



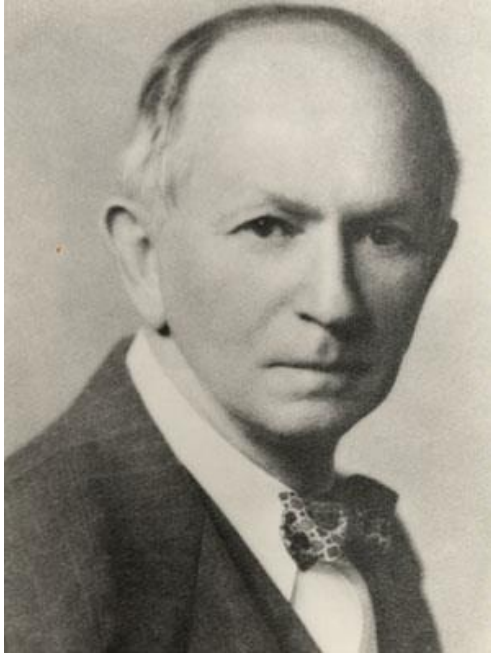
Модели, описываемые двумя обыкновенными дифференциальными уравнениями

Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина

E-mail: plusn@yandex.ru

<http://mathbio.ru>

Модель Лотки



Альфред
Джеймс Лотка
(1880 – 1949)

Модель Вольтерры



Вито Вольтерра
(1860 — 1940)

Исследование системы 2-х дифференциальных уравнений

Нелинейная
система

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

1. Стационарные состояния

$$\begin{aligned}P(x, y) &= 0 \\ Q(x, y) &= 0\end{aligned} \quad \rightarrow \quad \begin{aligned}(\bar{x}_1, \bar{y}_1) \\ (\bar{x}_2, \bar{y}_2) \\ \dots\end{aligned}$$

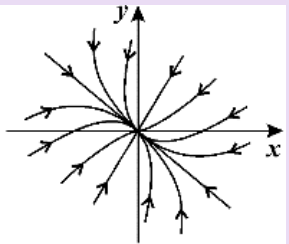
2. Коэффициенты линеаризации

$$\begin{aligned}a &= P'_x(\bar{x}, \bar{y}) & b &= P'_y(\bar{x}, \bar{y}) \\ c &= Q'_x(\bar{x}, \bar{y}) & d &= Q'_y(\bar{x}, \bar{y})\end{aligned}$$

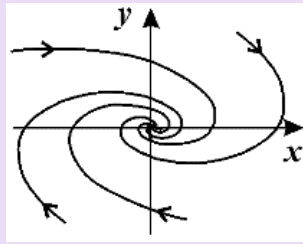
3. Характеристические числа

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

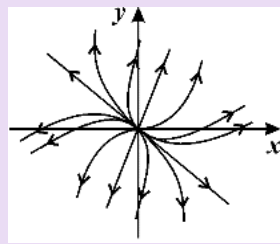
4. Типы динамического поведения вблизи $(\bar{x}, \bar{y})$



