

Лекция 3

Биологический осциллятор. Система Лотки-Вольтерра

В самом общем случае колебания, которые могут возникать при рассмотрении линейных систем с постоянными коэффициентами на плоскости, имеют вид

$$x_1(t) = R_1 \cos(\beta_1 t + \theta_1), \quad x_2(t) = R_2 \cos(\beta_2 t + \theta_2). \quad (1)$$

Им соответствуют замкнутые эллиптические траектории на фазовом портрете. Кривые, заданные уравнением (1), сильно симметричны, и хотя изменение параметров R_i и θ_i ($i = 1, 2$) допускает изменение амплитуды и сдвиг начального положения точки, форма траекторий остается неизменной.

В динамике популяций существует много примеров, когда изменение численности популяций во времени носит колебательный характер. Однако, эти колебания заметно отличаются от гармонических, и для того, чтобы их промоделировать, необходимо рассмотреть нелинейные уравнения.

Одним из самых известных примеров описания динамики взаимодействующих популяций является нелинейная двумерная система Лотки-Вольтерра. Хотя эта модель не является экспериментально реалистичной, тем не менее она указывает на некоторые важные принципы и условия, выполнение которых необходимо для существования реальных колебательных явлений. Она является также базовой для различных модификаций модели, находящих практическое применение для описания роста, сокращения и общей динамики взаимодействующих биологических популяций.

Интерес Вито Вольтерра к биологическим проблемам (1926) возник из наблюдения экологической ситуации, связанной с взаимодействием популяций биологических видов, живущих в общей среде. Обычно они оспаривают одну и ту же пищу, или же одни виды живут за счет других, которыми они питаются. Все это входит в общее явление *борьбы за существование*. При одних условиях изменения численности популяций состоят из флуктуаций вокруг некоторых "средних" значений, при других условиях – сводятся к исчезновению или прогрессирующему увеличению некоторых видов. Однако, как показывают статистические данные, возможна и более сложная, например, периодическая динамика численности популяций.

При моделировании биологических процессов используются модели с непрерывными функциями, хотя в приложениях переменные должны быть целочисленными. Вместо разрывных целочисленных функций, представляющих численность индивидуумов того или иного биологического вида, введем непрерывные дифференцируемые функции, имеющие в каждый момент времени ту же целую часть, что и разрывные. Далее необходимо найти условия, достаточные для их содержательного определения и позволяющие сопоставлять результаты моделирования с данными биологов.

Например, одна из первых и самых простых моделей была построена следующим образом. Рассмотрим вид животных, который живет изолированно в неизменной среде. Это уже некоторая идеализация реальной системы. Более того, пренебрежем периодичностью и дискретностью рождаемости и смертности. Тогда можно сказать, что в достаточно многочисленной популяции для короткого интервала времени число рождений и число смертей пропорционально общей численности индивидуумов, существующих в данный момент. Прирост числа индивидуумов N в некотором интервале времени будет пропорционален N и длине интервала:

$$dN = \varepsilon N dt$$

где ε – коэффициент прироста, постоянный коэффициент пропорциональности между скоростью прироста $\frac{dN}{dt}$ и числом N . Полученное уравнение $\frac{dN}{dt} = \varepsilon N$ имеет решение $N(t) = N_0 e^{\varepsilon(t-t_0)}$. Это хорошо известный *экспоненциальный закон развития видов*, состоящий в том, что если время возрастает в арифметической прогрессии, то численность популяции изменяется, следуя геометрической прогрессии. При $\varepsilon > 0$ вид разрастается, при $\varepsilon < 0$ уменьшается, а при $\varepsilon = 0$ рождаемость компенсирует смертность и численность вида остается постоянной. Как видим, изменение $N(t)$ монотонно во всех случаях. Значение ε , характеризующее развитие вида, можно определить из статистических данных. Так, если за время T численность удвоилась, то есть $e^{\varepsilon T} = 2$, то $\varepsilon = 1/T \ln 2$. Если же численность сократилась вдвое, то есть $e^{\varepsilon T} = 1/2$, то $\varepsilon = -1/T \ln 2$. При условии, что внешняя среда изменяется со временем, можно попробовать ввести в модель зависимость коэффициента прироста ε от времени:

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon(t)N.$$

Если задать функцию $\varepsilon(t)$, то интегрирование этого уравнения даст ис-

кому функцию $N(t)$, которая в общем случае не обязана быть монотонной.

