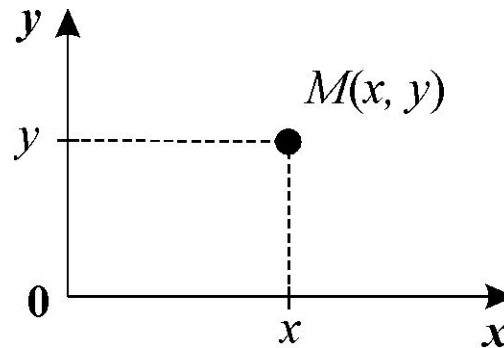


**МОДЕЛИ, ОПИСЫВАЕМЫЕ
СИСТЕМАМИ ДВУХ
АВТОНОМНЫХ
ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ
УРАВНЕНИЙ.**

Фазовая плоскость

- качественное моделирование свойств биологических систем получено на моделях из двух дифференциальных уравнений с помощью метода *фазовой плоскости*.

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

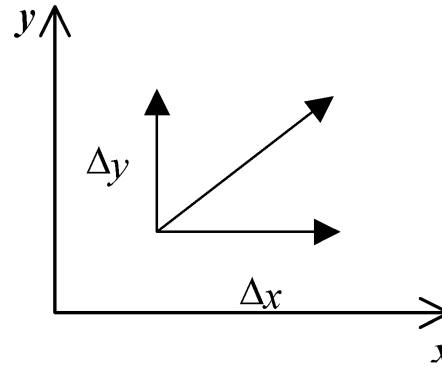


Каждая точка M этой плоскости соответствует определенному состоянию системы.

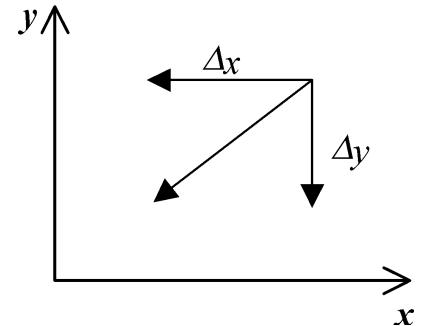
Фазовый портрет

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

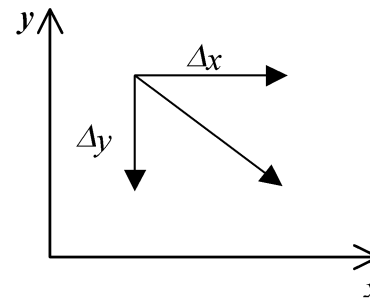
$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$



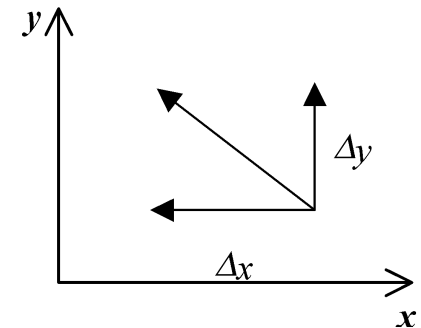
$$P(x, y) > 0, \\ Q(x, y) > 0$$



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



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



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

Метод изоклин

- Для построения фазового портрета пользуются *методом изоклин* – на фазовой плоскости наносят линии, которые пересекают интегральные кривые под одним определенным углом.
- Значение A представляет собой тангенс угла наклона касательной к фазовой траектории и может принимать значения

от $-\infty$ до $+\infty$.

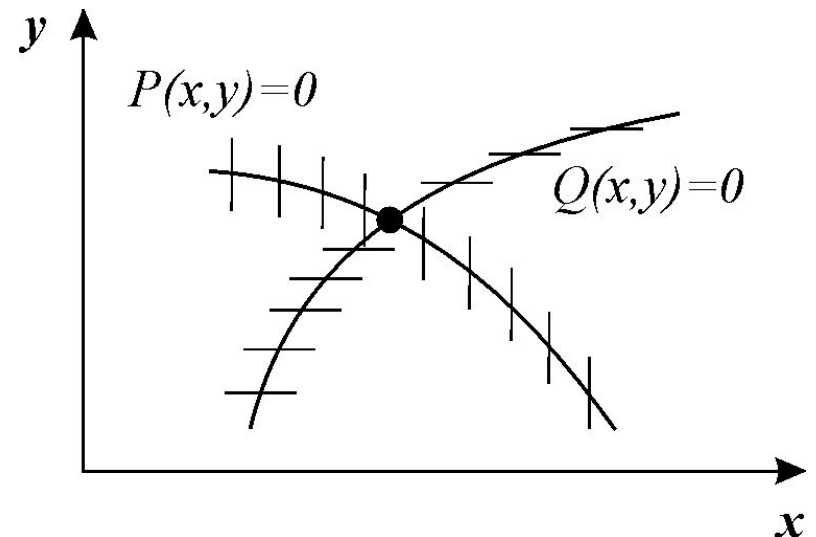
$$A = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

- Это уравнение определяет в каждой точке плоскости единственную касательную к соответствующей интегральной кривой за исключением точки, где $P(x, y) = 0$, $Q(x, y) = 0$, называемой – *особой точкой*.

Главные изоклины

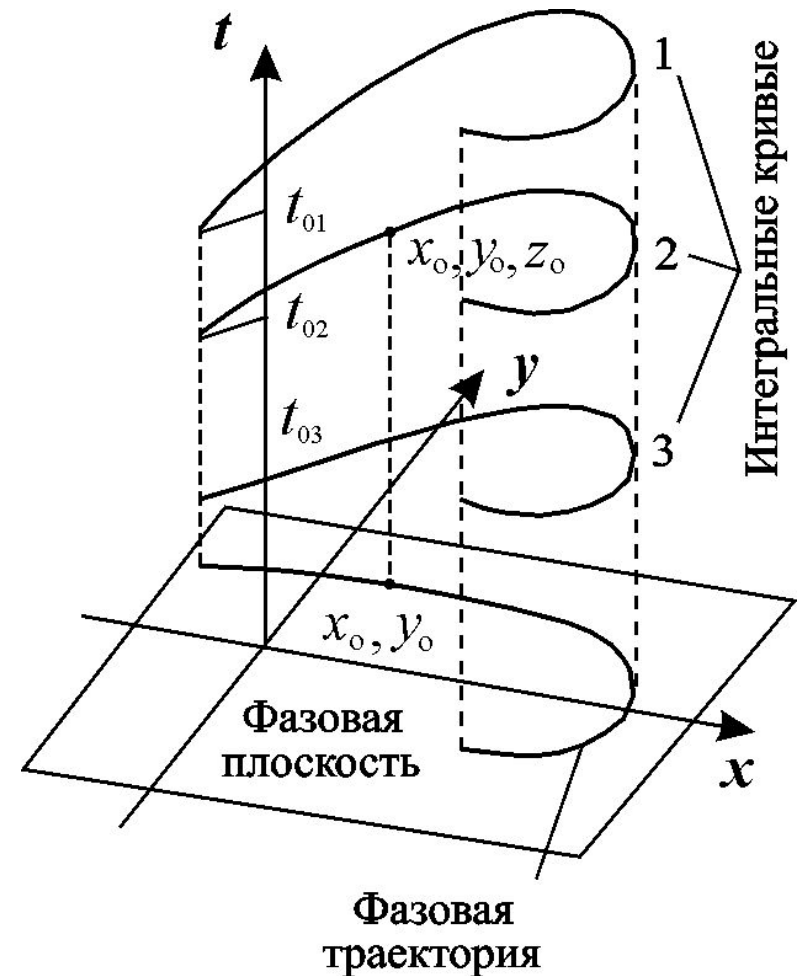
- $dy/dx=0$, $P(x,y)=0$ – изоклина горизонтальных касательных и
- $dy/dx=\infty$, $Q(x,y)=0$ – изоклина вертикальных касательных.
- Построив главные изоклины и найдя точку их пересечения (x,y) , координаты которой удовлетворяют условиям:

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



Фазовые траектории системы

- это проекции интегральных кривых в пространстве всех трех измерений x, y, t на плоскость x, y
- если условия теоремы Коши выполнены, то через каждую точку пространства x, y, t проходит единственная интегральная кривая

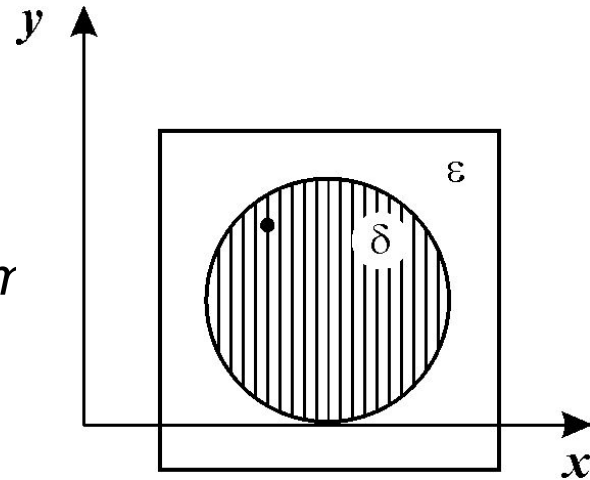


Устойчивость стационарного состояния

- Для состояния равновесия

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

- *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 .*



Линейные системы

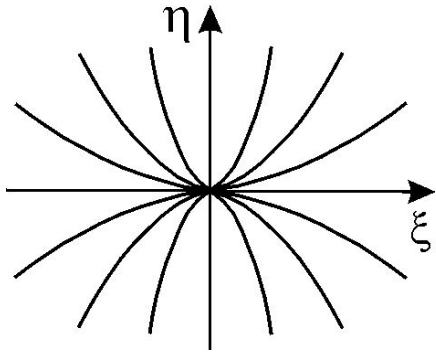
$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy \quad x = Ae^{\lambda t}, \quad y = Be^{\lambda t}$$

$$\begin{aligned} \lambda A &= aA + bB, \\ \lambda B &= cA + dB. \end{aligned} \quad \begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

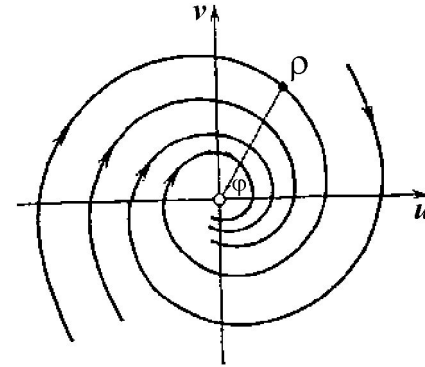
$$\lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}{4}} \quad \begin{aligned} x &= c_{11}e^{\lambda_1 t} + c_{12}e^{\lambda_2 t}, \\ y &= c_{21}e^{\lambda_1 t} + c_{22}e^{\lambda_2 t}. \end{aligned}$$

$$\frac{d\xi}{dt} = \lambda_1 \xi, \quad \frac{d\eta}{dt} = \lambda_2 \eta \quad \xi = \alpha x + \beta y, \quad \eta = \gamma x + \delta y.$$

Корни λ_1, λ_2

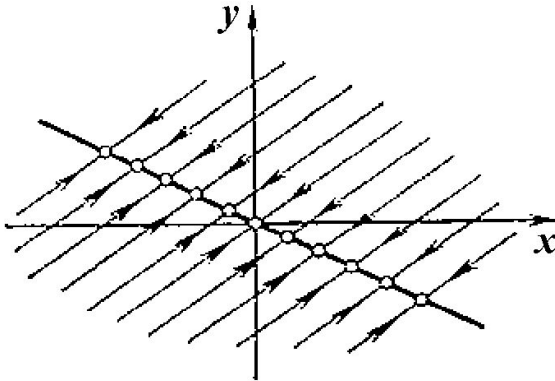


λ_1, λ_2 – действительны и одного знака

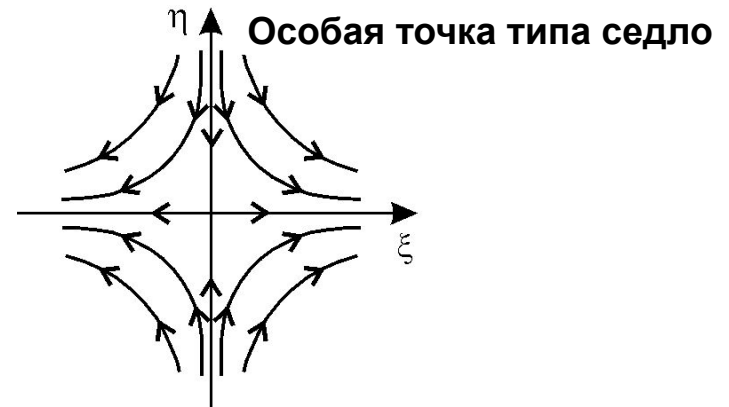


λ_1, λ_2 – комплексные сопряженные

один из характеристических корней которой равен нулю



λ_1, λ_2 – действительны и разных знаков



Особая точка типа седло

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СТАЦИОНАРНЫХ СОСТОЯНИЙ

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

$$\begin{aligned} P(\bar{x}, \bar{y})=0, & \quad \frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}, & \quad x = \bar{x} + \xi, & \quad \frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta), \\ Q(\bar{x}, \bar{y})=0. & & \quad y = \bar{y} + \eta. & \quad \frac{d\bar{y}}{dt} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta). \end{aligned}$$

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

разложим правые части
уравнений в ряд Тейлора

- *Получим систему первого приближения*

$$\frac{d\xi}{dt} = a\xi + b\eta,$$

$$\frac{d\eta}{dt} = c\xi + d\eta.$$

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

- *если оба корня имеют отрицательную действительную часть, то состояние равновесия устойчиво;*
- *если хотя бы один корень имеет положительную действительную часть, то состояние равновесия неустойчиво.*
- *Если действительные части обоих корней характеристического уравнения равны нулю или если один корень равен нулю, а другой отрицателен, то необходимо рассматривать члены более высокого порядка малости в разложении в ряд Тейлора правых частей уравнений.*

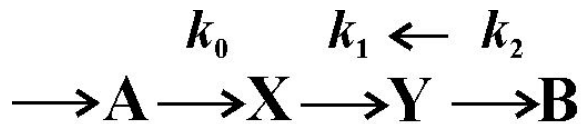
Грубые системы

- В случае, когда *оба корня* характеристического уравнения имеют *отличные от нуля действительные части*, уравнение первого приближения определяют не только устойчивость стационарного состояния, но и характер фазовых траекторий в достаточно малой его окрестности.
- здесь возможны пять типов грубых состояний равновесия: устойчивый узел, неустойчивый узел, устойчивый фокус, неустойчивый фокус и седло.