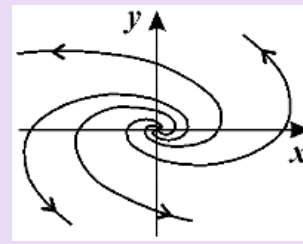
Устойчивый
узел



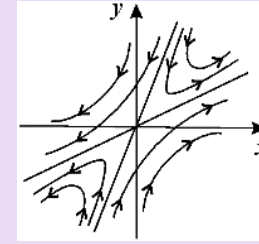
Устойчивый
фокус



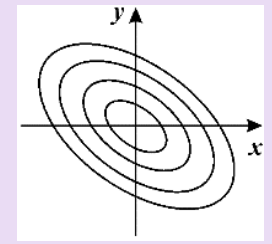
Неустойчивый
узел



Неустойчивый
фокус

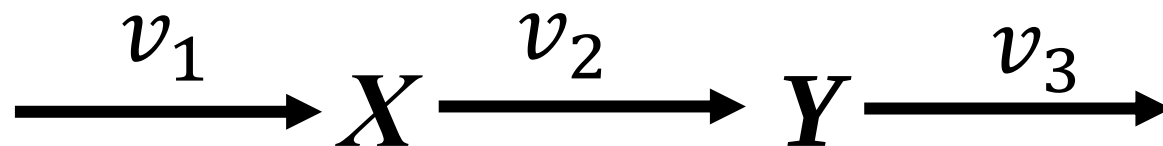


Седло



Центр

Система линейных химических реакций



Вещество X

- притекает извне с постоянной скоростью v_1
- превращается в вещество Y со скоростью $v_2 = k_2 X$

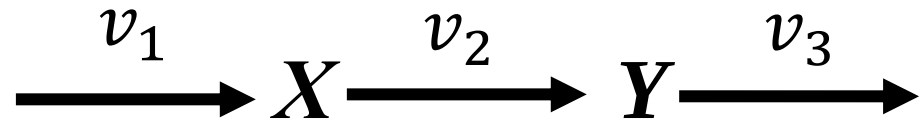
Вещество Y

- образуется из вещества X со скоростью $v_2 = k_2 X$
- выводится из сферы реакции со скоростью $v_3 = k_3 Y$

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2 x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2 x - k_3 y\end{aligned}$$

Линейная
автономная система
2-х ОДУ

Исследование модели



$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2x - k_3y\end{aligned}$$

Стационарное состояние системы

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= 0 \\ \frac{dy}{dt} &= 0\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}k_1 - k_2x &= 0 \\ k_2x - k_3y &= 0\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}\bar{x} &= \frac{k_1}{k_2} \\ \bar{y} &= \frac{k_1}{k_3}\end{aligned}$$

Тип стационарного состояния

Характеристический
определитель

$$\begin{vmatrix} -k_2 - \lambda & 0 \\ k_2 & -k_3 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Характеристическое
уравнение

