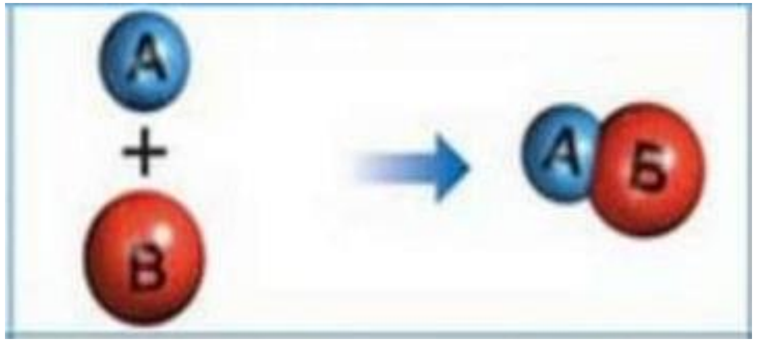
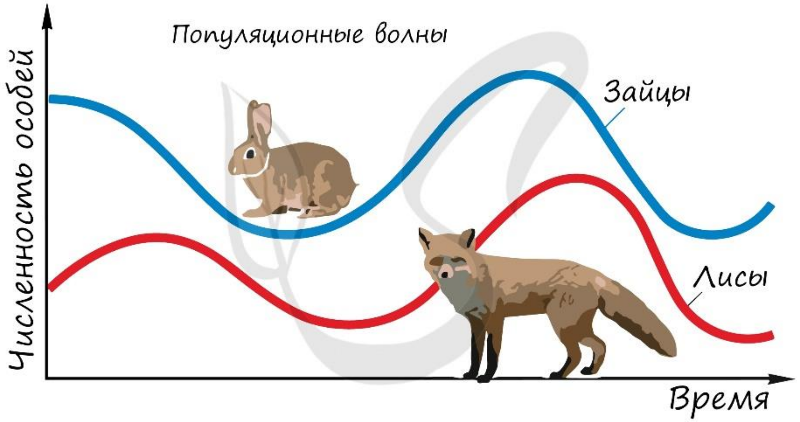


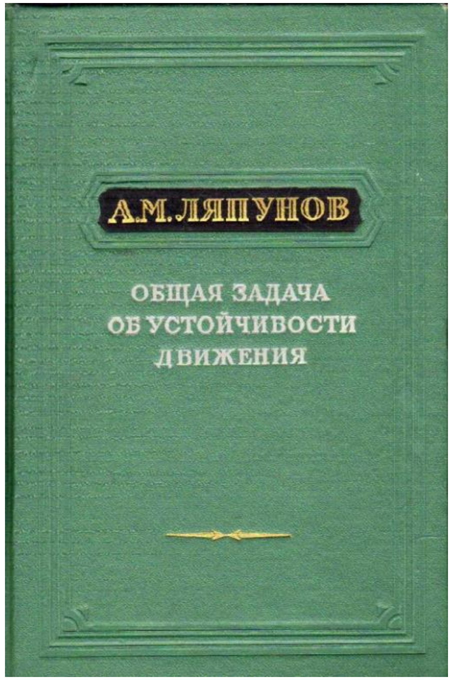
Базовые модели математической биологии, представленные двумя автономными уравнениями

http://mathbio.ru



- Математический аппарат для исследования системы двух дифференциальных уравнений
- Модели, представленные двумя автономными дифференциальными уравнениями

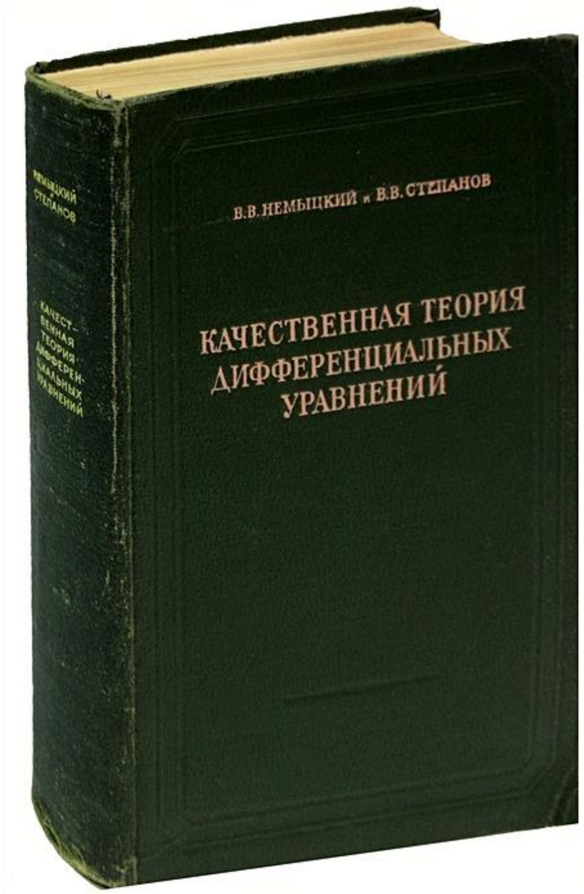
Качественная теория дифференциальных уравнений



Ляпуно́в Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

Жюль Анри Пуанкаре́
(1854-1912)

Качественная теория дифференциальных уравнений

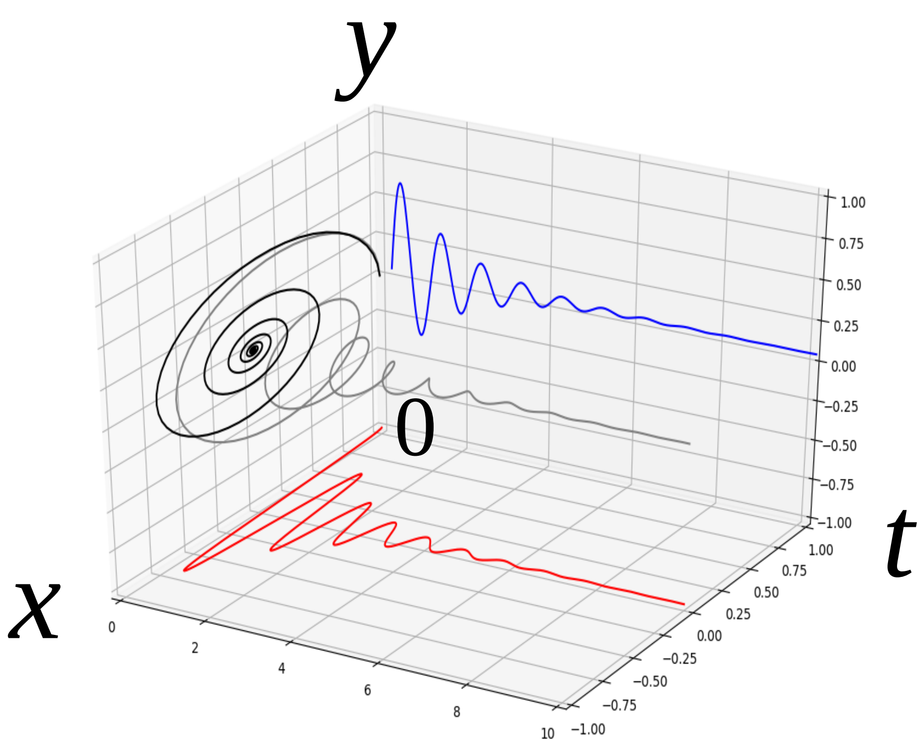


Изучает поведение дифференциальных уравнений иными способами, чем поиск их решений

- Анализ состояния системы вблизи стационарного состояния
- Изучение топологических особенностей пространства решений

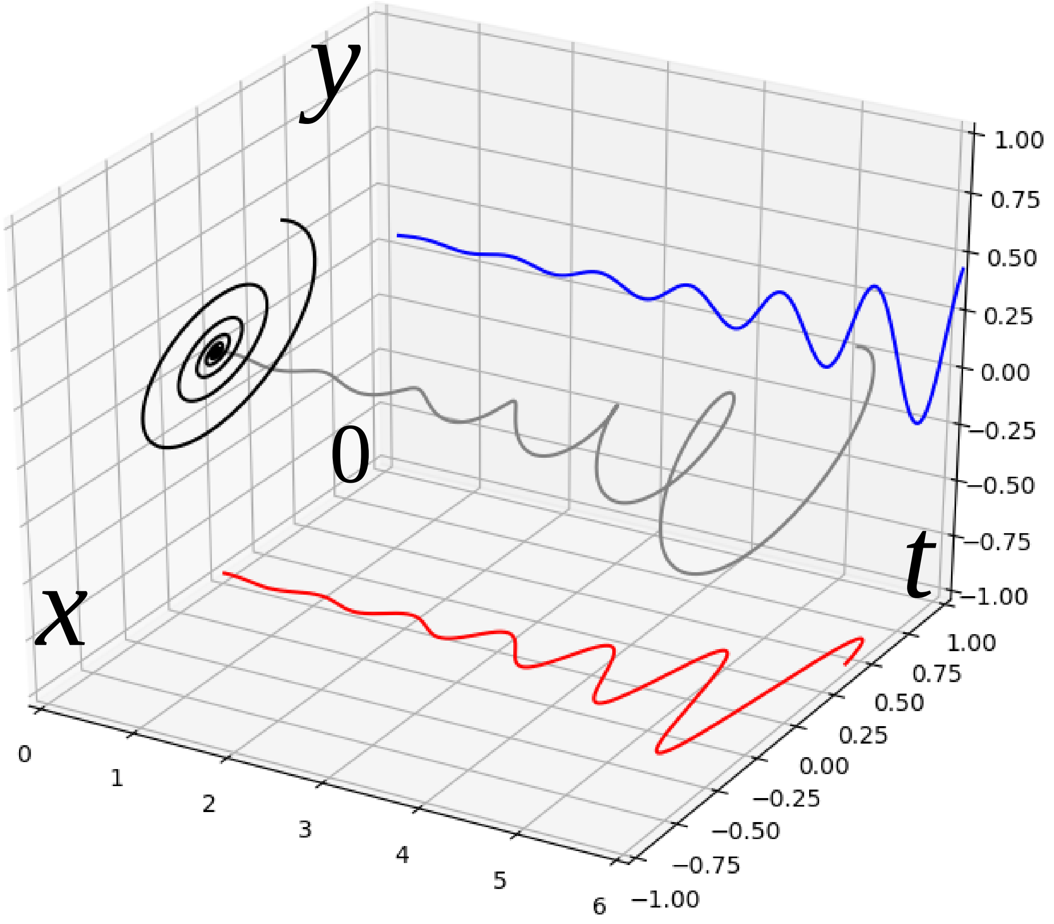
Решение системы двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений

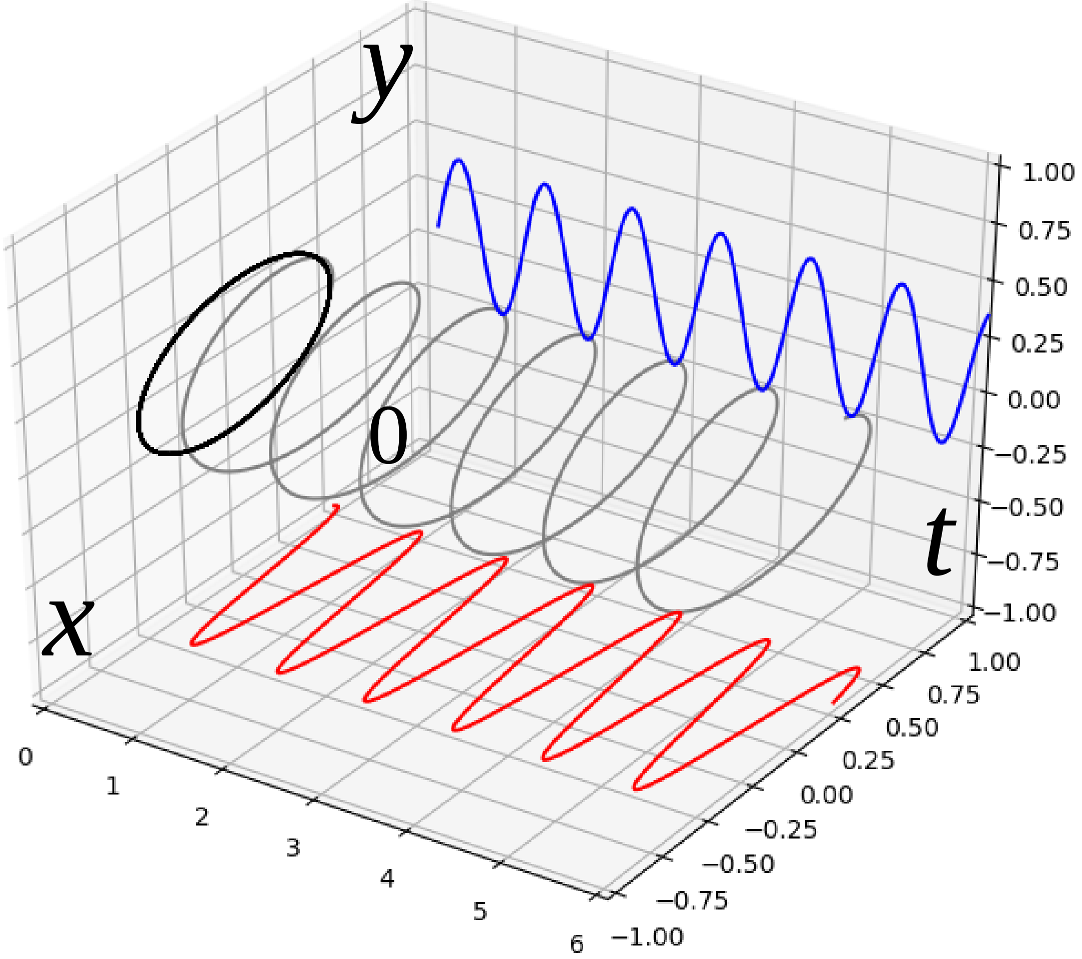
$$\frac{dx}{dt} = P\,(x, y)$$
$$\frac{dy}{dt} = Q(x, y)$$



