

СЕМИНАР 6

Мультистационарность и триггерные переключения в системе двух обыкновенных дифференциальных уравнений. Модель взаимодействия видов с учетом внутри- и межвидовой конкуренции. Генетический триггер Жакоба и Моно.

Бифуркация — изменение фазового портрета системы, количества предельных множеств (точек, циклов и т. д.) и их устойчивости.

Точка бифуркации (критическая точка) — значение параметров системы, при которых она качественно меняет свое поведение.

МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ВИДОВ

Уравнения конкуренции имеют следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2). \end{cases} \quad (6.1)$$

Здесь параметры a_i — константы скорости роста каждого из видов, b_{ij} — константы взаимодействия видов (межвидовой конкуренции), c_i — константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции) ($i, j = 1, 2$).

Для упрощения исследования модели введем безразмерные переменные: $x = \frac{c_1}{a_1}x_1$, $y = \frac{c_2}{a_1}x_2$, $\tau = a_1t$. Заменой переменных система приводится к виду

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = x(1 - b_1 y - x), \\ \frac{dy}{d\tau} = y(a - b_2 x - y), \end{cases} \quad (6.2)$$

где $a = \frac{a_2}{a_1}$, $b_1 = \frac{b_{12}}{c_2}$, $b_2 = \frac{b_{21}}{c_1}$.

Коэффициент $a = \frac{a_2}{a_1}$ показывает, во сколько раз рождаемость особей вида y выше (ниже) рождаемости особей вида x . Коэффициент $b_1 = \frac{b_{12}}{c_2}$ показывает, что ограничение роста вида x может происходить либо за счет усиления межвидовой конкуренции, либо за счет ослабления внутривидовой конкуренции вида y . Другими словами, численность вида x может увеличиться (уменьшиться) за счет того, что особи вида y начинают в большей (меньшей) степени истреблять друг друга и в меньшей (большей) степени конкурировать с особями вида x . Аналогично, коэффициент $b_2 = \frac{b_{21}}{c_1}$ показывает, что ограничение роста вида y может происходить либо за счет усиления межвидовой конкуренции, либо за счет ослабления внутривидовой конкуренции вида x .

Будем рассматривать модель при одинаковых коэффициентах внутри- и межвидовой конкуренции, $c_1 = c_2$ и $b_{12} = b_{21}$ (все возможные типы поведения системы при этом сохраняются). Тогда $b_1 = b_2 = b$. При $b < 1$ для обоих видов внутривидовая конкуренция преобладает над межвидовой конкуренцией; при $b > 1$, наоборот, межвидовая конкуренция преобладает над внутривидовой конкуренцией. Модель принимает вид

$$\begin{cases} x' = x(1 - by - x), \\ y' = y(a - bx - y). \end{cases} \quad (6.3)$$

Проведем исследование полученной системы.

Найдем стационарные состояния:

| I | II | III | IV |
|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|---|
| $\bar{x}_1 = 0$ $\bar{y}_1 = 0$ | $\bar{x}_2 = 0$ $\bar{y}_2 = a$ | $\bar{x}_3 = 1$ $\bar{y}_3 = 0$ | $\bar{x}_4 = \frac{1-ab}{1-b^2}$ $\bar{y}_4 = \frac{a-b}{1-b^2}$ |

Определим коэффициенты линеаризации в общем виде:

$$P'_x(\bar{x}, \bar{y}) = 1 - b\bar{y} - 2\bar{x}, \quad P'_y(\bar{x}, \bar{y}) = -b\bar{x},$$

$$Q'_x(\bar{x}, \bar{y}) = -b\bar{y}, \quad Q'_y(\bar{x}, \bar{y}) = a - b\bar{x} - 2\bar{y}.$$