$$(k_2 + \lambda)(k_3 + \lambda) = 0$$

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2x - k_3y \end{aligned}$$

Корни
характеристического
уравнения

$$\lambda_1 = -k_2 \quad \lambda_2 = -k_3$$

Корни действительные, $\lambda_{1,2} < 0$

устойчивый узел

Фазовый портрет

Главные изоклины

$$\frac{dy}{dx} = \frac{k_2x - k_3y}{k_1 - k_2x} = \operatorname{tg}\alpha$$

Уравнение изоклины
горизонтальных касательных

$$\alpha = 0^\circ$$

$$\frac{dy}{dx} = 0, y = \frac{k_2x}{k_3}$$

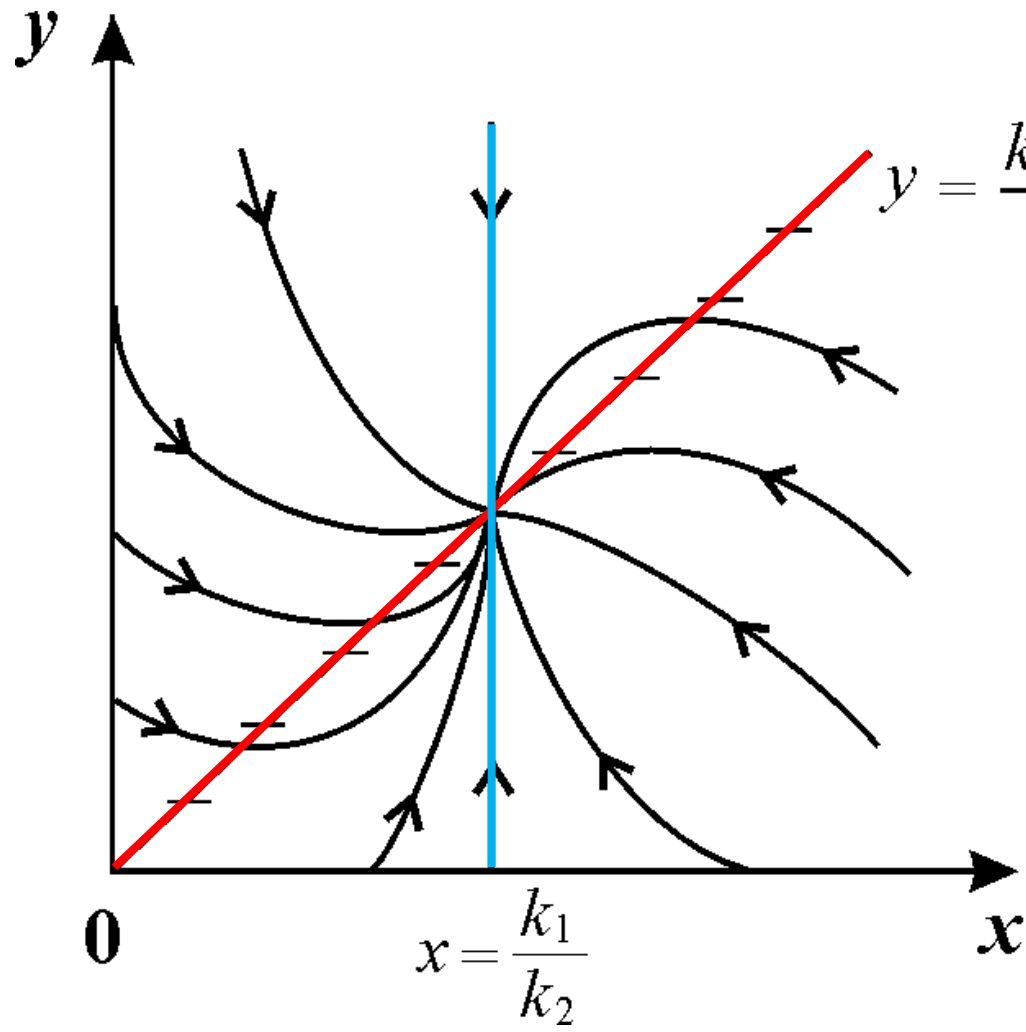
Уравнение изоклины
вертикальных касательных