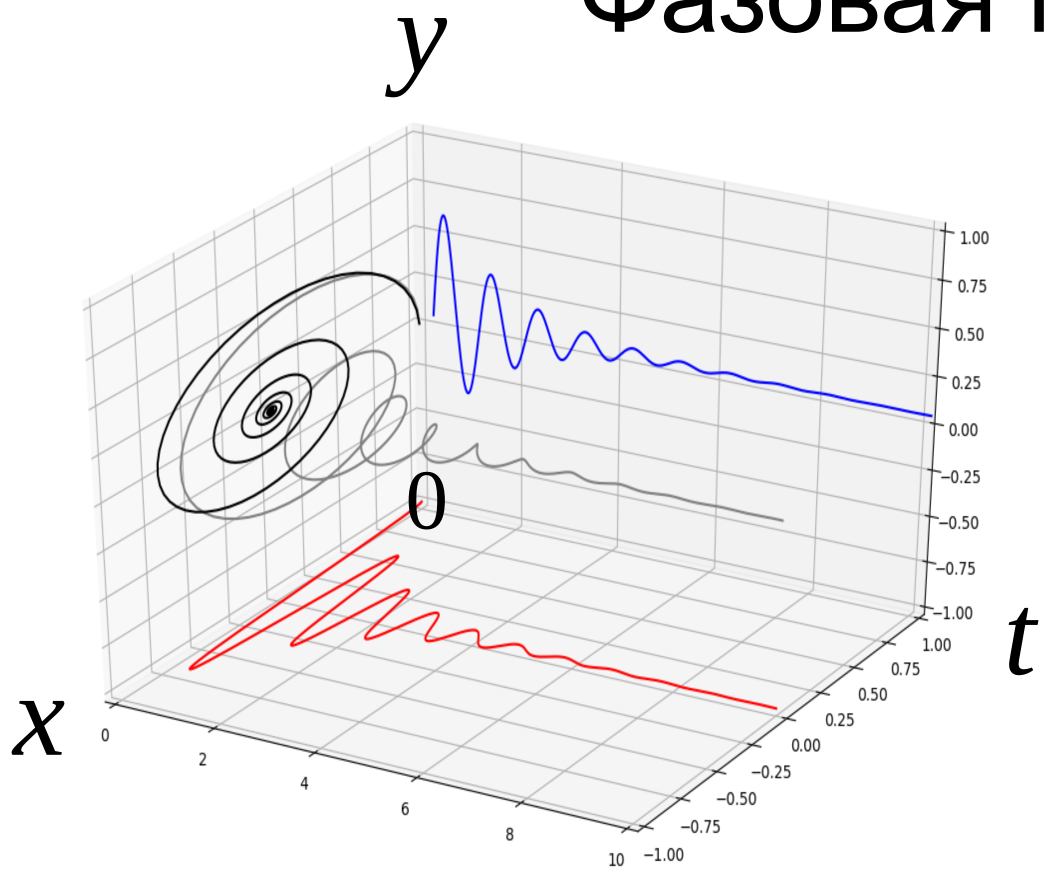
— любая пара дифференцируемых функций $x(t)$ $y(t)$, удовлетворяющих этой системе.

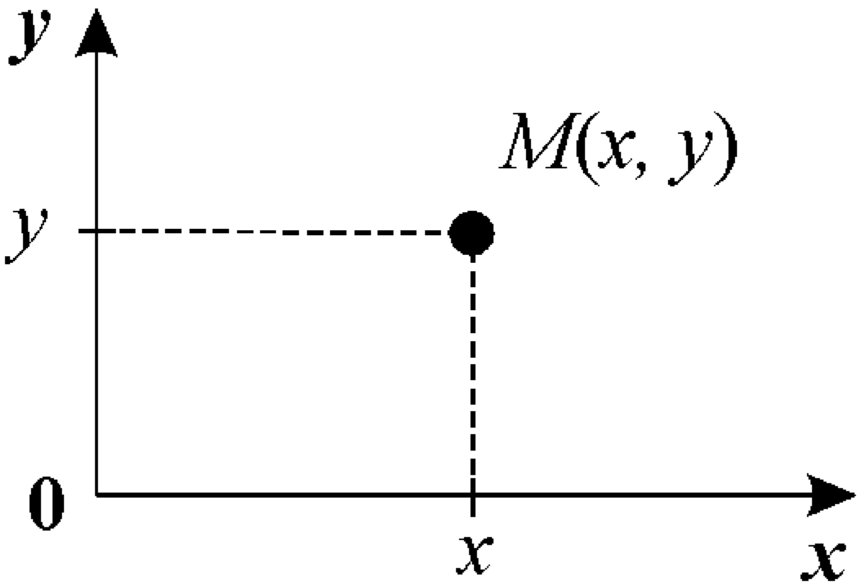
Примеры решений





Фазовая плоскость (y 0 x)



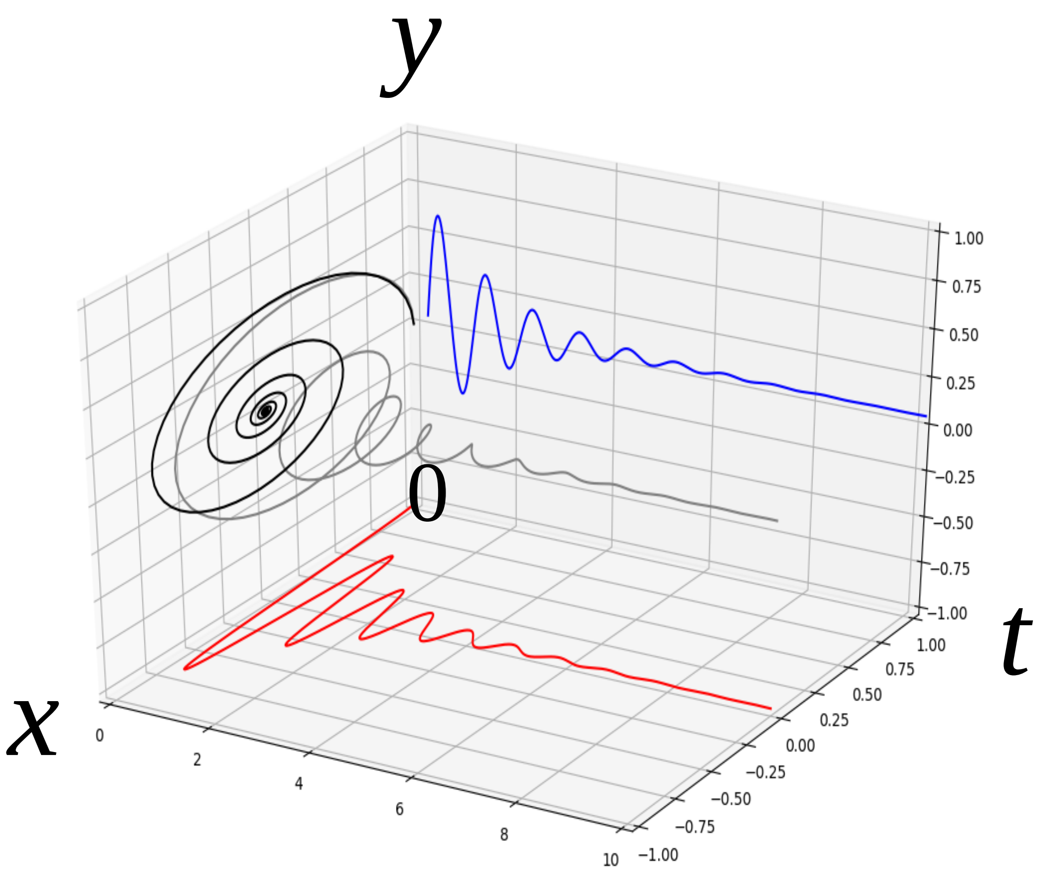


t – независимая переменная

$x(t)$ $y(t)$ – зависимые переменные

$M(x, y)$ – фазовая или изображающая точка, отражает одно состояние системы

Фазовая плоскость ($y\,0\,x$)



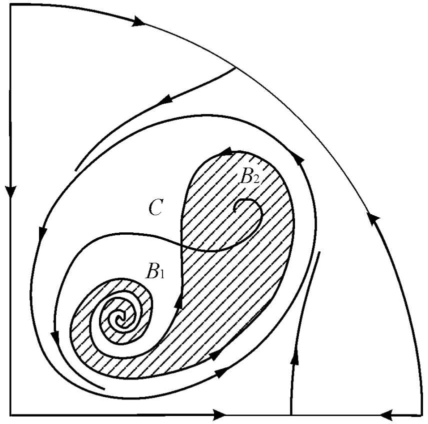
Проекция на плоскость $y\,0\,x$ – ***фазовая траектория***

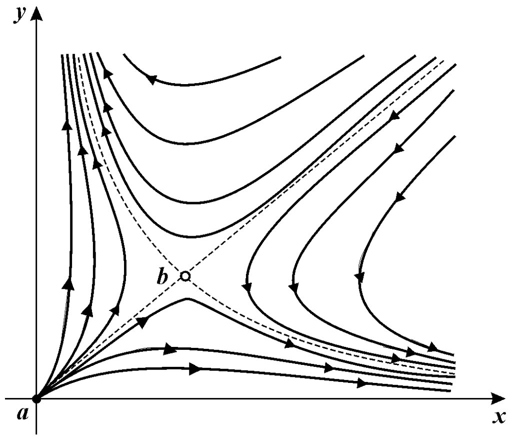
Совокупность фазовых траекторий – ***фазовый портрет*** системы

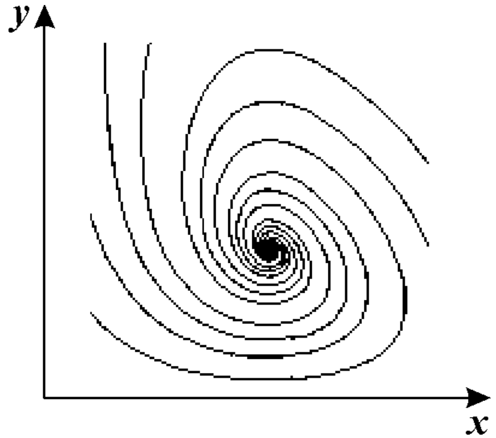
Проекции на плоскости $y\,0\,t$ и $x\,0\,t$ – ***кинетический портрет***

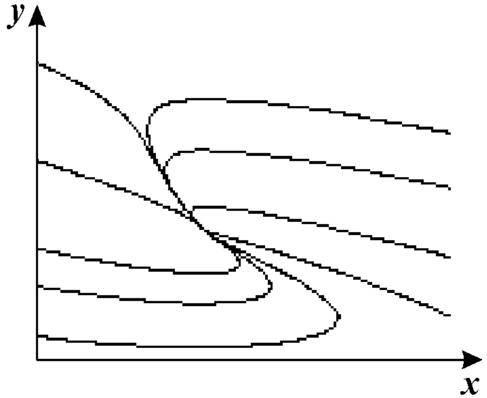
Через любую точку фазовой плоскости проходит единственная фазовая траектория