Подставим координаты особых точек в выражения для корней характеристического уравнения:

| I | II | III | IV |
|------------------------------------|--|---|--|
| $\lambda_1 = 1$ $\lambda_2 = a$ | $\lambda_1 = 1 - ab$ $\lambda_2 = -a$ | $\lambda_1 = a - b$ $\lambda_2 = -1$ | $\lambda_1 = -\frac{a+1}{b+1} - \sqrt{\left(\frac{a+1}{b+1}\right)^2 - 4\frac{(1-ab)(a-b)}{1-b^2}}$ $\lambda_2 = -\frac{a+1}{b+1} + \sqrt{\left(\frac{a+1}{b+1}\right)^2 - 4\frac{(1-ab)(a-b)}{1-b^2}}$ |

Проведем исследование влияния соотношения скоростей роста (параметр a) на реализацию различных режимов в системе:

- 1) при преобладании внутривидовой конкуренции над межвидовой ($b < 1$);
- 2) при преобладании межвидовой конкуренции над внутривидовой ($b > 1$).

Положения стационарных состояний определяются пересечением главных изоклин (каждой вертикальной с каждой горизонтальной).

Изоклины горизонтальных касательных: $y=0$, $y=a-bx$. Уравнение $y=a-bx$ зависит от параметра a , и при его изменении прямая $y=a-bx$ будет сдвигаться параллельно самой себе.

Изоклины вертикальных касательных: $x=0$, $y=\frac{1-x}{b}$. Уравнение $y=\frac{1-x}{b}$ не зависит от параметра a , поэтому при его изменении прямая $y=\frac{1-x}{b}$ не будет менять свое положение.

Итак, изменение параметра a (соотношение скоростей роста) будет приводить к изменению положений стационарных состояний и их типов.

1. *Внутривидовая конкуренция превышает межвидовую, $b < 1$.*

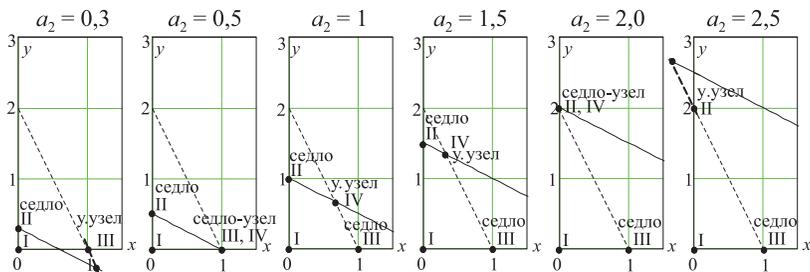


Рис. 6.1. Изменение положений стационарных состояний при изменении параметра a (пояснение — в тексте). $b=0,5$. Изоклины горизонтальных касательных — пунктирные линии. Изоклины вертикальных касательных — сплошные линии

Рассмотрим ситуацию, когда изначально скорость роста вида y меньше скорости роста вида x ($a=0,3$). При этих условиях независимо от начальных значений численности каждого из видов выживает только вид x .

При увеличении скорости роста вида y ($a=0,5$) возникает переходный режим, после которого создаются благоприятные условия для выживания вида y .

При дальнейшем увеличении скорости роста вида y оба вида сосуществуют, но стационарная численность вида x при этом выше. Такая ситуация сохраняется до тех пор, пока скорости роста обоих видов не станут равными ($a = 1$). В этом случае стационарная численность обоих видов одинакова.

Далее при увеличении скорости роста вида y его стационарная численность начинает превышать стационарную численность вида x . При достижении следующего бифуркационного значения ($a = 2$) возникает переходный режим, при котором создаются условия, когда выживает только вид y .

При дальнейшем увеличении скорости роста вида y ($a = 2,5$) выживает только вид y независимо от начальных значений численности каждого из видов.

Рассмотренные переходы при $b < 1$ обобщенно можно представить в виде параметрической диаграммы:



2. Межвидовая конкуренция превышает внутривидовую, $b > 1$.