Рассмотрим теперь несколько видов животных, живущих вместе. Их коэффициенты прироста $N_i \frac{dN_i}{dt}$ будут зависеть в общем случае от численности отдельных видов и от времени, если имеются существенные внешние воздействия, изменяющие среду обитания. В случае, когда внешними воздействиями можно пренебречь, получаются автономные дифференциальные уравнения вида:

$$N_i \frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, N_2, \dots, N_p).$$

В простейшем случае взаимодействия двух видов, один из которых пожирает другой (хищник и жертва), получается система двух уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1), \quad \varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0. \end{aligned} \quad (2)$$

Действительно, если в среде, где обитают эти виды, находится только первый вид (жертва), то у него будет некоторый коэффициент прироста $\varepsilon_1 > 0$. Другой вид (хищник) в предположении, что он существует изолированно, имел бы отрицательный коэффициент прироста $-\varepsilon_2 < 0$. Когда они существуют в ограниченной среде, первый вид будет развиваться тем медленнее, чем больше существует индивидуумов-хищников: его коэффициент прироста уменьшается и равен $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$. Второй вид, наоборот, будет увеличиваться тем быстрее, чем многочисленнее жертвы: его коэффициент прироста увеличивается до $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$.

Модельные уравнения (2), предложенные Вольтерра для описания динамики системы хищник–жертва, совпадают с уравнениями Лотки (1920) для механизма гипотетической химической реакции



где X, Y - промежуточные вещества, k_1, k_2 и k_3 - константы скоростей стадий реакции, а концентрации реагента A и продукта B поддерживаются постоянными. Эти условия постоянства A и B означают, что система (3) *открыта* и, тем самым, должен происходить обмен веществом с

окружающей средой. На практике, если A и B имеются в столь больших количествах, что их уменьшение или производство в реакции (3) оказывает пренебрежимо малое влияние на их концентрацию, то A и B можно считать постоянными.

Если обозначить концентрации веществ A , B , X и Y теми же буквами, то из закона действующих масс, примененного к (3), следуют кинетические уравнения для $X(t)$ и $Y(t)$:

$$\dot{X} = k_1AX - k_2XY, \quad \dot{Y} = k_2XY - k_3Y, \quad (4)$$

в которых A , k_1 , k_2 и k_3 – постоянные. Напомним, что в соответствии с законом действующих масс, скорость реакции $nA + mB$ взаимодействия n молекул вещества A и m молекул вещества B определяется как $R = kC_A^n C_B^m$, где C_A и C_B – концентрации веществ A и B , соответственно. Как видим, системы ОДУ (2) и (4), действительно, совпадают с точностью до обозначений.

Для однозначного определения решения уравнений (4) нам нужны начальные условия, которые мы зададим в виде

$$X(0) = X_0, \quad Y(0) = Y_0, \quad (5)$$

где $X_0 > 0$, $Y_0 > 0$.

