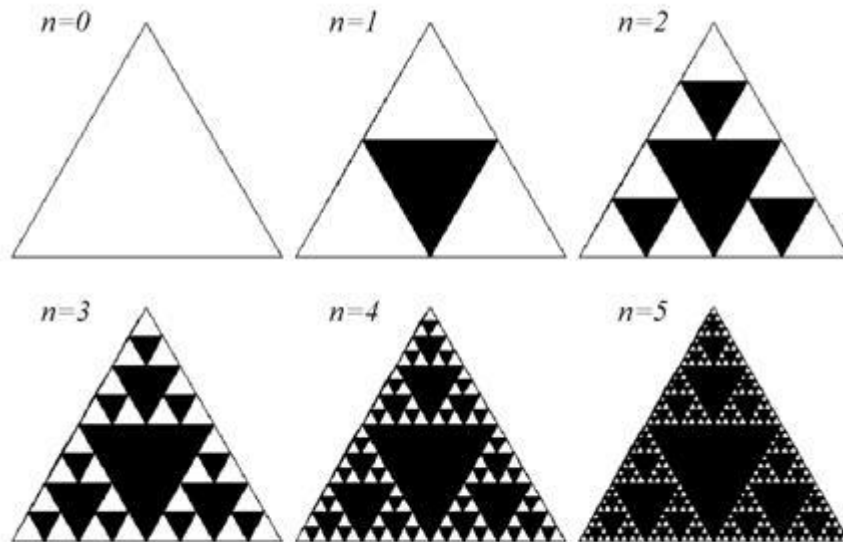


Рис. П. 2. Построение треугольной салфетки Серпинского. Начальный элемент – треугольник со всеми внутренними точками. Образующий элемент исключает из него центральный треугольник. На рисунке показаны пять поколений предфракталов. Фрактальное множество получается в пределе при бесконечно большом числе поколений и имеет фрактальную размерность $D=\ln 3/\ln 2=1,58\dots$

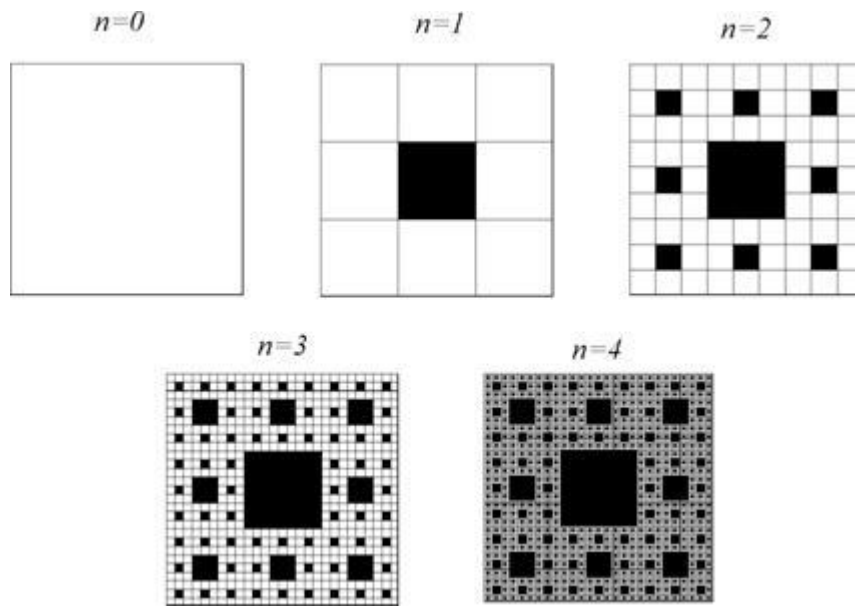


Рис. П. 3. Построение ковра Серпинского. Начальный элемент – черный квадрат со стороной, равной 1. Из него вырезается белый квадрат, со стороной, равной $1/3$. Далее из каждого черного квадрата вырезается снова белый квадрат, со стороной, равной $1/3$ стороны черного квадрата. На рисунке показаны четыре поколения предфракталов. Размерность подобия $D = \ln 8 / \ln 3 = 1,89\dots$

Канторово множество

Канторово множество названо в честь великого математика Георга Кантора (1845-1918), открывшего его в 1883 г. Построение кривой Кох можно рассматривать как процесс добавления к отрезку все более мелких деталей. Построение канторова множества сводится к выбрасыванию из первоначального отрезка все более мелких отрезков (рис. П5).



Рис. П. 4. Канторово множество

Построение начинается с отрезка длины 1, который делится на 3 равные части. Затем средняя часть изымается. Число отрезков станет 2, а их полная длина уменьшится до $2/3$. Затем процесс повторяется на каждом из оставшихся отрезков. На каждом этапе отбрасывание средней трети удваивает число отрезков и уменьшает общую длину на одну треть. В пределе полная длина канторова множества стремится к нулю, а его фрактальная размерность, которую можно вычислить по аналогии с формулой (П.2), составит

$$D = \ln 2 / \ln 3 \sim 0,63092. \quad (\text{П.3})$$

Реальные системы, имеющие фрактальную структуру, имеют конечную массу. Пример распределения массы в фрактальном множестве дает *канторов стержень*. Будем считать первоначальным элементом не единичный отрезок, а стержень из какого-либо материала с плотностью ρ_0 . Исходный стержень имеет длину $l_0=1$, и, следовательно, массу, $\mu_0=1$.

Разрезаем стержень на две половины равной массы $\mu_1=\mu_2=0,5$, которые затем в результатековки укорачивают до длины $l_1=1/3$. (одинаковой для обеих половин). В результате такой обработки плотность возрастает до $\rho_0=\mu_1/l_1=3/2$. Повторяя процедуру, получим в n -м поколении $N=2^n$ стержней, каждый из которых имеет длину $l_i=3^{-n}$ и массу $\mu_i=2^{-n}$ при $i=1,\dots,N$ – номер стержня. При этом общая масса в ходе обработки сохраняется, поэтому

$$\sum_{i=1}^N \mu_i = 1.$$

Мандельброт сравнивает этот процесс со свертыванием молока, когда первоначально равномерное распределение массы в результате разбивается на множество мелких областей с высокой плотностью. На рис. П.5 изображен вариант триадного канторова стержня.



Рис. П. 5. Триадный канторовский стержень. Высота стержня в n -м поколении пропорциональна его плотности

На основе канторова стержня можно получить интересную конструкцию, называемую «чертова лестница». Выбрав за начало отсчета левый конец стержня, запишем массу, содержащуюся на отрезке $[0,x]$ в виде:

$$M(x) = \int_0^x \rho(t) dt = \int_0^x d\mu(t).$$

Здесь плотность $\rho(x)$ равна нулю в промежутках и равна бесконечности во всех бесконечно многих точках, образующих канторово множество. Масса $M(x)$ остается постоянной на интервалах, соответствующих пустым промежуткам. Длины таких интервалов в сумме равны 1, то есть длине исходного стержня. Для обычной (не фрактальной) гладкой кривой отсюда можно было бы сделать заключение, что $M(x)=0$. Но масса возрастает бесконечно малыми скачками в точках канторова множества, и эти скачки в сумме дают $M(1)=1$. Зависимость массы от x , изображенная на рис. П.6., напоминает лестницу, которая почти всюду горизонтальна. Самоподобие этой лестницы видно из рисунка. Сходное

распределение массы характерно для большинства объектов фрактальной структуры.

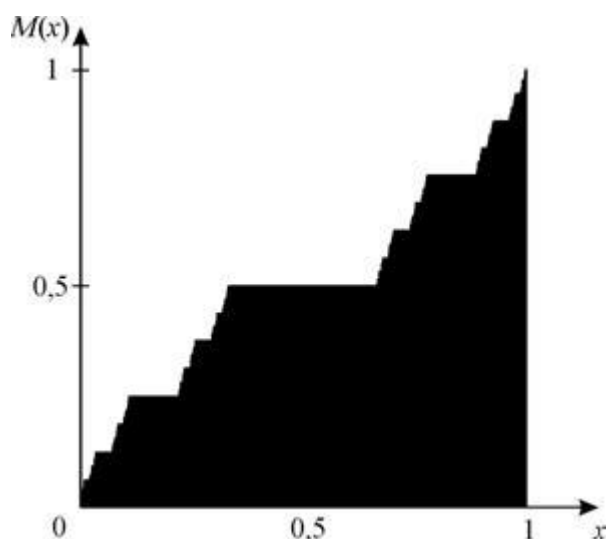


Рис. П. 6. Масса канторова стержня как функция координаты. Объект называется чертовой лестницей (devil's staircase)

Литература

Алексеев В.В. Динамические модели водных биоценозов. Человек и биосфера. Вып. 1, с.1-137. М., 1976

Алексеев В.В., Лоскутов А.Ю. О возможности управления системой со странным аттрактором. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.5. Л., 1982

Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. С-Пб., 1992

Анищенко В.С. Сложные колебания в простых системах. Саратов, 1996

Анищенко В.С., Вадивасова Т.Е., Астахов В.В.. Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем. Саратов, 1999

Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985

Кольцова Э.М., Гордеев Л.С. Методы синергетики в химии и химической технологии. М., Химия, 1999

Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Современные проблемы нелинейной динамики. М., Изд.УРСС, 2000

Пуанкаре А. О науке. М., Наука, 1990

Х-О. Пайтген, П.Х.Рихтер. Красота фракталов. М, Мир, 1993

Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М., Изд. МГУ, 1993

Тарасевич Ю.Ю. Математическое и компьютерное моделирование. Дифференциальные модели. Стохастические и детерминистические модели. М., Изд. УРСС, 2001

Шустер Г., Детерминированный хаос. М., Мир, 1988

Lorenz E.N. Deterministic non-periodic flow. *J. Atmos. Sci.* 20, 131-141, 1963

ЛЕКЦИЯ 11

МОДЕЛИРОВАНИЕ МИКРОБНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Микробные популяции как объект моделирования и управления. Непрерывная культура микроорганизмов. Модель Моно. Микроэволюционные процессы в микробных популяциях. Возрастные распределения. Двухвозрастная модель. Непрерывные возрастные распределения.

Микробиология является одной из немногих областей современной биологии, где математическое моделирование стало действенным средством научного исследования. Более того, математические модели прочно вошли в практику биотехнологического производства микроорганизмов как инструмент управления биотехнологическими процессами.

Мы остановимся на моделях, которые не только лежат в основе моделей микробиологических систем, но являются базовыми моделями всей математической биологии, в том числе используются в популяционной динамике, при моделировании иммунных процессов и проч.

В большинстве своем микроорганизмы - одноклеточные организмы, они имеют высокое отношение поверхности к объему и поэтому высокие интенсивности обмена с окружающей средой. С этим связаны:

- высокие скорости размножения микроорганизмов,
- большой прирост биомассы,
- высокая скорость роста микробных популяций
- высокая скорость микроэволюционных процессов в микробных сообществах.

Все это делает микробные популяции чрезвычайно привлекательными как в практическом отношении для биотехнологии, так и в качестве научного объекта для изучения популяционных и эволюционных процессов.

Для математического описания микробных популяций обычно используют аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений. В отношении микробиологических систем такое описание гораздо более обосновано, чем применительно к наземным и водным высшим организмам. Из-за многочисленности микробных популяций к ним применимо понятие концентрации.

Действительно, даже в лабораторных исследованиях, *in vitro* приходится иметь дело с количеством особей порядка 10^{10} и выше. В большом промышленном ферментере могут одновременно жить 10^{16} - 10^{17} дрожжевых клеток.

Напомним, что отклонение численности от средних значений, вызванное случайными обстоятельствами, пропорционально $1/\sqrt{N}$, где N - численность популяции. Таким образом, для многочисленных популяций можно строить модель в терминах средних численностей, или концентраций.

Второй фактор - относительная однородность культуры микроорганизмов в объеме культиватора. Это позволяет пренебречь пространственными эффектами.

Для управления биотехнологическим процессом необходимо:

- сформулировать модель, описывающую рост управляемой культуры микроорганизмов,
- указать параметры, по которым производится управление,
- определить цель, которая при этом преследуется.

Например, целью может быть максимальная скорость роста культуры, или получение максимальной биомассы в течение всего срока выращивания, или минимизация времени выхода культиватора на стационарный режим работы. В зависимости от этого должна быть математически сформулирована соответствующая целевая функция. Нахождение значений управляющих

параметров, которые позволяют достичь экстремума этой целевой функции, и составляют задачу управления.

Непрерывные культуры микроорганизмов.

