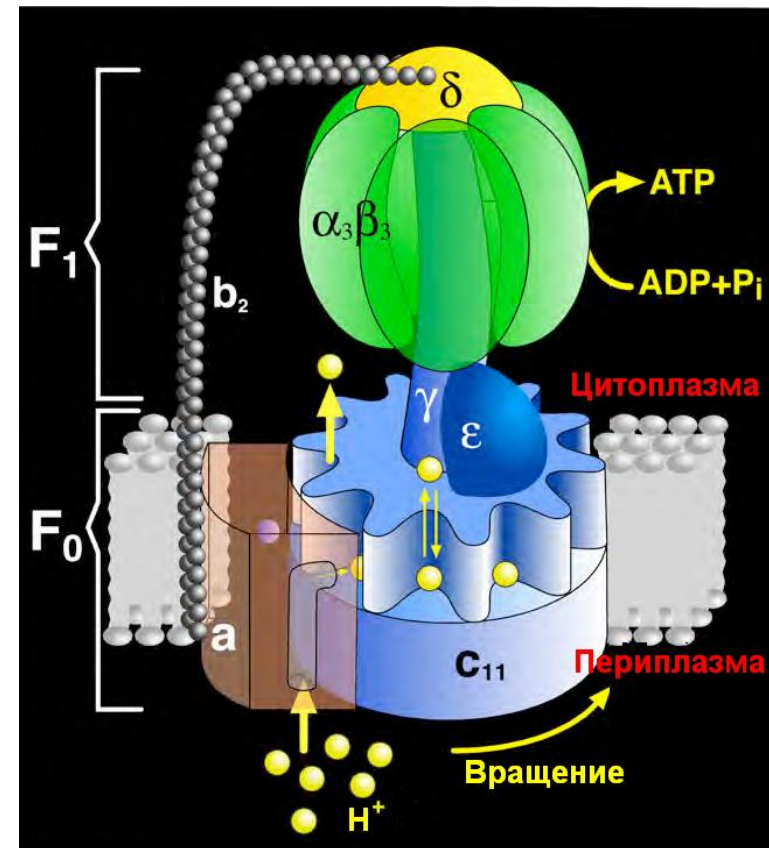
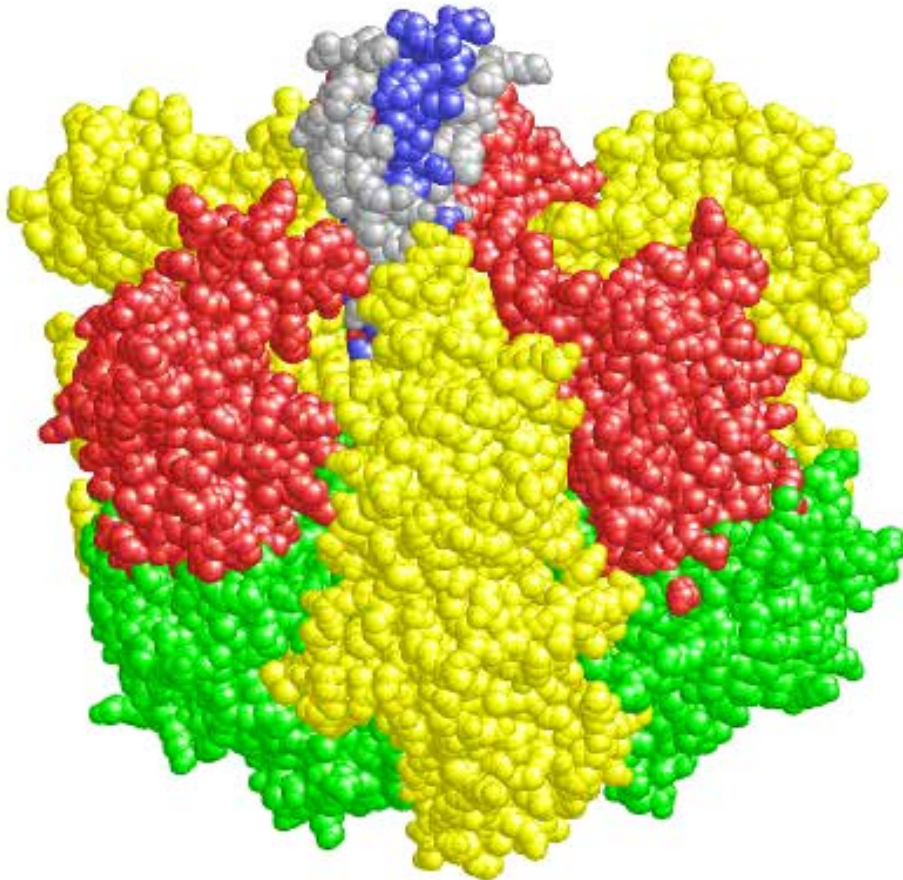


Колебательные процессы в биологии

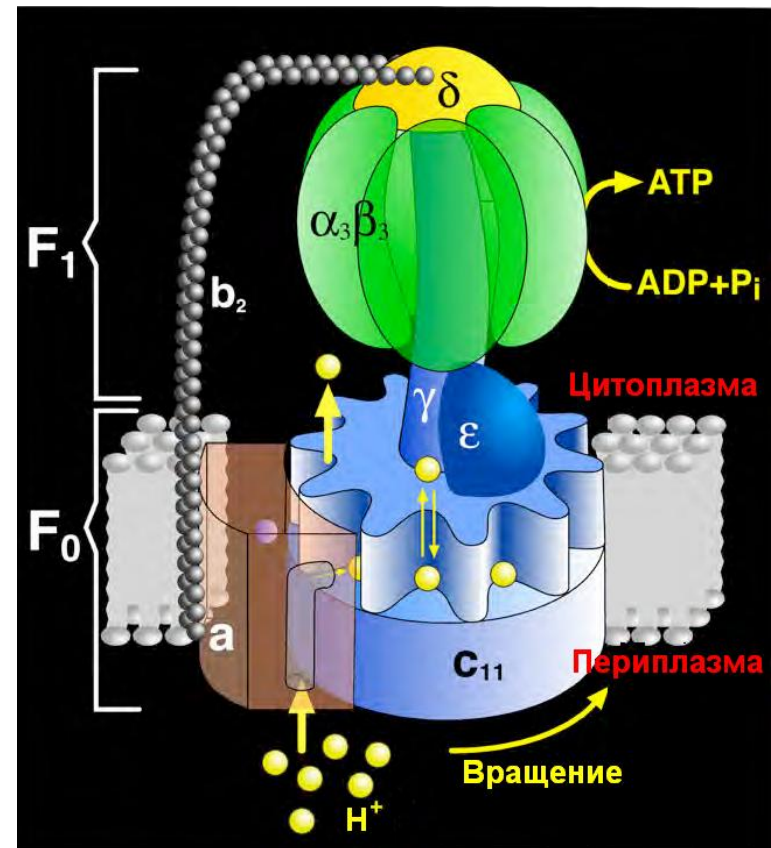
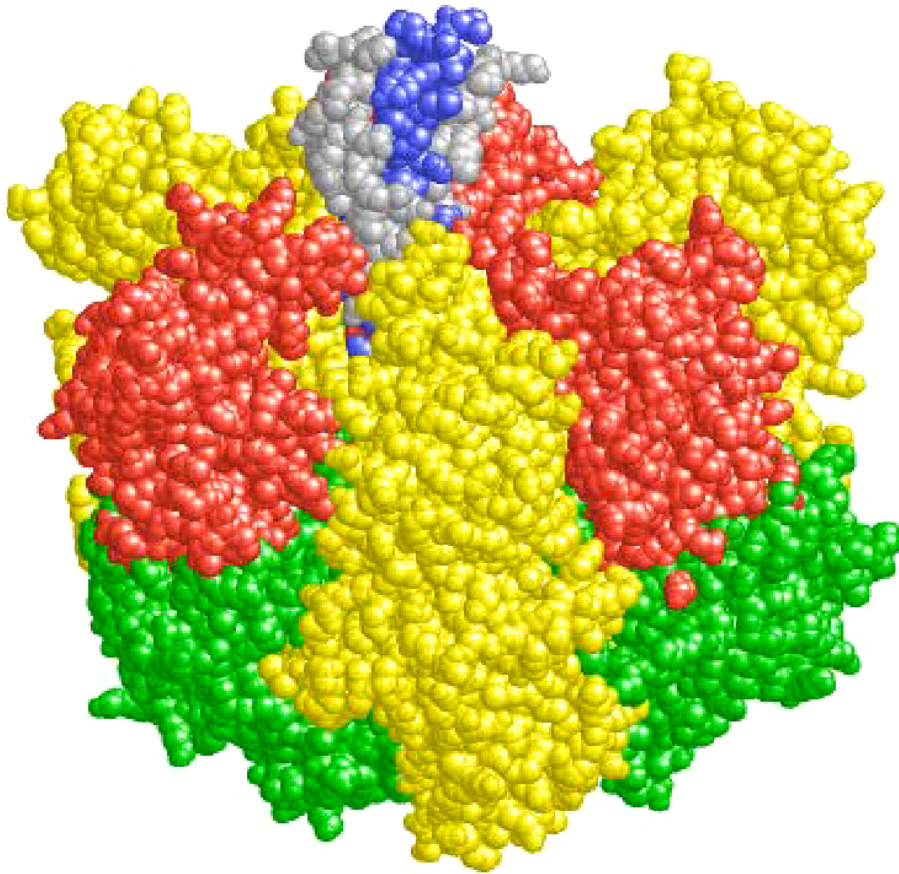
Колебательные процессы
присутствуют на всех
уровнях организации живой
материи