$$\alpha = 90^\circ$$

$$\frac{dy}{dx} = \infty, x = \frac{k_1}{k_2}$$

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2x - k_3y\end{aligned}$$

Фазовый портрет

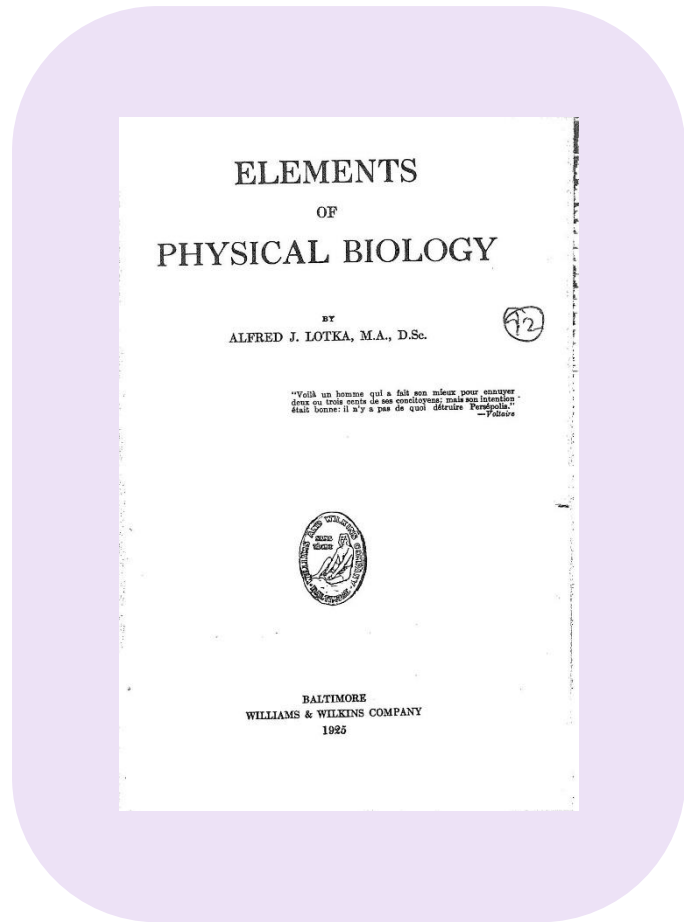


Изоклина вертикальных
касательных

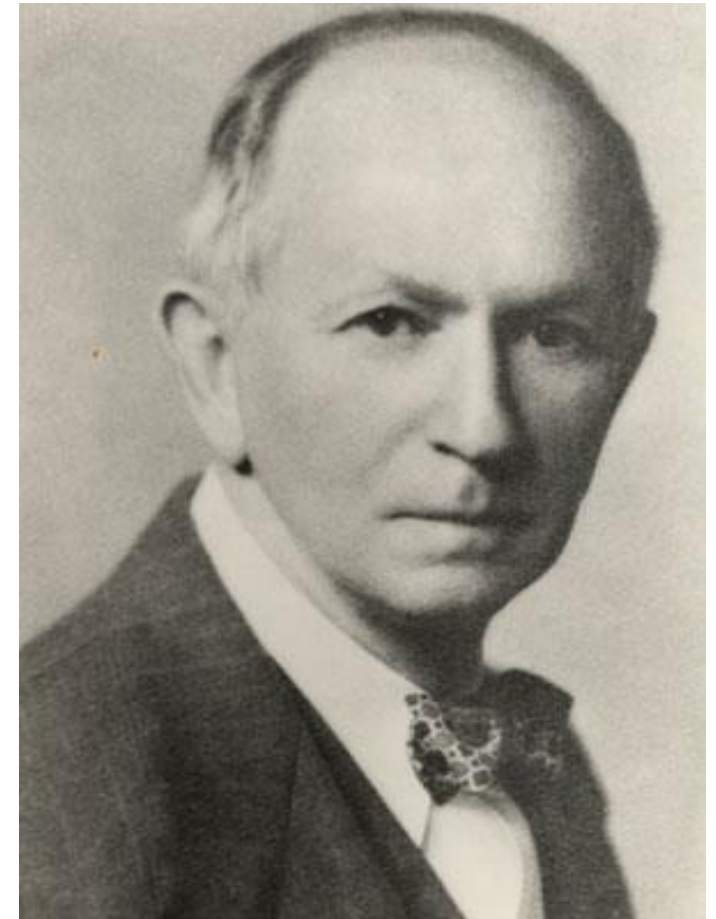
Изоклина
горизонтальных
касательных

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1 - k_2 x \\ \frac{dy}{dt} &= k_2 x - k_3 y\end{aligned}$$