Характерная кривая роста микроорганизмов приведена на рис. 11.1

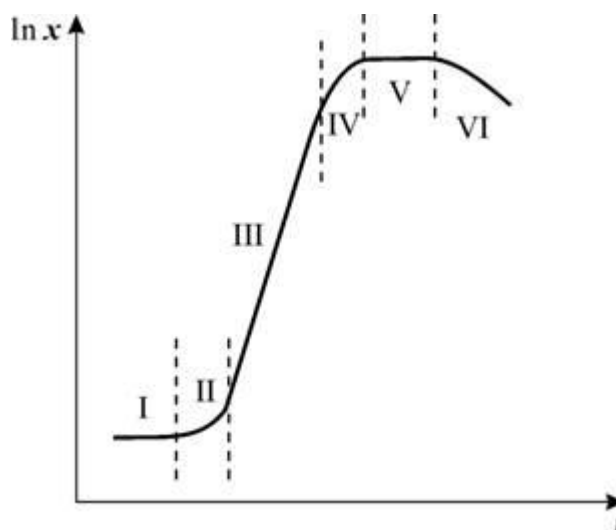


Рис. 11.1. Кривая роста микроорганизмов при периодическом культивировании. I – лаг-фаза; II – фаза ускорения роста; III – фаза экспоненциального роста; IV – фаза замедления роста; V – фаза стационарная; VI – фаза отмирания культуры

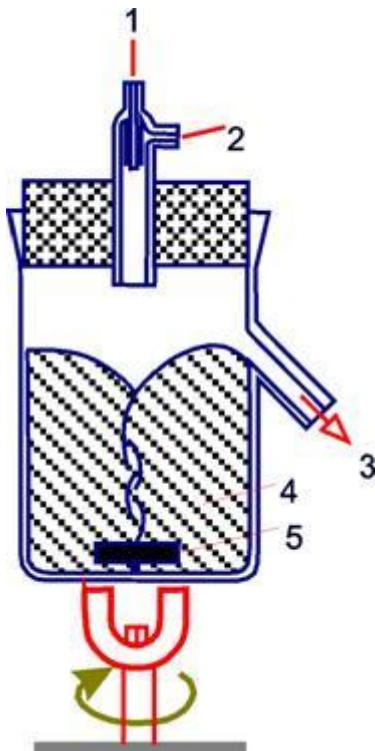
Процессы культивирования разделяют на *периодические* и *непрерывные*. При периодическом режиме в культиватор одновременно закладывают все необходимое для роста микроорганизмов (субстраты) и некоторую “затравку” биомассы, после чего популяция микроорганизмов растет и развивается по своим законам. В некоторый момент времени производится изъятие биомассы. Затем процесс повторяется. Таким образом, снятие урожая производится периодически, и каждый раз популяция проходит через все стадии роста.

Непрерывные культуры микроорганизмов - это культуры, в которые все время добавляется питательная среда, а часть содержимого, в том числе живые организмы - биомасса - постоянно удаляется. Эти условия имитируют естественные проточные системы. Однако в отличие от естественных систем, условия среды и развития микроорганизмов в установках непрерывного культивирования в лабораториях и на промышленных предприятиях находятся под контролем и могут быть стабилизированы. Это позволяет проводить эксперименты с культурами микроорганизмов по изучению популяционных законов развития видов и их сообществ, наблюдать процессы микроэволюции.

Для микроорганизмов, особенно автотрофных бактерий и дрожжей, условия выращивания довольно просты. Их выращивают в жидкой среде, представляющей собой раствор солей и простых органических соединений. Культуру содержат при постоянной температуре и перемешивают, причем из резервуара в нее постоянно поступает стерильная среда. (Рис.11.2)

Рис.11.2.

- 1 – регулятор
- 2 – поступление субстрата,
- 3 – отток (вымывание) смеси субстрата и биомассы,
- 4 – культура внутри культиватора,
- 5 – мешалка



При построении моделей в микробиологии в качестве равноправных переменных используют как концентрации микроорганизмов, так и концентрации различных растворимых органических и неорганических веществ: субстратов, ферментов, продуктов. В микробиологии общепринят эмпирический подход к построению моделей. Из всех факторов, влияющих на рост клетки, выбирают лимитирующий, и опытным путем находят зависимость скорости роста от его концентрации. Особый класс составляют задачи, где в процессе роста происходит смена лимитирования.

В общем виде кинетика концентрации клеток в непрерывной культуре описывается уравнением:

$$\frac{dx}{dt} = x(\mu - \nu) \quad (11.1)$$

Здесь x – концентрация клеток в культиваторе; μ – функция, описывающая размножение популяции. Она может зависеть от концентрации клеток x , концентрации субстрата (обычно обозначается S), температуры, рН среды и прочих факторов; ν – скорость вымывания.

В хорошо перемешиваемой культуре скорость вымывания зависит только от скорости протока. Если объем культиватора равен V , а скорость притока f , то величина, называемая разбавлением, определяется как $D=f/V$ и тогда скорость вымывания микроорганизмов из культиватора

$$\nu = -D \quad (11.2)$$

Без учета вымывания клеток рост биомассы описывается уравнением:

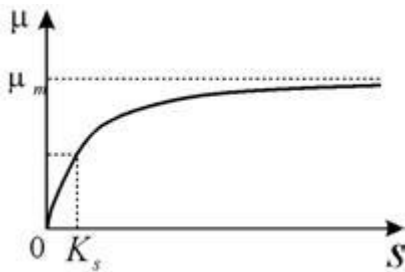
$$\frac{dx}{dt} = x(\mu) \quad (11.3)$$

При неограниченных ресурсах питательных веществ величина μ постоянна, и уравнение (11.2) описывает экспоненциальный рост популяции клеток. Если же какие-либо причины начинают лимитировать рост, величина μ будет уменьшаться. Для микробиологических систем обычно величина, лимитирующая рост, это - концентрация субстрата. Наиболее распространенная форма записи, учитывающая насыщение скорости роста культуры по питательному субстрату, предложена Моно:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\mu_m S}{K_s + S} x \quad (11.4)$$

Здесь μ_m - максимальная скорость роста микроорганизмов при данных условиях; K_s - константа, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость роста культуры равна половине максимальной. График функции величины скорости роста от концентрации субстрата приведен на рис. 11.3

Рис. 11.3. График зависимости скорости роста от концентрации субстрата в соответствии с формулой Моно (11.4)



Вид уравнения Моно аналогичен формуле Михаэлиса-Ментен из ферментативной кинетики. И это не только формальное сходство. В основе жизнедеятельности любой клетки лежат ферментативные процессы. Скорость роста биомассы в конечном счете определяется скоростью переработки лимитирующего субстрата ферментом узкого места в метаболической сети. Пусть концентрация фермента на единицу биомассы равна E_0 . Тогда по закону Михаэлиса, скорость переработки субстрата единицей биомассы определяется формулой:

$$\frac{1}{x} \frac{dS}{dt} = - \frac{k E_0 S}{K_m + S} \quad (11.5)$$

Здесь K_m - константа Михаэлиса, k - константа скорости реакции. Вся биомасса концентрации x обладает количеством фермента $E_0 x$, Следовательно, суммарная скорость убыли субстрата равна

$$\frac{dS}{dt} = - \frac{kE_0 Sx}{K_m + S} \quad (11.6)$$

Предположим, что прирост биомассы пропорционален убыли субстрата:

$$\frac{dx}{dt} = - \frac{1}{\alpha} \frac{dS}{dt} \quad (11.7)$$

Обозначив $K_0=K_m$ и $\mu_m = kE_0/\alpha$, получим формулу (11.4).

В формулах (11.4) и (11.6) имеются важные различия. Формула Михаэлиса-Ментен (11.6) относится к отдельной ферментативной реакции, все входящие в нее константы выражаются через скорости соответствующих биохимических реакций. В формуле Моно (11.4) константы скоростей K_S и μ_m являются эффективными величинами и определяются по эмпирической зависимости скорости роста культуры от концентрации питательного субстрата.

При моделировании конкретной культуры микроорганизмов часто нелегко выделить лимитирующий фактор. Здесь может играть роль соотношение коэффициентов растворимости различных веществ или проницаемости мембран клеток по отношению к этим веществам. Только специально поставленные эксперименты могут выделить управляющее звено - лимитирующий субстрат, который входит в формулу (11.4)

В стационарном состоянии процессы размножения популяции и вымывания должны быть уравновешены. При непрерывном культивировании подбором скорости протока можно стабилизировать скорость роста популяции в любой точке на восходящей ветви кривой роста популяции. Для этого применяются различные способы управления скоростью протока. Основное их свойство - обратная связь между приростом концентрации биомассы и удалением части популяции из ферментера. В различных культурах применяются разные физико-химические методы поддержания плотности культуры на разном уровне: турбидостатный, основанный на регулировании оптической плотности культуры, рН-статный для процессов, в которых имеется связь между приростом биомассы и изменениями рН, оксигенатный - для аэробных микроорганизмов. Эти способы управления дают возможность поддерживать культуру в условиях нелимитированного роста, когда скорость прироста биомассы определяется лишь собственной генетически обусловленной способностью популяции к размножению. При этом достигаются очень высокие скорости, которые особенно важны при изучении микроэволюционных процессов. Например, бактерии могут размножаться в турбидостате со скоростью, соответствующей средней продолжительности поколения - около 5 мин.

Для поддержания культуры в области нелимитированного роста требуются внешние регуляторы. В случае лимитирования роста внешним фактором, например, недостатком субстрата, стационарный режим работы культиватора устанавливается путем саморегуляции. Это имеет место в природных проточных системах и в наиболее распространенном типе непрерывных культиваторов - *хемотрате*, где задается скорость разбавления культуры, или скорость протока.

Наиболее устойчиво работает хемотрат в пределах скорости протока, малых по сравнению с максимальной удельной скоростью роста культуры. В области сравнимых значений этих величин система становится неустойчивой: малые

колебания скорости протока могут приводить к заметным изменениям концентрации биомассы и даже к вымыванию культуры из культиватора. Теория хемостата впервые была разработана Моно (1950) и Гербертом (1956) и с той поры постоянно совершенствуется. Однако, основы ее остались незыблемыми. На них мы и сосредоточим свое внимание.

Модель Моно

При непрерывном перемешивании можно считать весь объем культиватора однородно заполненным, концентрации субстрата и клеток в каждой точке культиватора одинаковыми, и описывать поведение этих концентраций во времени с помощью системы обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu(S)x - D(x), \\ \frac{dS}{dt} &= DS_0 - \alpha\mu(S)x - DS, \\ \mu(S) &= \frac{\mu_m S}{K_m + S} \end{aligned} \quad (11.8)$$

Здесь S - концентрация субстрата
 x - концентрация клеток в культиваторе
 S_0 - концентрация субстрата, поступившего в культиватор
 D - скорость протока (разбавления) культуры
 α^{-1} - "экономический коэффициент, показывающий, какая часть поглощенного субстрата идет на приращение биомассы.

Поясним смысл членов, входящих в правые части уравнений. В первом уравнении: $\mu(S)x$ - прирост биомассы за счет поглощения субстрата, $-Dx$ - отток биомассы из культиватора.

Во втором уравнении: $-\alpha\mu(S)x$ - количество субстрата, поглощенного клетками культуры, DS_0 - приток субстрата в культиватор, $-DS$ - отток неиспользованного субстрата из культиватора.

Скорость роста биомассы предполагается зависящей только от концентрации субстрата в соответствии с формулой Моно (третье уравнение).

Исследуем тип стационарных режимов и переходных процессов в культиваторе, используя методы, изученные в лекциях (3-5).

Введем безразмерные концентрации, время и скорость протока

$$\begin{aligned} x' &= \alpha x / K_S, \quad y = S / K_S, \quad y_0 = S_0 / K_S \\ t' &= t\mu_m, \quad D' = D / \mu_m \end{aligned}$$

Штрихи у новых переменных опустим. В новых переменных система имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \mu(y)x - Dx, \\ \frac{dy}{dt} &= -\mu(y)x + D(y_0 - y) \\ \mu(y) &= \frac{y}{1+y}\end{aligned}\tag{11.9}$$

Найдем стационарные концентрации биомассы и субстрата. Приравняем правые части уравнений нулю

$$\begin{aligned}\left(\frac{\bar{y}}{1+\bar{y}} - D\right)\bar{x} &= 0 \\ -\frac{\bar{y}}{1+\bar{y}}\bar{x} + D(y_0 - \bar{y}) &= 0\end{aligned}\tag{11.10}$$

Система алгебраических уравнений (11.10) имеет два решения, следовательно, система дифференциальных уравнений (11.9) имеет два стационарных состояния

$$\bar{x}_1 = 0, \bar{y}_1 = y_0;\tag{11.11}$$

$$\bar{x}_2 = y_0 - \frac{D}{1-D}, \bar{y}_2 = \frac{D}{1-D}\tag{11.12}$$

Примем во внимание, что безразмерная концентрация клеток x имеет смысл только при значениях $x > 0$, а безразмерная концентрация субстрата y ограничена сверху значением $y_0 = S_0/K$ - концентрацией притекающего субстрата. Легко видеть, что ненулевое стационарное значение биомассы (11.12) имеет смысл только в случае, когда безразмерная скорость протока D меньше определенной величины

$$D \leq \frac{y_0}{1+y_0} = D_0\tag{11.13}$$

Граничное значение скорости протока называется скоростью вымывания. В размерном виде его величина равна:

$$D_u = \frac{\mu_m y_0}{K_s + y_0}\tag{11.14}$$

При скоростях протока, больших D_0 , прирост биомассы не может компенсировать ее отток, и культура полностью вымывается из культиватора.