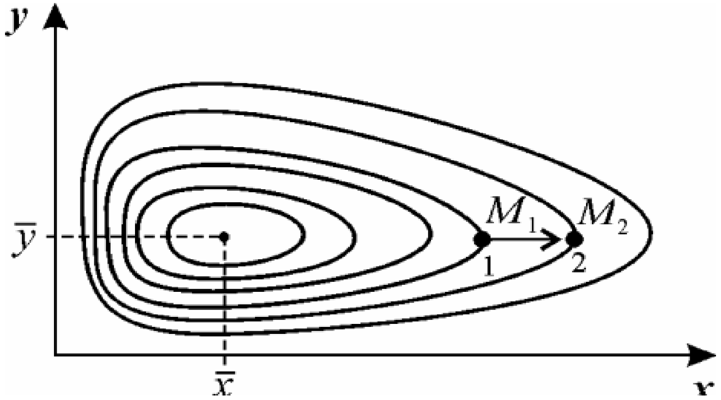
Примеры фазовых портретов

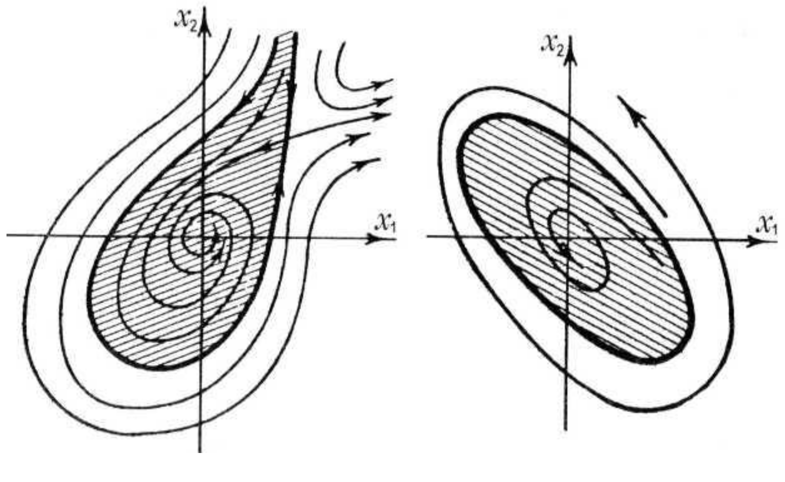












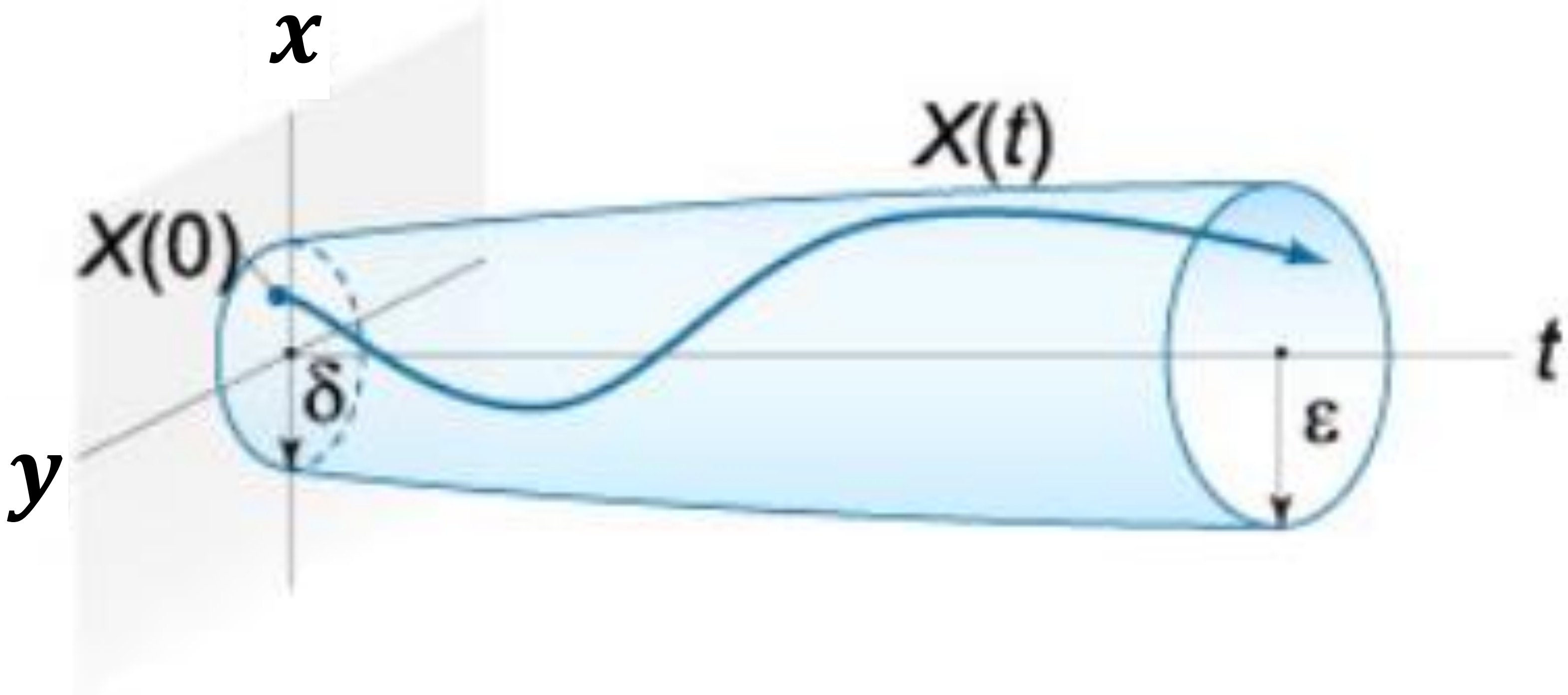
Особая точка

(*стационарное состояние системы*)

Точка $(\bar{x}, \bar{y})$, в которой производные по времени переменных *x* и *y* одновременно обращаются в ноль

$$\left.\frac{dx}{dt}\right|_{\bar{x},\bar{y}} = P(\bar{x}, \bar{y}) = 0 \qquad \left.\frac{dy}{dt}\right|_{\bar{x},\bar{y}} = Q(\bar{x}, \bar{y}) = 0$$

Устойчивость стационарного состояния



Ляпуно́в Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

$$\bar{X} = \begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}$$

Стационарное состояние

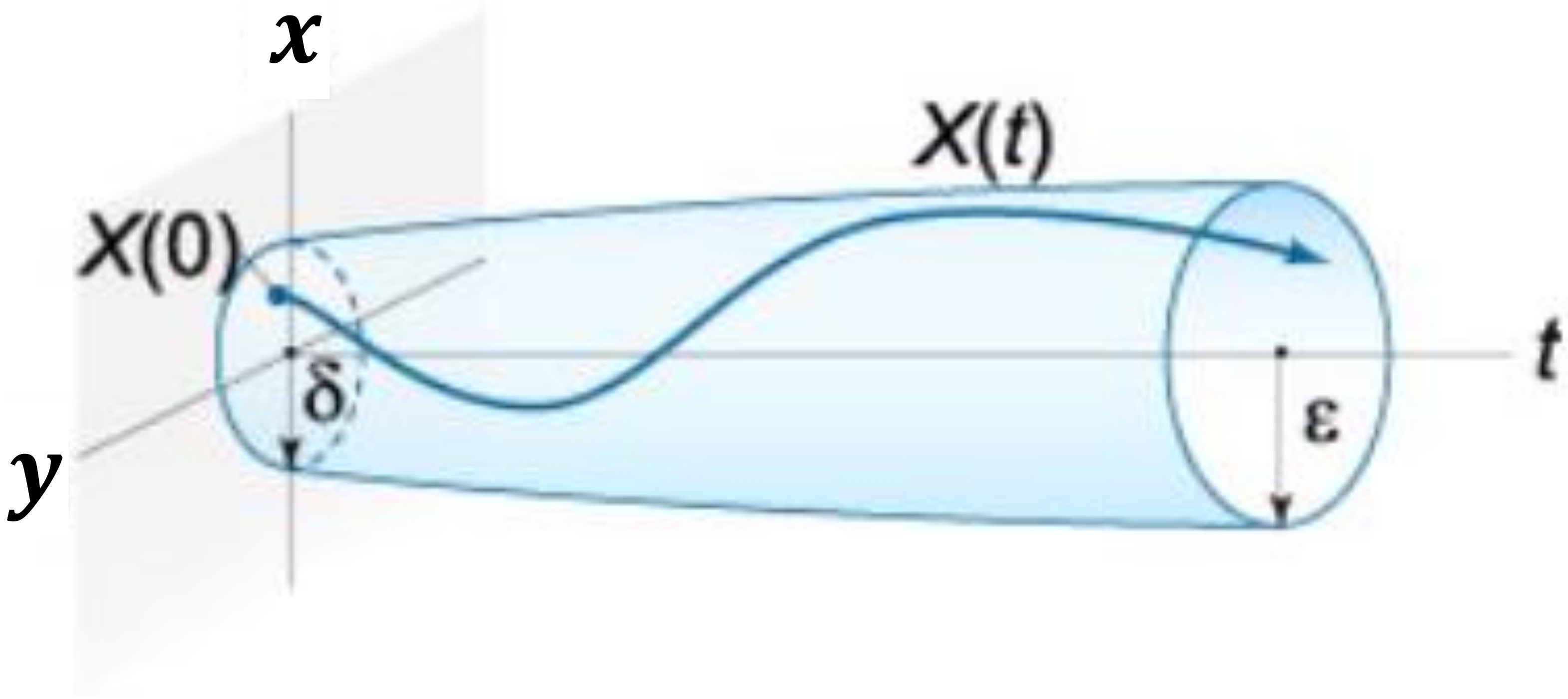
$$X(0) = \begin{pmatrix} x(0) \\ y(0) \end{pmatrix}$$

Начальное состояние

$$X(\mathbf{t}) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

Решение

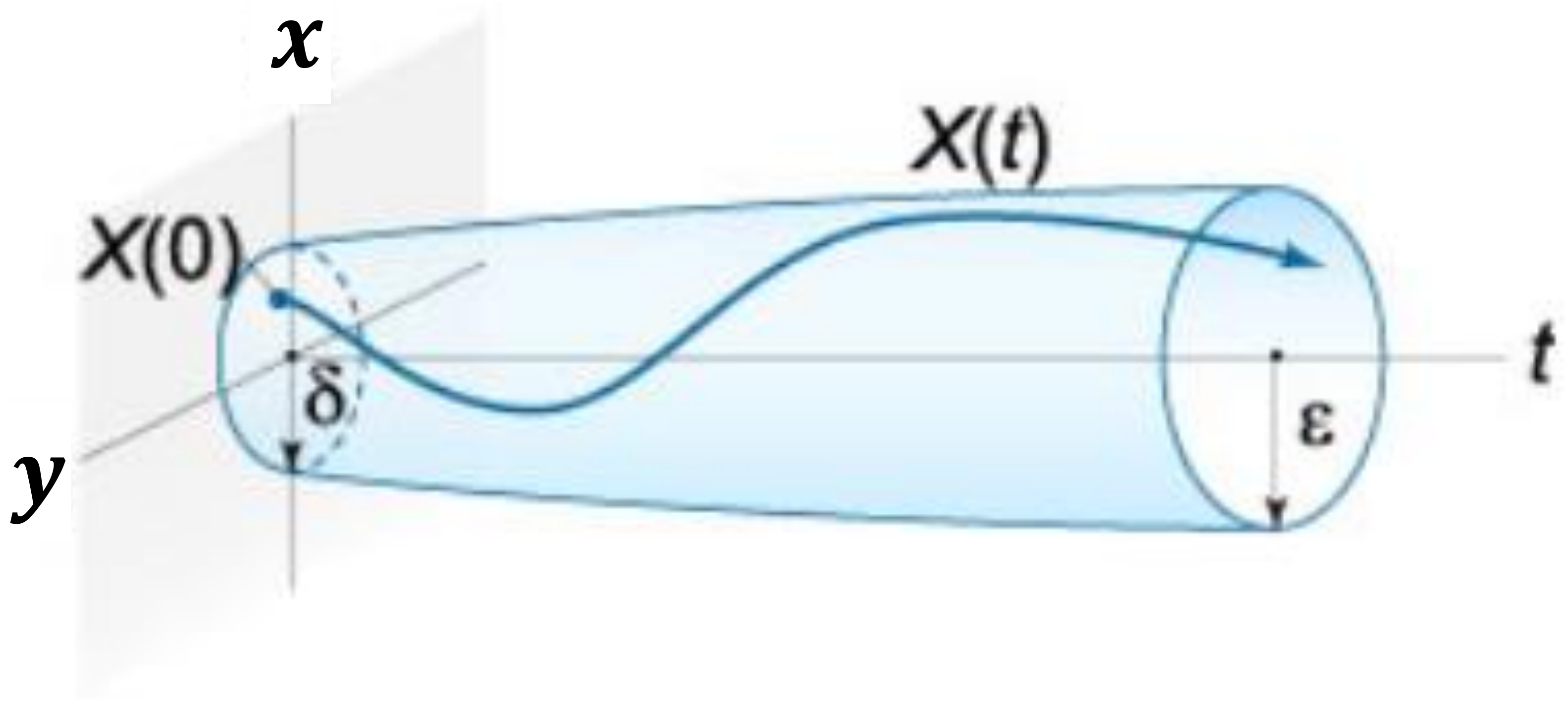
Устойчивость стационарного состояния



Ляпуно́в Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

Если для любой заданной области отклонений от состояния равновесия $\boldsymbol{\varepsilon}$ *можно указать область* $\delta(\varepsilon)$*, окружающую состояние равновесия и обладающую тем свойством, что ни одна траектория, которая начинается внутри области* $\boldsymbol{\delta}$*, никогда не достигнет границы* $\boldsymbol{\varepsilon}$.

Метод Ляпунова



Ляпуно́в Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

- Метод линеаризации системы в окрестности стационарного состояния
- Исследование стационарного состояния на устойчивость по первому приближению

Рассмотрим характер поведения переменных при небольшом отклонении системы от стационарного состояния $(\bar{x}, \bar{y})$.