от макромолекул

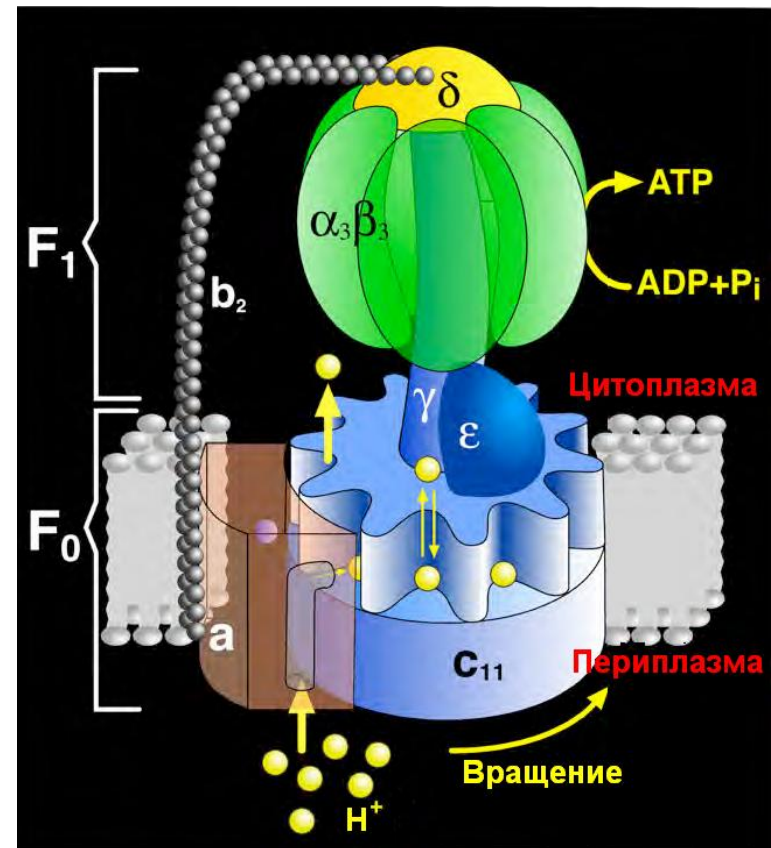
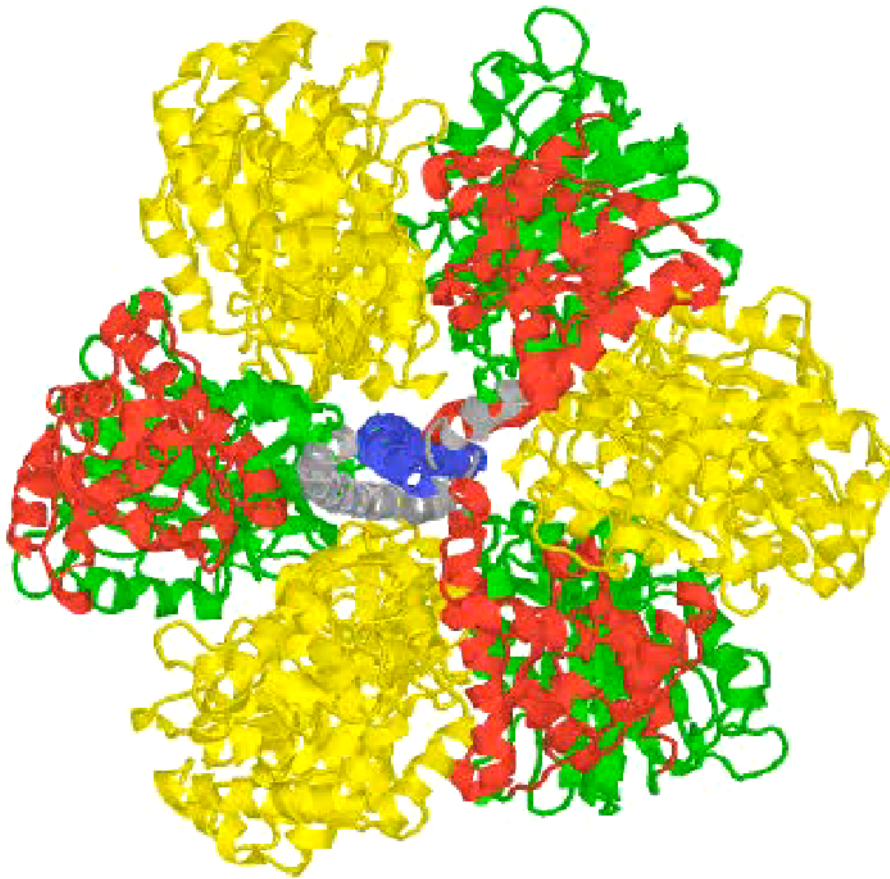
Работа АТФ-азы



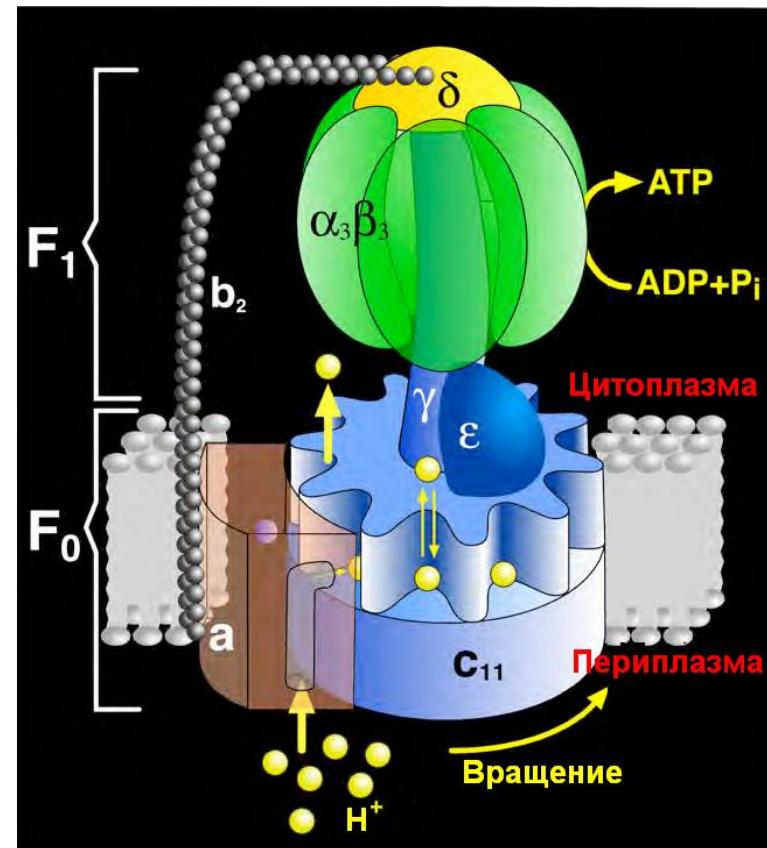
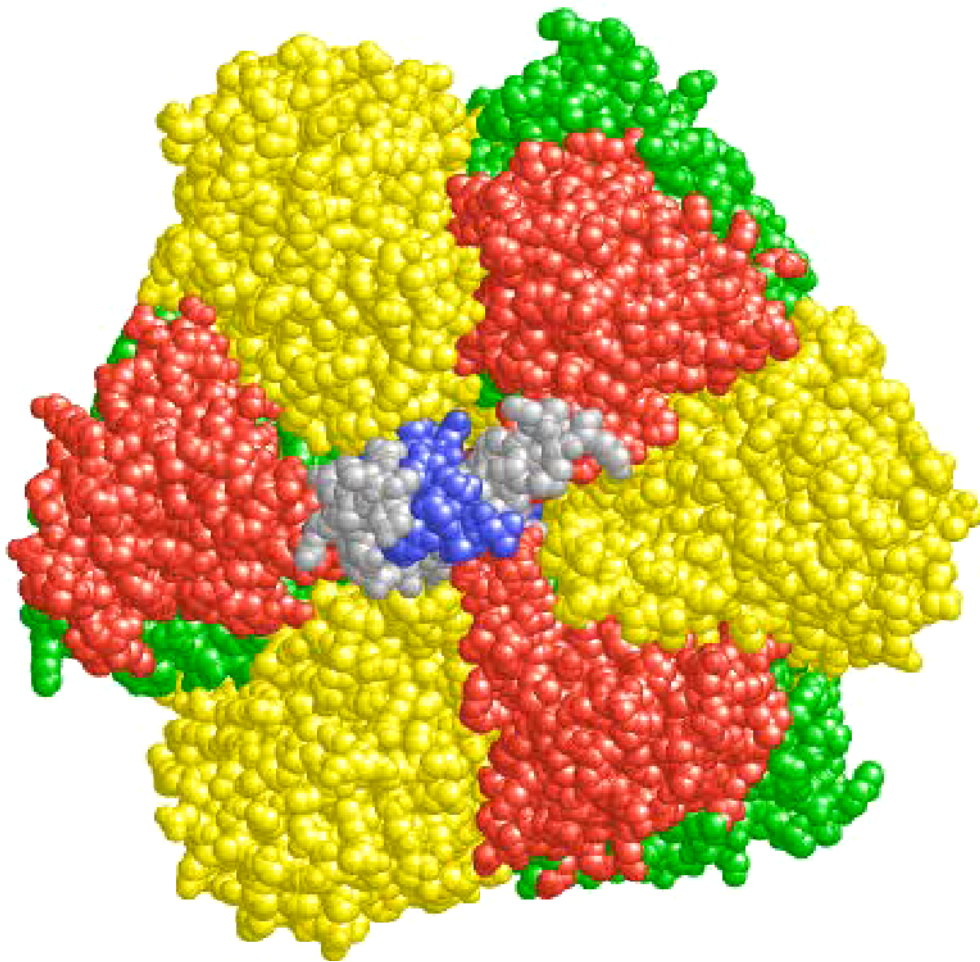
Работа АТФ-азы