Кинетические уравнения Лотки



Elements of Physical Biology, 1925



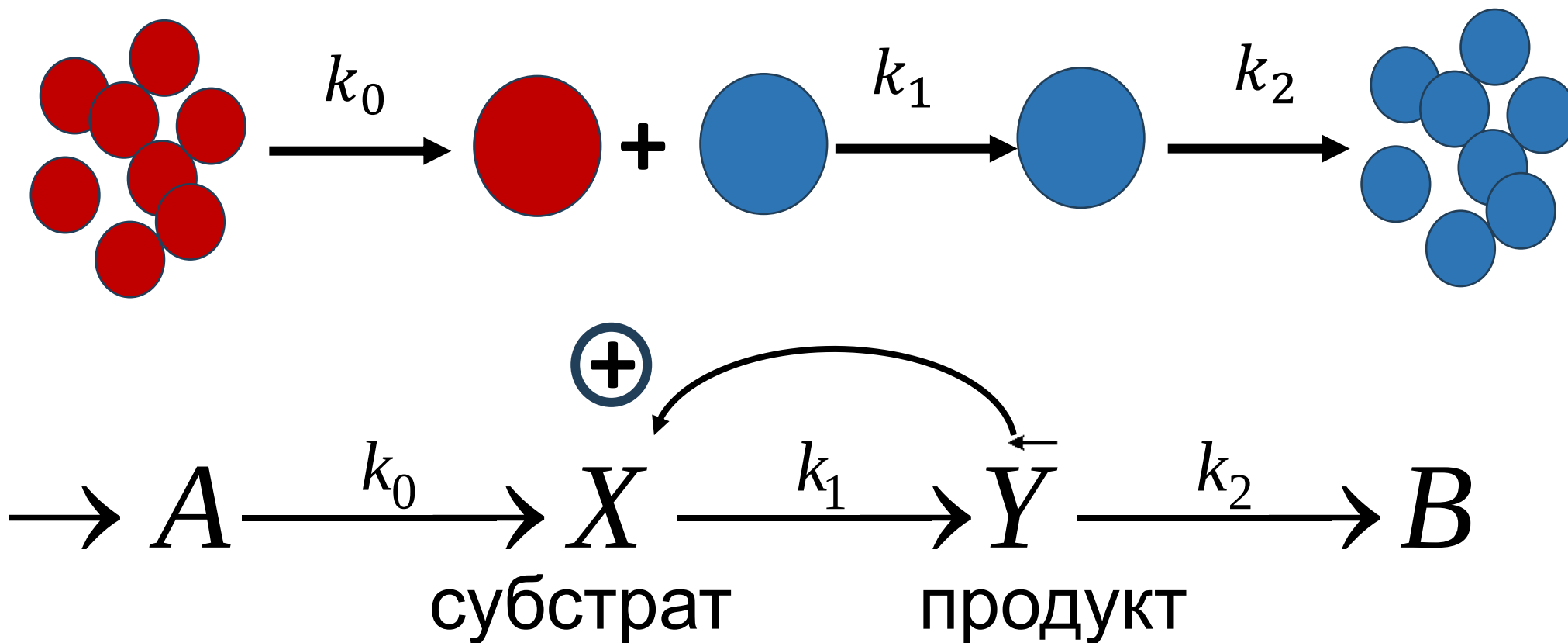
Альфред Джеймс Лотка
(1880 –1949)

МОДЕЛЬ ЛОТКИ



- Пусть в некотором объеме находится в избытке вещество **A**
- Молекулы **A** с некоторой постоянной скоростью k_0 превращаются в молекулы вещества **X**
- Вещество **X** может превращаться в вещество **Y** с константой скорости k_1 , причем скорость этой реакции тем больше, чем больше концентрация вещества **Y** (реакция второго порядка).
- Молекулы **Y** в свою очередь необратимо распадаются с константой k_2 , в результате образуется вещество **B**

МОДЕЛЬ ЛОТКИ



Активация продуктом

МОДЕЛЬ ЛОТКИ



Система уравнений, описывающих реакцию

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y\end{aligned}$$

$$P(x, y)$$

$$Q(x, y)$$

Стационарное состояние системы

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}P(x, y) &= 0 \\ Q(x, y) &= 0\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}k_0 - k_1xy &= 0 \\ k_1xy - k_2y &= 0\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}\bar{x} &= \frac{k_2}{k_1} \\ \bar{y} &= \frac{k_0}{k_2}\end{aligned}$$