Зададим отклонения $\xi(t)$, $\eta(t)$:

$$x = \bar{x} + \xi$$
$$y = \bar{y} + \eta$$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$
$$\frac{d\bar{y}}{dt} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$

В стационарном состоянии $(\bar{x}, \bar{y})$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = 0 \qquad \frac{d\bar{y}}{dt} = 0$$

$$\cancel{\frac{d\bar{x}}{dt}} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$

$$\cancel{\frac{d\bar{y}}{dt}} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$

В стационарном состоянии $(\bar{x}, \bar{y})$

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = 0 \qquad \frac{d\bar{y}}{dt} = 0$$

$$\cancel{\frac{d\bar{x}}{dt}} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$
$$\cancel{\frac{d\bar{y}}{dt}} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$

$$\Rightarrow$$

$$\frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$
$$\frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi,\ \bar{y} + \eta)$$

Предположим, что функции $P\ (x, y)$ и $Q\ (x, y)$ непрерывны и имеют *n*-е производные в точке $(\xi_0,\ \eta_0) = (0, 0)$. Тогда мы можем разложить правые части уравнений в ряд Тейлора по переменным $\xi,\ \eta$ в окрестности точки$(\xi_0,\ \eta_0)$:

$$\frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x}, \bar{y}) + a\xi + b\eta + (p_{11}\xi^2 + 2p_{12}\xi\eta + p_{22}\eta^2 + \ldots)$$

$$\frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x}, \bar{y}) + c\xi + d\eta + (q_{11}\xi^2 + 2q_{12}\xi\eta + q_{22}\eta^2 + \ldots)$$

$$a = P_x{}'(\bar{x}, \bar{y}), b = P_y{}'(\bar{x}, \bar{y}), c = Q_x{}'(\bar{x}, \bar{y}), d = Q_y{}'(\bar{x}, \bar{y})$$

Учтем:

- $P(\bar{x},\bar{y}) = 0,\ Q(\bar{x},\bar{y}) = 0$
- Вкладом нелинейных членов ряда в ***малой*** окрестности $(\bar{x},\bar{y})$ можно пренебречь

$$\frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x},\bar{y}) + a\xi + b\eta + (p_{11}\xi^2 + 2p_{12}\xi\eta + p_{22}\eta^2 + \ldots)$$

$$\frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x},\bar{y}) + c\xi + d\eta + (q_{11}\xi^2 + 2q_{12}\xi\eta + q_{22}\eta^2 + \ldots)$$

$$a = P_x{}'(\bar{x},\bar{y}),\ b = P_y{}'(\bar{x},\bar{y}),\ c = Q_x{}'(\bar{x},\bar{y}),\ d = Q_y{}'(\bar{x},\bar{y})$$

Исходная система

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

Линеаризованная система

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

в ***малой*** окрестности $(\bar{x}, \bar{y})$!!!

$$a = P_x{}'(\bar{x}, \bar{y}), b = P_y{}'(\bar{x}, \bar{y}), c = Q_x{}'(\bar{x}, \bar{y}), d = Q_y{}'(\bar{x}, \bar{y})$$

Анализ на устойчивость стационарного состояния $(\bar{x},\ \bar{y})$ – анализ поведения отклонений $\xi(t)$, $\eta(t)$ в малой окрестности

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

$$a = P_x{}'(\bar{x},\bar{y}) \qquad b = P_y{}'(\bar{x},\bar{y})$$
$$c = Q_x{}'(\bar{x},\bar{y}) \qquad d = Q_y{}'(\bar{x},\bar{y})$$

Линейная система $\Longrightarrow$ можно найти решение

Характеристической матрицей линейного оператора называется матрица вида:

$$\begin{pmatrix} a-\lambda & b \\ c & d-\lambda \end{pmatrix}$$

Линейный оператор

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

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

Раскрывая определитель

$$\begin{vmatrix} a-\lambda & b \\ c & d-\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

получаем ***характеристическое уравнение***

$$\lambda^2 - (a+d)\lambda + (ad - bc) = 0$$

Корни уравнения – ***собственные числа*** определителя или ***показатели Ляпунова***:

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

Общее решение линейной системы может быть представлено в виде:

$$\xi(t) = C_{11}e^{\lambda_1 t} + C_{12}e^{\lambda_2 t}$$
$$\eta(t) = C_{21}e^{\lambda_1 t} + C_{22}e^{\lambda_2 t}$$

Тип решения $\xi(t)$, $\eta(t)$ зависит от вида λ

Каким может быть λ ?

Характеристическое уравнение:

$$\lambda^2 - (a + d)\lambda + (ad - bc) = 0$$

Введем обозначения:

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

Тогда характеристическое уравнение запишется в виде:

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta = 0$$

Характеристическое уравнение

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta = 0$$

$$\sigma = (a + d)$$

$$\Delta = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}$$

Корни характеристического уравнения:

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

могут быть действительными или комплексно-сопряженными

Устойчивость по Ляпунову

- Если оба корня имеют отрицательную действительную часть

$$\mathrm{Re}\lambda_{1,2} < 0$$

т.е. все решения уравнений первого приближения стремятся к 0 (заданные отклонения затухают), то ***стационарное состояние устойчиво,*** причем ***асимптотически устойчиво***.

- Если хотя бы один корень имеет положительную действительную часть

$$\mathrm{Re}\lambda_1 > 0 \text{ или } \mathrm{Re}\lambda_2 > 0$$

т.е. система имеет нарастающие решения, то ***стационарное состояние неустойчиво***.

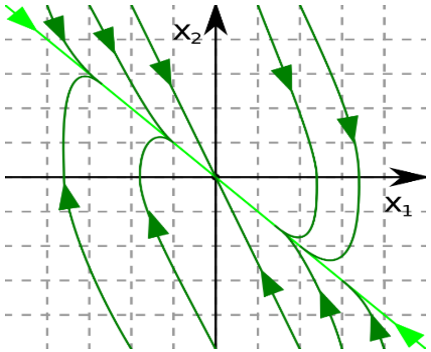
- Если действительные части одного или обоих корней характеристического уравнения равны нулю

$$\mathrm{Re}\lambda_1 = 0 \text{ и/или } \mathrm{Re}\lambda_2 = 0$$

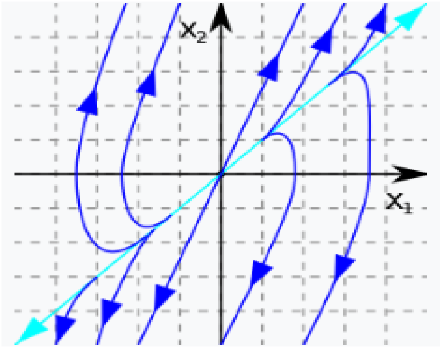
то критерий Ляпунова не дает ответа на вопрос об асимптотической устойчивости.

Корни характеристического уравнения ***действительны***

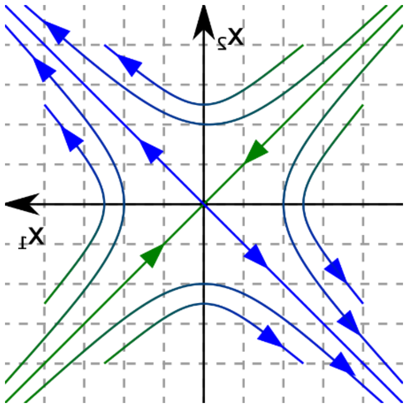
λ_1 λ_2 отрицательны – устойчивый узел



λ_1 λ_2 положительны – неустойчивый узел



λ_1 λ_2 разных знаков – седло



Если в решении

$$\xi(t) = C_{11}e^{\lambda_1 t} + C_{12}e^{\lambda_2 t}$$
$$\eta(t) = C_{21}e^{\lambda_1 t} + C_{22}e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1\ \lambda_2$ – комплексно сопряженные, т.е. $\lambda = \operatorname{Re}\lambda \pm i \operatorname{Im}\lambda$

то $e^{\lambda t} = e^{\operatorname{Re}\lambda t} \cdot e^{i \operatorname{Im}\lambda t}$

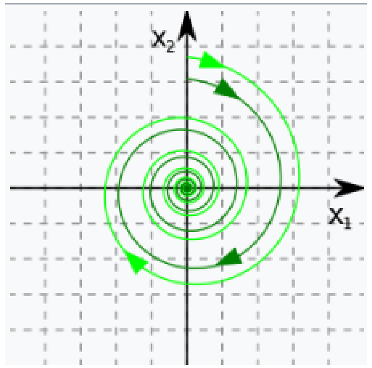
тогда $e^{ix} = \cos x + i \sin x$ – периодические решения

Формула Эйлера

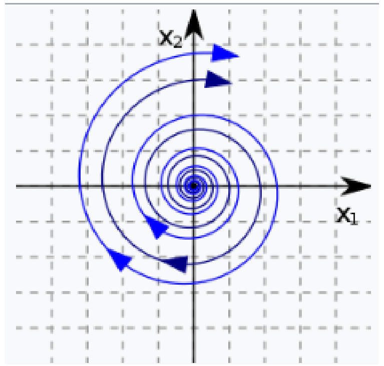
Корни характеристического уравнения ***комплексно сопряженные***

Устойчивость определяется действительной частью λ

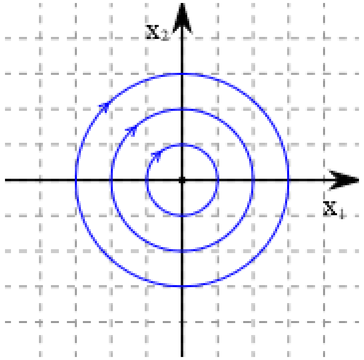
Re $\lambda_{1,}\ \lambda_2 < 0$ –
устойчивый фокус



Re $\lambda_{1,}\ \lambda_2 > 0$ –
неустойчивый фокус

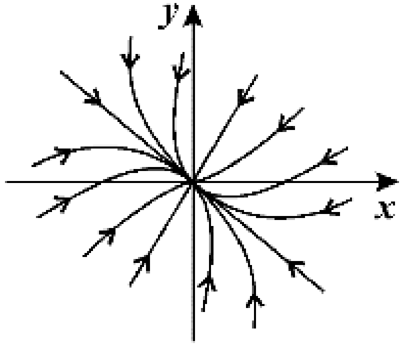


$\lambda_{1,}\ \lambda_2$ – чисто мнимые и
Re $\lambda_1\ \lambda_2 = 0$ – центр



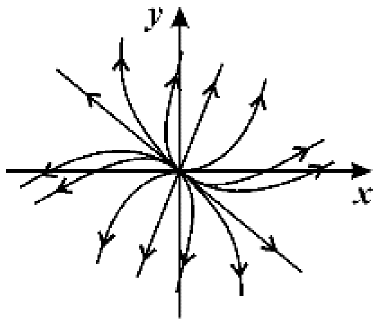
1) Устойчивый узел

λ_1 и λ_2 – действительные, $\lambda_{1,2} < 0$



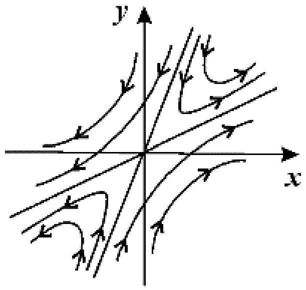
2) Неустойчивый узел

λ_1 и λ_2 – действительные, $\lambda_{1,2} > 0$



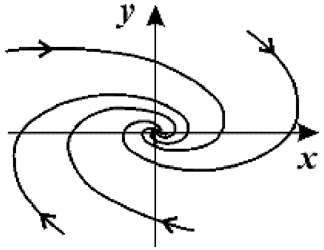
3) Седло

λ_1 и λ_2 – действительные, $\lambda_1 \cdot \lambda_2 < 0$



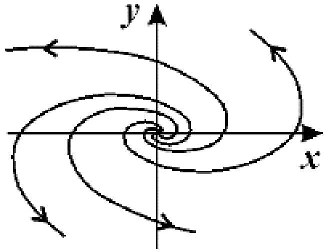
4) Устойчивый фокус

λ_1 и λ_2 комплексные, $\mathrm{Re}\lambda_{1,2} < 0$



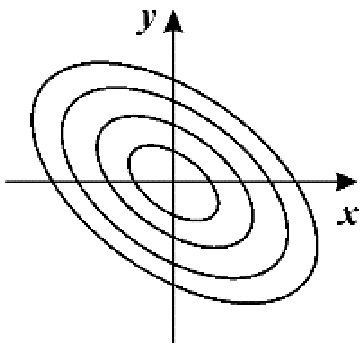
5) Неустойчивый фокус

λ_1 и λ_2 комплексные, $\mathrm{Re}\lambda_{1,2} > 0$



6) Центр

λ_1 и λ_2 комплексные, $\mathrm{Re}\lambda_{1,2} = 0$, $\mathrm{Im}\lambda_{1,2} \neq 0$