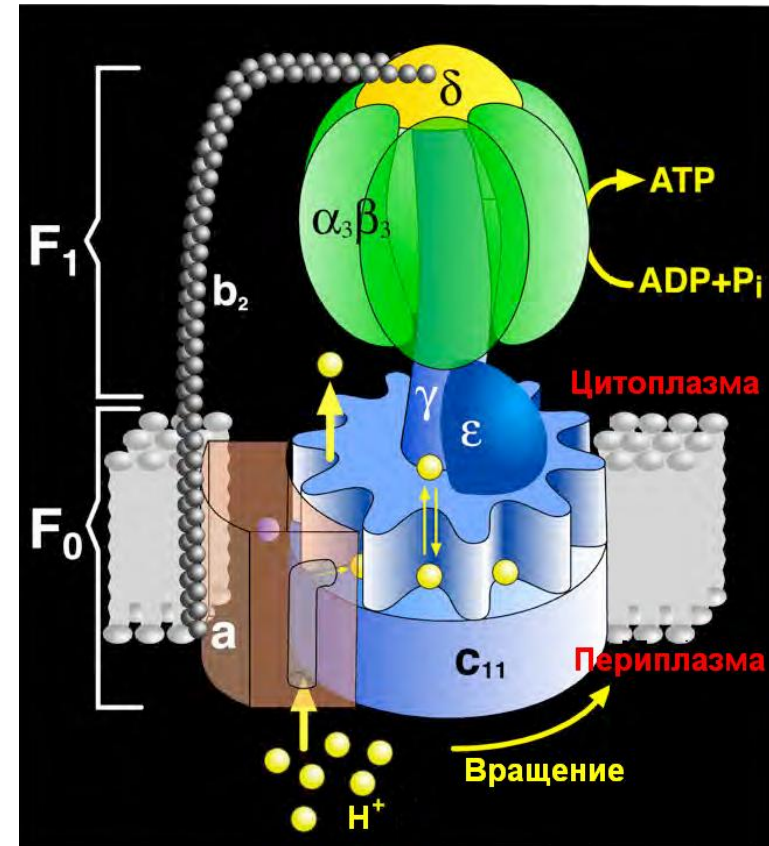
Работа АТФ-азы



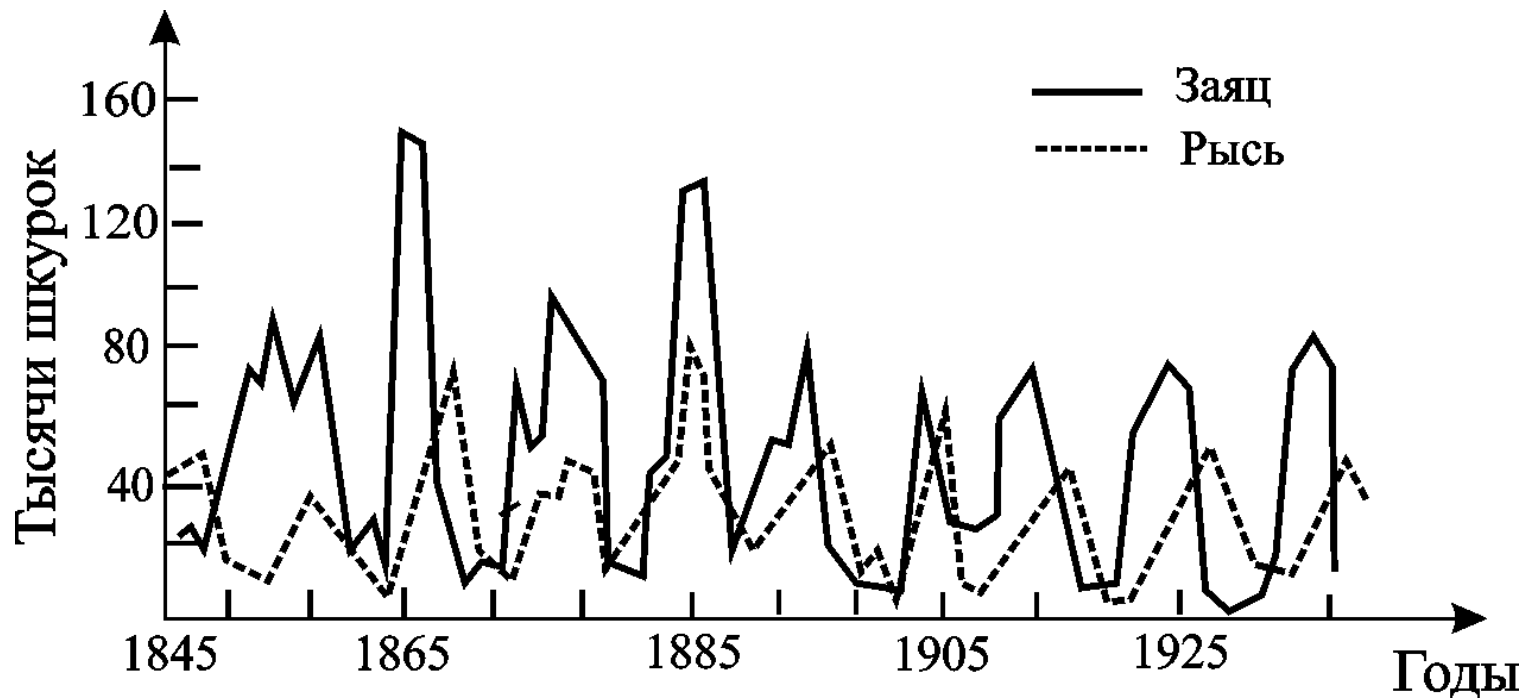
Работа АТФ-азы



Работа АТФ-азы



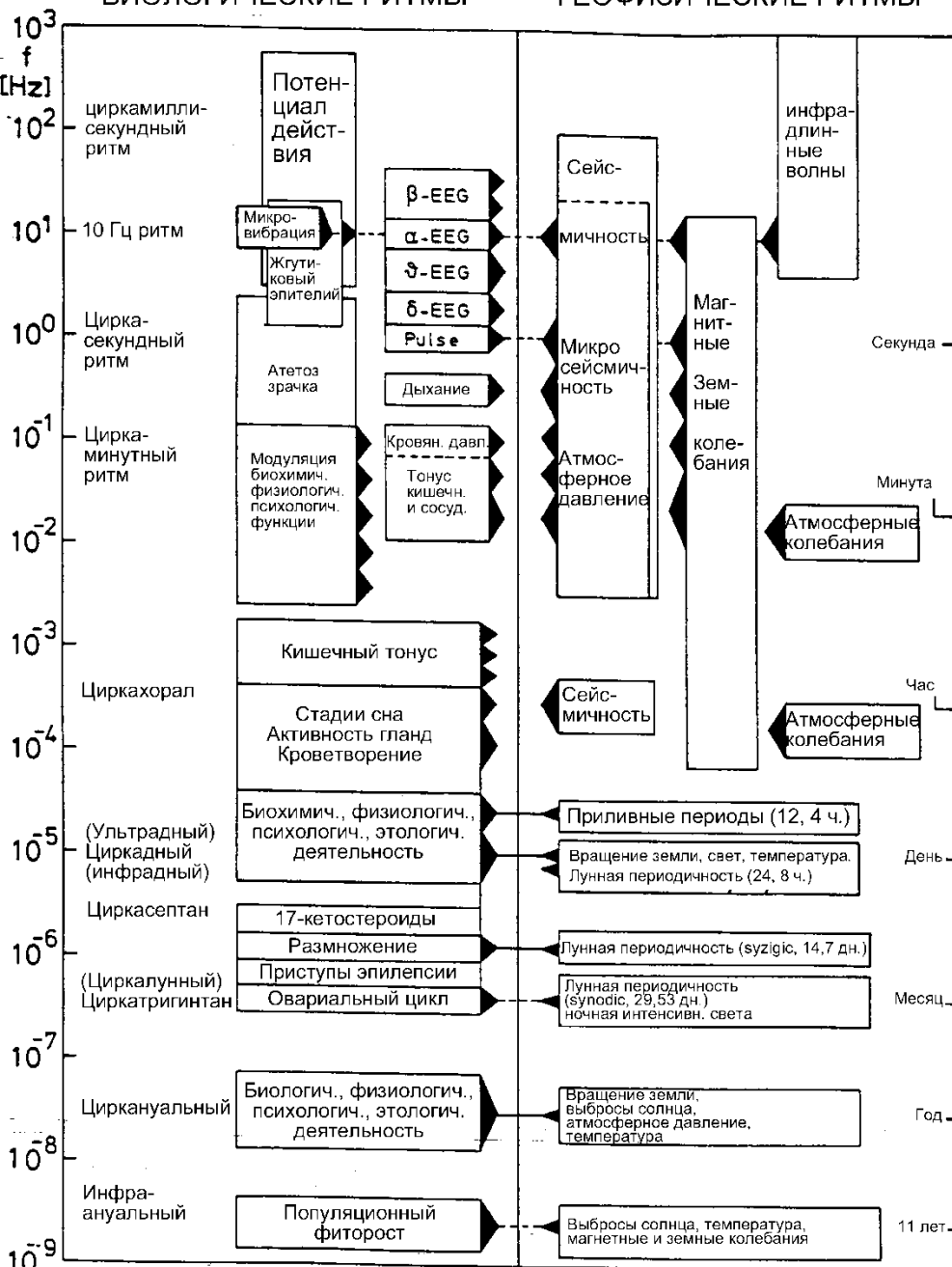
До популяций и сообществ



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

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

ГЕОФИЗИЧЕСКИЕ РИТМЫ



Биологические и геофизические ритмы

В организме
человека
более 300
суточных
ритмов

Обратная связь

- **Обратная связь** — это процесс, приводящий к тому, что результат функционирования какой-либо системы влияет на параметры, от которых зависит функционирование этой системы.
- Другими словами, на вход системы подаётся сигнал, пропорциональный её выходному сигналу (или, в общем случае, являющийся функцией этого сигнала)
- Различают положительную и отрицательную обратную связь. Отрицательная обратная связь изменяет входной сигнал таким образом, чтобы противодействовать изменению выходного сигнала. Это делает систему более устойчивой к случайному изменению параметров.
- Положительная обратная связь, наоборот, усиливает изменение выходного сигнала. Системы с сильной положительной обратной связью проявляют тенденцию к неустойчивости, в них могут возникать незатухающие колебания,

