



## Układy oscylacyjne w przyrodzie

Marek Tylutki

*Studia Matematyczno-Przyrodnicze, II rok*

*Uniwersytet Jagielloński*

### 1. Układy dynamiczne – wstęp

Układy spotykane w przyrodzie, pomimo wielkiej liczby czynników, które nimi rządzą, często dają się modelować przez stosunkowo proste równania. Istnieje szereg modeli, mniej lub bardziej oddających rzeczywistość, z którymi można się spotkać przy analizie tych zagadnień. Podczas I roku studiów miałem okazję poznać kilka z nich i chciałbym się tą wiedzą tutaj podzielić. Równania różniczkowe, które modelują układy biologiczne, charakteryzują się oscylacyjnymi rozwiązaniami, co pozostaje w zgodzie z obserwacją równowagi, jaka panuje np. pomiędzy oddziałującymi gatunkami.

Warto w tym miejscu może przybliżyć trochę pojęcia związane z analizą układów dynamicznych. Układ dynamiczny jest zadany przez równanie rządzące jego czasową ewolucją w przestrzeni dostępnych stanów. Może to być dyskretna ewolucja zadana przez równanie różnicowe lub ewolucja zmiennych ciągłych, zadana przez równanie różniczkowe. Wygodnym sposobem obrazowania zachowania się takiego równania jest analiza przestrzeni fazowej: przestrzeni sparametryzowanej zmiennymi danego układu. Wtedy ewolucja zadana przez równanie – czyli nasze rozwiązanie – jest krzywą w takiej przestrzeni.

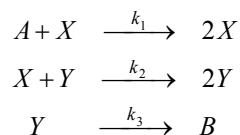
Gdy równanie nie zależy jawnie od czasu, ruch punktu zależy od czasu tylko poprzez swoje położenie w przestrzeni fazowej – o takim równaniu mówimy wtedy, że jest autonomiczne. Można je wtedy reprezentować jako zbiór krzywych (rozwiązań) w przestrzeni fazowej.

Ponieważ rozważam modele ograniczające się do opisu układów charakteryzowanych przez dwie zmienne, takie oscylacje (poza punktami stacjonarnymi) są jedyne możliwymi rozwiązaniami (twierdzenie Poincarego-Bendixona) – płaszczyzna dwuwymiarowa jest zbyt „ciasna”, aby trajektoria mogła się przeplatać, tworząc bardziej złożone rozwiązania. W szczególności nie obserwujemy w tych modelach zachowań chaotycznych, które mogą pojawić się w układach ciągłych o większej liczbie zmiennych oraz w układach dyskretnych (nawet jednowymiarowych).

### 2. Model Lotki-Volterry

Pierwszy model dotyczy relacji drapieżnik – ofiara lub zachowania się stężeń reagentów pewnej, hipotetycznej reakcji chemicznej. Model taki podali Volterra i Lotka. Należy podkreślić, że ten model jest czysto hipotetyczny i nie opisuje

dokładnie żadnego rzeczywistego układu. Poniżej schematycznie zapisujemy równania takiej reakcji:



gdzie  $k_1$  są np. stałymi szybkości reakcji chemicznych<sup>1</sup>. Możemy zatem zapisać równania kinetyczne dla tych hipotetycznych procesów:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= k_1 AX - k_2 XY \\ \dot{Y} &= k_2 XY - k_3 Y \end{aligned}$$

Zwróćmy uwagę na fakt, że stężenia substancji  $A$  i  $B$  są stałe w czasie, podczas gdy rozpatrujemy tylko zmiany  $X$  i  $Y$ . Wymusza to na nas dokonanie założenia, że rozważany układ jest układem otwartym. Dla krótkiego czasu ewolucji tego układu możemy zastąpić to założenie stwierdzeniem, że stężenia  $A$  oraz  $B$  są na tyle duże, że ich zmiany podczas reakcji są zaniedbywane małe.