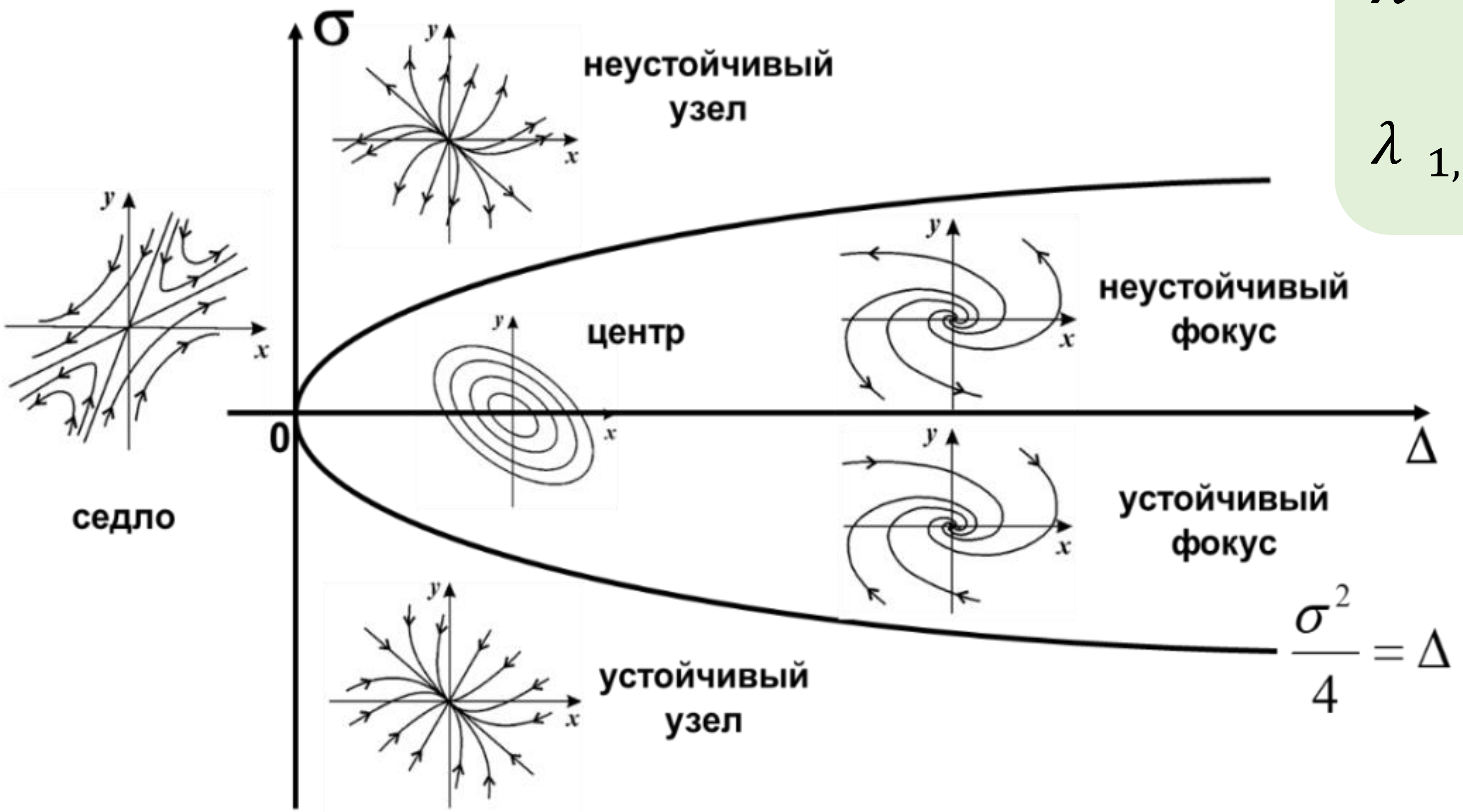
1 - 5 ***грубые состояния равновесия***

6 – ***негрубое состояние равновесия***

Бифуркационная диаграмма

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta = 0$$

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



Исследование стационарного состояния $(\bar{x}, \bar{y})$ методом Ляпунова

Нелинейная система

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

1. Стационарные состояния

$$\begin{aligned} P\,(x, y) &= 0 \\ Q(x, y) &= 0 \end{aligned} \;\Rightarrow\; \begin{array}{c} (\bar{x}_1, \bar{y}_1) \\ (\bar{x}_2, \bar{y}_2) \\ \dots \end{array}$$

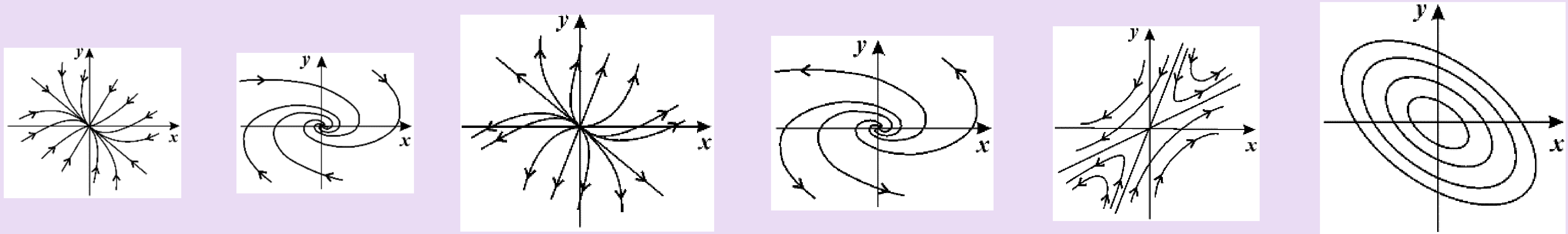
2. Коэффициенты линеаризации

$$a = {P_x}'(\bar{x}, \bar{y}) \qquad b = {P_y}'(\bar{x}, \bar{y})$$
$$c = {Q_x}'(\bar{x}, \bar{y}) \qquad d = {Q_y}'(\bar{x}, \bar{y})$$

3. Характеристические числа

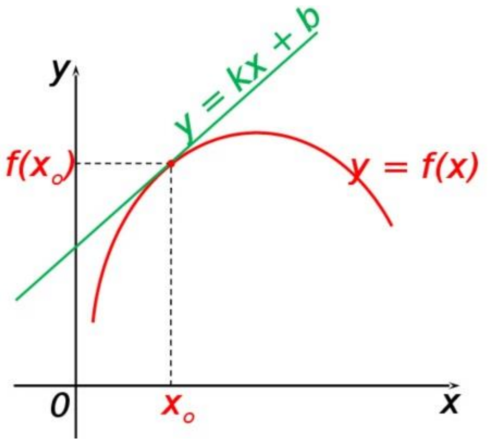
$$\lambda_{1,2} = \frac{(a + d) \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2}$$

4. Тип динамического поведения вблизи $(\bar{x}, \bar{y})$

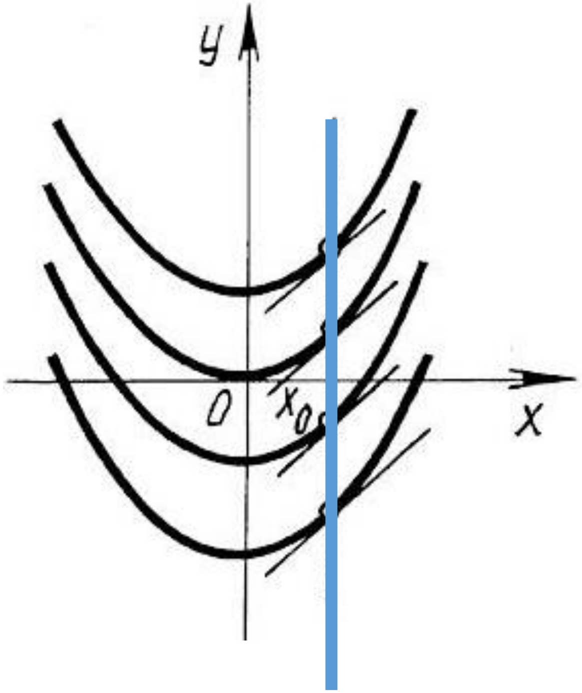


МЕТОД ИЗОКЛИН

К любой интегральной кривой на фазовой плоскости можно провести касательную в произвольной точке этой кривой



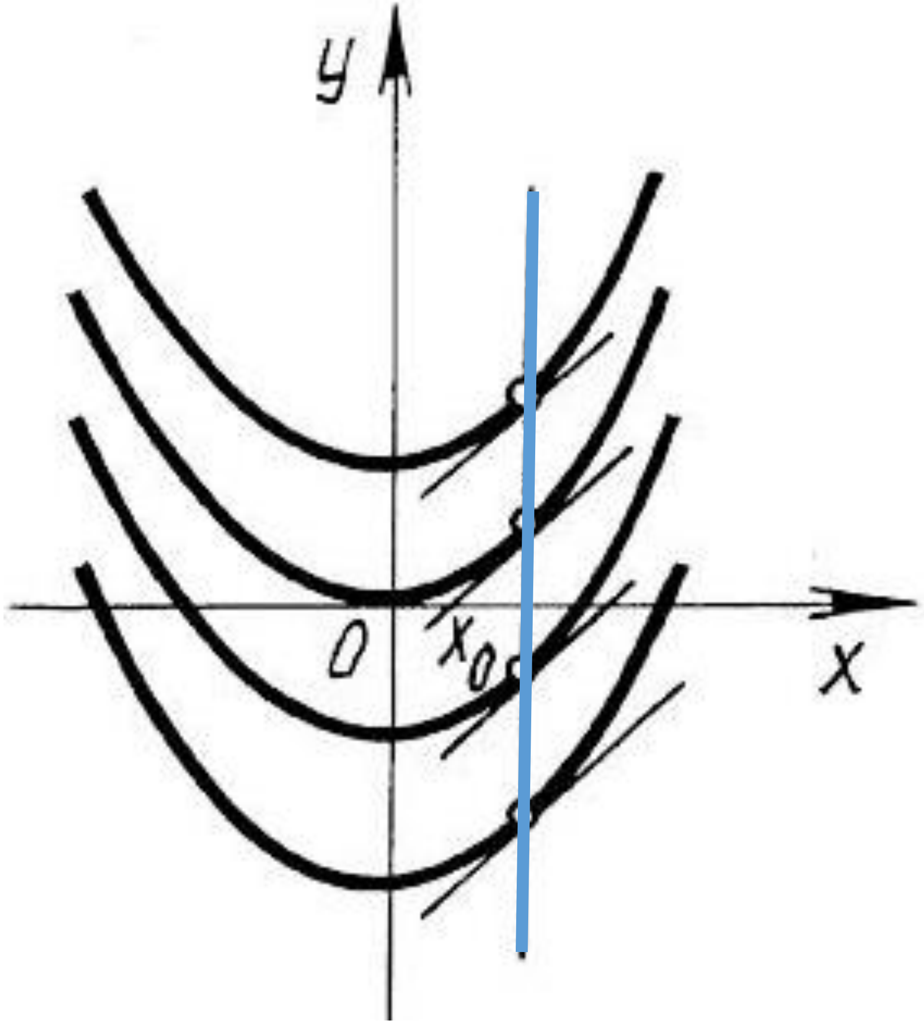
Если касательные, построенные к разным точкам на различных фазовых траекториях, пересекают некоторую кривую под одним углом, то такая кривая называется ***изоклиной*** касательных



Уравнение изоклины выводится из соотношения:

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

Константа A – тангенс угла α наклона касательной к фазовой траектории $A = \mathrm{tg}\alpha$



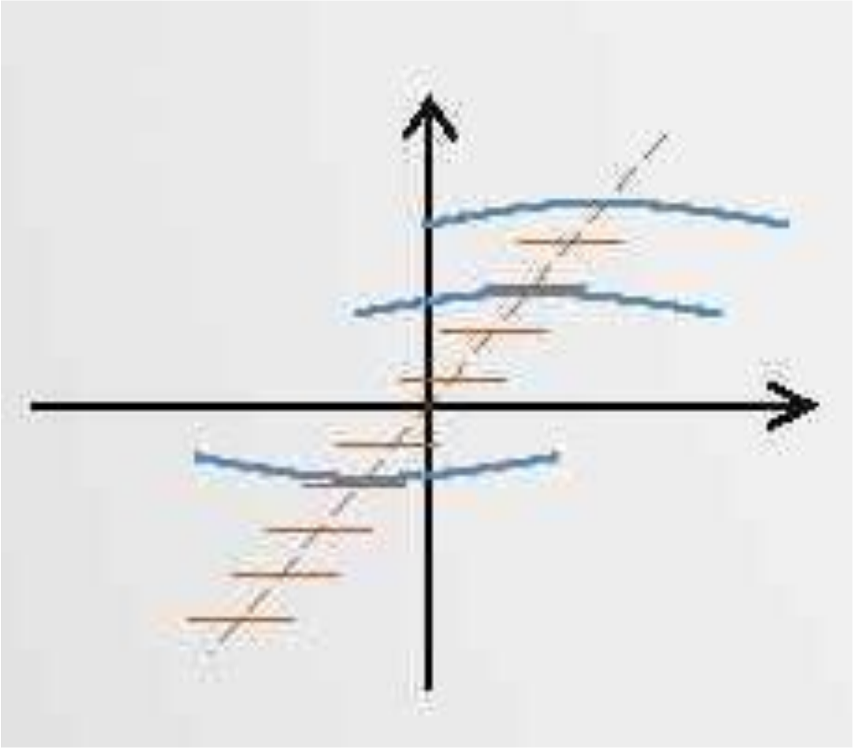
Кривая, которую касательные к фазовым траекториям, пересекают под углом $\alpha = 0°$, называется ***изоклиной горизонтальных касательных***.