Определим характер устойчивости стационарных состояний системы, используя метод линеаризации системы в окрестности стационарного состояния, рассмотренный в лекции 4.

Характеристический определитель системы (11.9) имеет вид.

$$\begin{vmatrix} \mu(\bar{y}) - D - \lambda & \frac{\bar{x}}{(1 + \bar{y})^2} \\ -\mu(\bar{y}) & \frac{\bar{x}}{(1 + \bar{y})^2} - D - \lambda \end{vmatrix} \quad (11.15)$$

Исследуем характер устойчивости режима вымывания - особой точки с координатами (11.11). В этом случае

$$\mu(y_0) = \frac{y_0}{1 + y_0} = D_{\infty} \quad (11.16)$$

и характеристический определитель принимает вид

$$\begin{vmatrix} D_E - D - \lambda & 0 \\ -D_E & -D - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (11.17)$$

Корни характеристического уравнения (11.17)

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -D, \\ \lambda_2 &= D_E - D \end{aligned} \quad (11.18)$$

действительны и имеют различные знаки при $D < D_B$, то есть при скоростях разбавления, меньших скоростей вымывания. При этом точка $(0, y_0)$ неустойчива - седло.

Если же $D > D_B$ - оба корня отрицательны, и особая точка (11.11) является устойчивым узлом. Этот режим называется режимом вымывания.

Концентрация субстрата в культиваторе равна при этом концентрации поступающего субстрата S_0 , а концентрация биомассы равна нулю. Если в такой культиватор заложить "затравку", микроорганизмы будут вымыты из культиватора, не успев размножиться.

Для второй особой точки с координатами (11.12) корни характеристического уравнения равны

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -D \\ \lambda_2 &= -(D_E - D)(1 + y_0)(1 - D) \end{aligned} \quad (11.19)$$

Напомним, что это ненулевое по биомассе состояние равновесия существует в положительном квадранте фазовой плоскости лишь при значениях скорости разбавления $D < D_B$. Так как

$$D_E = \frac{y_0}{1 + y_0} < 1,$$

то все три сомножителя, входящие в выражение для λ_2 в (11.19) положительны. Следовательно, $\lambda_2 < 0$, и точка (11.12) - устойчивый узел. Это и есть рабочее состояние проточного культиватора.

Фазовые портреты системы для двух значений скоростей потока $D < D_B$ и $D > D_B$ приведены на рис.11.4 (а,б)

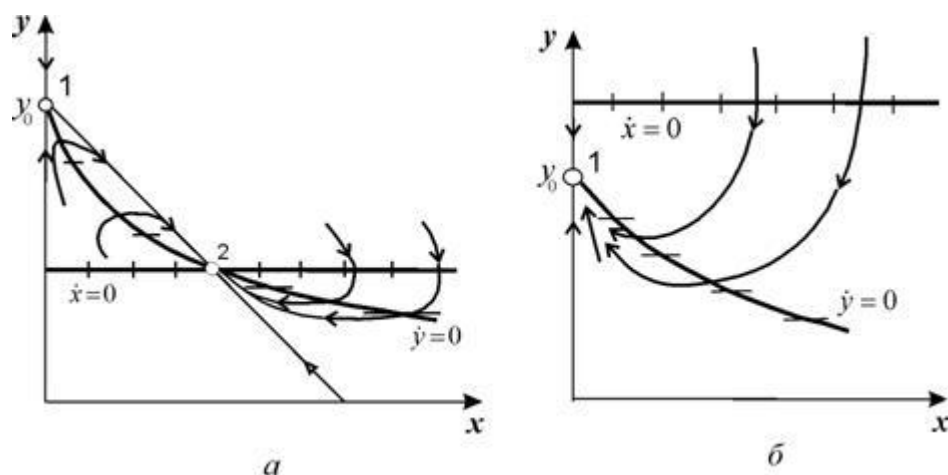


Рис. 11.4. Фазовые портреты системы 11.9.
a – стационарный режим работы, *б* – режим вымывания.
 Пояснения в тексте

Уравнение изоклины горизонтальных касательных получим, приравняв правую часть второго уравнения (11.9) нулю

$$x = \frac{D(y_0 - y)(1 + y)}{y} \quad (9.20)$$

Изоклины вертикальных касательных на рисунках 11.4: ось $x=0$ и прямая

$$y = \frac{D}{1 - D} \quad (11.21)$$

В случае, когда $D < D_B$ главные изоклины (11.20) и (11.21) пересекаются в положительном квадранте, и точка их пересечения является устойчивым узлом, а точка пересечения кривой (9.20) с осью $x = 0$ – седлом (рис.11.4 *a*)

В случае $D > D_B$ главные изоклины (11.20) и (11.21) пересекаются вне положительного квадранта, и устойчивым узлом будет особая точка (11.11), соответствующая режиму вымывания (рис.11.4*б*).

Рассмотренная модель является упрощенной и для описания реальных процессов требует дополнений. Например, при больших концентрациях субстрат может оказывать ингибирующее действие, и тогда формулу для скорости роста следует записывать в виде:

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{K_m + S + AS^2} \quad (11.22)$$

В системе, где существует такая зависимость скорости роста от субстрата, возможны триггерные режимы - наличие двух устойчивых стационарных состояний и зависимость стационарных значений концентраций субстрата и биомассы от начальных условий (от величины затравки и начальной концентрации биомассы).

На скорость роста биомассы может оказывать влияние концентрация продуктов метаболизма в среде, окружающей клетку. Тогда к двум уравнениям, описывающим динамику концентрации биомассы и субстрата в

непрерывном процессе культивирования, следует добавить третье уравнение, выражающее динамику концентрации продуктов метаболизма. При этом скорость роста биомассы будет зависеть как от концентрации субстрата. Так и от концентрации продукта. Наиболее известную формулу такой зависимости предложил Иерусалимский:

$$\mu(S) = \frac{\mu_{\text{max}} S}{(K_{\text{m}} + S) + (K_{\text{p}} + P)} \quad (11.23)$$

Формула (11.23) известна как формула Моно-Иерусалимского.

Исследование модели, учитывающей ингибирующее действие продукта показывает, что значение скорости вымывания в такой системе совпадает с величиной D_B , полученной выше для модели Моно. В то же время ингибирующее влияние продукта ведет к значительному уменьшению стационарных концентраций биомассы.

Микроэволюционные процессы в микробных популяциях

Быстрота смены поколений делает микробные популяции чрезвычайно удобным объектом для изучения процессов микроэволюции. Пусть требуется изучить микроэволюционный процесс в популяции, протекающий в течение 100 генераций, например, проследить последствия повышения фона радиации. В популяции однолетних организмов (например, сельскохозяйственных культур) для проведения такого исследования не хватит всей жизни одного исследователя. Для человеческой популяции на сто поколений приходится период времени более 2000 лет. А для микробной популяции с временем генерации $g=20$ мин. наблюдение 100 генераций займет около полутора суток.

Рассмотрим процесс восстановления популяции после воздействия неблагоприятного фактора. Пусть процесс происходит в условиях непрерывного культивирования. Предположим, что в микробной популяции в результате воздействия неблагоприятного внешнего воздействия погибает значительная часть клеток. После снятия неблагоприятного фактора в популяции будет происходить процесс восстановления. В результате действия протока количество мертвых клеток будет уменьшаться, а количество живых будет определяться двумя процессами - вымыванием и размножением. Со временем доля живых клеток увеличивается, и популяция возвращается к активному состоянию.

Рассмотрим простейшую модель такой системы (Н.С.Печуркин). Разделим все клетки на два типа. Первый тип - потерявшие способность к размножению в результате воздействия неблагоприятного фактора неживые клетки. Второй тип - сохранившие способность к размножению клетки. Динамика живых и неживых клеток может быть описана системой уравнений.

$$\begin{aligned}
\frac{dx_{\text{ж}}}{dt} &= \mu(S)x_{\text{ж}} - Dx_{\text{ж}} \\
\frac{dx_{\text{н}}}{dt} &= -Dx_{\text{н}} \\
\frac{dS}{dt} &= D(S_0 - S) - \alpha \mu(S)x_{\text{ж}} \\
x_{\text{ж}} + x_{\text{н}} &= x
\end{aligned}
\tag{11.24}$$

Здесь $x_{\text{ж}}$ - концентрация живых клеток,
 $x_{\text{н}}$ - концентрация неживых клеток
 x - общая концентрация клеток в популяции
 S - концентрация лимитирующего субстрата.

Функция $\mu(S)$, характеризующая зависимость скорости роста живых клеток от концентрации лимитирующего субстрата может быть представлена в форме Моно, или в виде более сложной функции.

Если воздействие неблагоприятного фактора было сильным, и погибла значительная часть популяции, потребление субстрата в начальные моменты процесса восстановления будет незначительным. Концентрация субстрата в среде значительно повысится за счет его постоянного поступления. При этом можно считать, что $\mu = \mu_{\text{max}} = \text{const}$.

Тогда уравнение для субстрата можно исключить из рассмотрения. Анализ кинетики восстановления сведется к рассмотрению простой системы первых двух уравнений и алгебраического соотношения для количества клеток. Решив систему уравнений, получим соотношение, определяющее долю живых клеток в популяции в любой момент времени t

$$\frac{x_{\text{ж}}}{x} = \frac{a_0 e^{\mu_{\text{max}} t}}{1 + a_0 e^{\mu_{\text{max}} t}}
\tag{11.25}$$

где a_0 - отношение количества живых и неживых клеток в начальный момент времени.

Можно оценить время, которое необходимо популяции для устранения последствий неблагоприятного фактора. Будем считать процесс восстановления законченным, если в популяции на сто живых осталась одна неживая клетка. Пусть в результате неблагоприятного воздействия в популяции отношение живых клеток к неживым составляло 1:100. Оценки (Печуркин, 1978) показывают, что для изменения соотношения числа живых и неживых клеток в 10^4 раз необходимо примерно тринадцать с половиной поколений культуры. Даже при очень сильном неблагоприятном воздействии, например при $a_0 = 10^{-7}$, время восстановления до 90% уровня живых клеток составляет 27 генераций. Это объясняется логарифмической зависимостью времени восстановления от отношения живых и неживых клеток.

На сходных моделях можно анализировать конкуренцию мутантных форм в микробных культурах. Несмотря на то, что частота мутаций, приводящих к улучшению некоторого признака чрезвычайно низка, именно такие мутанты вытесняют исходную форму за счет действия естественного отбора. Анализ экспериментального материала на основе таких моделей позволил сделать определенные выводы о совместном действии мутаций и отбора. А именно, преимущества имеют следующие мутанты.

- Мутанты, способные более полно утилизировать имеющийся субстрат, то есть имеющие отличную от исходной форму зависимость $\mu = f(S)$.
- “Экономичные” мутанты, способные более полно использовать субстрат.

- Более “резистентные” мутанты, менее чувствительные к воздействию внешнего фактора.
- Мутанты с пониженными скоростями отмирания.
- Менее “мутабельные” мутанты.
- Быстро растущие и быстро отмирающие мутанты
- Мутанты с увеличенной максимальной скоростью роста
- Мутанты, выделяющиеся в неоднородных средах, например, способные противостоять вымыванию из ферментера: прилипать к стенкам или слипаться в комки и выпадать на дно.
- Оценка времени замены исходной формы мутантной при воздействии неблагоприятного фактора (например, антибиотика), показывает, как быстро распространяются нечувствительные к ингибиторам мутанты в открытых системах.