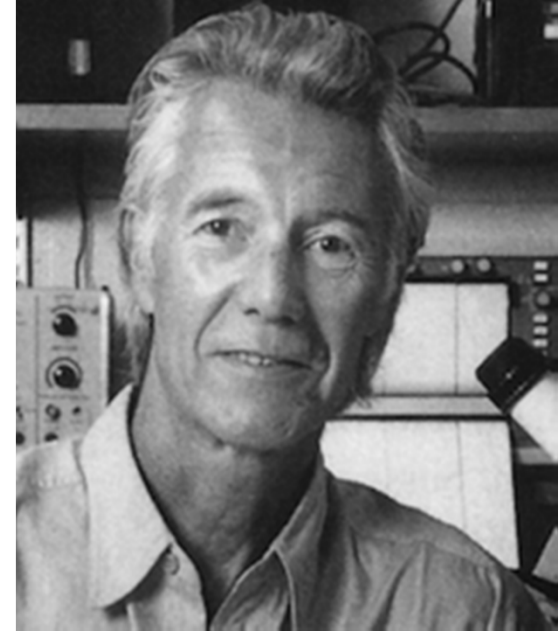
Схема Гудвина

$$\frac{dy}{dt} = \frac{k_1}{k_1 + z^n} - k_2 x$$

$$\frac{dy}{dt} = k_3 x - k_4 y$$

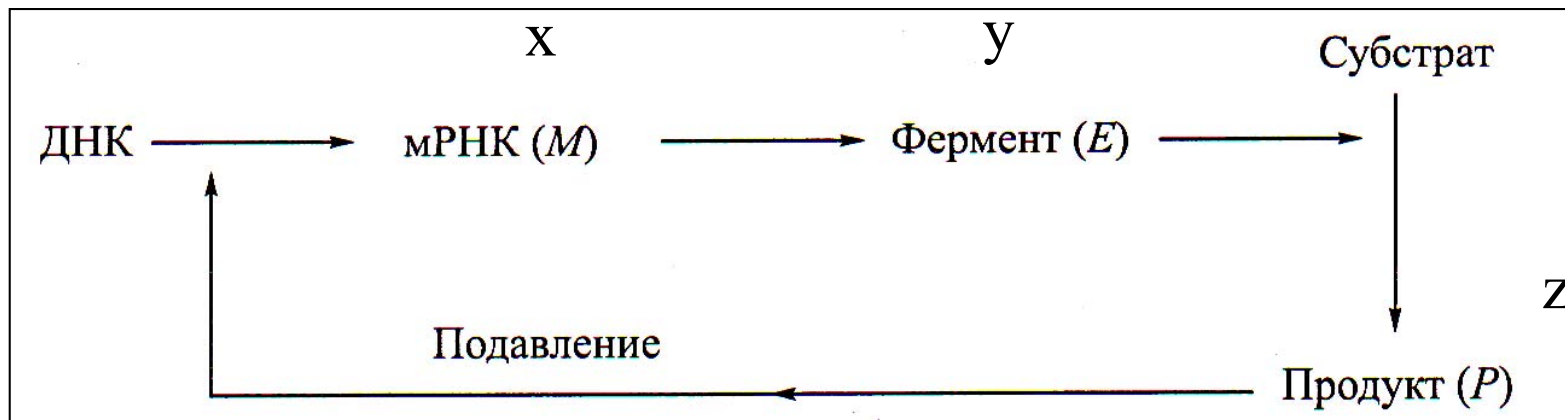
$$\frac{dz}{dt} = k_5 y - k_6 z$$

При $n > 8$ – колебания



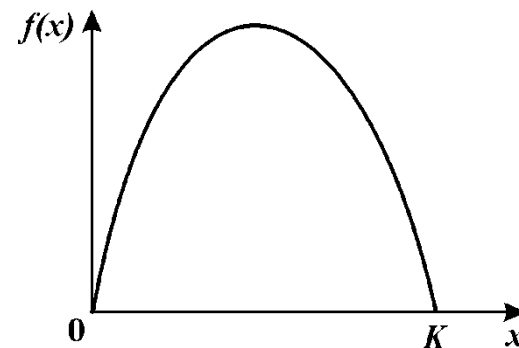
Brian Carey Goodwin
(1931 – 2009)

Канадский биолог и
биоматематик

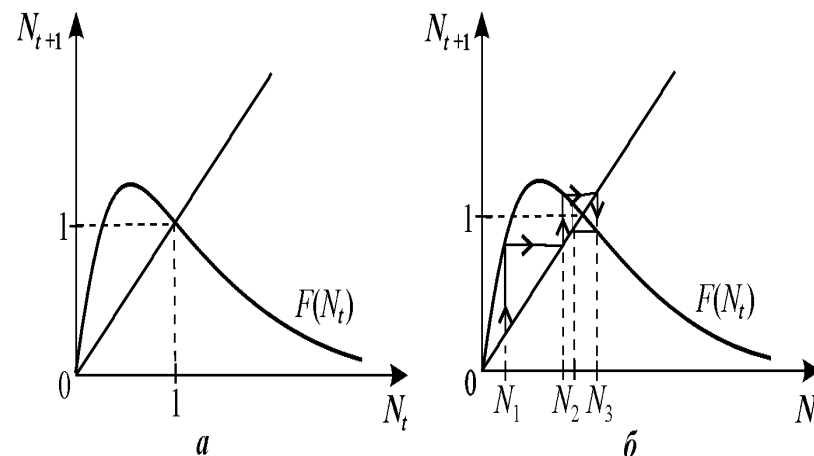


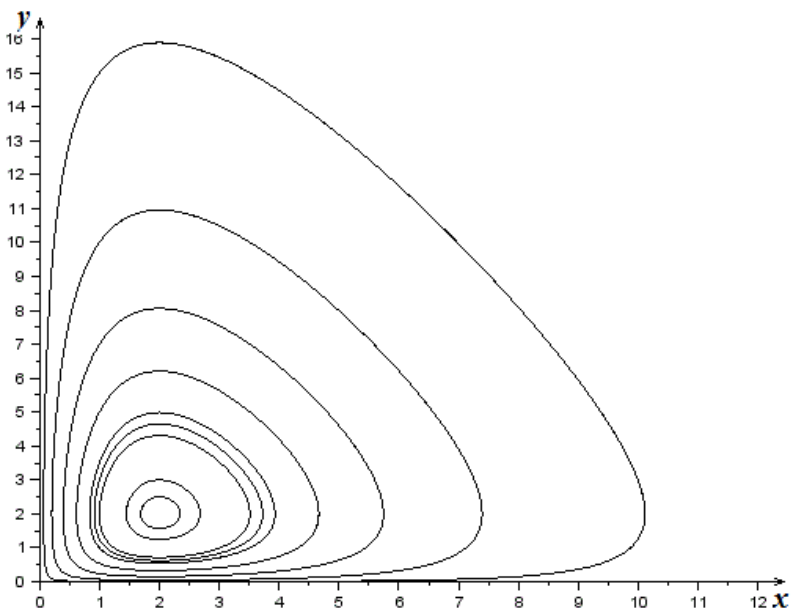
Биологические системы — сочетание положительных и отрицательных обратных связей

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



Автокаталитический член —
положительная обратная связь
Ферхюльстовский член —
отрицательная обратная связь