Для изоклины горизонтальных касательных уравнение принимает вид:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x,y)}{P(x,y)} = \mathrm{tg}0° = 0$$

или

$$Q(x,y) = 0$$



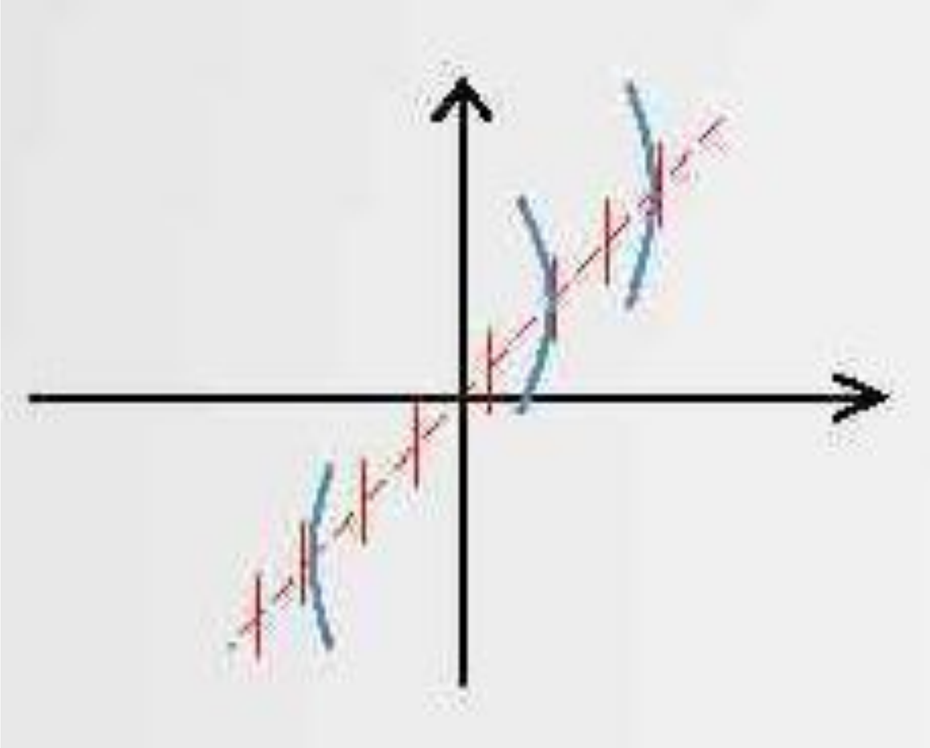
Кривая, которую касательные к фазовым траекториям, пересекают под углом $\alpha = 90^\circ$ называется ***изоклиной вертикальных касательных***.

Для изоклины вертикальных касательных уравнение принимает вид:

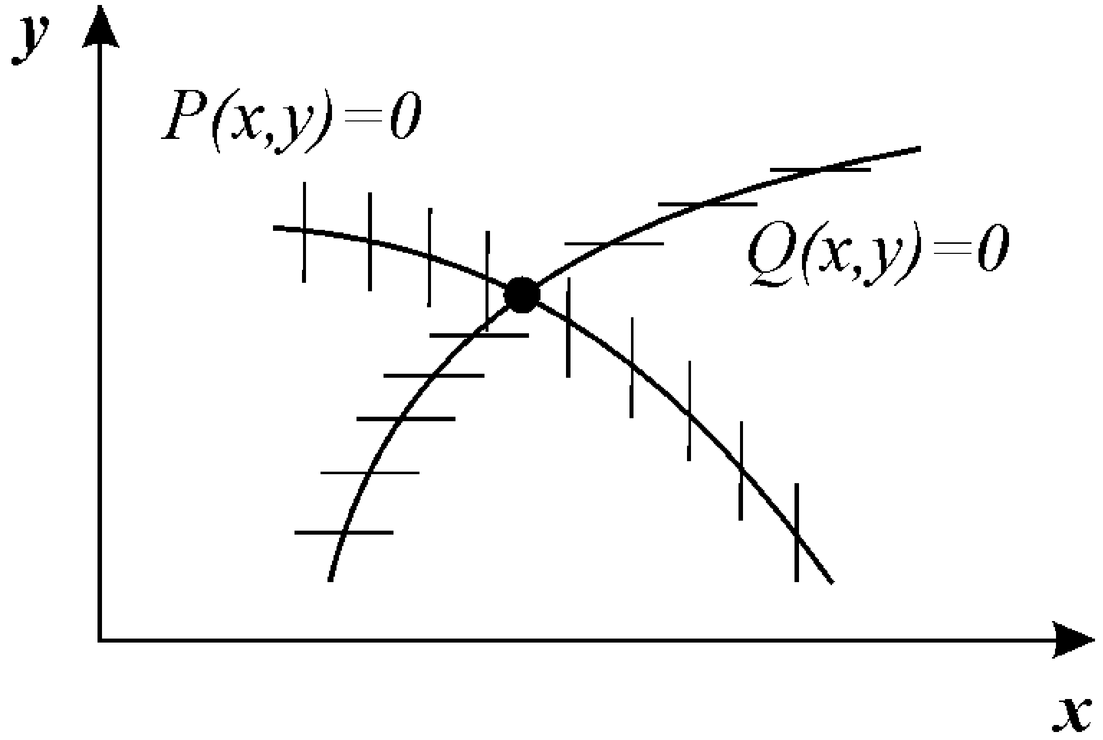
$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x,y)}{P(x,y)} = \mathrm{tg}90^\circ = \infty$$

или

$$P(x,y) = 0$$



Изоклины вертикальных и горизонтальных касательных образуют ***главные изоклины*** (нуль-изоклины), они пересекаются в особой точке $(\bar{x},\ \bar{y})$

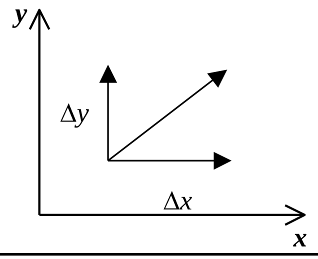
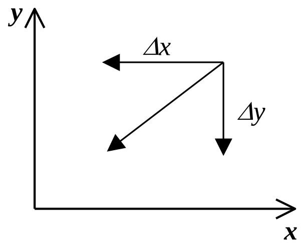
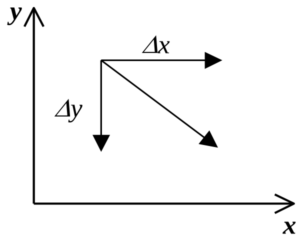
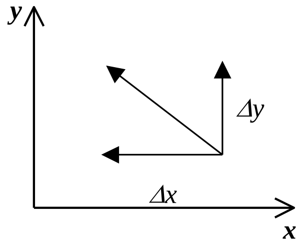


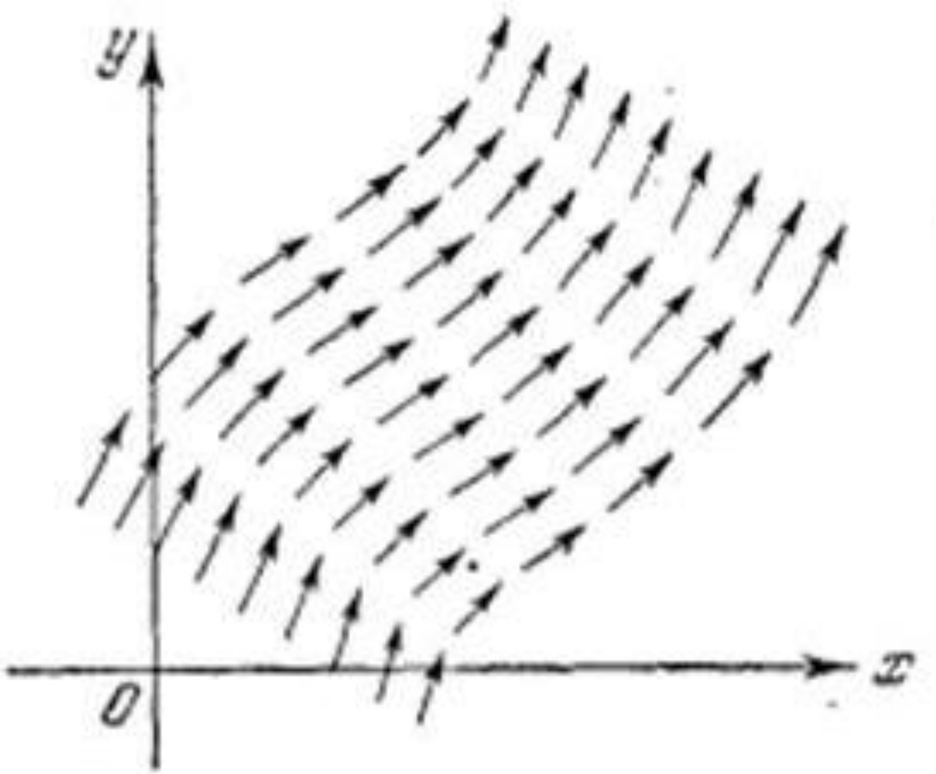
$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x,y)}{P(x,y)}$$

$$\left.\frac{dy}{dx}\right|_{x=\bar{x},\,y=\bar{y}} = \frac{Q(\bar{x},\bar{y})}{P(\bar{x},\bar{y})} = \frac{0}{0}$$

В особой точке направление касательных к фазовым траекториям неопределенно.

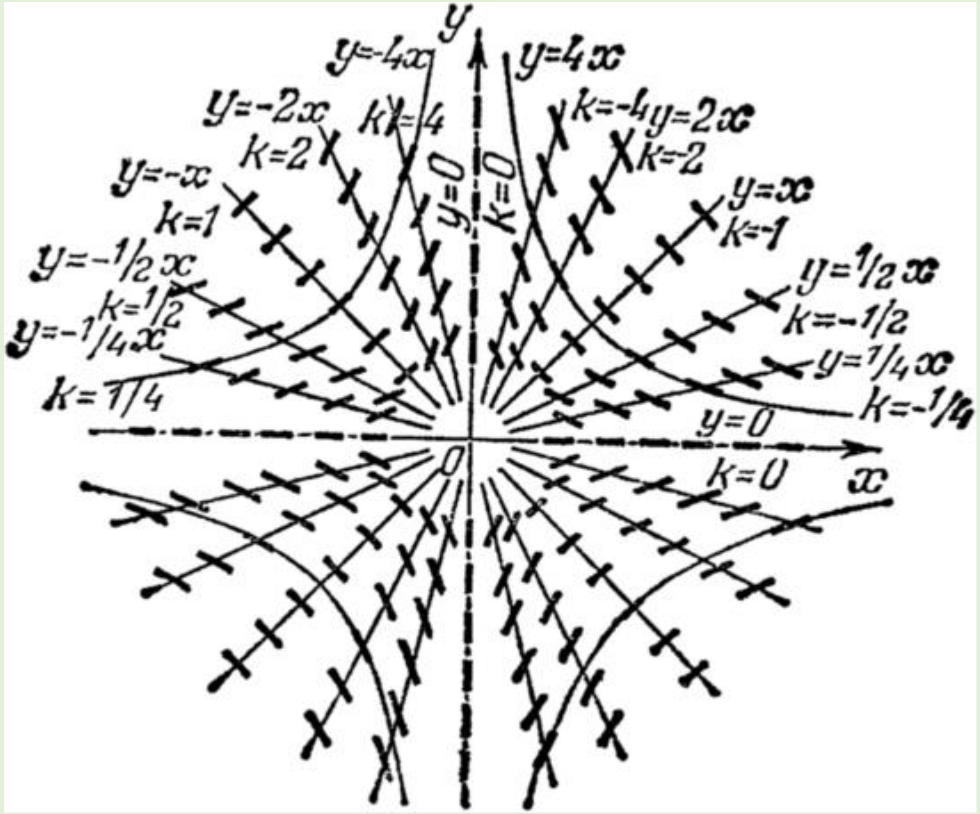
Совокупность касательных – поле направлений