Систему уравнений (4) можно записать в следующем виде:

$$\dot{X} = k_2X (k_1/k_2A - Y), \quad \dot{Y} = k_2Y (X - k_3/k_2),$$

так что, очевидно, существуют два стационарных состояния, в которых скорость изменения концентраций X и Y обращается в нуль, то есть $\dot{X} = \dot{Y} = 0$:

$$X = Y = 0, \quad X_s = \frac{k_3}{k_2}, \quad Y_s = \frac{k_1A}{k_2}.$$

Теперь удобно ввести следующие безразмерные переменные

$$u(\tau) = \frac{X}{X_s} = \frac{k_2X}{k_3}, \quad v(\tau) = \frac{Y}{Y_s} = \frac{k_2Y}{k_1A}, \quad \tau = k_1At, \quad a = \frac{k_3}{k_1A} = \frac{X_s}{Y_s} > 0.$$

В этих переменных система (4) принимает вид:

$$\frac{du}{d\tau} = u(1 - v), \quad \frac{dv}{d\tau} = av(u - 1) \quad (6)$$

и имеет два стационарных состояния:

$$u = v = 0, \quad u = v = 1. \quad (7)$$

Эти точки на фазовой плоскости (u, v) являются особыми точками системы (6), которая в переменных u, v записывается в виде одного уравнения

$$\frac{dv}{du} = -a \cdot \frac{u-1}{u} \cdot \frac{v}{1-v}. \quad (8)$$

Анализ траекторий на фазовой плоскости является важным методом исследования динамики химических реакций, модели которых сводятся к системам двух уравнений первого порядка. Исследуем вначале устойчивость стационарных состояний (7), выписав более простые уравнения, которые аппроксимируют уравнение (8) вблизи каждой из стационарных точек.

Особая точка в начале координат является неустойчивой седловой точкой, поскольку вблизи точки $u = v = 0$ при $|u| \ll 1$ и $|v| \ll 1$ уравнение (8) приближается к уравнению следующего вида:

$$\frac{dv}{du} = -\frac{av}{u}, \quad (9)$$

которое интегрируется явно: $vu^a = \text{const}$. Таким образом, вблизи начала координат на плоскости (u, v) траектории имеют гиперболическую форму.

Вблизи ненулевой особой точки $u = v = 1$, то есть второй точки из (7), запишем

$$u = 1 + \bar{u}, \quad v = 1 + \bar{v}, \quad |\bar{u}| \ll 1, \quad |\bar{v}| \ll 1,$$

и (8) с точностью до членов первого порядка по \bar{u} и \bar{v} примет вид

$$\frac{d\bar{v}}{d\bar{u}} = -\frac{a\bar{u}}{\bar{v}}. \quad (10)$$

Это уравнение тоже интегрируется явно: $a\bar{u}^2 + \bar{v}^2 = \text{const}$. Следовательно, $u = v = 1$ представляет собой центр, и в малой окрестности этой точки колебания выглядят как гармонические, поскольку полученный первый интеграл определяет эллипсы на фазовой плоскости (\bar{u}, \bar{v}) .

Попробуем понять, насколько точно "модели" (9) и (10) приближают исходную систему (4). Уравнение (8) можно проинтегрировать явно и получить первый интеграл в виде

$$au + v - \ln(u^a v) = H = \text{const}. \quad (11)$$

Таким образом, единственное решение задачи Коши (4)-(5) в безразмерной форме имеет вид

$$a(u - u_0) + (v - v_0) = \ln \left[\left(\frac{u}{u_0} \right)^a \left(\frac{v}{v_0} \right) \right], \quad (12)$$

$$u(0) = u_0 = \frac{k_2}{k_3} X_0, \quad v(0) = v_0 = \frac{k_2}{k_1 A} Y_0$$

При фиксированном H , то есть при заданных начальных условиях, равенство (12) определяет замкнутую траекторию на плоскости (u, v) . Действительно, первым интегралом будет также соотношение

$$\Phi(u, v) = u^a e^{-au} \cdot v e^{-v} = f(u) \cdot g(v) = c,$$

где $c > 0$ – заданная постоянная. Функции $f(u)$ и $g(v)$ положительны на полуоси $(0, \infty)$, имеют на ней один максимум и монотонны до и после максимума. Типичные графики изображены на Рис. 1.