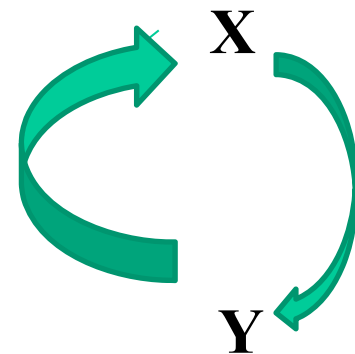




Модель Вольтерра

При $x - \max$, скорость
роста y $dy/dt - \max$ –

При $y - \max$ – скорость
убыли x $dx/dy - \max$

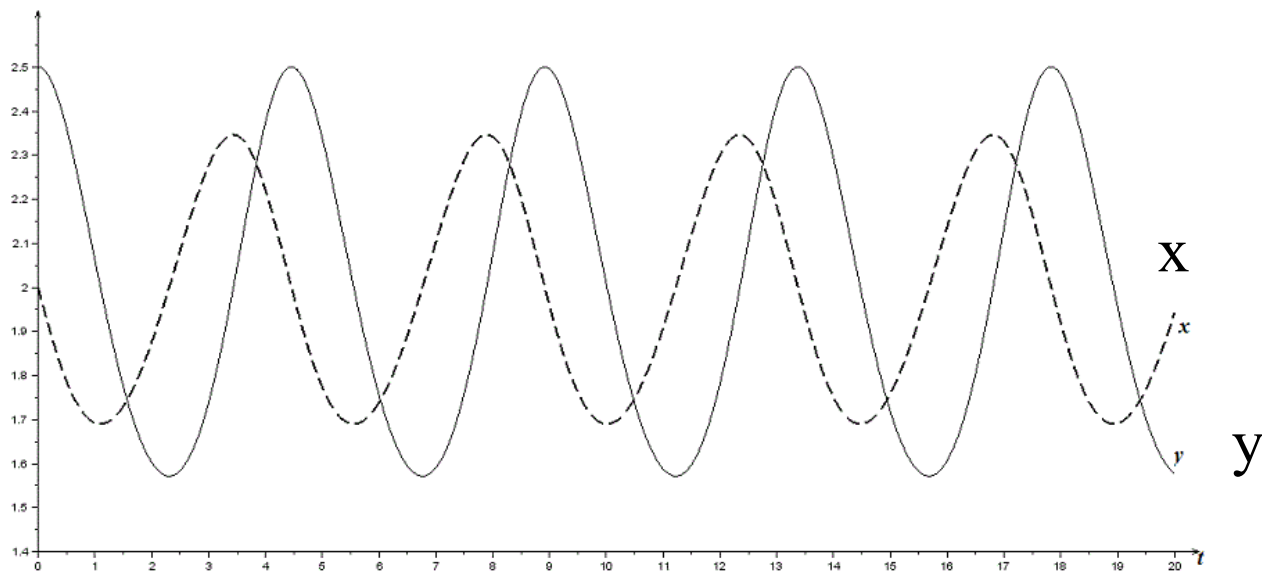


$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy$$

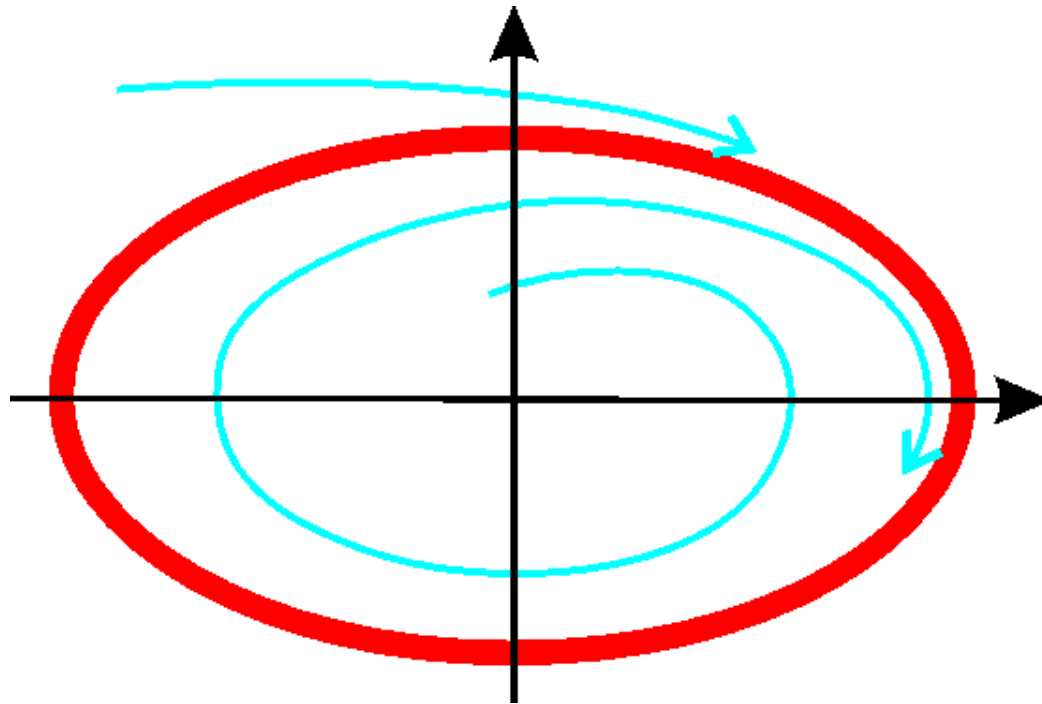
$$\frac{dy}{dt} = cxy - dy$$

$$a = 1; b = 0.5;$$

$$c = 1; d = 2$$



Предельный цикл



На фазовой плоскости автоколебания изображаются в виде замкнутой изолированной траектории – ПРЕДЕЛЬНОГО ЦИКЛА

Пример 1

Для системы уравнений

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

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

Окружность

$$x^2 + y^2 = 1$$

является предельным циклом

Пример 1

Параметрические уравнения предельного цикла

$$x = \cos(t - t_1), \quad y = \sin(t - t_1),$$

Уравнения всех других фазовых траекторий

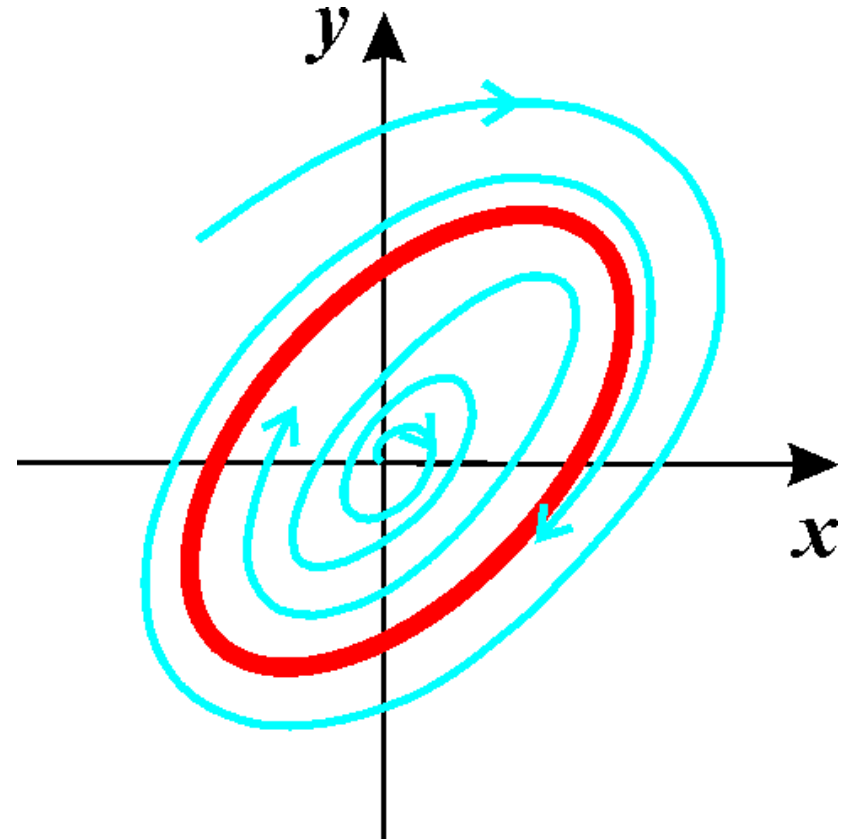
$$x = \frac{\cos(t - t_0)}{\sqrt{1 + C e^{-2(t-t_0)}}}, \quad y = \frac{\sin(t - t_0)}{\sqrt{1 + C e^{-2(t-t_0)}}}$$

При $C > 0$ фазовые траектории накручиваются на предельный цикл изнутри

При $-1 < C < 0$ фазовые траектории накручиваются на предельный цикл снаружи

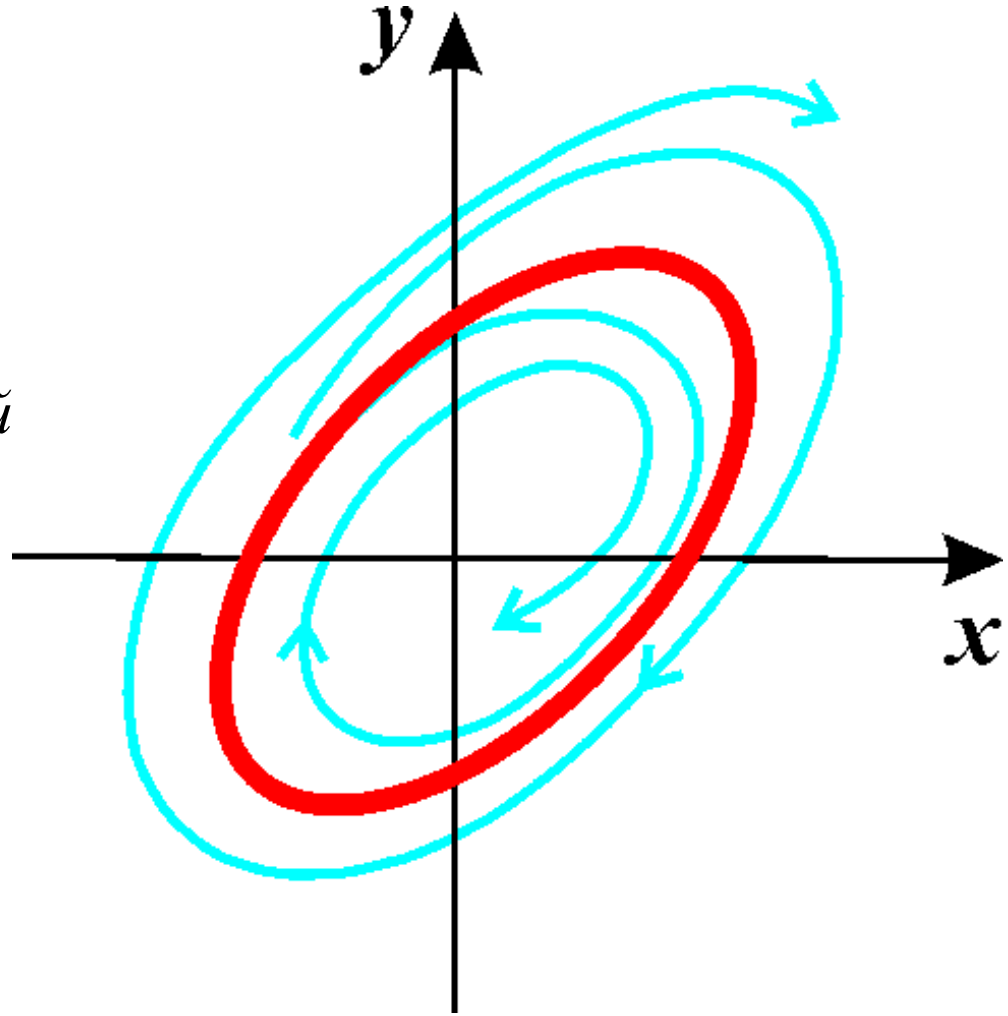
Устойчивый предельный цикл

Предельный цикл называется устойчивым, если существует такая область на фазовой плоскости, содержащая этот предельный цикл, — окрестность ε , что все фазовые траектории, начинающиеся в окрестности ε , асимптотически при $t \rightarrow \infty$ приближаются к предельному циклу.