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



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

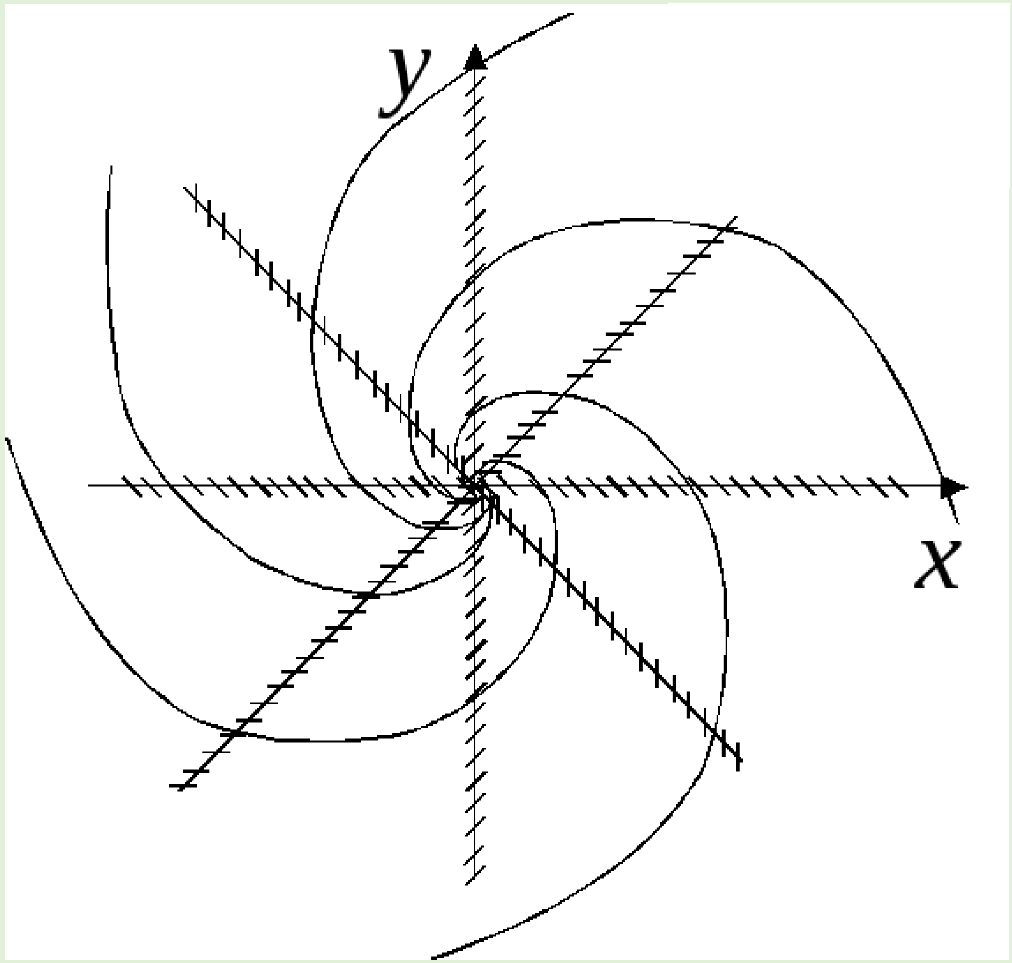
Пример 1



Линейная система

Особая точка – седло

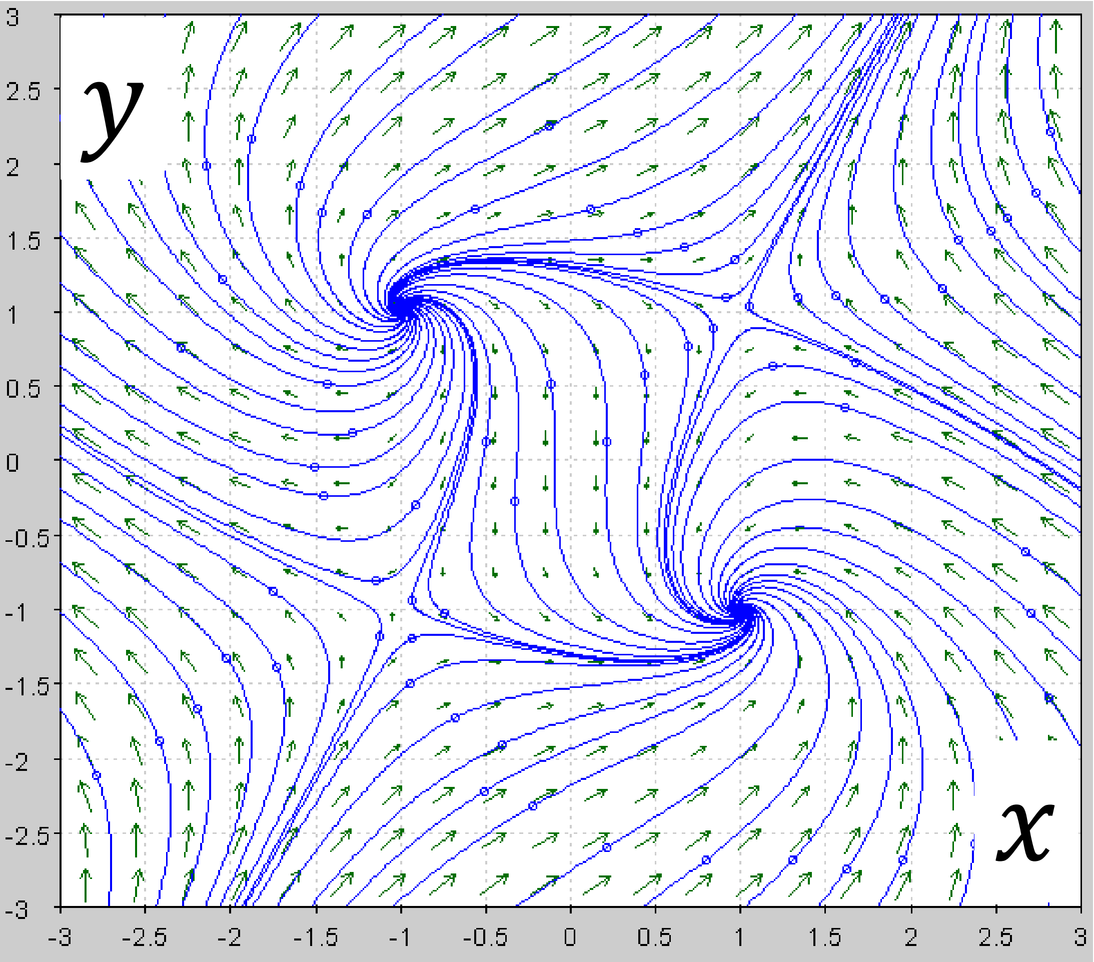
Пример 2



Линейная система

Особая точка – фокус

Пример 3



Нелинейная система

$$\frac{dx}{dt} = y^2 - x^2$$

$$\frac{dy}{dt} = y^2 + x^2 - 2$$

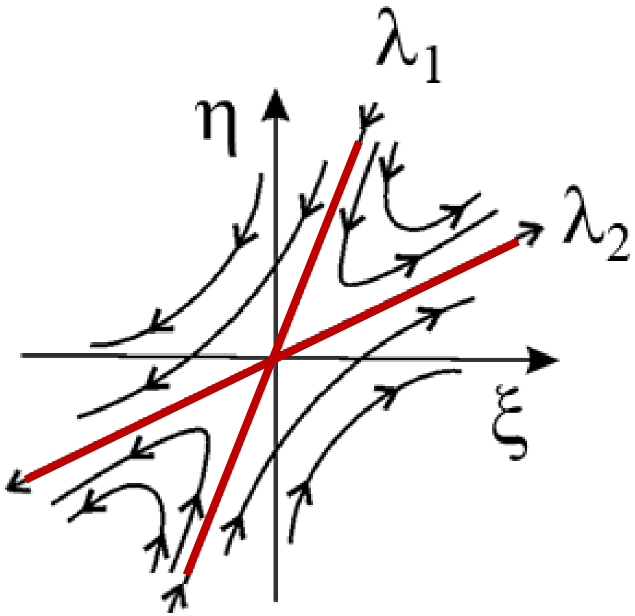
4 стационарных состояния:
два седла, 2 фокуса

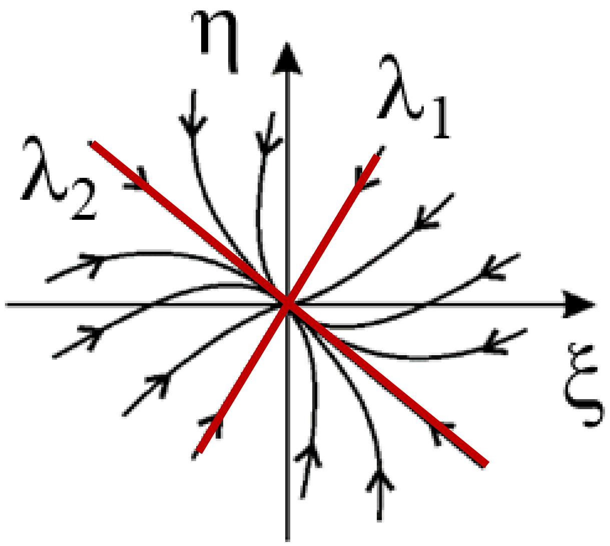
СЕПАРАТРИСЫ

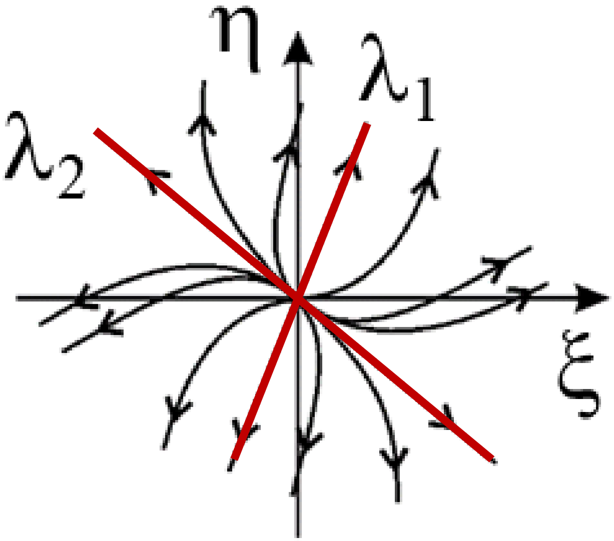
Сепаратрисы – разновидность фазовых траекторий, разделяющие области фазовых портретов с разным характером фазовых траекторий

Сепаратрисы – асимптоты для остальных фазовых траекторий

Для линейных систем сепаратрисы – часть фазового портрета особых точек типа «седло» и «узел», уравнения – прямые







Для линеаризованных систем сепаратрисы всегда направлены вдоль ***собственных векторов*** характеристической матрицы

$$\overset{M}{\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}} \overset{\vec{v}}{\begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}} = \lambda_{1,2} \overset{\vec{v}}{\begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}}$$

$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ характеристическая матрица

$$M\vec{v} = \lambda\vec{v}$$

$\vec{v}$ - собственный вектор матрицы *M*

λ - собственное число матрицы *M*

$$(a - \lambda_{1,2}) \cdot \xi + b \cdot \eta = 0$$

или

$$c \cdot \xi + (d - \lambda_{1,2}) \cdot \eta = 0$$

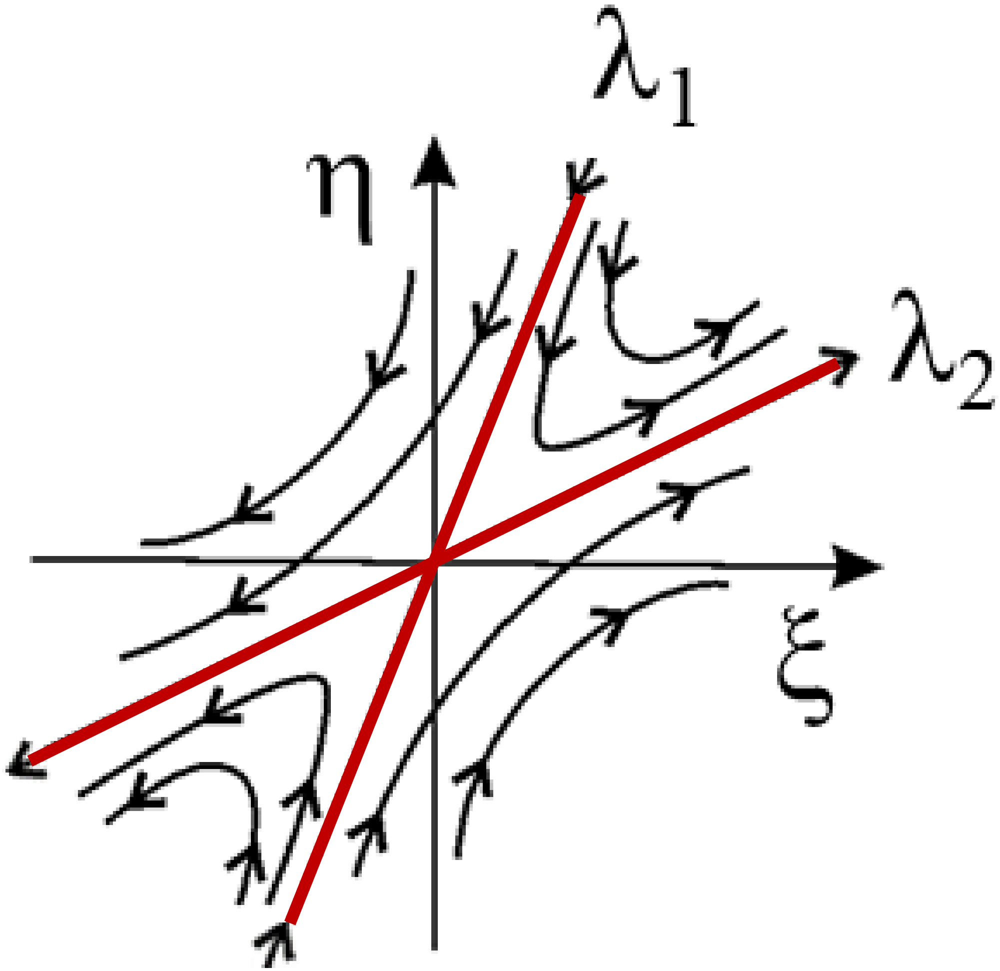
– уравнения сепаратрис

Особая точка ***седло***

λ_1 и λ_2 – действительные, разных знаков.