Poszukajmy punktów stałych tego układu równań, tzn. takich stężeń  $X$  i  $Y$ , że pozostają one stałe w czasie, czyli  $\dot{X} = 0$  oraz  $\dot{Y} = 0$ . Nietrudno zauważyć, że spełniają to następujące pary  $(X, Y)$ :  $(0, 0)$  oraz  $\left(\frac{k_3}{k_2}, \frac{k_1 A}{k_2}\right)$ . Dla wygody oznaczmy ostatnią parę jako  $(X_s, Y_s)$ .

Chcąc badać własności tego modelu, wygodnie jest dokonać przeskalowania występujących w nim wielkości w następujący sposób:

$$\begin{aligned} u &= \frac{X}{X_s} & v &= \frac{Y}{Y_s} \\ \tau &= k_1 A t & \alpha &= \frac{k_3}{k_1 A} \end{aligned}$$

$\tau$  jest nową zmienną odpowiadającą czasowi  $t$ , a  $\alpha > 0$  jest nową wprowadzoną stałą. Po tym przeskalowaniu mamy następujący układ równań:

$$u' = u(1 - v) \quad \text{oraz} \quad v' = \alpha v(u - 1) \quad (1)$$

<sup>1</sup> Każdemu elementarnemu procesowi chemicznemu możemy przyporządkować równanie opisujące przyrost lub zanik jednego ze substratów. Dla reakcji  $A + B \rightarrow C$ , np.  $\frac{dC_a}{dt} = -k c_a c_b$ , gdzie  $c$  to stężenie reagenta. Proporcjonalność szybkości do stężeń jest wynikiem następującego rozumowania: Prawdopodobieństwo zderzenia cząsteczki substratu  $A$  z np. cząsteczką  $B$  jest proporcjonalne do ich ilości, czyli stężenia.

z punktami stałymi: (0,0) oraz (1,1).

Stabilność punktów stacjonarnych można badać dla szerokiej klasy układów przez analizę liniowych przybliżeń danego układu wokół tych punktów.

Tutaj znowu należy się kilka słów wyjaśnienia. Punktem wyjścia do takiego postępowania jest twierdzenie Lapunowa. Można analizować stabilność punktów osobliwych poprzez analizę stabilności ich liniowych przybliżeń. Układ liniowy może być reprezentowany przez macierz. Jego rozwiązaniem jest kombinacja liniowa eksponent, których wykładniki odpowiadają wartościom własnym macierzy. Jeżeli istnieje chociaż jedna wartość własna, której część rzeczywista jest większa od 0, to analizowany punkt stacjonarny jest niestabilny. Łatwo również zauważyć, że czysto urojone wartości własne odpowiadają oscylacjom: układ zachowuje się jak oscylator harmoniczny.

Innymi słowy: rozwiązanie każdego jednorodnego (inaczej autonomicznego) liniowego równania różniczkowego o stałych współczynnikach ma postać  $\sim e^{\lambda t}$ , gdzie  $\lambda_i$  stanowi zestaw różnych wartości własnych równania – a zatem trajektorie w przestrzeni fazowej (przestrzeni „współrzędnych” stanu tego układu  $u, v$ ) oscylują z częstością równą części urojonej  $\lambda$ . Część rzeczywista odpowiada za wzrost lub spadek (tłumienie) odległości trajektorii od punktu stacjonarnego (rozwiązania zerowego).

Wokół punktu (1,1) macierz Jacobiego<sup>2</sup> ma postać:

$$\begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix}$$

Równanie własne ma postać:  $\lambda^2 + \alpha$ , co przy dodatniości  $\alpha$  prowadzi do wartości czysto urojonych, a zatem rozwiązania są niegasnącymi oscylacjami. Można to sprawdzić także nie odwołując się do algebry: wprowadźmy następujące oznaczenie  $\bar{u}$  jako niewielkie zaburzenie  $u$  wokół (1,1) i podobnie dla  $v$ . Mamy zatem w przybliżeniu liniowym:

$$\frac{d\bar{v}}{d\bar{u}} = -\bar{a} \frac{\bar{u}}{\bar{v}}$$

co prowadzi przez całkowanie:

$$\int \bar{v} d\bar{v} = -a \int \bar{u} d\bar{u}$$

do:

$$\bar{v}^2 + const = -a\bar{u}^2 \quad \Leftrightarrow \quad \bar{v}^2 + a\bar{u}^2 = const$$

czyli równania elipsy. Podobną analizę możemy wykonać dla punktu (0,0). Otrzymujemy wtedy operator:

---

<sup>2</sup> Macierz Jacobiego to macierz pierwszych pochodnych rozważanego odwzorowania. Zadaje ona liniowe przybliżenie układu nieliniowego w otoczeniu punktu, w którym liczymy pochodne.