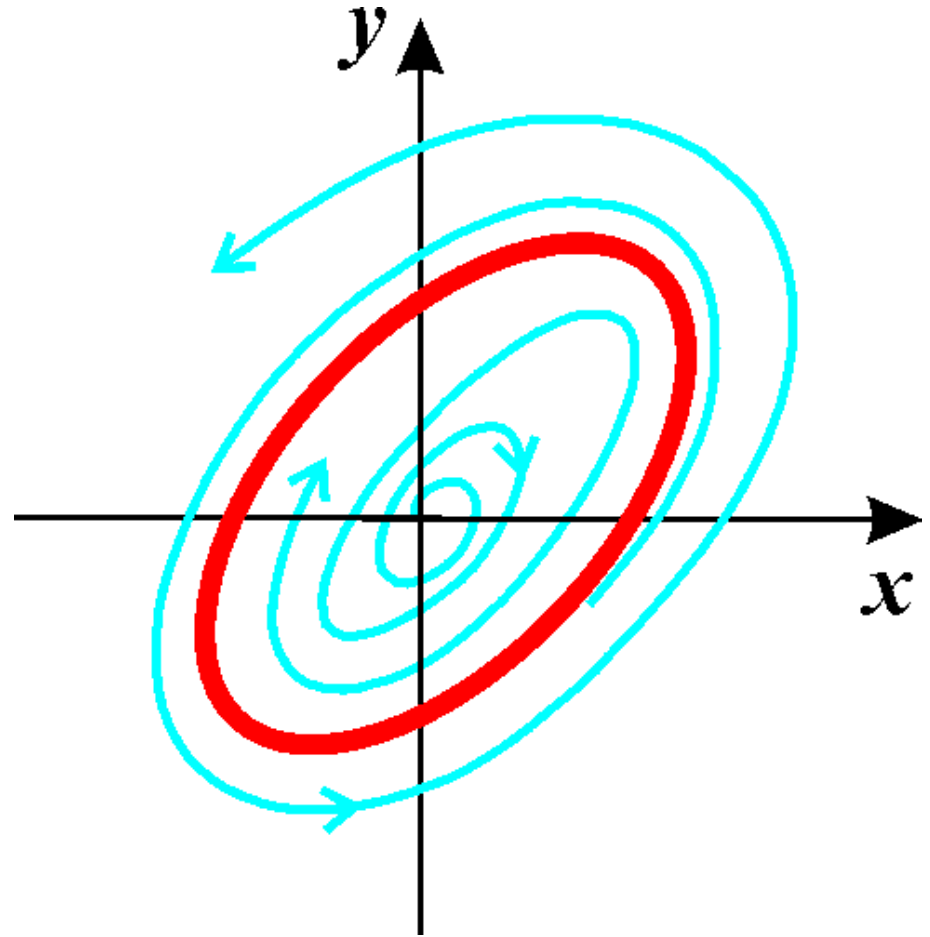
Неустойчивый предельный цикл

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.



Полуустойчивый предельный цикл

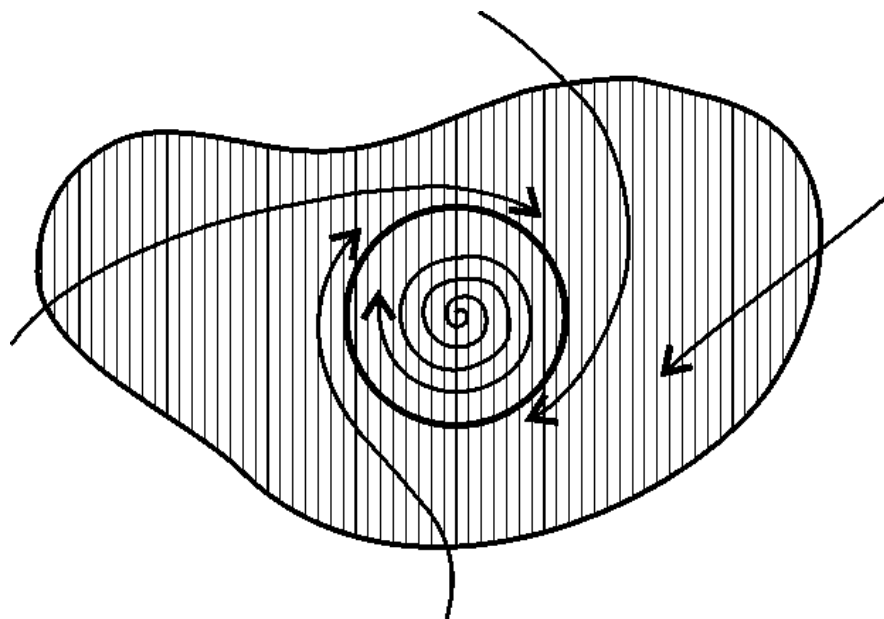
Такие циклы также называют двойными. При некотором значении параметра они расщепляются на два, один из которых устойчив, а другой - неустойчив



Теоремы существования предельного цикла (1)

Теорема 1

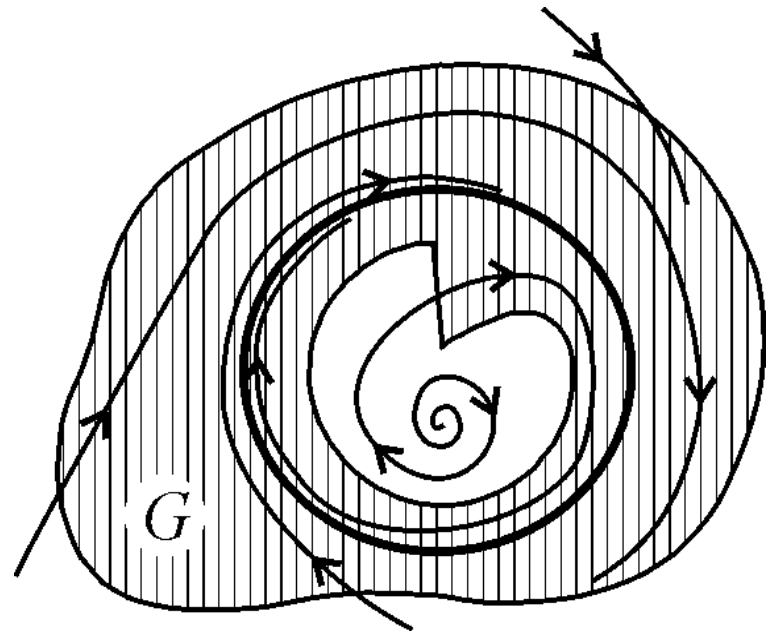
Если существует на фазовой плоскости некоторая замкнутая область, такая, что все фазовые траектории, пересекающие границу этой области, входят в нее, и внутри этой области находится неустойчивая особая точка, отличная от седла, то в этой области обязательно имеется хотя бы один предельный цикл



Теоремы существования предельного цикла (2)

Теорема 2

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.



Критерии отсутствия замкнутых траекторий

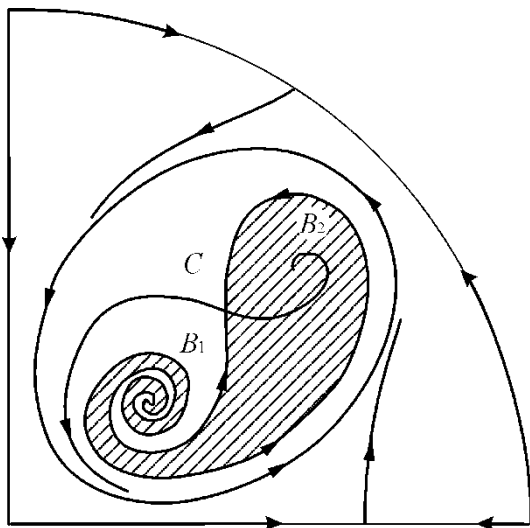
- 1. Если в системе не существует особых точек, то в ней не может быть и замкнутых фазовых траекторий.
- 2. Если в системе существует только одна особая точка, отличная от узла, фокуса и центра (например, седло), то такая система не допускает замкнутых фазовых траекторий.
- 3. Если в системе имеются 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.

Устойчивость предельного цикла

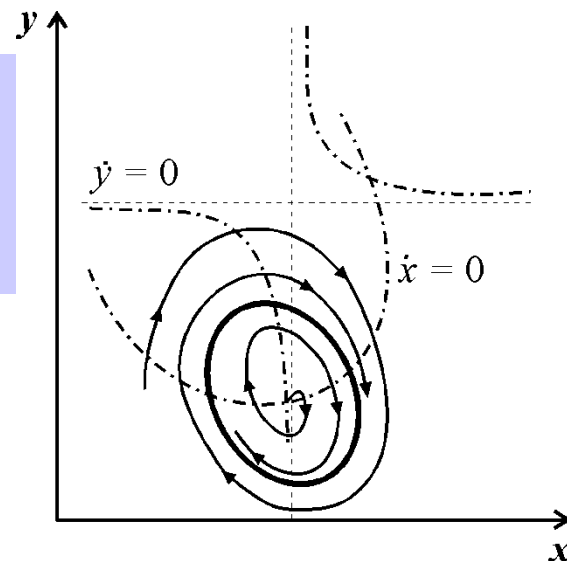
Предельный цикл устойчив, если $h < 0$ и неустойчив, если $h > 0$. Если же $h = 0$, уравнения первого приближения не решают вопроса об устойчивости периодического движения.

$$h = \frac{1}{T} \int_0^T \{P'_x[\varphi(t), \psi(t)] + Q'_y[\varphi(t), \psi(t)]\} dt,$$

$x = \varphi(t)$, $y = \psi(t)$ — любое периодическое решение, соответствующее рассматриваемому предельному циклу, T — период решения.