$$\sigma = [P'_x(\bar{x}, \bar{y}) + Q'_y(\bar{x}, \bar{y})] \quad \Delta = \begin{vmatrix} P'_x(\bar{x}, \bar{y}) & Q'_x(\bar{x}, \bar{y}) \\ P'_y(\bar{x}, \bar{y}) & Q'_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{vmatrix}$$

Кинетические уравнения

- гипотетическая химическая реакция



$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_1xy - k_2y,$$

$$\frac{dB}{dt} = k_2y.$$

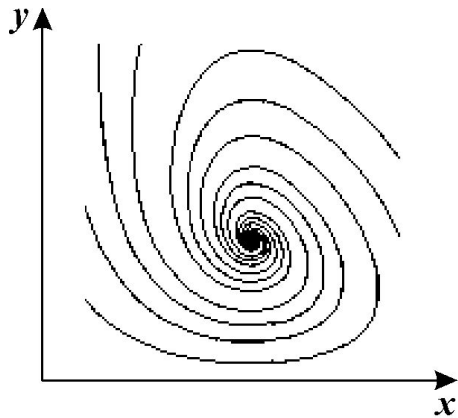
$$\frac{dx}{dt} = 0, \quad \frac{dy}{dt} = 0.$$

$$k_0 - k_1\bar{x}\bar{y} = 0,$$

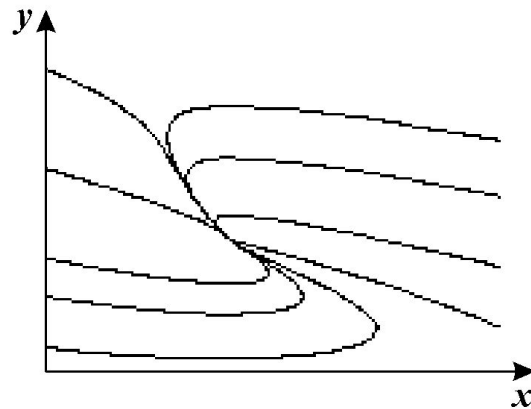
$$k_1\bar{x}\bar{y} - k_2\bar{y} = 0.$$

$$\bar{x} = \frac{k_2}{k_1}, \quad \bar{y} = \frac{k_0}{k_2} \quad \text{Координаты особой точки}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[\frac{k_1k_0}{k_2} \pm \sqrt{\left(\frac{k_1k_0}{k_2} \right)^2 - 4k_0k_1} \right]$$



a



б

Модель «хищник-жертва»

$$\frac{dx}{dt} = x(\varepsilon_x - \gamma_{xy}y),$$

$$\frac{dy}{dt} = -y(\varepsilon_y - \gamma_{yx}x).$$

$$\varepsilon_x = 4,$$

$$\gamma_{xy} = 0,3,$$

$$\varepsilon_y = \gamma_{yx} = 0,4$$

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

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

$$\frac{d\xi}{dt} = -\frac{\varepsilon_y \gamma_y}{\gamma_x} \xi$$

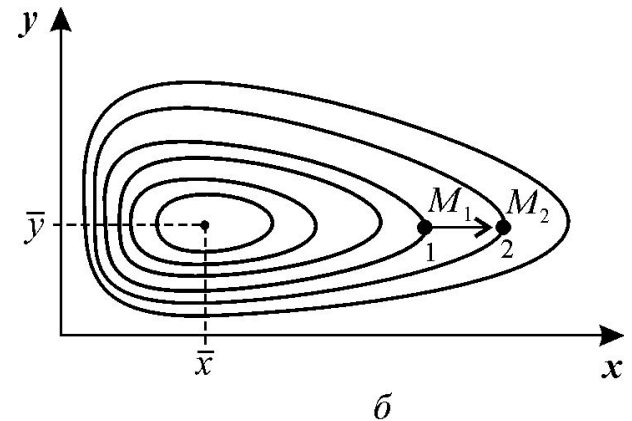
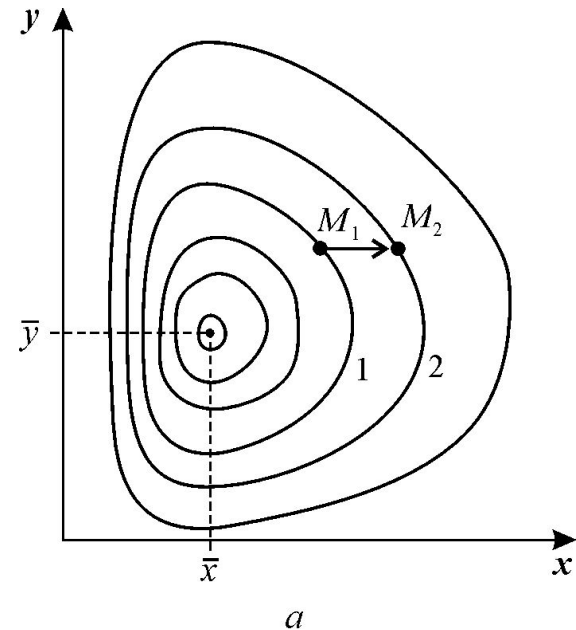
$$\frac{d\eta}{dt} = \frac{\varepsilon_y \gamma_x}{\gamma_y} \eta$$