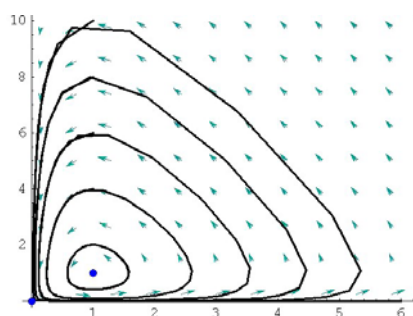
$$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}$$

którego wielomian charakterystyczny ma postać:  $\lambda^2 + (\alpha - 1)\lambda - \alpha$ . Łatwo widać, że pierwiastki tego wielomianu są przeciwnego znaku liczbami rzeczywistymi (np. wzory Viete'a), co sugeruje, że badany punkt jest punktem siodłowym. Podobnie analitycznie: przez całkowanie otrzymujemy:

$$vu^\alpha = \text{const}$$

co przedstawia trajektorie na płaszczyźnie fazowej o charakterze hiperboli.

Przyjrzyjmy się teraz rzeczywistemu, „nieliniowemu” obrazowi przestrzeni fazowej rozważanego modelu. Przedstawia go rys. 1.



Rys. 1. Przestrzeń fazowa dla modelu Lotki-Volterra

Widzimy teraz, że nasze przybliżenia są poprawne wokół punktów stabilnych. Okazuje się również, że stężenia reagentów bądź liczebność populacji oscylują w czasie i oscylacje są nietłumione: układ jest zachowawczy. Małe zaburzenie układu prowadzi do oscylacji o innej częstotliwości i amplitudzie. Do tego problemu jeszcze wrócimy.

Przyjrzyjmy się dokładniej oscylacjom. Zanim dokonamy dalszej analizy numerycznej, spróbujmy zastanowić się nad średnią koncentracją składników w sposób bardziej ścisły. Weźmy pierwsze z równań (1) i przyjmijmy, że okres oscylacji wynosi  $T$ . Zbadajmy średnią koncentrację składników w przebiegu tego jednego okresu:

$$\frac{du}{dt} = u(1-v)$$

czyli:

$$\frac{1}{T} \int_t^{t+T} \frac{1}{u} \frac{du}{dt'} dt' = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} (1-v) dt'$$

Całkowanie (zamiana zmiennych) oraz okresowość prowadzi do:

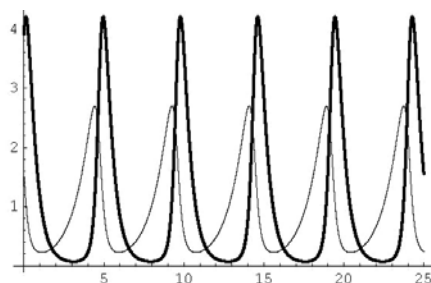
$$1 - \frac{1}{T} \int_t^{t+T} v(t) dt = 0 \Leftrightarrow \frac{1}{T} \int_t^{t+T} v(t) dt = 1$$

a zatem  $v$  oscyluje wokół 1. Podobnie dla  $u$ :

$$\frac{1}{T} \int_t^{t+T} u(t) dt = 1$$

Popatrzmy na wyniki analizy numerycznej tego zagadnienia (rys. 2).

Widzimy, że rzeczywiście oscylacje są niegasnące, o tej samej średniej koncentracji składników. Ich jednak amplituda i częstość zależy zdecydowanie od warunków początkowych.