Возрастные распределения микроорганизмов

Однородность клеток в микробной популяции всегда относительна. Большую роль в процессах роста микробной популяции играет возрастная структура. Делиться, т.е. увеличивать численность популяции, способны только клетки, достигшие определенного возраста (или определенного размера). Возрастная гетерогенность популяции может служить причиной сложной немонотонной динамики ее численности.

Рассмотрим простейшую двухвозрастную модель клеточной популяции (Степанова, 1985). Популяция разбита на две группы клеток: молодые и старые.

Понятие “молодые” и “старые” применительно к разным видам микроорганизмов можно трактовать по-разному. В клетках эукариотов молодыми можно считать клетки G_1 , в которой синтезируется белок, а старыми - все остальные, начиная с S -фазы синтеза ДНК. Именно на этих поздних стадиях существуют ингибирующие кейлоны, угнетающе действующие на скорость деления.

Будем считать, что клетки первой группы интенсивно растут, но не достигли физиологической зрелости и неспособны делиться. Члены второй группы способны к делению. Процесс деления может быть задержан при помощи различных ингибиторов. Уравнения для численностей молодых (N_1) и старых (N_2) клеток имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \frac{2}{T_2} N_2 - \frac{1}{T_1} N_1 - DN_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \frac{1}{T_1} N_1 - \frac{1}{T_2} N_2 - DN_2 \end{aligned} \quad (11.27)$$

Здесь T_1 - среднее время созревания молодой клетки, T_2 - среднее время пребывания старой клетки в репродуктивном периоде, D - скорость протока. Удельная скорость деления клеток $\omega = T_2^{-1}$. Множитель 2 в первом уравнении отражает тот факт, что старая клетка делится на две молодые.

При отсутствии лимитирования субстратом продолжительность первой фазы T_1 постоянна, продолжительность второй фазы T_2 зависит от взаимного влияния клеток, которое осуществляется с помощью метаболитов (кейлонов), выделяемых клетками в среду. Если скорость выделения и распада кейлонов много больше скорости протока и скорости деления клеток, концентрация кейлонов пропорциональна числу клеток, их выделяющих.

Обозначим концентрацию ингибирующего метаболита I . Его влияние на удельную скорость деления клеток можно записать в виде:

$$T_2^{-1} = \omega = \omega_0 \left[1 + \left(\frac{I}{k_1} \right)^n \right]^{-1}$$

Здесь n - порядок ингибирования, k_1 - константа ингибирования.

Были рассмотрены три ситуации: 1) ингибиторы выделяются только молодыми клетками, 2) ингибиторы выделяются только старыми клетками, 3) независимо от возраста. Исследование модели показало, что только предположение о выделении ингибиторов старыми клетками позволяет описать колебательные режимы в системе. В рамках модели это означает, что скорость деления зависит от N_2 :

$$\omega = \omega_0 \left[1 + \left(\frac{N_2}{N_1} \right)^n \right]^{-1}$$

Введем безразмерные переменные:

$$x = \frac{N_1}{N_0}, \quad y = \frac{N_2}{N_0}, \quad t' = \frac{t}{T_1}, \quad \sigma = \omega_0 T_1, \quad \delta = DT_1$$

В безразмерных переменных система имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{2\sigma y}{1+y^n} - (\delta+1)x, \\ \frac{dy}{dt} &= x - \delta y - \frac{\sigma y}{1+y^n} \end{aligned} \quad (11.28)$$

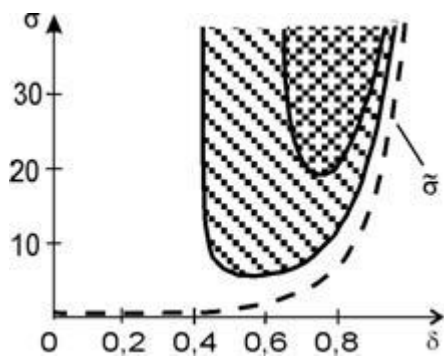
Штрих у времени опущен.

Кроме тривиальной особой точки система (11.28) имеет еще одну особую точку:

$$\bar{x} = 2\sigma \bar{y} \frac{1}{1-\delta}, \quad \bar{y} = \frac{(1-\delta)\sigma}{(1+\delta)\sigma} - 1,$$

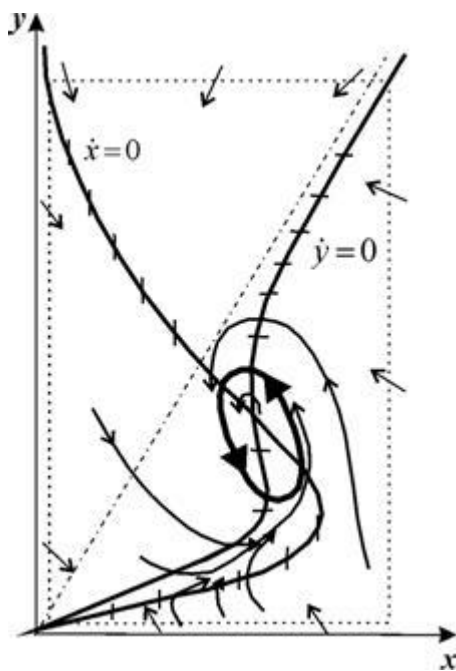
тип которой может быть различным в зависимости от параметров. Ширина области неустойчивости в пространстве параметров зависит от порядка ингибирования: чем больше n , тем она шире. Области неустойчивости на плоскости параметров (σ, δ) для второго и третьего порядка ингибирования изображены на рис. 11.5.

Рис. 11.5. Параметрические области неустойчивости стационарного ненулевого решения при $n=2$ (двойная штриховка) и $n=3$ (простая штриховка)



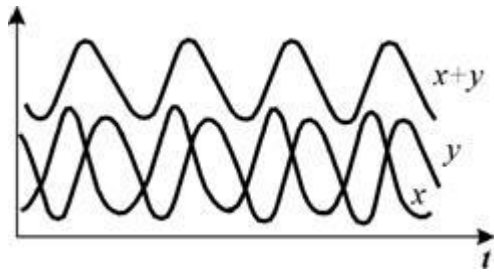
Фазовый портрет системы в области неустойчивости содержит предельный цикл (рис. 11.6).

Рис. 11.6. Фазовый портрет системы (11.28) в области неустойчивости ненулевого стационарного решения. Жирная линия – предельный цикл



Динамика переменных изображена на рис. 11.7.

Рис.11.7 Динамика переменных в модели 11.28



Непрерывные модели возрастной структуры микроорганизмов.

Такие модели оперируют не с численностями отдельных групп, а с непрерывной функцией распределения организмов по возрастам. Уравнение для плотности функции распределения было впервые получено Мак-Кендриком в 1926 г., а затем “переоткрыто” фон Ферстером в 1959 г. и носит его имя.

Это уравнение представляет собой дифференциальную форму закона сохранения числа особей. В уравнении две независимые переменные - время t и возраст τ , который отсчитывается с момента рождения особи.

$n(t, \tau)d\tau$ - количество особей, имеющих возраст в интервале $[\tau, \tau+d\tau]$.

Общее число особей всех возрастов в момент времени t определяется интегралом

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(t, \tau) d\tau$$

Уравнение Ферстера имеет вид:

$$\frac{\partial n(t, \tau)}{\partial t} + \frac{\partial n(t, \tau)}{\partial \tau} = -[D(t) + \omega(t, \tau)n(t, \tau)] \quad (11.29)$$

с начальным условием

$$n(0, \tau) = g(\tau) \quad (11.30)$$

В уравнении (11.29) слева стоит полная производная dn/dt , при этом учтено, что $d\tau/dt=1$. В правой части - члены, которые описывают процессы, приводящие к изменению числа клеток данного возраста. Убыль клеток может быть вызвана разными причинами - смертностью, миграцией. Для проточной культуры всеми этими процессами можно пренебречь по сравнению с протоком клеток через культиватор. Скорость протока $D(t)$ не зависит от возраста клеток, но может зависеть от времени.

Член $-\omega(t, \tau)n(t, \tau)$ описывает убыль клеток из данного интервала возрастов при делении на дочерние со скоростью ω . Прирост численности в результате размножения происходит в нулевой возраст и войдет в граничное условие при $\tau=0$.

$$n(t, 0) = k \int_0^{\infty} n(t, \tau') W(t, \tau') d\tau' \quad (11.31)$$

Здесь k - число потомков в одном акте размножения, $W(t, \tau')d\tau'$ - вероятность размножения родителя в возрастном интервале $[\tau', \tau'+d\tau']$, равная удельной скорости размножения;

$$W(t, \tau)d\tau = \omega(t, \tau)dt, \quad \omega = W \frac{d\tau}{dt} = W \quad (11.32)$$

Если родители остаются в популяции после размножения (дрожжи), то $W(t, \tau)$ - плотность безусловной вероятности деления в возрасте τ (функция распределения возрастов деления). Если же клетки выбывают из своей возрастной группы после деления (водоросли, бактерии), то $W(t, \tau)$ - плотность условной вероятности разделиться в возрасте τ , если клетка дожила до этого возраста, не разделившись.

Существуют модели, описывающие распределение клеток по размерам и массам. Их легче сопоставлять с экспериментальными данными, так как имеются экспериментальные методы определения размеров клеток. Активно разрабатываются методы микроизмерений, позволяющие определить и другие параметры отдельных клеток (например, фотосинтетическую активность, содержание хлорофилла в водорослях, внутриклеточное рН и др.)

Все большее распространение получают методы проточной микрофлуориметрии, позволяющие регистрировать спектральные характеристики сотен и тысяч микроорганизмов и строить соответствующие распределения признаков отдельных особей. Информация об эволюции этих распределений дает новые возможности оценки состояния популяций микроорганизмов, например, состояний популяций планктона в морях, почвенных микроорганизмов, клеток крови. Здесь предстоит большая работа по решению как математических так и методических вопросов.

ЛЕКЦИЯ 12

МОДЕЛЬ ВОЗДЕЙСТВИЯ СЛАБОГО ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ НА НЕЛИНЕЙНУЮ СИСТЕМУ ТРАНСМЕМБРАННОГО ПЕРЕНОСА ИОНОВ

Влияние слабых электромагнитных полей на биологические системы. Понятие резонанса. Нелинейная модель антипорта ионов с участием переносчика. Периодическое воздействие на систему со стационарным состоянием типа устойчивый фокус. Мультистационарная модель. Автоколебательная модель. Динамический хаос. Частота воздействия как управляющий параметр. Стохастический резонанс.

В процессе эволюции сформировалась такая пространственно-временная организация биологических систем, которая делает их чрезвычайно чувствительными к внешним воздействиям. При этом, как правило, отклик системы на воздействие является “нелинейным”. Под термином “нелинейный” обычно понимают несколько обстоятельств:

- непропорциональность ответа системы внешнему воздействию,
- “пороговый характер” отклика
- “резонансный характер” отклика системы.

Здесь в качестве примера мы рассмотрим нелинейную систему трансмембранного переноса ионов и ее отклик на периодическое воздействие электрического поля, которое в терминах кинетической модели может быть выражено как периодическое изменение параметров системы. Приведенные результаты основаны на работах Т.Ю. Плюсниной, Г.Ю. Ризниченко с соавт. (1993-1997). На этой системе мы увидим, как изученные в предыдущих лекциях понятия и методы теории динамических систем «работают» при исследовании моделей конкретных биологических процессов. Задача имеет важное значение для понимания механизмов воздействия слабых электромагнитных полей низкой частоты на биологические объекты.

В течение последних десятилетий большое внимание уделяется наблюдению корреляций между космофизическими электромагнитными воздействиями и состоянием живых систем. При изменении электромагнитной обстановки во время магнитных бурь, гроз, землетрясений меняется состояние живых организмов, нарушается пролиферация клеток, меняется биолюминисцентная активность бактерий. Имеются экспериментальные доказательства изменений мембранных процессов под действием слабых как высокочастотных, так и низкочастотных полей.

Несомненное воздействие на биологические процессы оказывают используемые человеком электрические приборы. На рис. 12.1. изображены технические устройства, излучающие электромагнитные волны, и показан диапазон длин волн и частот их излучения. Видно, что наиболее распространенные в быту частоты, излучаемые электропоездами, телефонами, другими бытовыми приборами, относятся к области десятых долей – сотен герц. Чрезвычайно важно понять, каким образом эти низкочастотные поля низкой интенсивности влияют на биологические объекты, в том числе на здоровье человека.