$$x = 2,$$

$$\gamma_{xy} = 0,3,$$

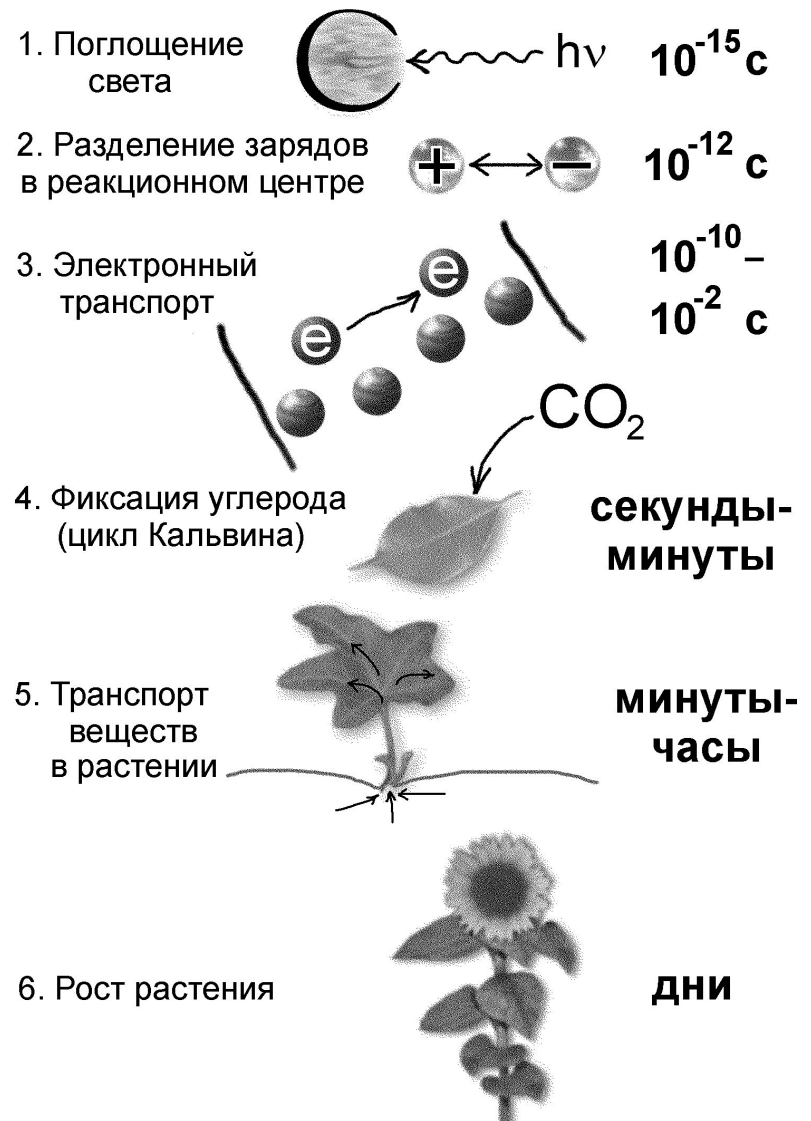
$$\varepsilon_y = \gamma_{yx} = 0,4$$

x - жертва и y - хищников



ПРОБЛЕМА БЫСТРЫХ И МЕДЛЕННЫХ ПЕРЕМЕННЫХ

- 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.



Средние, быстрые и медленные времена

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y, z),$$

$$\frac{dy}{dt} = Q(x, y, z),$$

$$\frac{dz}{dt} = F(x, y, z).$$

$$T_x \ll T_y \ll T_z$$

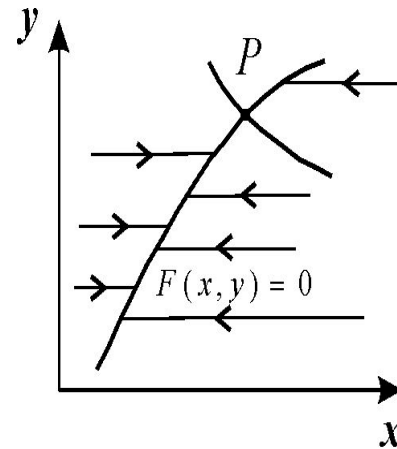
$$\frac{dx}{dt} = P(x, y, z^*),$$

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

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

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

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



Процесс квазистационарный

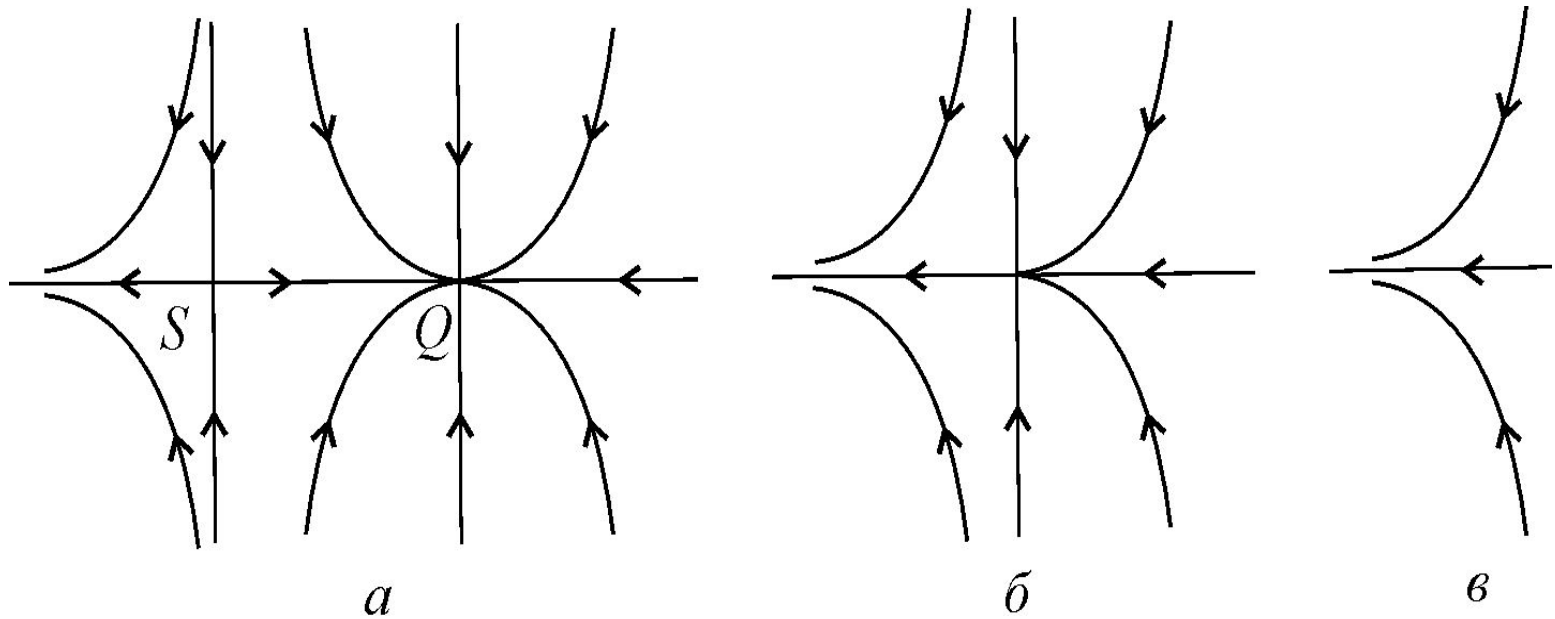
Бифуркации динамических систем

- Здесь x – вектор переменных, α - вектор параметров

$$\frac{dx}{dt} = F(x, \alpha). \quad F(x, \alpha) = 0$$

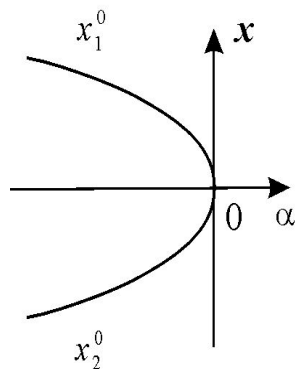
- Зафиксируем некоторое $\alpha = \alpha^*$, и рассмотрим фазовые портреты системы при данном значении параметра, а также при $\alpha > \alpha^*$ и $\alpha < \alpha^*$.
- *Фазовые портреты топологически эквивалентны, если существует невырожденное непрерывное преобразование координат, которое переводит все элементы одного фазового портрета в элементы другого.*

Бифуркация седло-узел

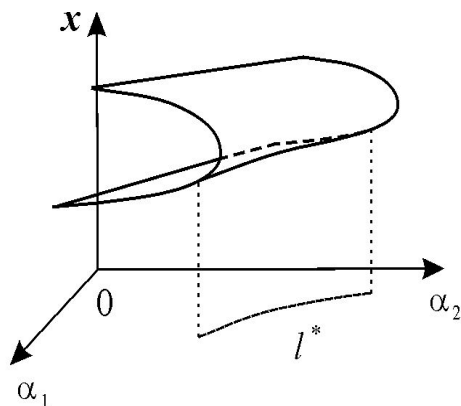


(a) - $\alpha < \alpha^*$ - устойчивый узел седло или узел, (б) - $\alpha = \alpha^*$ - происходит слияние с образованием седло-узла,
(в) $\alpha > \alpha^*$ положение равновесия исчезает.