Rys. 2. Oscylacje układu dla warunków początkowych:  $u_0 = 1,9$  oraz  $v_0 = 3,5$

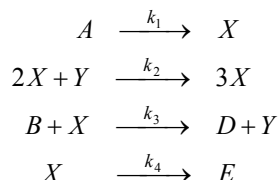
W omawianym modelu małe zaburzenie prowadzi do ustalenia się oscylacji o innej amplitudzie i częstotliwości. Jest to wyraźne ograniczenie w stosunku do rzeczywistych układów, w których mamy raczej dążenie do stabilizacji oscylacji na jednym „poziomie”. W obrazie przestrzeni fazowej takiego rzeczywistego układu powinniśmy się zatem raczej spodziewać cyklu granicznego, który byłby takim właśnie *atraktorem* dla oscylujących trajektorii.

### 3. Brusselator

Bardzo eleganckimi przykładami układów wykazujących oscylacje są reakcje chemiczne, znajdujące się w stanach dalekich od równowagi. Oscylacje mogą występować zarówno w czasie jak i w przestrzeni<sup>3</sup>. Najbardziej znanym takim procesem jest reakcja Biełousowa-Zabotyńskiego. Często rozważamy jednak prostsze, chociaż hipotetyczne modele. Pozwalają nam jednak lepiej zrozumieć mechanizm sprzężenia zwrotnego, jaki obserwujemy w rzeczywistych zjawiskach. Jeden model, Lotki-Volterra, już przeanalizowaliśmy.

<sup>3</sup> Musimy w naszej analizie uwzględnić wtedy człon dyfuzyjny  $\nabla^2 c_p$ .

Opiszemy teraz pokrótce drugi model zwany brusselatozem. Nazwa pochodzi od Brukseli, gdzie ten model został po raz pierwszy wprowadzony w grupie I. Prigogine'a. Ten model generuje cykle graniczne. Cykl hipotetycznych reakcji wygląda następująco:



Podobnie otrzymujemy model matematyczny:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= k_1 A + k_2 X^2 Y - (k_3 B + k_4) X \\ \dot{Y} &= -k_2 X^2 Y + k_3 B X \end{aligned}$$

który można przedstawić w postaci bezwymiarowej:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= 1 - (b + 1)x + ax^2 y \\ \dot{y} &= bx - ax^2 y \end{aligned}$$

która jest wygodniejsza do analizy. Punkt stacjonarny to:  $(1, \frac{b}{a})$ . Policzmy podobnie jak poprzednio macierz Jacobiego powyższego układu:

$$Df(1, \frac{b}{a}) = \begin{pmatrix} b-1 & a \\ -b & -a \end{pmatrix}$$

Jej wartości własne to:  $\frac{-1-a+b \pm \sqrt{-4a+(1+a-b)^2}}{2}$ . Dynamika układu staje się

zatem bogatsza, ponieważ posiada „dwuparametrową” swobodę. Zauważmy, że w zależności od wartości tych parametrów zmienia się znak części rzeczywistej wartości własnych, co powoduje jakościową zmianę w dynamice układu – tzw. bifurkację.

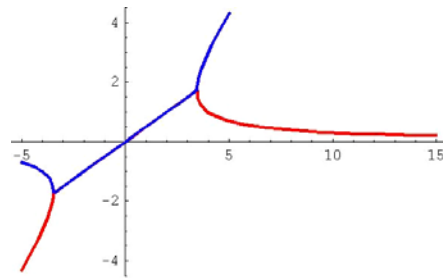
**Bifurkacją** można najprościej nazwać nieciągłą zmianę właściwości układu przy zmianie pewnego parametru, od którego ten układ zależy. Jako prosty przykład możemy wziąć równanie wahadła tłumionego  $\ddot{x} + \gamma\dot{x} + kx = 0$ .