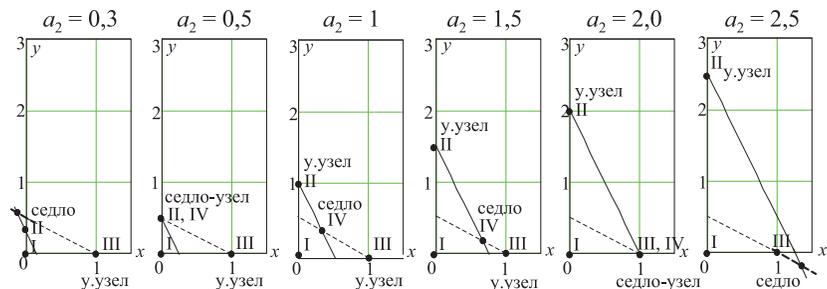


Рис. 6.2. Изменение положений стационарных состояний при изменении параметра a (пояснение — в тексте). $b = 2$

Вновь рассмотрим ситуацию, когда скорость роста вида y меньше скорости роста вида x ($a = 0,3$). При этих условиях выживает только вид x независимо от начальных значений численности каждого из видов.

При увеличении скорости роста вида y ($a = 0,5$) возникает переходный режим, после которого создаются благоприятные условия для выживания вида y .

Вид x имеет преимущество для выживания, которое сохраняется, пока скорости роста обоих видов не станут равными ($a = 1$). В этом случае выживет тот вид, начальная численность которого была выше.

Далее, при увеличении скорости роста вида y последний получает преимущество для выживания. При достижении следующего бифуркационного значения ($a = 2$) возникает переходный режим, при котором создаются неблагоприятные условия для выживания вида x .

При дальнейшем увеличении скорости роста вида y ($a = 2,5$) выживает только вид y независимо от начальных значений численности каждого из видов.

Рассмотренные переходы при $b > 1$ также можно представить обобщенно в виде параметрической диаграммы:



ЗАДАНИЕ 6.1

6.1.1. *Определение бассейнов притяжения устойчивых стационарных состояний.*

В программе решения ОДУ постройте фазовый портрет системы при значениях параметров $a = 1,5$, $b = 2$.

(Масштаб переменных: $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 2$, $y_{\min} = 0$, $y_{\max} = 1,5$, $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 40$.)

Зарисуйте фазовый портрет, отмечая стационарные состояния и тип устойчивости. В окрестности особой точки *седло* постройте сепаратрисы. Какая из сепаратрис является линией раздела влияния каждого из устойчивых стационарных состояний? Определите области влияния каждого из устойчивых стационарных состояний. У какого из видов, x или y , бассейн притяжения больше и почему?

ЗАДАНИЕ 6.2

6.2.1. *Силовое переключения триггера в модели конкуренции видов.*

В программе решения ОДУ постройте кинетические кривые $x(t)$ и $y(t)$ при значениях параметров $a = 1$, $b = 2$.

(Масштаб переменных: $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 1,5$, $y_{\min} = 0$, $y_{\max} = 1,5$, $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 40$.)

Меняя начальную численность одного из видов, определите, при какой численности происходит переключение в другое стационарное состояние. Зарисуйте кинетические кривые, характеризующие переключение.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ТРИГГЕР ЖАКОБА И МОНО

Схема взаимной регуляции двух систем синтеза ферментов изображена на рис. 6.3. Ген-регулятор каждой системы синтезирует неактивный репрессор. Этот репрессор, соединяясь с продуктом второй системы, образует активный комплекс, который обратимо реагирует с участком структурного гена (опероном) и блокирует синтез мРНК.

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.

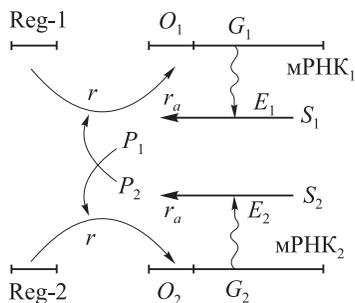


Рис. 6.3. Схема синтеза двух ферментов по Ф. Жакобу и Ж. Моно

Подобный характер взаимодействий приводит к блокировке второй системы при интенсивной работе первой, и наоборот.