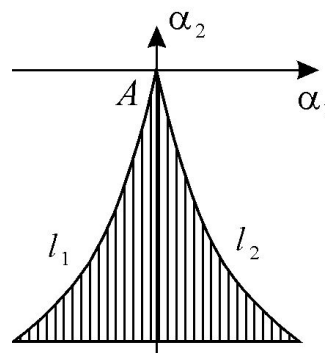
Основные бифуркации



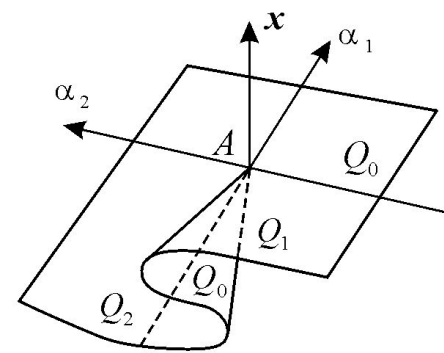
a



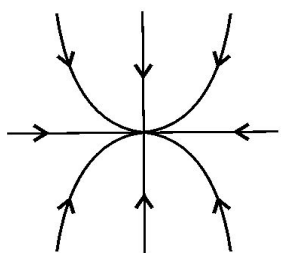
б



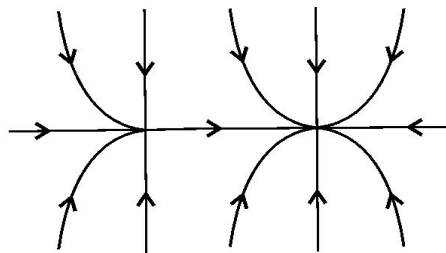
a



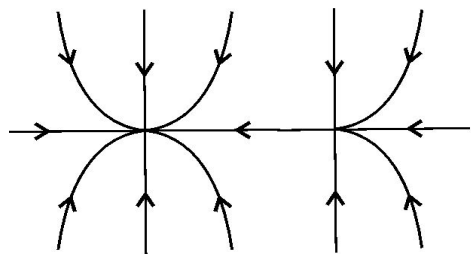
б



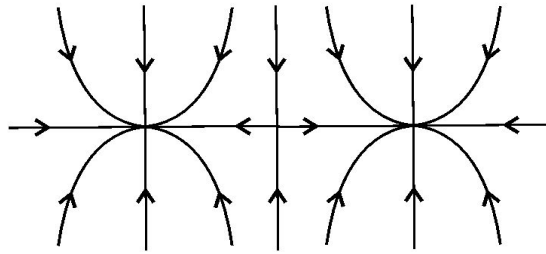
a



б



в

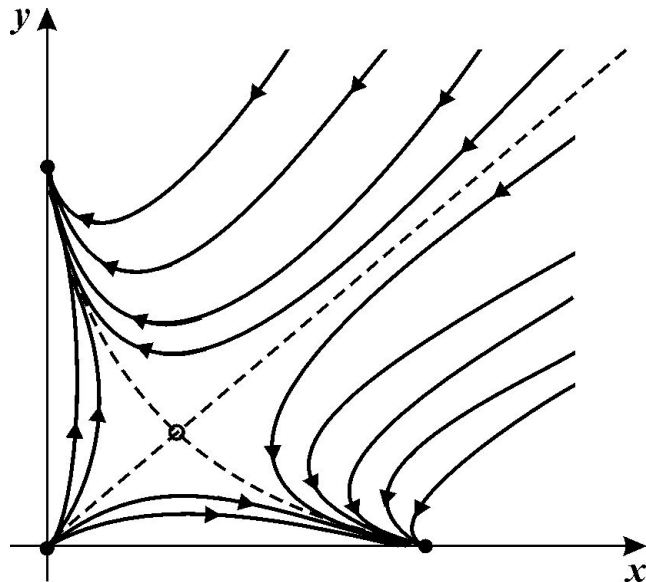


г

a – фазовый портрет в незаштрихованной области;
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.

МУЛЬТИСТАЦИОНАРНЫЕ СИСТЕМЫ

- Важная особенность биологических систем – переключение из одного режима функционирования в другой.
- Сон и бодрствование – это разные типы метаболизма. Переключение происходит периодически и синхронизируется геофизическим ритмом.
- Дифференцировка тканей – клетки получают путем деления из одного типа клеток, но впоследствии каждая выполняет свои функции.



Фазовый портрет триггерной системы

Уравнения триггерных систем

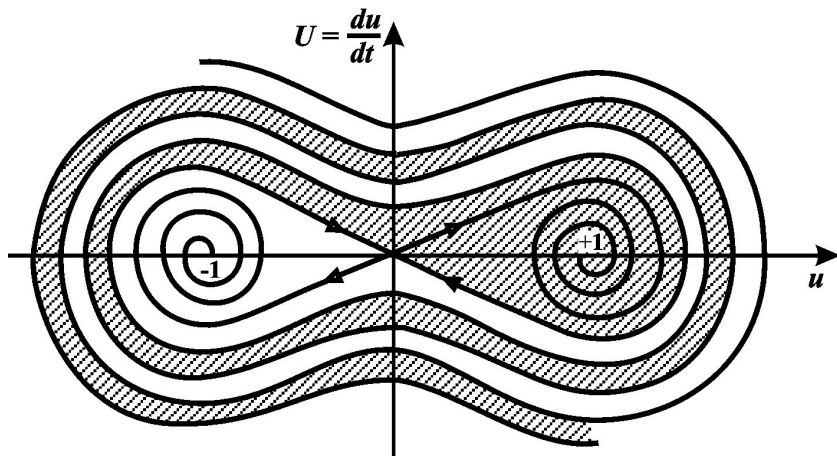
$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 - x_1 x_2 - a x_1^2,$$
$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 - x_1 x_2 - a x_2^2.$$

$x_1 = x_2 = 0$ – неустойчивый узел;

$x_1 = x_2 = \frac{1}{1+a}$ – седло

$x_1 = \frac{1}{a}, x_2 = 0$ – устойчивый узел;