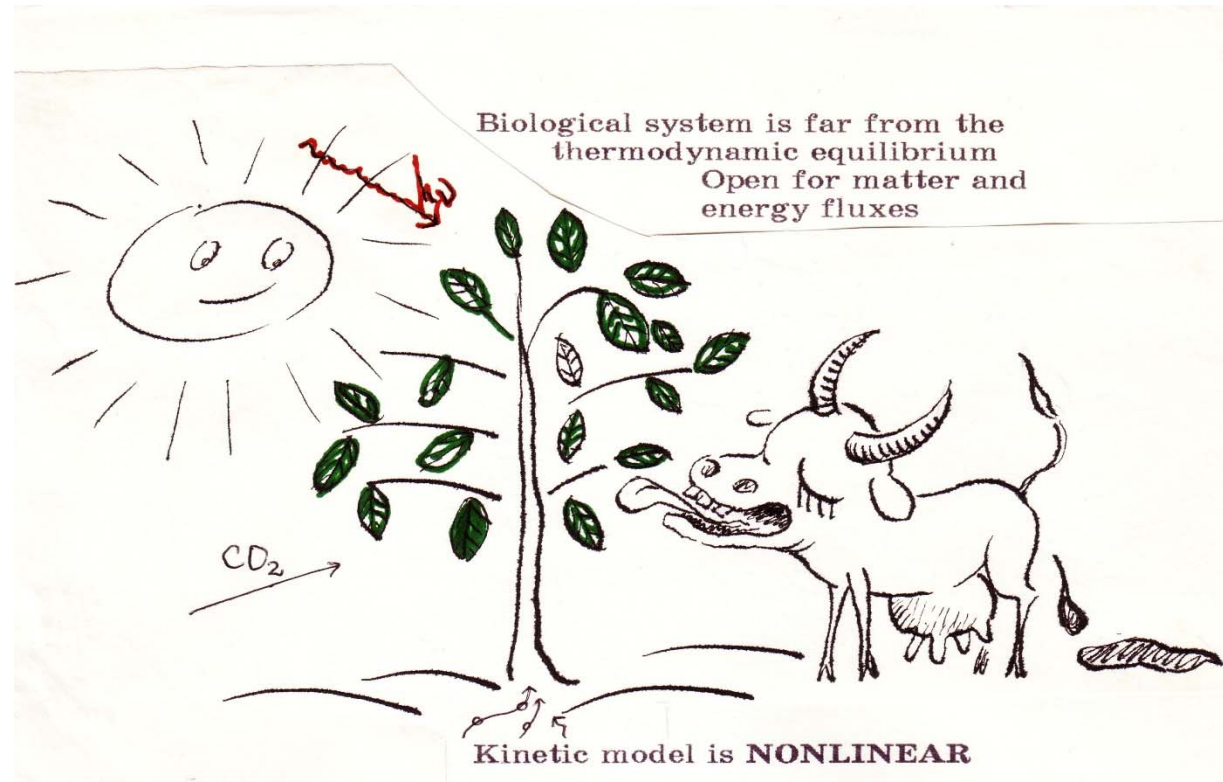


ВАЖНО



Предельные циклы возможны
лишь в системе, правые части
которой представлены
нелинейными функциями.

ТОЛЬКО В НЕЛИНЕЙНЫХ СИСТЕМАХ БЫВАЮТ



*Only in **NONLINEAR SYSTEM***

SELFORGANIZATION IN TIME:

1. selfoscillation
2. multistability
3. quasystochastic regimes in deterministic systems

SELFORGANIZATION IN SPACE

1. autowaves
2. dissipative structures
(nonequilibrium steady distributions)
3. stochastic in space regimes



**Андронов Александр
Александрович (1901-1952)**

Рождение предельного цикла. Бифуркация Андронова- Хопфа



**Эберхáрд Фредерíк
Фердинáнд Хóпф
(1902-1983)**

Бифуркация впервые была исследована А.А. Андроновым (1937) для случая $N = 2$ и обобщена Е. Хопфом (1942) на системы с произвольной размерностью. (Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э. Теория колебаний. М., Наука, 1981)

Модельная система мягкого возбуждения автоколебаний

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

r и φ - полярные
координаты

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

При увеличении параметра c при $c = 0$ фокус теряет устойчивость и рождается предельный цикл

Стационарные решения

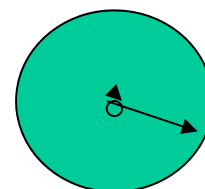
$$r(c - r^2) = 0.$$

1. $\bar{r}_1 = 0$

2,3. $c - \bar{r}^2 = 0 \quad \bar{r}_{2,3} = \pm\sqrt{c}$

Имеет реальный смысл

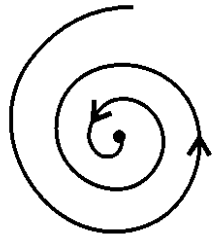
$$\bar{r}_2 = \sqrt{c}$$



Окружность радиуса c

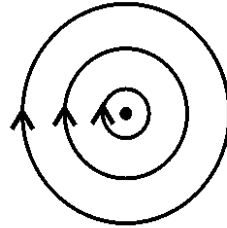
Суперкритическая бифуркация Андронова-Хопфа (мягкое возбуждение)

Устойчивый фокус



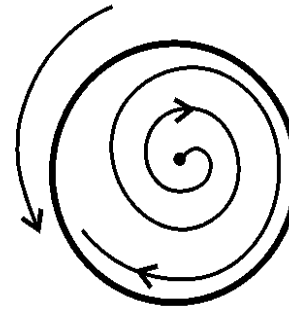
$c < 0$

Центр



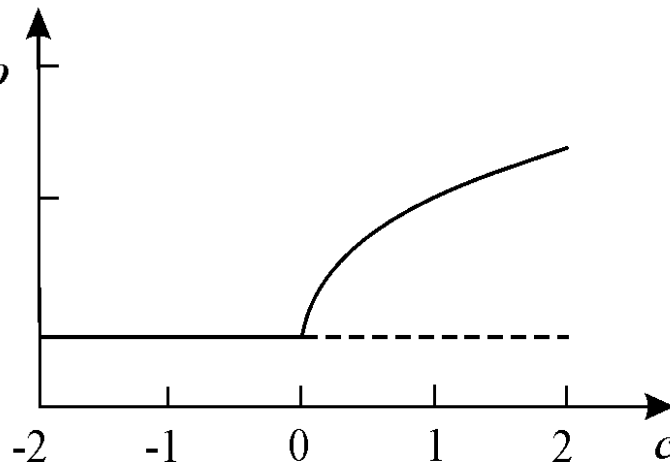
$c = 0$

Неустойчивый фокус +
устойчивый предельный цикл



$c > 0$

радиус
предельного
цикла



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

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

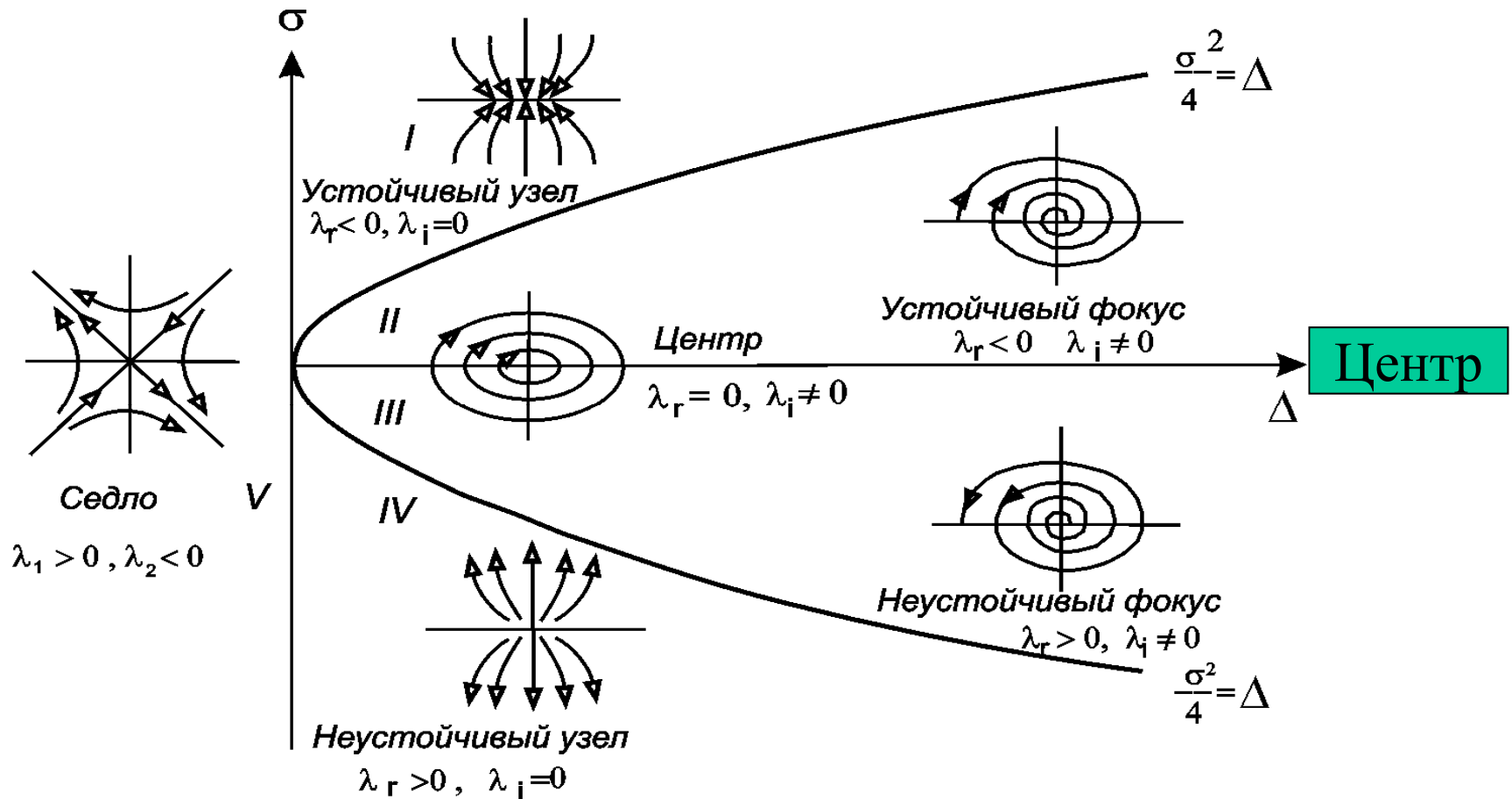
Бифуркационная диаграмма линейной системы