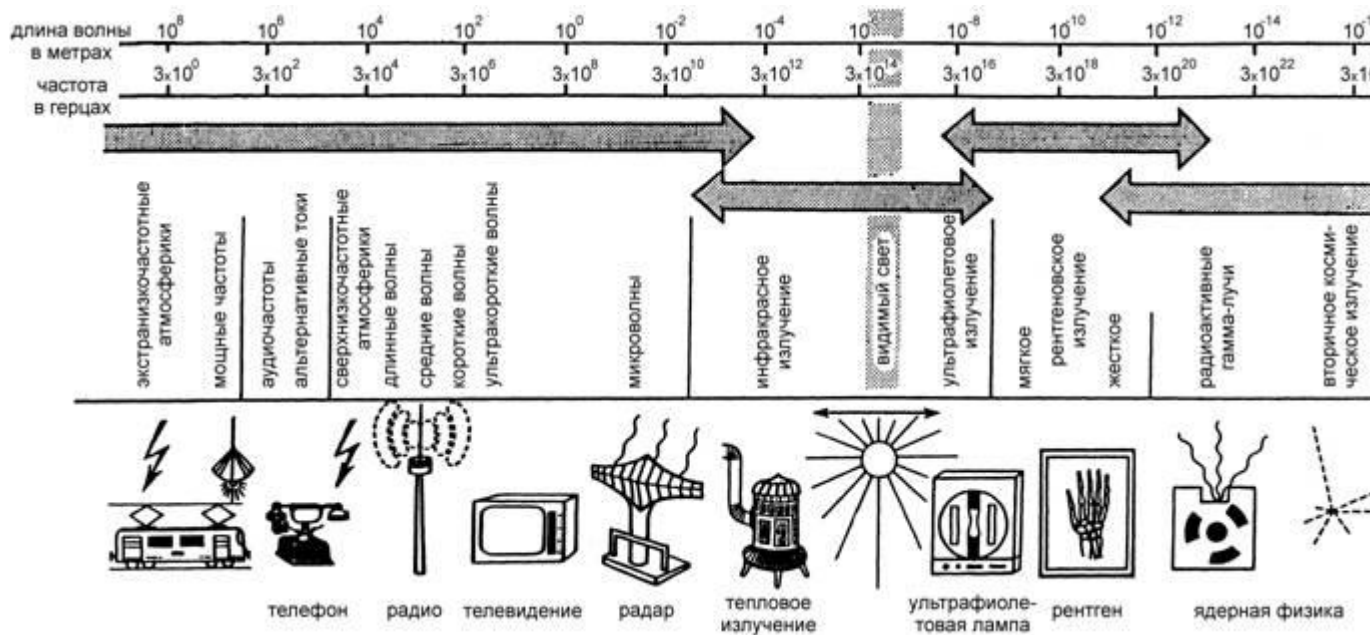


Рис. 12.1. Технические устройства, излучающие электромагнитные волны. Указаны шкалы длин волн, частот и диапазонов излучения.

Изучая взаимодействие электромагнитных полей с любой системой, мы всегда имеем дело с *резонансом*. Под резонансом в широком смысле слова будем понимать комплиментарность воспринимающей системы и поступающего сигнала, которая обеспечивается особой организацией этой системы. В зависимости от частоты сигнала “воспринимающее устройство” системы может иметь разную природу, различные пространственные и временные масштабы. Сигнал электромагнитного излучения (ЭМИ) может восприниматься на уровне макромолекул (видимый свет) или на уровне субклеточных систем, например, клеточных мембран (низкие частоты). Механизмы такого восприятия совершенно различны.

Физика взаимодействия видимого света с фотосинтетическими и зрительными системами довольно хорошо изучена. О моделях этих процессов мы будем говорить во 2 томе лекций. При фотосинтезе кванты света высокой энергии переводят молекулы хлорофилла в возбужденное состояние, затем эта энергия стабилизируется и утилизируется в виде энергии химических связей. Имеет место “энергетический резонанс”. При зрительном восприятии возбужденное состояние молекулы родопсина трансформируется в энергию нервных импульсов и через многоступенчатую систему регуляции и усиления вызывает сложные реакции организма.

Н.Кониг (Electromagnetic Bio-Information, 1989) приводит классический пример лошади, берущей препятствие в сумерках. Энергии всего нескольких фотонов “хватает” лошади для того, чтобы совершить прыжок через барьер благодаря мобилизации внутренней энергии животного с участием сложной системы нервной и гуморальной регуляции. Здесь можно говорить об «информационном» резонансе ЭМИ с воспринимающей живой системой и последующем многократном усилении сигнала.

Когда речь идет о воздействии ЭМИ низких частот возникает вопрос о том, что энергия падающих квантов слишком мала, чтобы вызвать изменения в структуре энергетических уровней воспринимающей молекулярной системы.

Однако можно подойти к проблеме с другой, «не энергетической» точки зрения, и рассматривать воспринимающую систему как нелинейную макросистему, обладающую различными типами поведения в зависимости от величины внутренних параметров. Под действием слабого периодического воздействия поведение такой системы может существенно трансформироваться, в особенности, когда такое воздействие испытывает система, находящаяся вблизи бифуркационной границы своих параметров. Частота воздействия может не соответствовать разности энергетических уровней молекулярных структур, а быть «резонансной» для более крупномасштабных субклеточных систем, которым соответствуют гораздо более низкие характерные частоты.

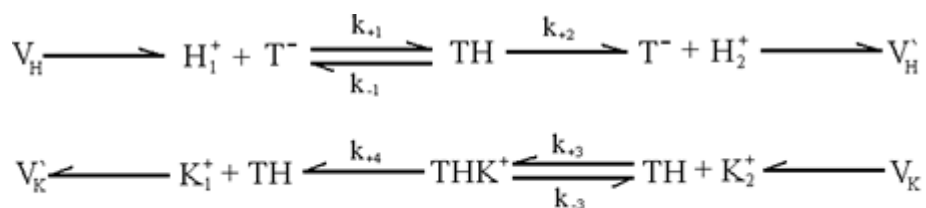


Схема
12.1

Модель трансмембранного переноса ионов

Рассмотрим систему переноса ионов K^+ и H^+ через клеточную мембрану с участием переносчика T^- . Примером является система $K^+—H^+$ антипорта с участием нигерицина, у которого имеются места связывания как для протона, так и для калия.

При построении модели используются следующие предположения:

- Приток и отток ионов в систему происходит в примембранных слоях, V_H и V_K — скорости притока ионов в сферу реакции.
- Отрицательно заряженный переносчик T^- может переносить протон или ион через мембрану в форме нейтральных комплексов TH и TK или в форме заряженного комплекса THK^+ .
- Константа связывания для комплекса THK^+ значительно больше, чем для TK комплекса, ион K^+ не может вытеснить ион H^+ из TH комплекса, поэтому его перенос через мембрану происходит в форме THK^+ .

В соответствии с этими предположениями кинетическая схема процессов может быть представлена в виде:

Здесь индексы 1 и 2 при концентрациях ионов соответствуют примембранному слою вне и внутри мембраны, $k_{\pm 1,3}$ — константы ассоциации и диссоциации комплексов, $k_{2,4}$ — эффективные константы трансмембранного переноса комплекса и его диссоциации.

Система уравнений, описывающая эти процессы, имеет вид:

$$\begin{aligned}
 \frac{d[H_1^+]}{dt} &= V_H - k_{+1}[H^+][T^-] + k_{-1}[TH], \\
 \frac{d[K_2^+]}{dt} &= V_K - k_{+3}[K_2^+][TH] + k_{-3}[THK^+], \\
 \frac{d[T^-]}{dt} &= -k_{+1}[H_1^+][T^-] + (k_{-1} + k_{+2})[TH], \\
 \frac{d[THK^+]}{dt} &= k_{+3}[TH][K_2^+] - (k_{-3} + k_{+4})[THK^+], \\
 [T] + [TK] + [THK^+] &= T_0
 \end{aligned} \tag{12.1}$$

Здесь T_0 — общая концентрация переносчика в свободной и связанной в комплексы форме.

Для исследования системы перейдем к безразмерным переменным:

$$\begin{aligned}
 x &= \frac{[H_1^+]}{K_m}, \quad y = \frac{[K_2^+]}{\bar{K}_m}, \quad t' = \frac{t T_0 k_{+4}}{\bar{K}_m}, \\
 K_m &= \frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_{+1}}, \quad \bar{K}_m = \frac{k_{-3} + k_{+4}}{k_{+3}}
 \end{aligned} \tag{12.2}$$

Введем также безразмерные параметры:

$$\varepsilon = \frac{T_0}{\bar{K}_m}, \quad V'_H = \frac{V_H \bar{K}_m}{k_{+4} T_0 K_m}, \quad V'_K = \frac{V_K}{k_{+4} T_0}, \quad a = \frac{\bar{K}_m k_{+2}}{K_m k_{+4}}. \tag{12.3}$$

Пусть концентрация переносчика значительно меньше, чем концентрации ионов в сфере реакции. При этом выполняется неравенство: $T_0 \ll \bar{K}_m$, которое позволяет сделать заключение о существовании иерархии времен и провести редукцию системы. А именно, при $\varepsilon \rightarrow 0$ третье и четвертое уравнения системы (12.1) можно заменить алгебраическими.

Система уравнений в безразмерных концентрациях протонов (x) и ионов калия (y) примет вид (штрихи при координате времени t и константах скоростей притока ионов в сферу реакции V_H, V_K опускаем):

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= V_H - \frac{ax}{1+x+xy}, \\ \frac{dy}{dt} &= V_K - \frac{yx}{1+x+xy}.\end{aligned}\tag{12.4}$$

Система имеет единственное устойчивое стационарное состояние – узел или фокус. Стационарные значения переменных:

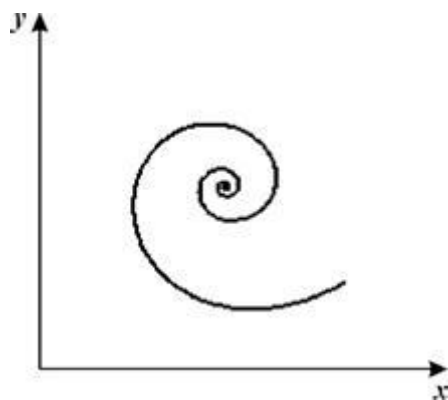
$$\begin{aligned}\bar{x} &= \frac{V_H}{a(1-V_K)-V_H}, \\ \bar{y} &= \frac{aV_K}{V_H}.\end{aligned}\tag{12.5}$$

Линеаризуя систему в окрестности стационарного состояния и решая характеристическое уравнение, получим условие, при котором особая точка представляет собой фокус:

$$V_H(1-V_K) + [a(1-V_K) - V_H]^2 < 2V_H^{1/2} [a(1-V_K) - V_H]\tag{12.6}$$

При выполнении этого условия в системе имеют место затухающие колебания. Фазовый портрет системы и кинетика переменных изображены на рис. 12.2 и 12.3, а, б, кривые 1.

Рис. 12.2. Фазовый портрет системы (12.4) при выполнении условия (12.6) $V_H=1, V_K=0.96, a=30$



Наложение низкочастотного периодического поля на рассматриваемую систему приводит к изменению скоростей реакции в системе. В предположении постоянства градиента электрического потенциала в примембранном слое, это влияние можно ввести в уравнения в виде периодических множителей при константах скоростей притока ионов в сферу реакции, так как величина этих коэффициентов в примембранной области определяется интенсивностью процессов электродиффузии. Приложенное поле слабо влияет на процессы переноса в самой мембране, поскольку напряженность поля на мембране значительно превосходит напряженность приложенного внешнего поля.

Уравнения с периодически меняющимися коэффициентами имеют вид.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= V_H(1 + A \sin \omega t) - \frac{ax}{1+x+xy}, \\ \frac{dy}{dt} &= V_K(1 + A \sin \omega t) - \frac{yx}{1+x+xy}.\end{aligned}\tag{12.8}$$

Здесь ω – безразмерная частота воздействия, A – безразмерная амплитуда, показывающая, какую долю напряженности собственного электрического поля в примембранной области составляет напряженность внешнего электрического поля.