W zależności od wartości kontrolnego parametru  $\gamma$  możemy uzyskiwać różne obrazy na płaszczyźnie fazowej. Wartości własne operatora  $A$  zależą od wartości współczynnika tłumienia  $\gamma$ :

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -k & \gamma \end{pmatrix}$$

Położmy za  $k$  np. 3 i przyjrzyjmy się zachowaniu wartości własnych (ich części rzeczywistych i urojonych) przy zmieniającym się parametrze  $\gamma$ . Wartości własne wynoszą odpowiednio:  $\frac{1}{2}[\gamma \pm \sqrt{-12 + \gamma^2}]$ . Widać że w przedziale  $(-2\sqrt{3}, 2\sqrt{3})$  wartości własne są zespolone, a dla pozostałych wartości rzeczywiste. W tym przedziale również rzeczywiste części wartości własnych są sobie równe.

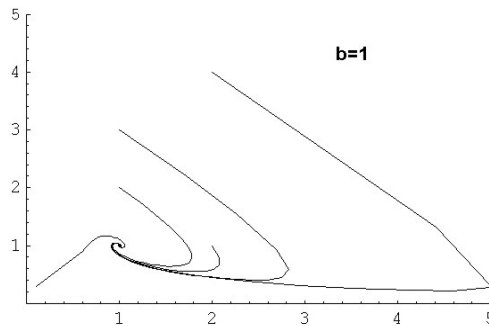
Widzimy zatem że układ posiada trzy „punkty zwrotne”, zwane punktami bifurkacji. W tych punktach cała struktura przestrzeni fazowej ulega zmianie (rys. 3).



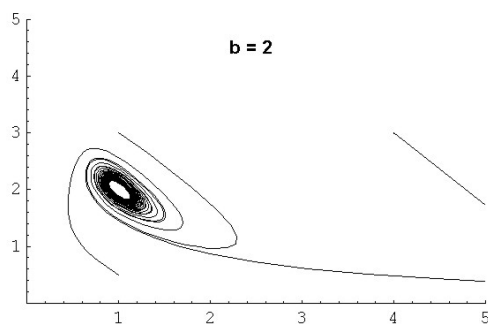
Rys. 3. Zależność części rzeczywistych wartości własnych od parametru  $\gamma$

Dla  $b = 1 + a$  części rzeczywiste wartości własnych znikają i mamy punkt bifurkacji (zwaną *bifurkacją Hopfa*), ustalmy  $a = 1$  i zmieniamy  $b$ . Poniższe rysunki ilustrują zmiany, jakie zachodzą w przestrzeni fazowej dla zmieniającego się  $b$ .

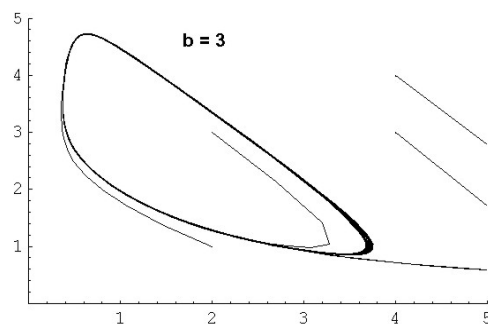
Zgodnie z zapowiedzią, brusselator generuje stabilne oscylacje w postaci cykli granicznych i stanowi dobry punkt wyjścia do konstrukcji modeli opisujących rzeczywiste układy, takie jak reakcja Bielousowa-Żabotyńskiego, rozprzestrzenianie się epidemii itp.



Rys. 4. Punktowy atraktor



Rys. 5. Punkt bifurkacji



Rys. 6. Cykl graniczny

### Literatura

- [1] Murray J. D. *Nonlinear-Differential-Equations Models in Biology*, Oxford University Press, Oxford 1977.
- [2] Schuster H. G. *Chaos deterministyczny. Wprowadzenie*, PWN, Warszawa 1995.

Rysunki zostały wykonane za pomocą programu Mathematica 5.0 przy użyciu funkcji PhasePlot z pakietu poświęconego zwyczajnym równaniom różniczkowym dostępnego pod adresem: <http://library.wolfram.com/infocenter/MathSource/4397/>  
Można oczywiście wykorzystać do wykonywania takich rysunków dowolny inny program. Do zabaw tego typu z różnymi równaniami serdecznie Czytelników zachęcam.