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

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\sigma \pm \sqrt{\sigma^2 - 4\Delta}}{2}$$

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

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



Модельная система жесткого возбуждения автоколебаний

$$\frac{dr}{dt} = r\left(\frac{c}{4} + r^2 - r^4\right),$$

$$r = 0,$$

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

$$r^2 = \frac{1}{2} \left[1 \pm (1+c)^{1/2} \right].$$

При $c = -1$ рождается неустойчивый предельный цикл малой амплитуды и устойчивый предельный цикл конечной амплитуды. При $c > -1$ второе стационарное решение – устойчивый предельный цикл. При $-1 < c < 0$ три стационарных решения, добавляется – неустойчивый предельный цикл с амплитудой

$$r^2 = \frac{1}{2} \left[1 - (1+c)^{1/2} \right].$$

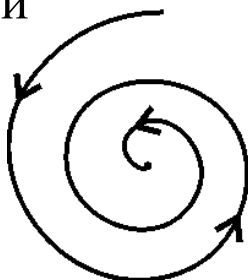
При $c > 0$ неустойчивый предельный цикл пропадает

Субкритическая
бифуркация
Андронова –
Хопфа

Устойчивый фокус,
неустойчивый
предельный цикл,
устойчивый
предельный цикл

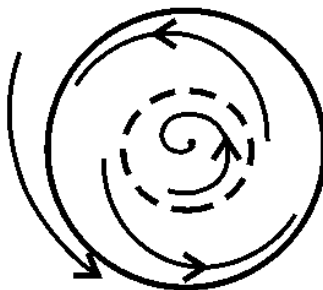
Неустойчивый фокус,
устойчивый
предельный цикл

Устойчивый
фокус



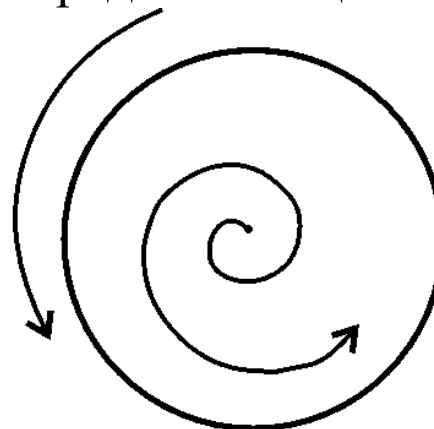
$$c < -1$$

a



$$-1 < c < 0$$

б



$$c > 0$$

в

$$\frac{dr}{dt} = r\left(\frac{c}{4} + r^2 - r^4\right),$$

$$r^2 = 1 \pm (1 + c)^{1/2}.$$



Ветвь $r = 0$
устойчива при
 $c < 0$ и
неустойчива
при $c > 0$.



Брюсселятор

И. Пригожин, Р. Лефевр (1965)



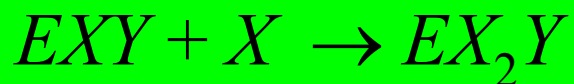
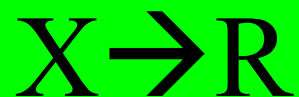
1917-2003

Простейшая реализация кубической
нелинейности в химической реакции



(тримолекулярная реакция)

Схема реакций Брюсселятора (тримолекулярная реакция

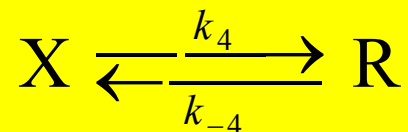
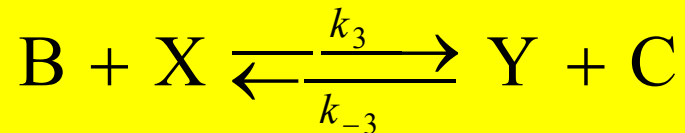
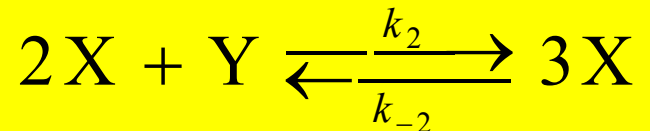
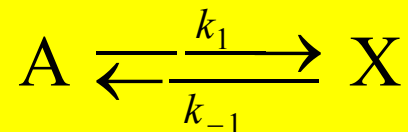


Система уравнений

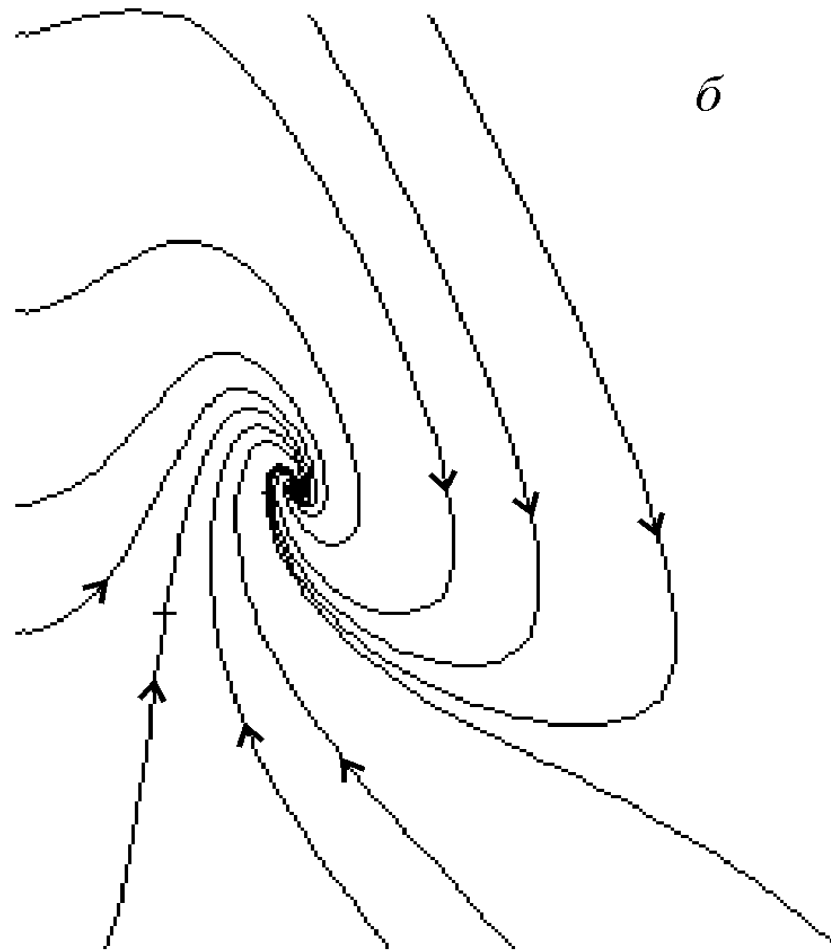
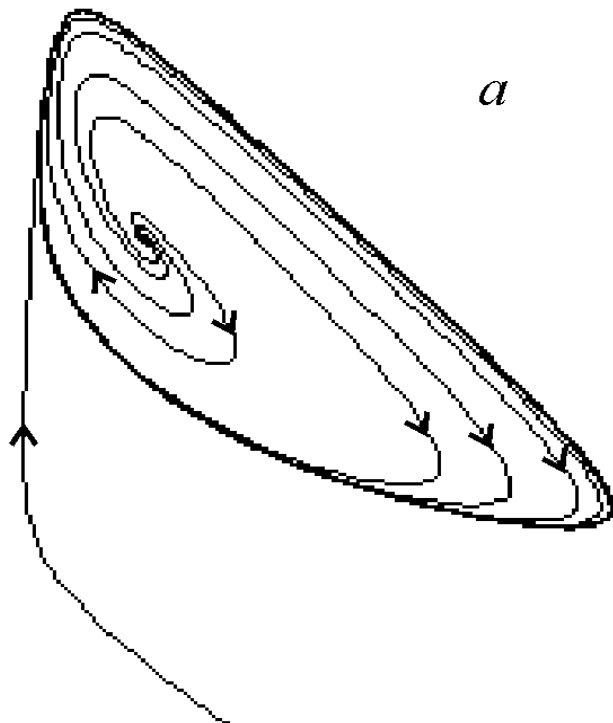
Если конечные продукты C и R удаляются из реакционного пространства, а субстрат A находится в избытке, $k_{-1}=k_{-3}=k_{-4}=0$. Пусть также $k_{-2}=0$. Значения остальных констант положим равными единице.

$$\frac{dX}{dt} = A + X^2 Y - (B + 1) X$$
$$\frac{dY}{dt} = BX - X^2 Y.$$

$$\bar{X} = A, \quad \bar{Y} = \frac{B}{A}.$$



Брюсселятор



Фазовый портрет системы брюсселятор при $V > 1 + A^2$ (a) и $V < 1 + A^2$ (б).