Простейшая система уравнений, описывающая такой тип взаимодействий, имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = \frac{A_1}{B_1 + P_1^m} - q_1 P_1, \\ \frac{dP_2}{dt} = \frac{A_2}{B_2 + P_1^m} - q_2 P_2. \end{cases} \quad (6.3)$$

Здесь P_1, P_2 — концентрации продуктов, величины A_1, A_2, B_1, B_2 — параметры, отражающие скорость накопления каждого из продуктов, q_1, q_2 — константы скорости оттока продуктов из сферы реакции. Показатель степени m указывает, сколько молекул активного репрессора (соединений молекул продукта с молекулами неактивного репрессора, который предполагается в избытке) соединяются с опероном для блокировки синтеза мРНК.

Для упрощения исследования предположим, что $q_1 = q_2 = q$. Введем безразмерные переменные:

$$x = \frac{P_1}{B_2^{1/m}}, y = \frac{P_2}{B_1^{1/m}}, L_1 = \frac{A_1}{qB_1B_2^{1/m}}, L_2 = \frac{A_2}{qB_1B_2^{1/m}}, t' = qt.$$

Опустив штрих у времени, перепишем систему в безразмерном виде:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{L_1}{1+y^m} - x, \\ \frac{dy}{dt} = \frac{L_2}{1+x^m} - y. \end{cases} \quad (6.4)$$

Проведем исследование полученной безразмерной системы для следующих значений параметров: $L_1 = 3$, $L_2 = 3$, $m = 2$ и положительных значений переменных. Поскольку поиск стационарных состояний сводится к решению кубического уравнения, аналитическое решение которого затруднено, будем исследовать модель численно, с помощью графиков главных изоклин, которые пересекаются в особых точках системы.

Изоклина горизонтальных касательных: $y = \frac{L_2}{1+x^2}$ (сплошная кривая на рис. 6.4). Изоклина вертикальных касательных: $y = \sqrt{\frac{L_1}{x}} - 1$ (пунктирная кривая на рис. 6.4). Главные изоклины могут пересекаться в 3-х точках; следовательно, в положительной области значений переменных могут существовать три стационарных состояния.

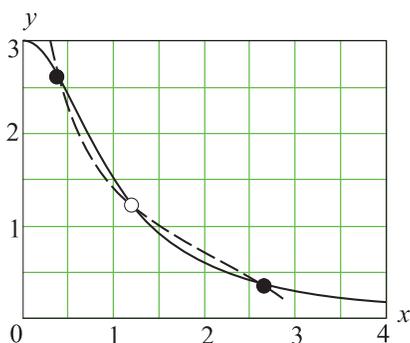


Рис. 6.4. Нуль-изоклины системы (6.4). $L_1 = 3$, $L_2 = 3$, $m = 2$. Изоклина горизонтальных касательных — сплошная кривая. Изоклина вертикальных касательных — пунктирная кривая

ЗАДАНИЕ 6.3

Постройте фазовый портрет системы в программе для решения ОДУ и зарисуйте.

(Масштаб осей: $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 4$, $y_{\min} = 0$, $y_{\max} = 3$.)

Укажите на фазовом портрете типы устойчивости стационарных точек.

Итак, исследуемая система является триггером. Рассмотрим, в чем состоит *параметрическое переключение* триггера.

Исследуем, как меняется фазовый портрет при изменении параметра L_1 (скорость наработки первого продукта).

Изоклина горизонтальных касательных $y = \frac{L_2}{1+x^2}$ (сплошные кривые на рис. 6.5) не зависит от параметра L_1 , ее положение на фазовой плоскости меняться не будет.