$x_1 = 0, x_2 = \frac{1}{a}$ – устойчивый узел

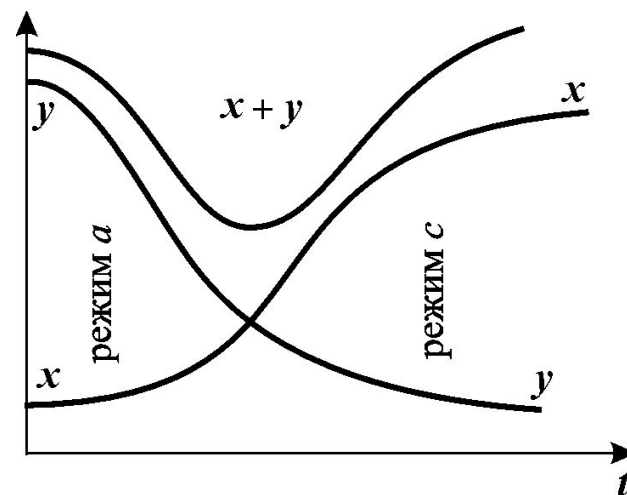
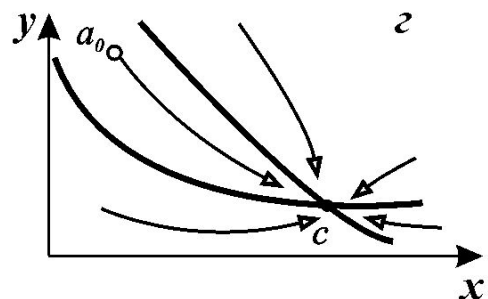
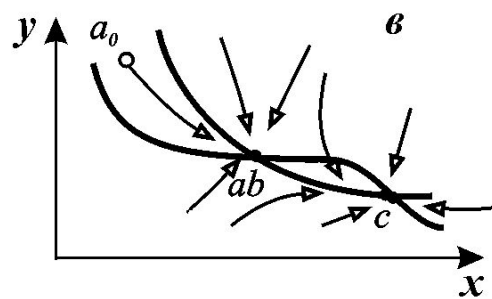
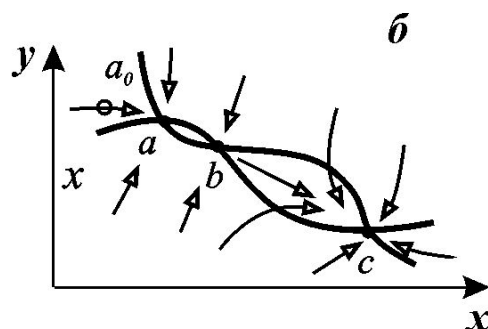
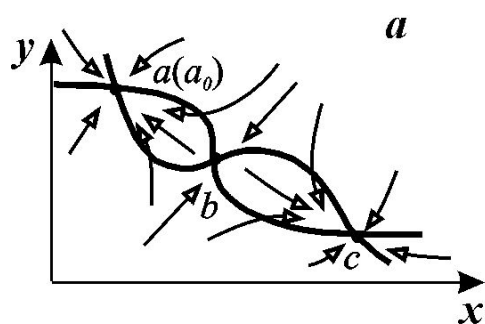


$$\frac{dx}{dt} = y,$$

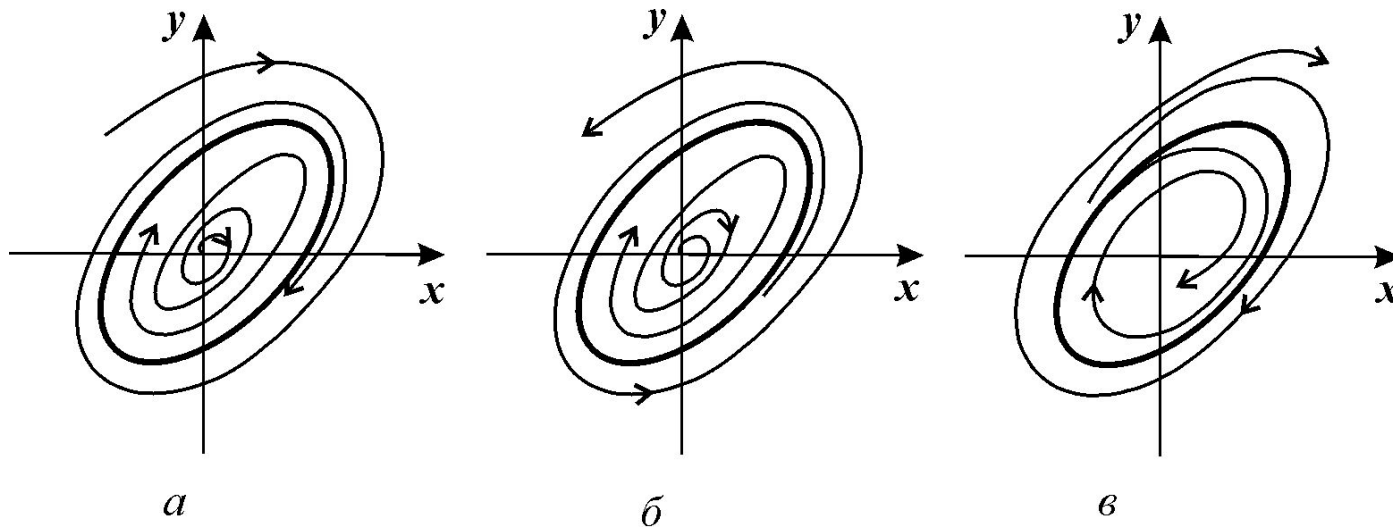
$$\frac{dy}{dt} = -ay + b(x - x^3)$$

Параметрическое переключение триггеров

- 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 .



КОЛЕБАНИЯ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

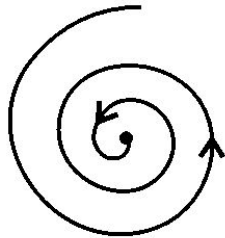


Устойчивый (*a*) и неустойчивые (*б* и *в*) предельные циклы на фазовой плоскости