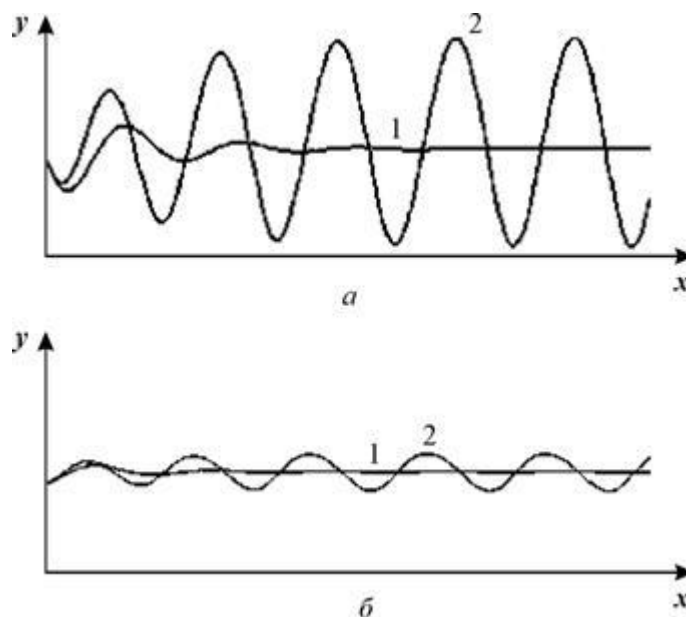


Рис. 12.3. Изменения безразмерных концентраций (а)- протонов (x) и (б)- ионов K^+ (y) во времени. Кривые 1 – в соответствии с системой уравнений (12.4), кривые 2 – в соответствии с системой уравнений (12.7) при периодическом воздействии. $V_H=1$, $V_K=0.96$, $a=30$, $A=0.0005$, $\omega=0.064$

Периодическое воздействие на систему приводит к незатухающим колебаниям переменных, амплитуда которых зависит от частоты внешнего воздействия. На рис. 12.3 представлены кинетические кривые изменения переменных во времени для системы без внешнего воздействия – это затухающие колебания (кривые 1) и при внешнем воздействии на «резонансной» частоте (кривые 2) – это незатухающие колебания

Таким образом, рассматриваемая система может работать как усилитель. Под действием слабого низкочастотного поля концентрации ионов начинают меняться периодически. Проведенные оценки показывают, что на резонансной частоте амплитуда этих колебаний может достигать десятых долей (до единицы) рН. Резонансная частота при этом составляет по разным оценкам от десятых долей до единиц и десятков герц.

Бистабильная модель

Более детальный учет процессов, происходящих в мембране в процессе К-Н антипорта, приводит к бистабильной модели. Слабое периодическое воздействие может оказывать существенное влияние на такую систему, причем в качестве управляющего параметра выступает частота воздействия.

Учтем в схеме (12.1) возможность образования неактивного комплекса переносчика с двумя ионами водорода $TN+H^+ \rightleftharpoons (TN^2)^+$. Схема химических превращений имеет вид:

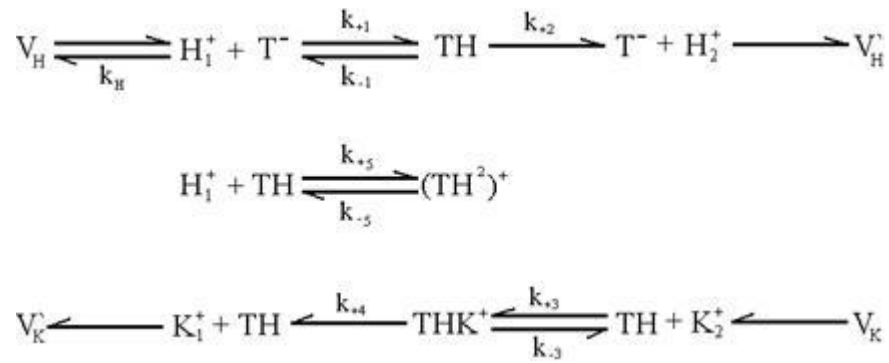


Схема 12.2 Обозначения те же, что и на схеме 1.

Записывая аналогичную систему кинетических уравнений и произведя редукцию системы в соответствии с иерархией времен, получим систему уравнений для безразмерных концентраций протонов и ионов K^+ :

$$\begin{aligned}
 \frac{dx}{dt} &= V_H - k_H x - \frac{ax}{1+x+xy+bx}, \\
 \frac{dy}{dt} &= V_K - \frac{xy}{1+x+xy+bx}
 \end{aligned} \tag{12.8}$$

Безразмерные переменные вводятся по формулам (12.2), и безразмерные параметры - по формулам (12.3). Кроме того, в системе появляются еще два безразмерных параметра:

$$b = \frac{K_m k_{+5}}{k_{-5}}, \quad k_H' = \frac{k_H \bar{K}_m}{T_0 k_{+4}} \tag{12.9}$$

Стационарное решение может быть получено из уравнений:

$$\begin{aligned}
 V_H - k_H \bar{x} - \frac{a\bar{x}}{1+\bar{x}+b\bar{x} + \frac{V_K a \bar{x}}{V_H - k_H \bar{x}}} &= 0, \\
 \bar{y} &= \frac{V_K a}{V_H - k_H \bar{x}}.
 \end{aligned} \tag{12.10}$$

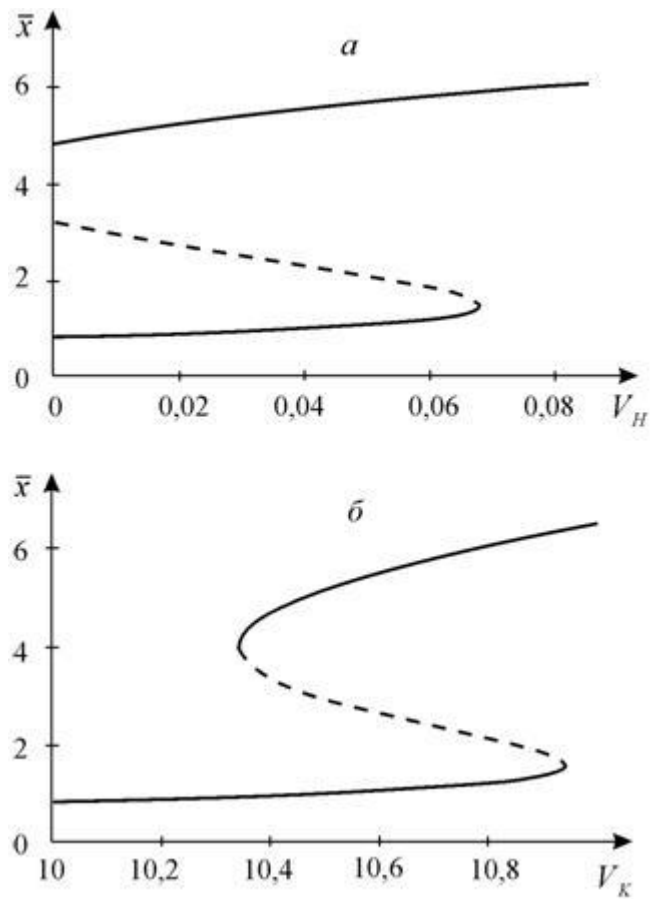


Рис. 12.4. Зависимость стационарной концентрации протонов \bar{x} от скорости притока протонов V_H (а) и ионов калия V_K (б) в сферу реакции. Стационарная концентрация протонов представляет собой решение уравнения третьей степени:

$$-bk_H(\bar{x})^3 + (\bar{x})^2(bV_H - k_H) - \bar{x}(k_H - V_K\alpha + \alpha - V_H) + V_H = 0. \quad (12.11)$$

Уравнение (12.11) может иметь одно, два или три положительных корня. В последнем случае два из них являются устойчивыми особыми точками системы (12.8), а третья, расположенная между ними – седло.

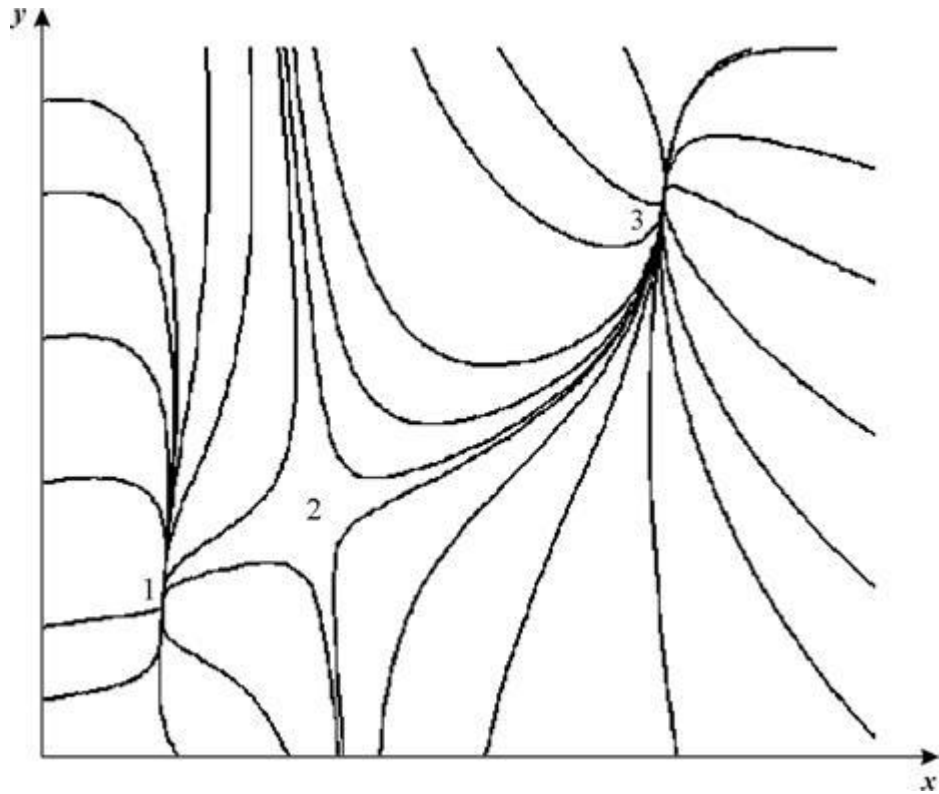


Рис. 12.5. Фазовый портрет системы (12.7).
 $V_H=10.637$, $V_K=0.0325$, $k_H=1$, $a=26.44$, $b=0.696$

На рис. 12.4 а показана зависимость величины стационарной концентрации протонов от параметра V_H . Существует область значений V_H между V_{H1} и V_{H2} , в которой имеется три стационарных решения. Пунктиром обозначена неустойчивая ветвь решений. Зависимость \bar{x} от V_K имеет тот же характер (рис. 12.4,б).

Фазовый портрет системы (12.10) изображен на рис.12.5. Стационарные состояния 1,3– устойчивые узлы, состояние 2– седло.

При периодическом изменении величин V_H , V_K , аналогично тому, как это было задано в формуле (12.8), компьютерный эксперимент показывает следующий результат. Пусть начальное значение переменных близко к одному из двух стационарных состояний. При высокой частоте воздействия, изображающая точка система колеблется в окрестности соответствующей стационарной точки (рис 12.6.а, кривая 1 или 3).

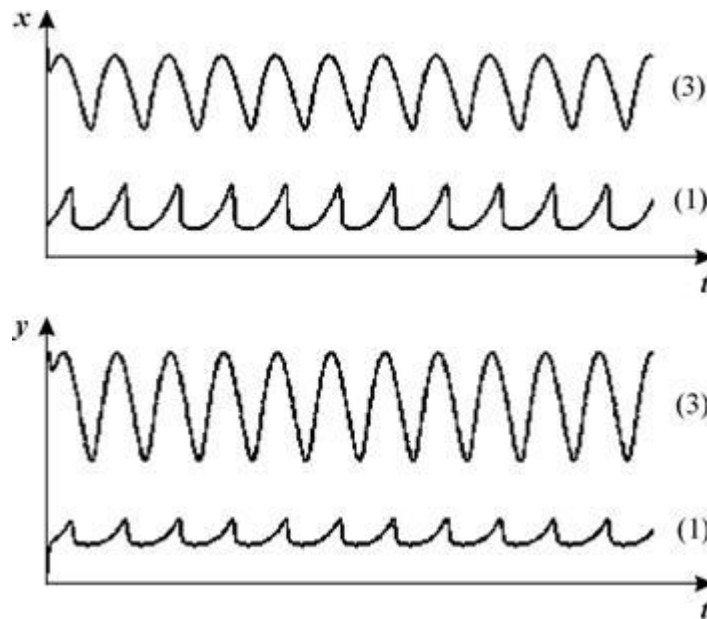


Рис.12.6 а. Кинетика изменения переменных в бистабильной системе (12.8) при наложении внешнего периодического воздействия.

Для кривых (1) начальные значения переменных соответствуют стационарному состоянию 1 (рис. 12.5); для кривых (3) – стационарному состоянию 3 (рис. 12.5).