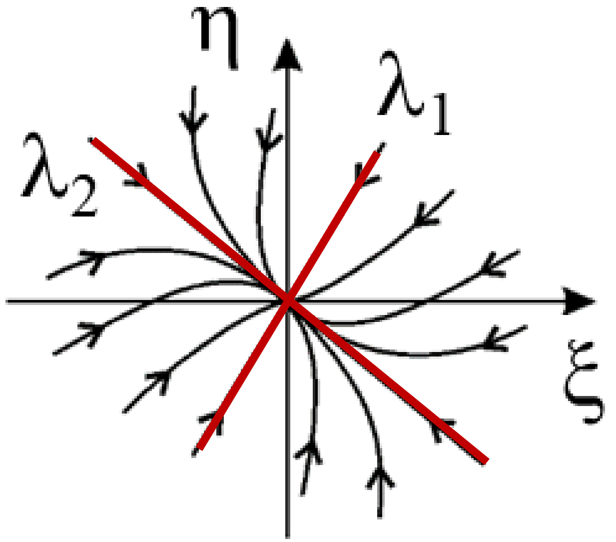
Если сепаратриса связана с $\lambda_1 < 0$, то движение вдоль нее происходит по направлению к особой точке

Если сепаратриса связана с $\lambda_2 > 0$, движение направлено от особой точки

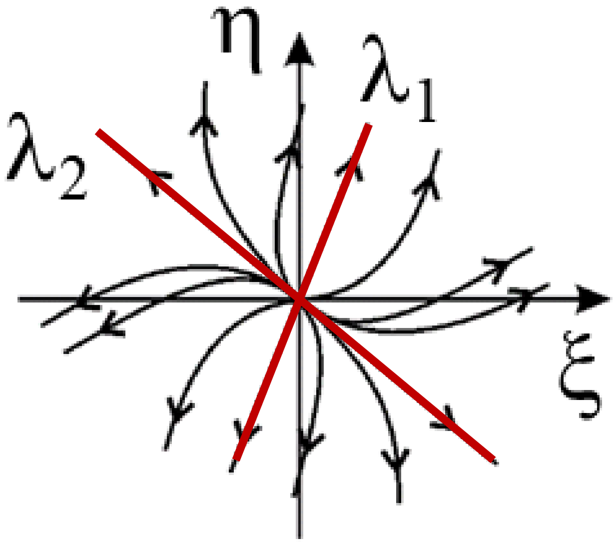


Особая точка ***узел***

λ_1 и λ_2 – действительные, одного знака.

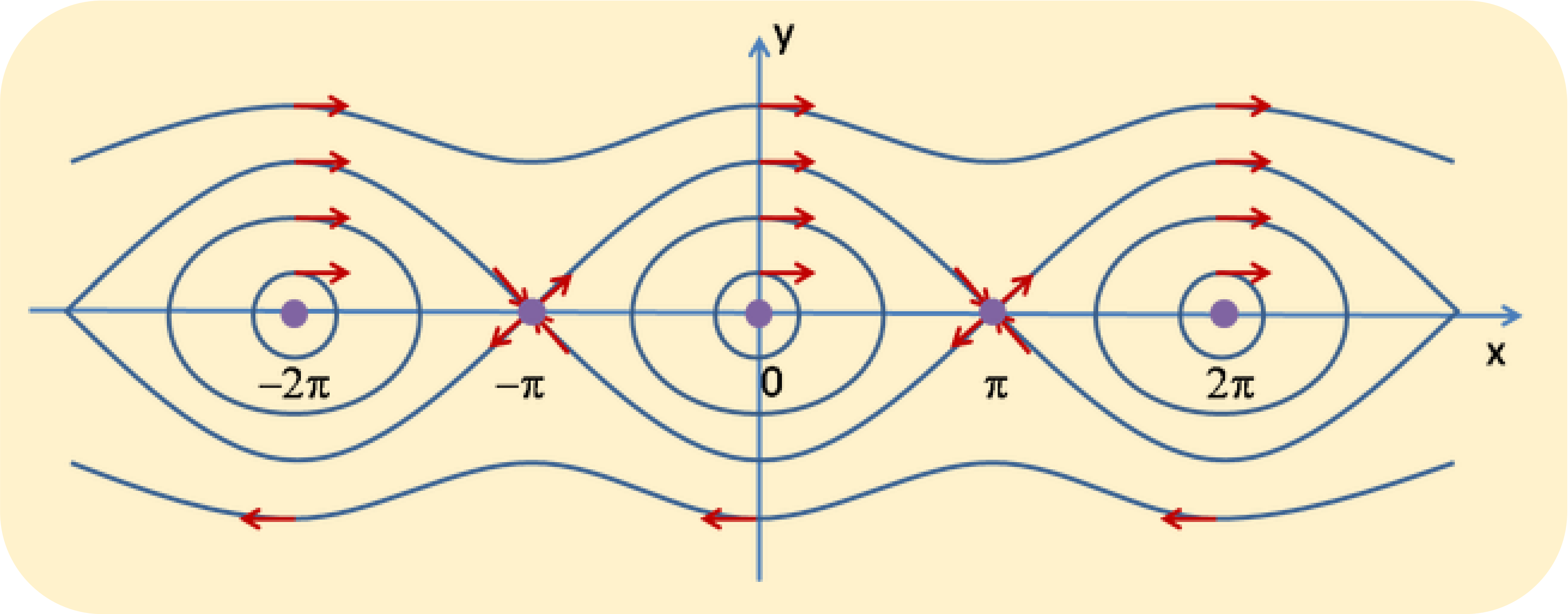


Движение вдоль обеих сепаратрис происходит одинаково: по направлению к особой точке (если узел устойчивый), от особой точки (если узел неустойчивый)



Пусть $|\lambda_2| < |\lambda_1|$, тогда остальные траектории выстраиваются относительно сепаратрис так, как на рис. их направление определяется устойчивостью или неустойчивостью узла

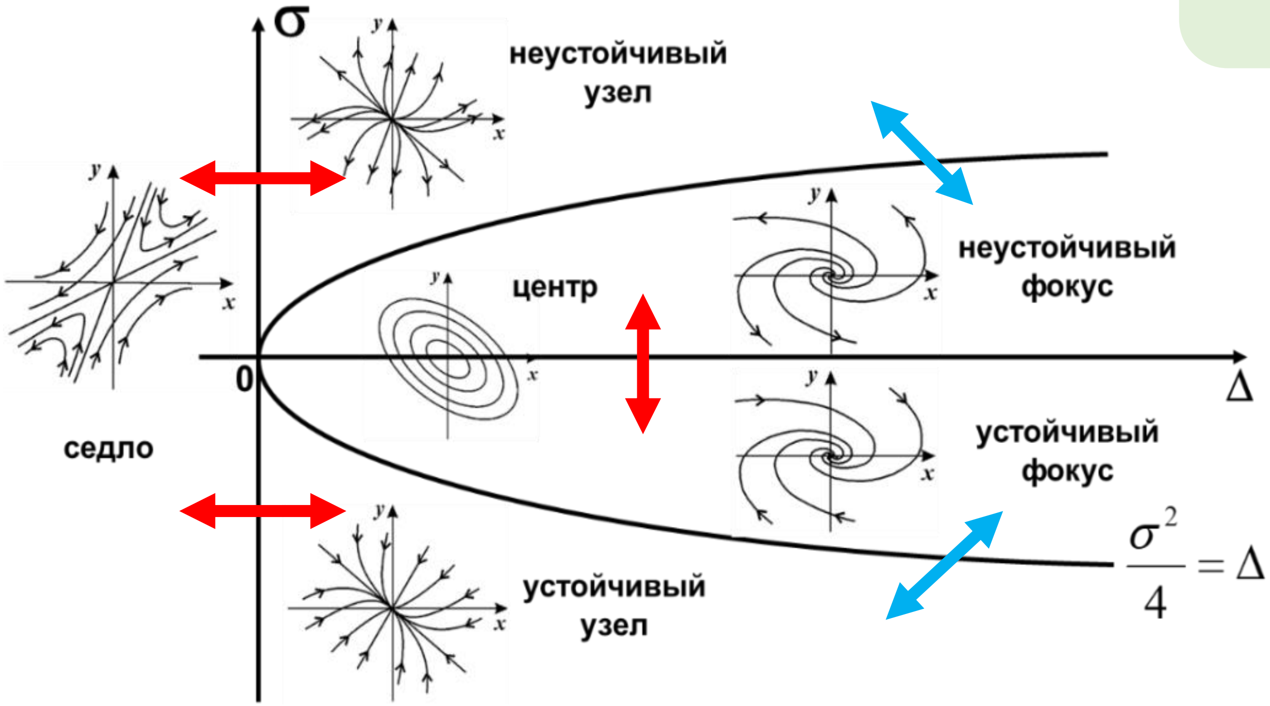
Сепаратрисы в нелинейных системах



5 стационарных состояний:
2 седла, 3 центра

Бифуркация – качественное изменение динамического поведения системы:

- изменение типа устойчивости
- изменение числа стационарных состояний



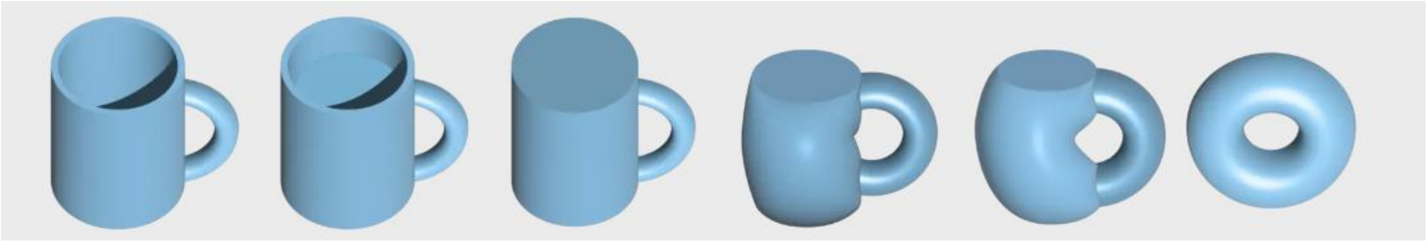
Бифуркационная диаграмма

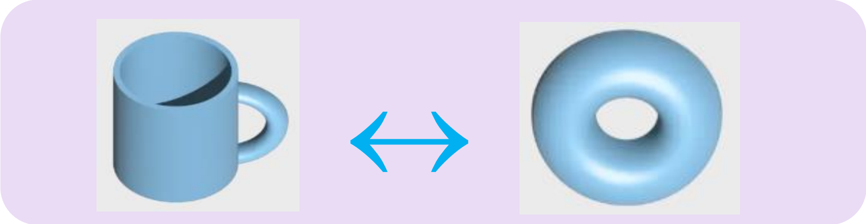
Бифуркационные переходы:
седло ↔ уст. узел
седло ↔ неуст. узел
уст. фокус ↔ неуст. фокус

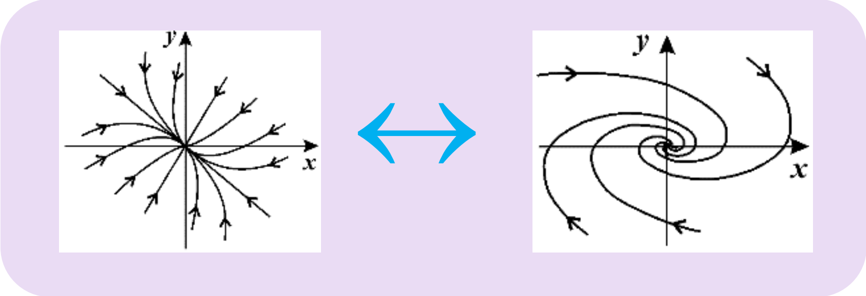
Не являются бифуркациями:
неуст. фокус ↔ неуст. узел
уст. фокус ↔ уст. узел

Почему переход фокус ↔ узел не бифуркация?

Тополо́гия — изучает свойства пространств, которые остаются неизменными при непрерывных деформациях.
С точки зрения топологии, кружка и бублик (полноторий) — неотличимы.







Жюль Анри Пуанкаре́
(1854-1912)

Объекты, которые получаются в результате деформации, происходящих ***без разрывов и склеиваний***, гомеоморфны (одинаковы). Топология – «резиновая геометрия»