$$\frac{dx}{dt} = y + x[1 - (x^2 + y^2)],$$

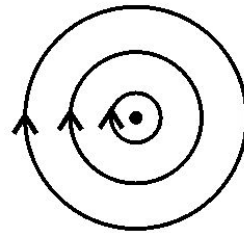
Закритическая бифуркация

Устойчивый фокус



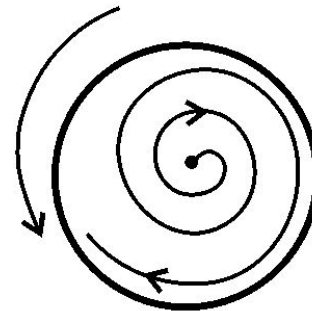
$c < 0$

Центр



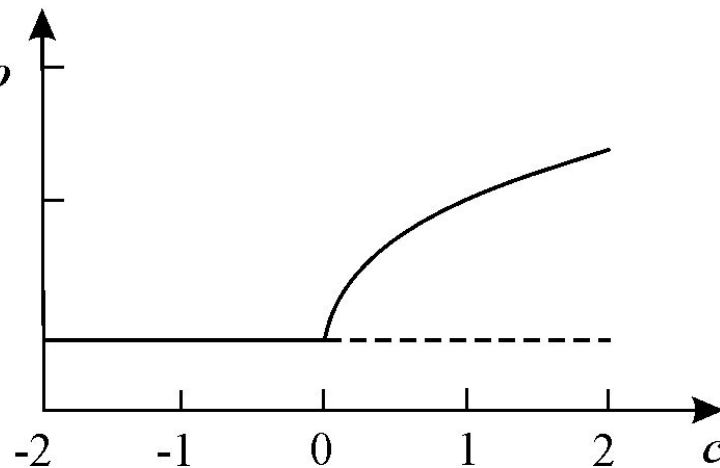
$c = 0$

Неустойчивый фокус +
устойчивый предельный цикл



$c > 0$

радиус
предельного
цикла

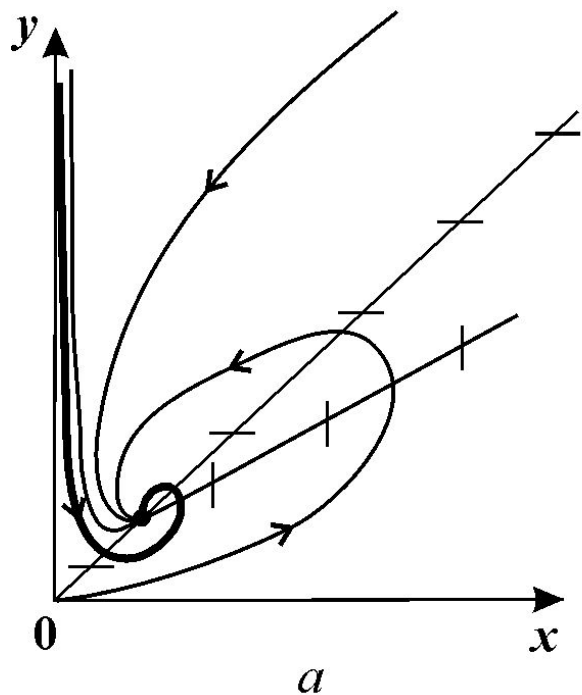


$$\frac{dr}{dt} = r(c - r^2),$$

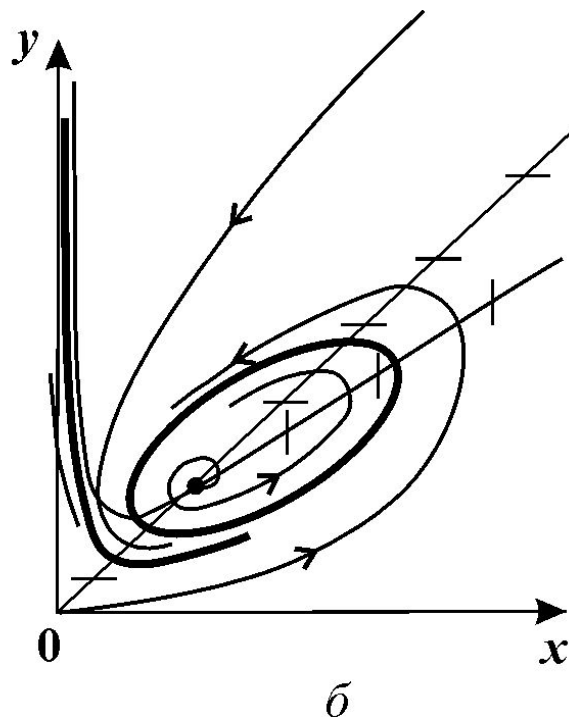
$$\frac{d\varphi}{dt} = 2\pi.$$

Фазовый портрет системы

$$\varepsilon < \frac{7}{8}(1-\gamma)$$



$$\varepsilon > \frac{7}{8}(1-\gamma)$$



$$\frac{dx}{dt} = x^2 - (1-\gamma)xy + \gamma,$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{1}{7}\varepsilon(7x^2 - y^2 - 6xy).$$

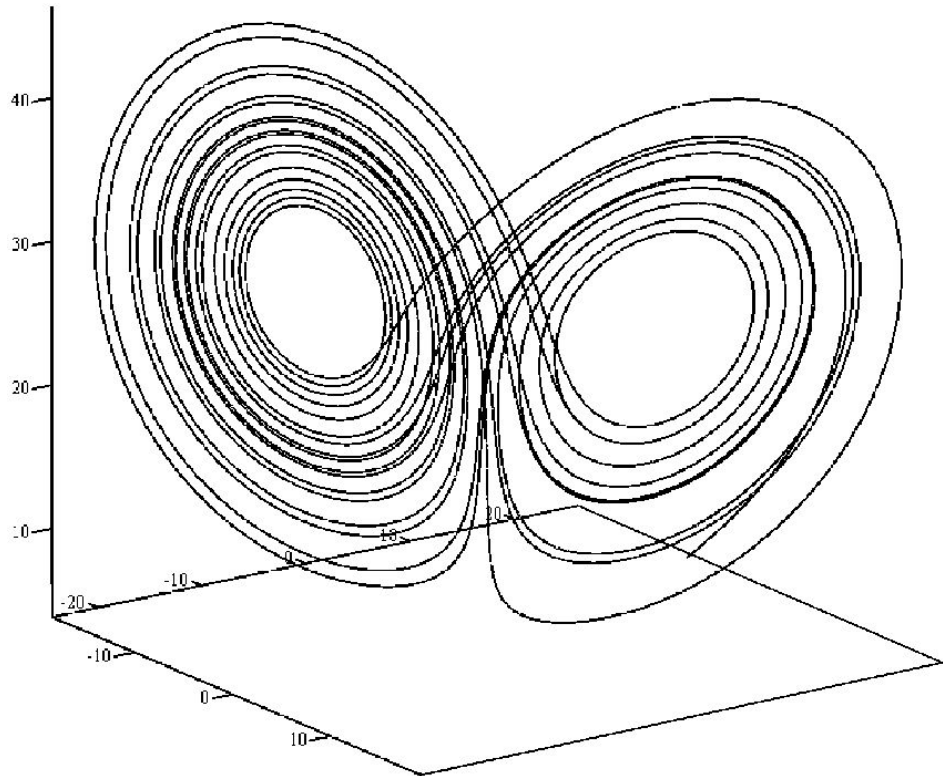
a – стационарное состояние $(1,1)$ – устойчивый фокус. \bar{b} – $(1,1)$ – неустойчивый фокус, жирная кривая – предельный цикл

ДИНАМИЧЕСКИЙ ХАОС Лоренца

$$\dot{x} = \sigma y - \sigma x,$$

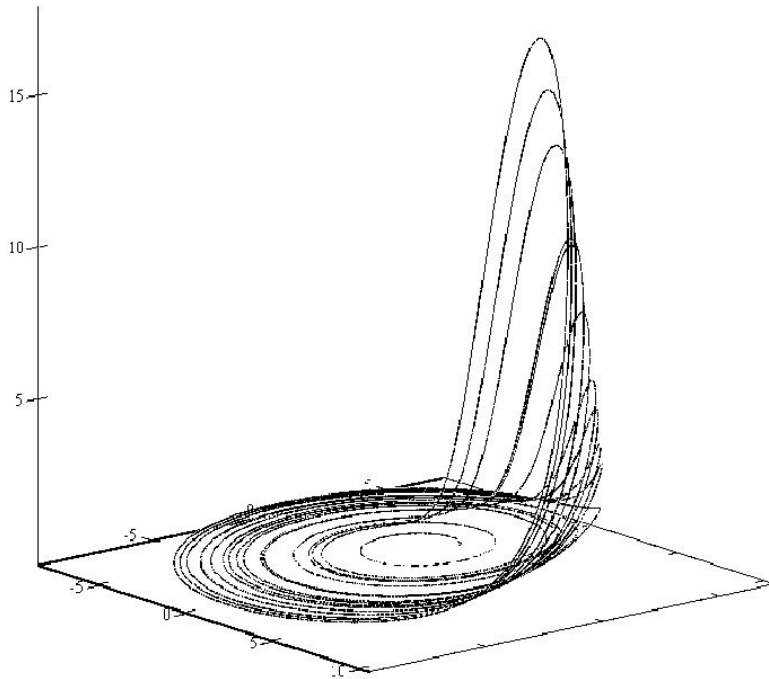
$$\dot{y} = rx - y - xz,$$

$$\dot{z} = xy - bz.$$



Анализ устойчивости траекторий

- *Поиск «хаотического аттрактора».*



Вид проекций фазовой траектории на странном аттракторе в системе Ресслера.