Изоклина вертикальных касательных $y = \sqrt{\frac{L_1}{x} - 1}$ (пунктирные кривые на рис. 6.5) при изменении параметра L_1 будет менять свое положение относительно положения изоклины горизонтальных касательных.

Как видно на рис. 6.5, при изменении параметра L_1 (скорости наработки первого продукта P_1) происходит изменение числа стационарных состояний.

Исходно при $L_1 = 3$ в зависимости от начальных условий реализуется одно из двух устойчивых состояний: либо устойчивый узел₁ с преобладанием продукта P_1 (переменная x), либо устойчивый узел₂ с преобладанием продукта P_2 (переменная y).

При увеличении L_1 от 3 до 3,6 происходит постепенное сближение устойчивого узла₂ и седла, которые затем сливаются и исчезают (бифуркация). Остается одно устойчивое состояние, устойчивый узел₁, преобладание продукта P_1 .

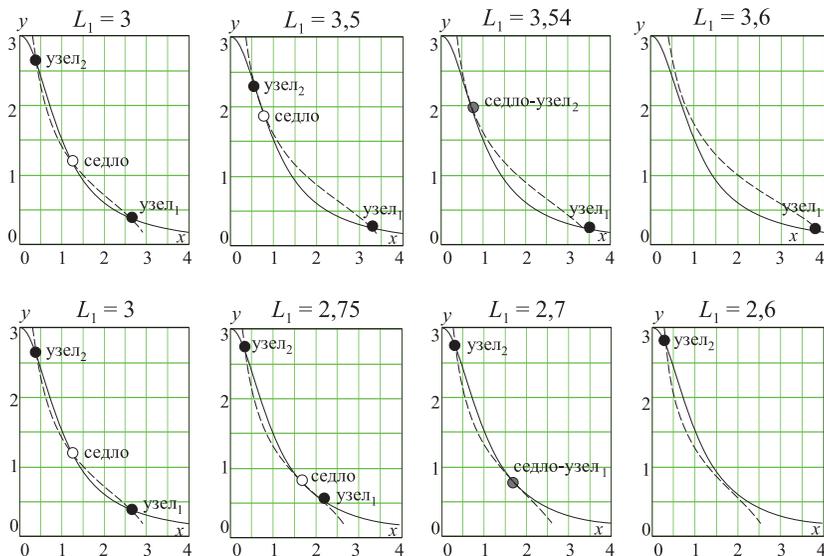


Рис. 6.5. Изменение взаимного расположения главных изоклин модели при изменении L_1 . $L_2 = 3$, $m = 2$

При уменьшении L_1 от 3 до 2,6 происходит постепенное сближение устойчивого узла₁ и седла, которые, как и в предыдущем случае, затем сливаются и исчезают (бифуркация). Остается одно устойчивое состояние, устойчивый узел₂, преобладание продукта P_2 .

Таким образом, в модели Жакобо и Моно может происходить *параметрическое переключение* как при увеличении параметра L_1 (скорости наработки первого продукта P_1), так и при его уменьшении. Такие же события будут происходить и при изменении параметра L_2 (скорости наработки второго продукта P_2). Это означает, что, изменяя параметры скоростей наработки продуктов P_1 и P_2 (например, меняя рН среды), можно регулировать генетический контроль работы первого или второго фермента. В данном случае регуляция происходит путем *параметрического переключения* триггера.

ЗАДАНИЕ 6.4

Постройте кинетические кривые $x(t)$ и $y(t)$ вблизи стационарного состояния узел₁, задавая начальные значения $x_0 = 2,5$, $y_0 = 0,5$ при значениях параметров $L_1 = 3$, $L_2 = 3$, $m = 2$. (Масштаб переменных: $x_{\min} = 0$, $x_{\max} = 4$, $y_{\min} = 0$, $y_{\max} = 4$, $t_{\min} = 0$, $t_{\max} = 500$.)