Нетрудно видеть, что функции $f(u)$ и $g(v)$ принимают максимальные значения при $u = 1$ и $v = 1$, соответственно, и таким образом, функция двух переменных $\Phi(u, v)$ в положительном октанте $u > 0, v > 0$ имеет конечное максимальное значение $f(1) \cdot g(1)$ в точке $(1, 1)$. Следовательно, линии уровня функции $\Phi(u, v)$ являются замкнутыми кривыми, окружающими точку $(1, 1)$. Траектории системы (6) совпадают с этими линиями уровня. Таким образом, стационарная точка $(1, 1)$ является *центром*.

Функции $f(u)$ и $g(v)$ не симметричны относительно своих максимальных значений и, следовательно, замкнутые траектории не являются эллипсами. Обе функции f и g имеют крутой подъем и относительно пологий спуск (см. Рис. 1). Это означает, что траектории имеют форму, указанную на Рис. 2. Точка поворота траектории по направлению v всегда находится на линии $u = 1$, поскольку это главная изоклина $dv/d\tau = 0$, а для u – при $v = 1$. Неэллиптическая форма траекторий нелинейной системы ОДУ (6) в окрестности этого центра отражает негармонический характер колебаний численности популяций (см. Рис. 3).

Итак, решение системы (4)-(5) имеет колебательный характер, поскольку с течением времени решение в плоскости (u, v) вновь пройдет через любую точку, которая была принята за исходную при $t = 0$. Направление движения по орбитам задается уравнением (6). Для этого достаточно найти знак $du/d\tau$ или $dv/d\tau$ в любой точке (можно, например, на сепаратрисе).

Для каждой замкнутой орбиты существует свой период T такой, что $u(\tau + T) = u(\tau)$ и $v(\tau + T) = v(\tau)$. Производя осреднение по этому

периоду, после разделения переменных в уравнениях (6) мы получим соотношения

$$\frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{u} \cdot \frac{du}{d\tau} d\tau = \frac{1}{T} \int_0^T (1 - v) d\tau, \quad \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{v} \cdot \frac{dv}{d\tau} d\tau = \frac{a}{T} \int_0^T (u - 1) d\tau,$$

то есть,

$$\frac{1}{T} [\ln u(\tau)]_0^T = 1 - \frac{1}{T} \int_0^T v d\tau, \quad \frac{1}{T} [\ln v(\tau)]_0^T = \frac{a}{T} \int_0^T u d\tau - a.$$

Отсюда в силу периодичности функций u и v получаем, что

$$\frac{1}{T} \int_0^T v(\tau) d\tau = 1, \quad \frac{1}{T} \int_0^T u(\tau) d\tau = 1. \quad (13)$$

Таким образом, хотя для различных u_0 и v_0 период T различен, из (13) следует, что средние по периоду значения концентраций u и v равны стационарным значениям $u = v = 1$ для всех орбит.

Что касается положительных полуосей $u = 0$ и $v = 0$, то они являются сепаратрисами стационарной точки, расположенной в начале координат, причем при $u_0 = 0$ и $v_0 > 0$ система будет приближаться к $(0, 0)$ со временем, а при $u_0 > 0$ и $v_0 = 0$ - удаляться от стационарной точки $(0, 0)$. Таким образом, начало координат будет седловой точкой и для нелинейной системы (4)-(5). Для биологической модели (2) это означает следующее. Если в начальный момент $t = t_0$ численность жертв равна нулю, $N_{10} = 0$, и присутствуют только хищники, $N_{20} > 0$, то это свойство сохранится при всех $t > t_0$: $N_1(t) \equiv 0$, $N_2(t) = N_{20} e^{-\varepsilon_2(t-t_0)} > 0$. При этом численность хищников будет экспоненциально уменьшаться ввиду отсутствия жертв. Если же при $t = t_0$ хищников нет $N_{20} = 0$, но $N_{10} > 0$, то впоследствии животные-жертвы будут экспоненциально размножаться в отсутствие хищников ($N_{20}(t) \equiv 0$ при всех $t > t_0$). Траектория не покинет оси N_1 , но система будет удаляться от неподвижной точки $(0, 0)$ со временем.