Параметры системы $V_H=10.637$, $V_K=0.0325$, $k_H=1$, $a=26.44$, $b=0.696$, амплитуда внешнего воздействия $A=0.03$, частота воздействия $\omega < \omega_1$,

Будем постепенно уменьшать частоту внешнего воздействия. Существует некоторое критическое значение частоты ω_1 , при которой происходит «переход» системы в окрестность второго стационарного состояния, где и происходят дальнейшие колебания (рис.12.6 б). Для параметров, указанных в подписи к рис. 12.6 а, значение этой критической частоты $\omega_1 = 0.047$.

После достижения следующего критического значения ω_2 , (для заданных выше параметров $\omega_2 = 0.023$) начинаются колебания системы между стационарными состояниями 1 и 3 с частотой внешнего воздействия (рис.12.6.в). Кинетика переменных для случаев $\omega_1 < \omega < \omega_2$ (б) и $\omega > \omega_2$ (в) представлены на рис. 12.6 б, в.]

Рис. 12.6.6
 $\omega_1 < \omega < \omega_2$

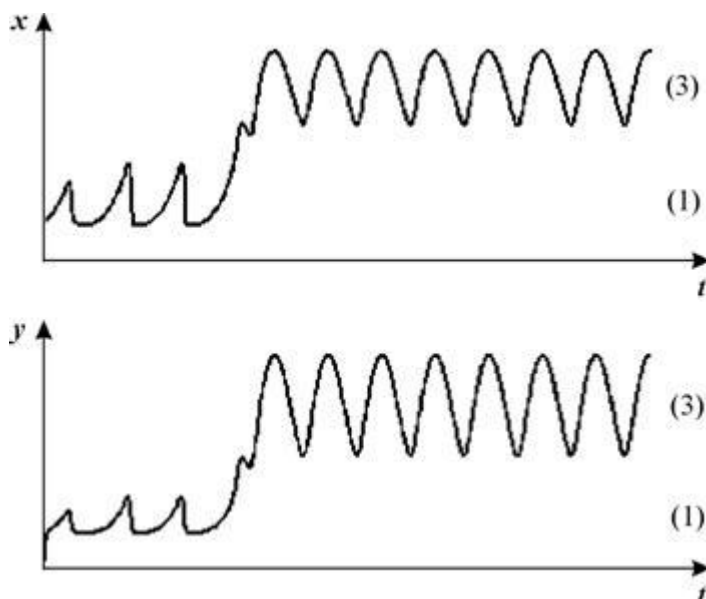
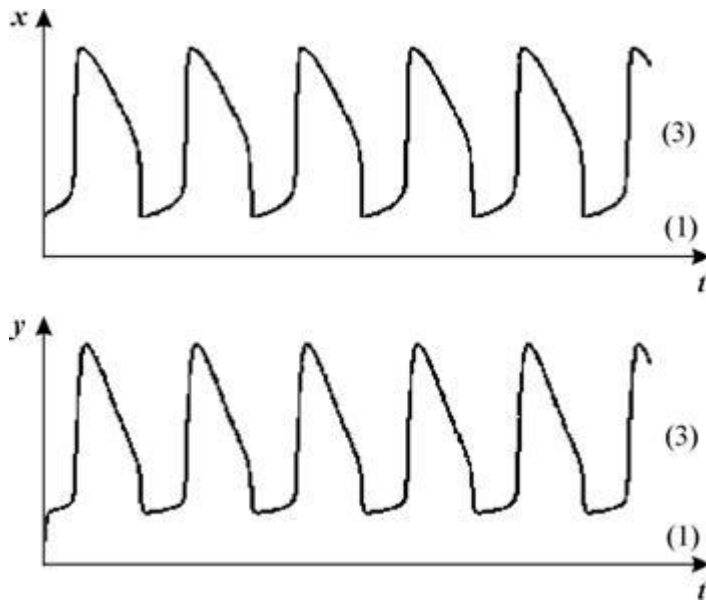


Рис.
12.6.в $\omega > \omega_2$



Таким образом, частота внешнего периодического воздействия может служить управляющим параметром, изменяя который можно переключать систему из одного в другое стационарное состояние, причем в некотором диапазоне частот это переключение имеет необратимый характер.

Автоколебательная система

Более детальный учет химических превращений, возможных в системе $K^+—H^+$ антипорта приводит к системе, в которой возникают автоколебательные изменения переменных. Кинетическая схема процессов, кроме учтенных раньше процессов, включает еще возможность образования неактивного комплекса переносчика с протоном (Схема 12.3).

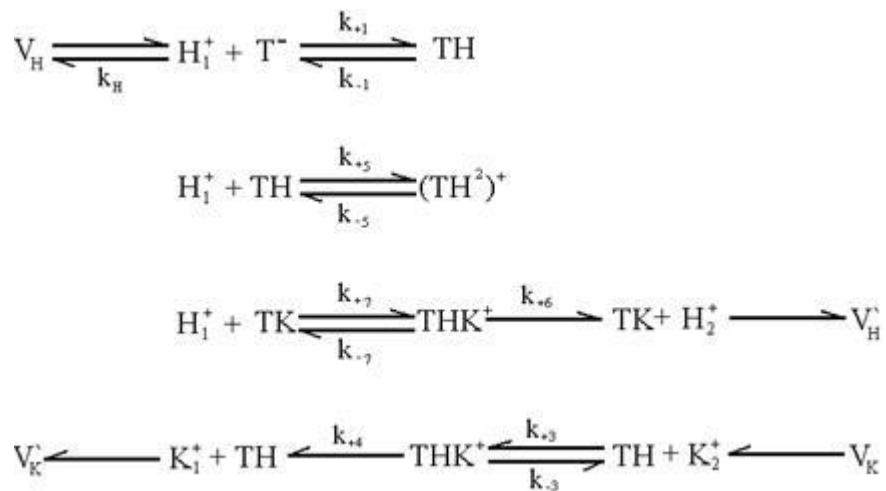


Схема 12.3

Система уравнений в безразмерных переменных (12.3) с учетом внешнего периодического воздействия имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= V_H(1 + A \sin \omega t) - k_H x - \frac{bxy}{1 + b(x + xy + y) + cx^2}, \\ \frac{dy}{dt} &= V_K(1 + A \sin \omega t) - \frac{bxy}{1 + b(x + xy + y) + cx^2}. \end{aligned} \quad (12.12)$$

Кроме введенных в формулах 12.4, 12.11 параметров, в формулу (12.12) входит также параметр:

$$c = \frac{K_m^2 k_{+1} k_{+5}}{k_{-1} k_{-5}}. \quad (12.13)$$

Исследование системы (12.12) в отсутствие воздействия ($A=0$) показало, что при определенных значениях параметров выполняется условие теоремы Хопфа (см. лекцию 8), в системе имеет место суперкритическая бифуркация и происходит мягкое рождение предельного цикла. При аналитическом исследовании и компьютерном моделировании были получены значения управляющего параметра V_H , при которых в системе возникают бифуркационные изменения. Область возникновения бифуркаций является очень узкой: изменения параметра на десятитысячные доли приводит к переходам от режима затухающих колебаний к предельным циклам разной амплитуды и к появлению двух аттракторов, один из которых устойчивый фокус, а другой – устойчивый предельный цикл большой амплитуды. Изменение структуры фазового портрета в зависимости от величины параметра V_H вблизи точки бифуркации Андронова-Хопфа показано на рис.12.7.

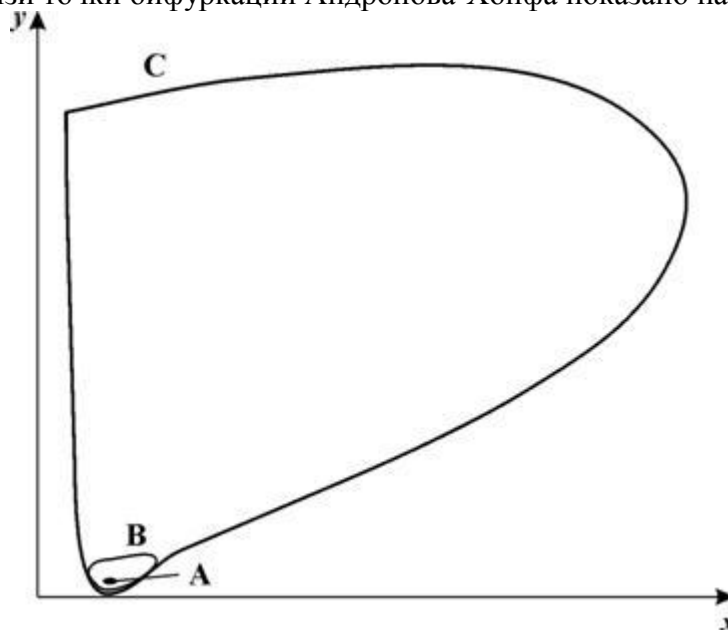


Рис. 12.7. Фазовый портрет системы (12.12) в отсутствие внешнего поля ($A=0$) при разных значениях параметра V_H вблизи значений, соответствующих бифуркации Андронова-Хопфа. x, y – безразмерные концентрации протонов и ионов калия, $V_K=0.5$, $k_H=0.01$, $b=1$, $c=1$. При $V_H=0.5241$ в системе реализуется устойчивый фокус А, при $V_H=0.5242$ возникает предельный цикл В, при $V_H=0.5245$ амплитуда цикла резко возрастает, кривая С

Воздействие внешнего периодического поля на зависящий от градиента потенциала параметр V_H изучали как вблизи точки бифуркации, так и при значениях параметров, далеких от бифуркации.

Вдали от точек бифуркации система сохраняет устойчивость в широком диапазоне амплитуд и частот воздействий, характер собственных автоколебаний практически не меняется.

Вблизи критических значений V_H внешнее малое возмущение по тем вызвает смену режима функционирования. При нижнем критическом значении параметра $V_H=0,5241$, соответствующем устойчивому фокусу, слабое внешнее воздействие переводит систему из режима затухающих колебаний в режим автоколебаний. Если воздействие осуществляется, когда система находится в режиме автоколебаний (при V_H , близком к бифуркационному), в системе возможны переходы от колебаний малой амплитуды к колебаниям большой амплитуды. На рис. 12.7 это – переход от цикла В к циклу С. Соответствующая кинетика переменных показана на рис. 12.8.

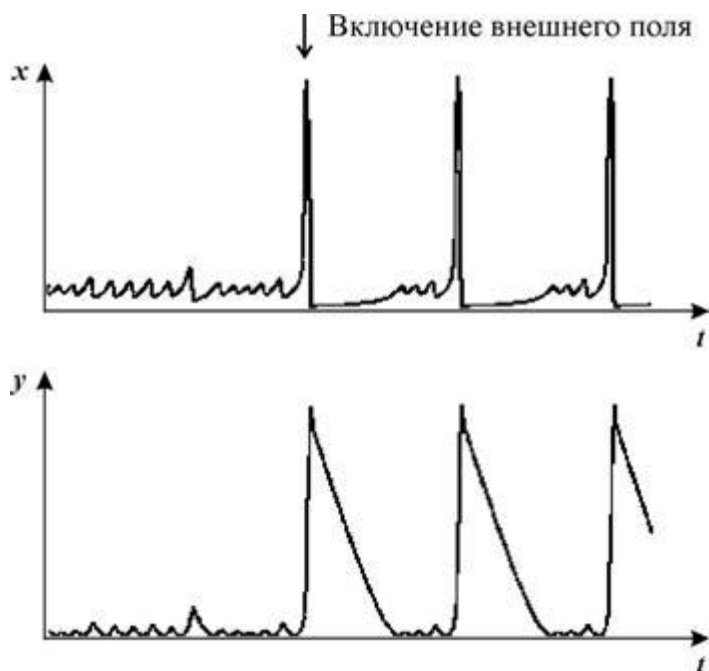


Рис. 12.8. Кинетика концентраций протонов (x) и ионов калия (y). В ответ на внешнее периодическое возмущение в системе возникают переходы от колебаний малой амплитуды к колебаниям большой амплитуды.

$$V_K=0.5, k_H=0.01, b=1, c=1, V_H=0.5243, A=0.0003, \omega=0.004$$

Фазовый портрет невозмущенной системы в области больших значений параметра V_H показан на рис. 12.9.