6.4.1. *Параметрическое переключение триггера в модели Жакоба и Моно.*

Исследуйте, как будет меняться ход кривых при уменьшении скорости наработки первого продукта L_1 . Не меняя начальные значения, постройте кинетические кривые $x(t)$ и $y(t)$ при следующих значениях параметра L_1 : 3, 2,71, 2,7, 2,69, 2,6. Определите, при каком значении L_1 начинается переключение из состояния «узел₁» в состояние «узел₂» (бифуркационное значение L_1). Зарисуйте кинетические кривые, характеризующее переключение. Как зависит время переключения от близости параметра L_1 к его бифуркационному значению?

6.4.2. *Силовое переключение триггера в модели Жакоба и Моно.*

Исследуйте, как будет меняться ход кривых при изменении начальных условий. Не меняя параметры модели, постройте кинетические кривые $x(t)$ и $y(t)$ при следующих начальных значениях первого продукта: $x_0 = 2,5$, 1, 0,11, 0,09, 0,05. Определите то начальное значение x_0 , которое разделяет области влияния двух устойчивых состояний.

ПОСТРОЕНИЕ ФАЗОПАРАМЕТРИЧЕСКИХ ДИАГРАММ ДЛЯ МОДЕЛИ ЖАКОБО И МОНО

Построим фазопараметрические диаграммы $\bar{x}(L_1)$ и $\bar{y}(L_1)$ для системы (6.4) и исследуем зависимость числа стационарных состояний и их значений от параметра L_1 .

Определим координаты стационарных точек \bar{x} и \bar{y} по рисунку 6.5 для разных значений параметра L_1 .

При $L_1 = 2,6$ — одна стационарная точка, устойчивый узел₂. Определяем координату \bar{x} и откладываем ее значение на плоскости $\bar{x}(L_1)$ (рис. 6.6,а).

При $L_1 = 2,7$ — две стационарные точки, узел₂ и седло-узел₂. Определяем значения \bar{x} для этих точек и откладываем в координатах $\bar{x}(L_1)$.

При $L_1 = 3$ — три стационарные точки, узел₂, седло и узел₁. Определяем значения \bar{x} для этих точек и откладываем на плоскости $\bar{x}(L_1)$.

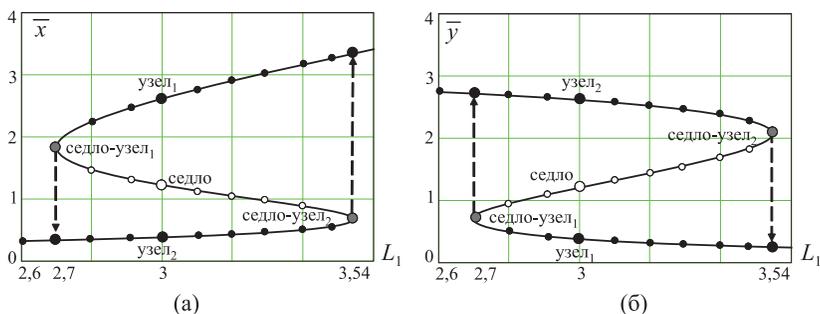


Рис. 6.6. Фазопараметрические диаграммы системы (6.4): $L_2 = 3$, $m = 2$

Аналогичным образом определяем число и координаты \bar{x} для других значений L_1 и соединяем их одной линией, как показано на рис. 6.6,а.

Такое явление, когда наблюдается неоднозначная зависимость числа стационарных состояний системы от значений параметров, определяемых внешними условиями, называется *гистерезисом*. Полученная фазопараметрическая диаграмма называется *петлей гистерезиса (гистерезисной кривой)*. Фазопараметрическая диаграмма $\bar{y}(L_1)$ строится аналогично (рис. 6.6,б).