Таким образом, упрощенные уравнения (9) и (10) сохраняют тип фазового портрета в окрестности стационарной точки, хотя это верно только в малой окрестности. Отметим, что в окрестности седловой точки выход траектории из малой окрестности не означает, что система, двигаясь вдоль траектории, никогда больше не вернется в эту окрестность.

Задача. Построить рисунки, аналогичные Рис. 1-3, для $a > 1$ (1), $a < 1$ (2).

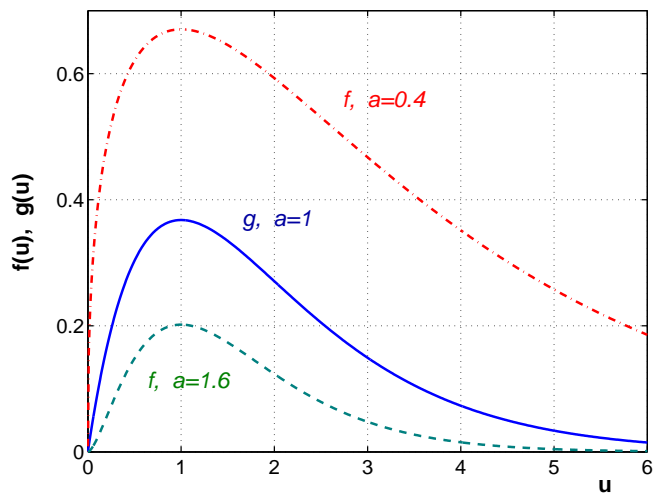


Рис. 1: Функции $g(u)$ и $f(u)$ для разных a

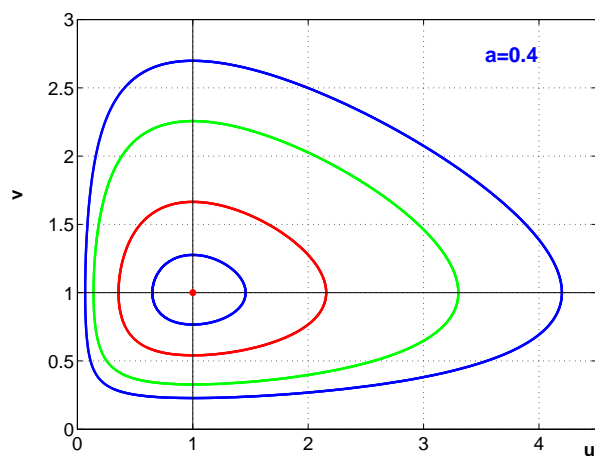


Рис. 2: Фазовый портрет системы (6) для $a = 0.4$

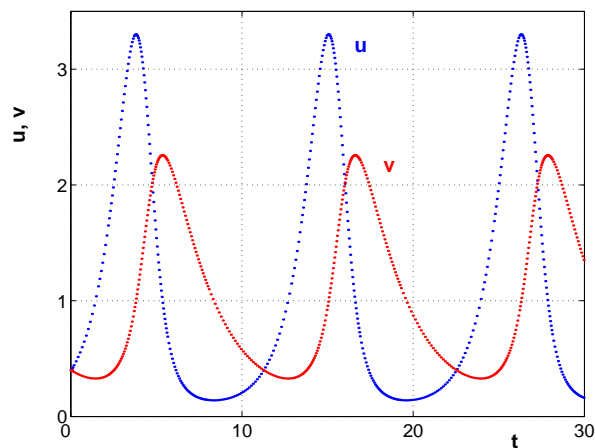


Рис. 3: Изменение функций u и v во времени для $a = 0.4$