$$\dot{x} = -(x + y),$$

$$\dot{y} = x + \alpha y,$$

$$\dot{z} = \alpha + z(x - \mu).$$

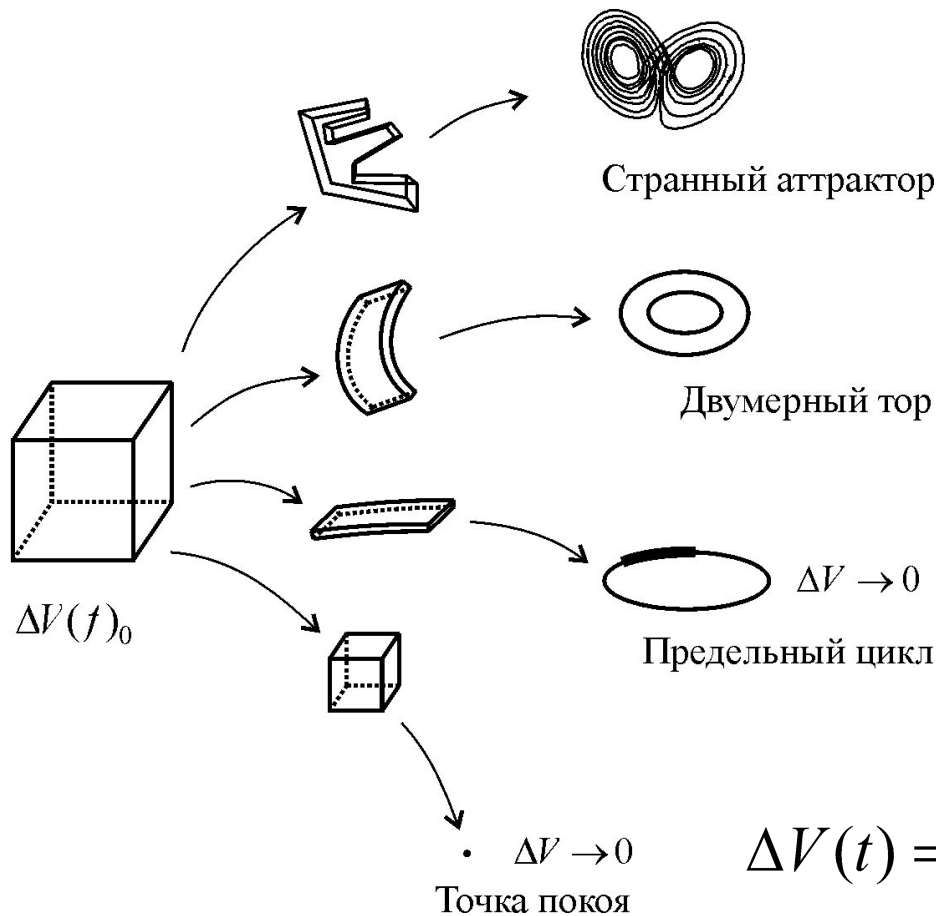
Линейный анализ устойчивости траекторий

- Для общей характеристики устойчивости траектории по отношению к возмущению вдоль i -го собственного вектора используют величину, называемую *характеристическим показателем Ляпунова*:

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_0} \ln \|y^i(t)\|.$$

- Таким образом – это усредненное вдоль исследуемой траектории значение действительной части собственного значения ρ_i матрицы линеаризации.

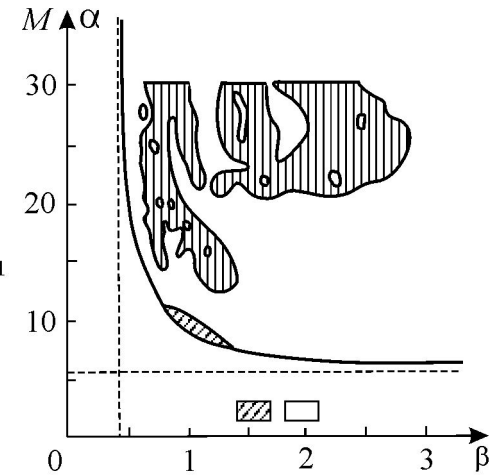
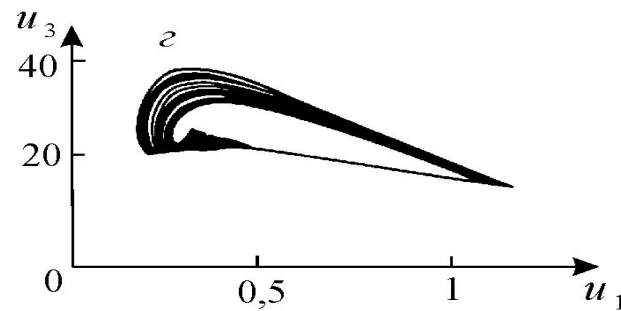
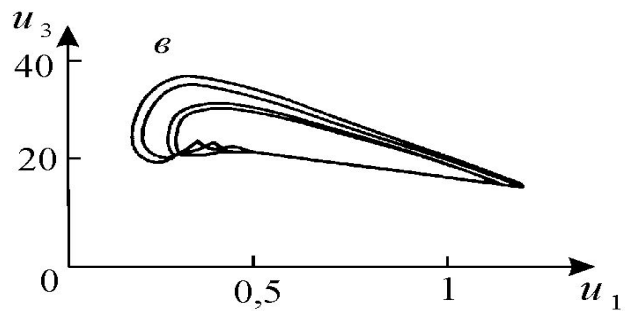
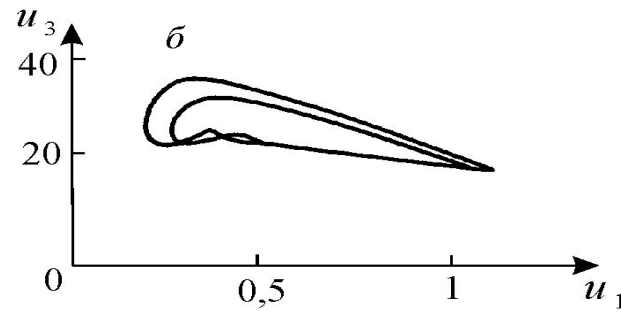
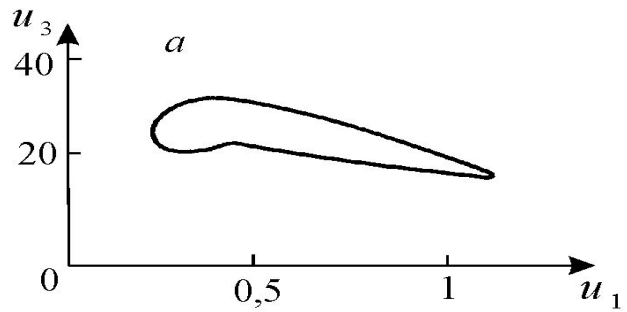
Разные типы аттракторов



Биологические системы по своей природе являются *диссипативными*. Поэтому их модели принципиально *нелинейны*.

$$\Delta V(t) = \Delta V(t_0) \exp[(t - t_0) \overline{\text{div} \mathbf{F}(x(t))}]$$

Квазистохастические изменения численностей



Система, описывающая взаимодействие трех видов: хищник - две жертвы. При уменьшении параметра скорости роста первой жертвы происходит усложнение траектории (последовательное удвоение предельного цикла) a – $г$. Колебательная динамика переходит в квазистохастическую