Линеаризация системы вблизи стационарного состояния

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y\end{aligned}$$

$$\frac{\partial P}{\partial x} = -k_1\bar{y} = -\frac{k_1k_0}{k_2}$$

$$\frac{\partial P}{\partial y} = -k_1\bar{x} = -k_2$$

$$\frac{\partial Q}{\partial x} = k_1\bar{y} = \frac{k_1k_0}{k_2}$$

$$\frac{\partial Q}{\partial y} = k_1\bar{x} - k_2 = 0$$

Характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} -\frac{k_1 k_0}{k_2} - \lambda & -k_2 \\ \frac{k_1 k_0}{k_2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Характеристический
определитель

$$\frac{\partial P}{\partial x} = -\frac{k_1 k_0}{k_2} \quad \frac{\partial P}{\partial y} = -k_2$$

$$\frac{\partial Q}{\partial x} = \frac{k_1 k_0}{k_2} \quad \frac{\partial Q}{\partial y} = 0$$

Коэффициенты
линеаризации

$$\lambda^2 + \lambda \frac{k_1 k_0}{k_2} + k_0 k_1 = 0$$

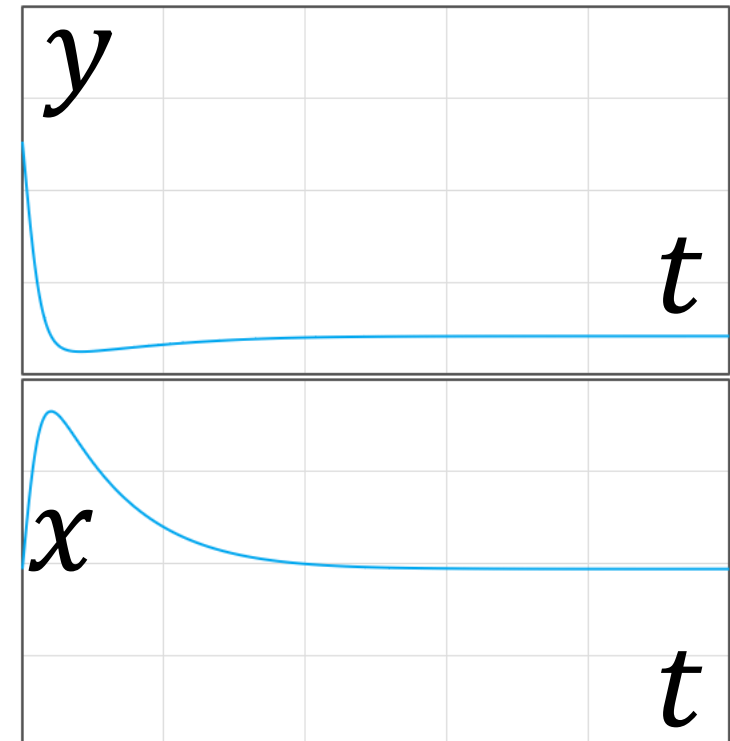
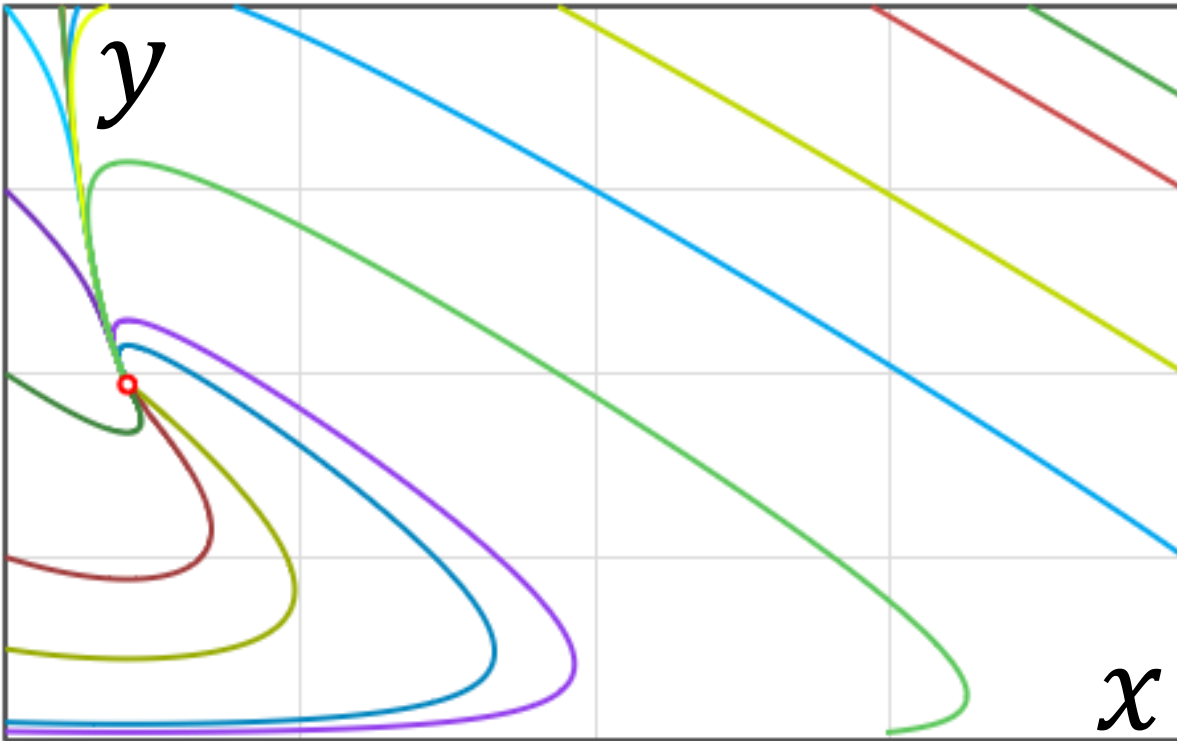
Характеристическое
уравнение