Проанализируем полученные гистерезисные кривые. Рассмотрим ситуацию, когда система изначально находится в состоянии узел₂ ($L_1 = 2,6$). Увеличивая L_1 , мы остаемся в состоянии «узел₂» (нижняя ветка кривой для \bar{x} и верхняя ветка для \bar{y}), которое при этом незначительно меняет свое положение на фазовой плоскости, пока не достигнем верхнего бифуркационного значения $L_1 = 3,54$ (состояния «седло-узел₂»). Далее система скачком переходит в состояние «узел₁» (пунктирная стрелка вверх для \bar{x} , пунктирная стрелка вниз для \bar{y}) и продолжает в нем существовать при увеличении параметра L_1 .

Если теперь мы будем уменьшать параметр L_1 , система будет двигаться по другому пути. До тех пор, пока параметр L_1 не примет значение $L_1 = 2,7$ (нижнее бифуркационное значение), система будет оставаться в состоянии «узел₁» (верхняя ветка кривой для \bar{x} и нижняя ветка для \bar{y}). Нижнее бифуркационное значение $L_1 = 2,7$ соответствует состоянию «седло-узел₁» на рис. 6.6. Далее система опять скачком перейдет в состояние «узел₂» (пунктирная стрелка вниз для \bar{x} , пунктирная стрелка вверх для \bar{y}) и продолжит в нем существовать при уменьшении параметра L_1 .

Таким образом, система как бы «помнит» свой путь в зависимости от уменьшения или увеличения управляющего параметра L_1 . Это одно из основных свойств *гистерезиса*, поэтому *гистерезисная кривая* во многих моделях трактуется как элемент памяти.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Сколько стационарных состояний существует в модели конкуренции видов?
2. Как определить области притяжения устойчивых состояний?
3. При каком соотношении коэффициентов внутривидовой и межвидовой конкуренции оба вида могут устойчиво сосуществовать?

4. При каком соотношении коэффициентов внутривидовой и межвидовой конкуренции реализуется триггер?

5. Сколько и какие стационарные состояния реализуются в модели Жакоба и Моно?

6. Какими способами можно регулировать преобладание одного из продуктов в модели Жакоба и Моно?

7. В чем отличие силового и параметрического способов переключения триггера?

8. Как меняется фазовый портрет при параметрическом и силовом переключении триггера?

ЗАДАЧИ К СЕМИНАРУ 6

6.1. Модель симбиоза двух видов в безразмерных переменных может быть описана системой уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 + by - x), \\ \frac{dy}{dt} = y(1 + bx - y). \end{cases}$$

Здесь коэффициент b определяет взаимодействие двух видов, ускоряющее рост каждого из них.

Найдите координаты особых точек. Определите тип каждого из найденных стационарных состояний и постройте фазовый портрет системы при $b = 0,5$:

- а) постройте главные изоклины системы;
- б) отметьте стационарные точки на фазовой плоскости;
- в) постройте фазовые траектории и стрелками укажите их направление для каждого фазового портрета.

6.2. Модель «хищник-жертва» в безразмерных переменных может быть описана системой уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - by - x), \\ \frac{dy}{dt} = y(1 + bx - y). \end{cases}$$

Здесь коэффициент b определяет скорость поедания жертв хищником.

Найдите координаты особых точек. Определите тип каждого из найденных стационарных состояний и постройте фазовый портрет системы при $b = 0,5$:

- а) постройте главные изоклины системы;
- б) отметьте стационарные точки на фазовой плоскости;
- в) постройте, где необходимо, сепаратрисы, укажите области (выше или ниже сепаратрис) притяжения устойчивых состояний;
- г) постройте фазовые траектории и стрелками укажите их направление для каждого фазового портрета.

6.3. Постройте фазопараметрические диаграммы (гистерезисные кривые) для модели Жакоба и Моно при значениях параметров $L_2 = 4$, $m = 2$ для $3 < L_1 < 6$ (используйте любую программу для вычисления стационарных значений переменных при разных значениях параметра L_1).

На полученных кривых пунктирными стрелками укажите переходы между устойчивыми состояниями, происходящие в результате бифуркаций.

Определите бифуркационные значения параметра L_1 .