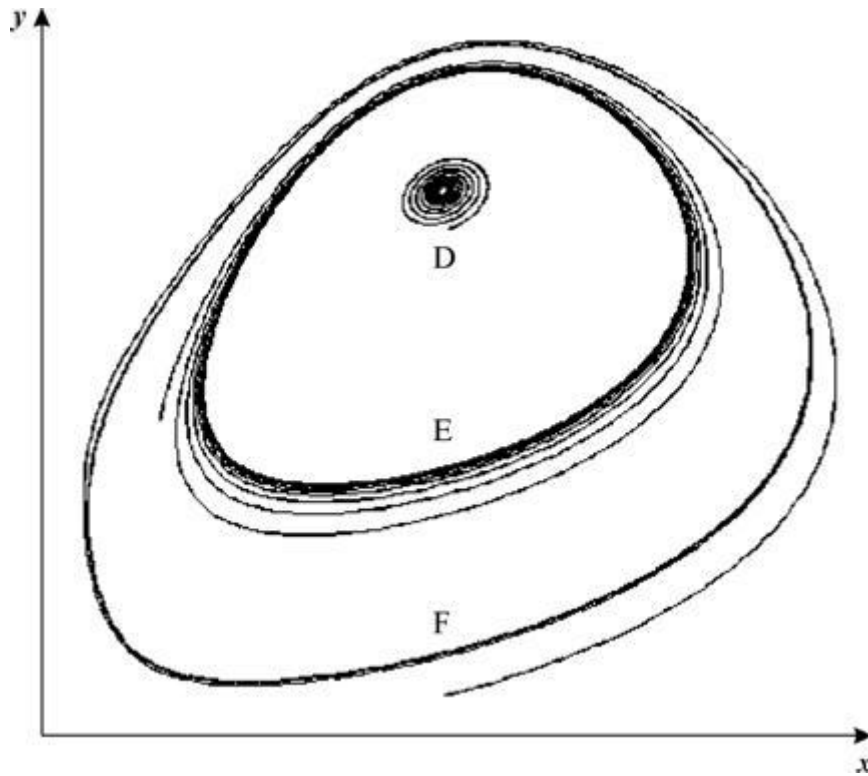


Рис. 12.9. Фазовый портрет невозмущенной системы вблизи большого критического значения параметра V_H . В интервале значений $V_H=0.701-0.7065$ в системе одновременно существуют устойчивый фокус D, неустойчивый предельный цикл E, устойчивый предельный цикл F. $V_K=0.5, k_H=0.01, b=1, c=1$

Вблизи верхнего критического значения $V_H=0,7065$ в ответ на внешнее слабое периодическое воздействие в зависимости от частоты ответ системы может быть различным. При относительно высоких частотах воздействия система либо совершает колебания в окрестности устойчивого фокуса (D на рис. 12.9), либо стремится к предельному циклу. (F на рис. 12.9). При некоторых критических частотах систему, находящуюся вблизи устойчивого фокуса, можно «перебросить» в окрестность предельного цикла. Подобное явление переброса от одного аттрактора к другому мы видели в бистабильной системе.

При уменьшении частоты внешнего воздействия вблизи предельного цикла возникает предельное множество типа странного аттрактора (лекция 10). Вид траекторий для значения параметра $\omega=0,0025$ показан на рис. 12.10.

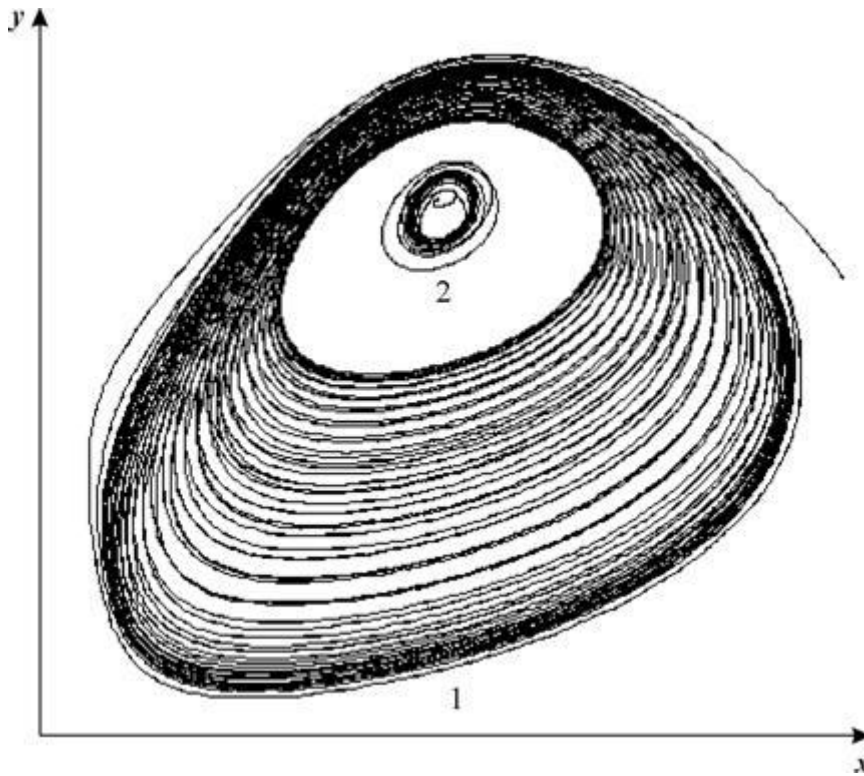


Рис. 12.10. Квазихаотичекий режим. $V_K=0.5$, $k_H=0.01$, $b=1$, $c=1$, $V_H=0.7065$, $A=0.003$, $\omega=0,0025$

Помимо странного аттрактора при рассматриваемой частоте воздействия в системе существует предельная периодическая траектория (рис.12.10, кривая 2), содержащая внутри себя неустойчивую точку покоя – неустойчивый фокус. Таким образом, в системе в зависимости от начальных условий могут реализоваться либо периодические колебания сравнительно малой амплитуды, либо квазистохастические колебания большой амплитуды.

Рассмотренная модель является одной из возможных базовых моделей для описания процессов, возникающих в возбудимых мембранах и других процессах, характеризующихся набором сложных паттернов поведения

Стохастический резонанс.

Понятие «шум», «случайные флуктуации» обычно воспринимается как «помеха», то есть нечто нежелательное для работы системы. Однако в радиофизике уже давно известно, что источники шума могут вызвать в системе принципиально новые режимы функционирования, например, индуцированные шумом колебания, они называются «индуцированными шумом переходами». Это явление легко представить себе для бистабильных систем, рассмотренных нами в лекциях 7 и 12.

Флуктуации, которые носят случайный характер, могут иметь различную амплитуду. Чем больше амплитуда флуктуации, тем реже они возникают. Вообще говоря, для флуктуации любой амплитуды существует среднее время ожидания. Таким образом, если долго ждать, в системе с шумом всегда возникнет флуктуация, которая «перебросит» систему из одного стационарного состояния в другое.

Исследования последних лет показали, что в нелинейных системах шум может приводить к увеличению степени упорядоченности системы. К таким явлениям относится **стохастический резонанс**, определяющий группу явлений, при которых отклик нелинейной системы на слабый внешний сигнал заметно усиливается с ростом

интенсивности шума в системе. Точнее, существует некоторая оптимальная амплитуда шума, при которой отклик системы на слабый сигнал максимален.

Термин «стохастический резонанс» был предложен авторами модели бистабильного осциллятора, предложенной для описания периодичности в наступлении ледниковых периодов на Земле. Модель описывала движение частицы в симметричном двухянном потенциале под действием периодической силы в условиях большого трения. Устойчивые состояния соответствовали ледниковому периоду и нормальному климату Земли. Периодическая сила соответствовала колебаниям эксцентриситета орбиты Земли. Расчеты показали, что реальная сила слишком мала, чтобы обеспечить переключения, однако они становятся возможными при учете дополнительной случайной силы.

Исследования физических и химических систем как в эксперименте, так и на модели показали, что стохастический резонанс представляет собой фундаментальное физическое явление, типичное для нелинейных систем, в которых с помощью шума можно контролировать один из характерных временных масштабов системы (например, время переключения между метастабильными состояниями).

Пусть система испытывает малое внешнее периодическое воздействие, в результате которого она совершает колебательные движения вокруг состояния равновесия, как это мы видели для бистабильной системы без шума (12.10). Добавим в систему шум. При малой интенсивности шума время перехода между состояниями будет очень велико, намного больше периода внешнего воздействия. При высоком уровне шума за время одного периода изменения внешнего поля система с высокой вероятностью многократно совершит переключения. Таким образом, при наличии шума высокой интенсивности периодическое воздействие не будет оказывать видимого влияния.

Варьируя интенсивность шума, можно обеспечить режим, когда среднее время перехода через барьер близко к периоду внешнего воздействия. Переключения системы в среднем будут происходить с частотой внешнего воздействия, и шум будет служить в роли «усилителя» внешнего сигнала. Имеет место соответствия (резонанса) внешнего воздействия и воспринимающей системы (динамическая система + шум). Это и есть явление **стохастического резонанса**.

Для систем с аттракторами, демонстрирующими динамический хаос, типично существование в фазовом пространстве аттракторов различного типа. Области (бассейны) притяжения этих аттракторов разделяются сепаратрисными гиперповерхностями. В отсутствие внешнего шума фазовая траектория будет принадлежать тому или иному аттрактору в зависимости от начальных условий. Воздействие внешнего шума приведет к возникновению переключений между существующими аттракторами системы.

Если дополнительно к внешнему шуму на систему подается слабый периодический сигнал, не вызывающий переходов между аттракторами, возможно появление стохастического резонанса. Отклик системы на слабое периодическое воздействие будет усилен.

Справедливо и обратное. Если к системе, которая в присутствии любого периодического поля имеет два аттрактора, добавить шум, между этими аттракторами возникает перемежаемость. Этот эффект имеет место для системы (12.12), в области параметров, для которой фазовый портрет изображен на рис. 12.10.

Для систем с хаотической динамикой В.Д.Анищенко (1993) был установлен принципиально новый эффект – **детерминированный стохастический резонанс**. Известно, что в системах с квазистохастическим поведением возможно явление объединения двух аттракторов с возникновением динамической перемежаемости «хаос-хаос». Именно такое поведение демонстрирует система Лоренца, рассмотренная в лекции 10 (уравнения 10.1).

При воздействии медленного периодического сигнала можно путем изменения управляющего параметра добиться примерного совпадения периода сигнала и среднего

времени переключения с одного аттрактора на другой, то есть условий стохастического резонанса. Среднее время переключений между аттракторами зависит не от амплитуды шума, а от параметров динамической системы. Изменяя управляющий параметр, можно управлять откликом системы на внешнее воздействие и наблюдать эффект типа стохастического резонанса в отсутствие шума.

Литература

Анищенко В.С., Вадивасова Т.Е., Астахов В.В.. Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем. Саратов, 1999

Плюснина Т.Ю., Ризниченко Г.Ю., Аксенов С.И., Черняков Г.М. Влияние слабого электромагнитного воздействия на триггерную систему трансмембранного ионного переноса. Биофизика, т.39, вып.26, с.34-350, 1994

G.Yu.Riznichenko, T.Yu.Plusnina, S.I.Aksionov. Modelling of the effect of weak electric field on a nonlinear transmembrane ion transfer system. Bioelectrochemistry and Bioenergetics. v 35, p.39-47, 1994

Г.Ю.Ризниченко, Т.Ю.Плюснина. Нелинейная организация субклеточных систем как условие отклика на приложенное электромагнитное поле. Биофизика, т.42, вып.2, с.428-432, 1996

Г.Ю.Ризниченко, Т.Ю.Плюснина. Нелинейные эффекты при воздействии слабого электромагнитного поля на биологические мембраны. Журнал биологической химии. т. 32, N12, с.2250-2255, 1997

Н.Konig (Electromagnetic Bio-Information, 1989

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в первой части лекций были рассмотрены основные понятия современной динамической теории систем и их применение к моделированию биологических процессов.

Биологические процессы на всех уровнях происходят в открытых системах, через них проходят потоки вещества и энергии, имеет место многоступенчатая регуляция со стороны систем высшего уровня. Биологическим системам свойственны сложные типы поведения: ограниченность роста, мультистабильность, периодические и квазистохастические изменения переменных, характеризующих живую систему. Эти обстоятельства обуславливают необходимость использования для их описания **нелинейных уравнений** – обыкновенных, разностных, с запаздывающим аргументом. Современная теория динамических систем дает принципиальную возможность описания сложных типов динамического поведения, однако для описания каждой конкретной биологической системы требуется большая работа по формулировке модели, идентификации ее параметров, исследованию возможных типов ее поведения.

В лекциях 1—12 мы ограничились рассмотрением особенностей протекания биологических процессов во времени и возможностями их описания с помощью современной теории нелинейной динамики. Во второй части лекций будут рассмотрены эффекты, связанные с пространственной неоднородностью биологических систем.