Если $\left(\frac{k_1 k_0}{k_2}\right)^2 > 4k_0 k_1$

Корни действительные, $\text{Re } \lambda_{1,2} < 0$

или $k_2 < \frac{\sqrt{k_0 k_1}}{2}$

особая точка – **устойчивый узел**,
монотонное приближение к
стационарному состоянию



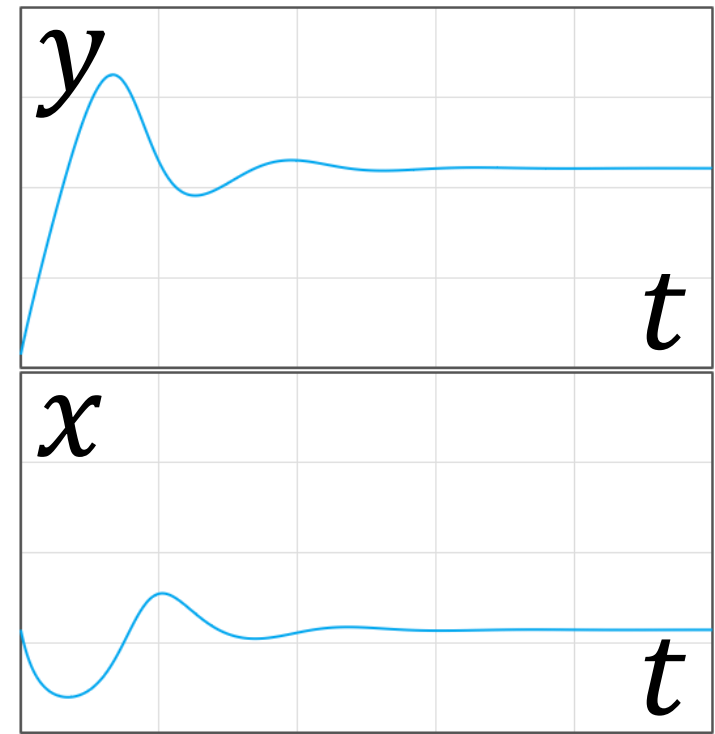
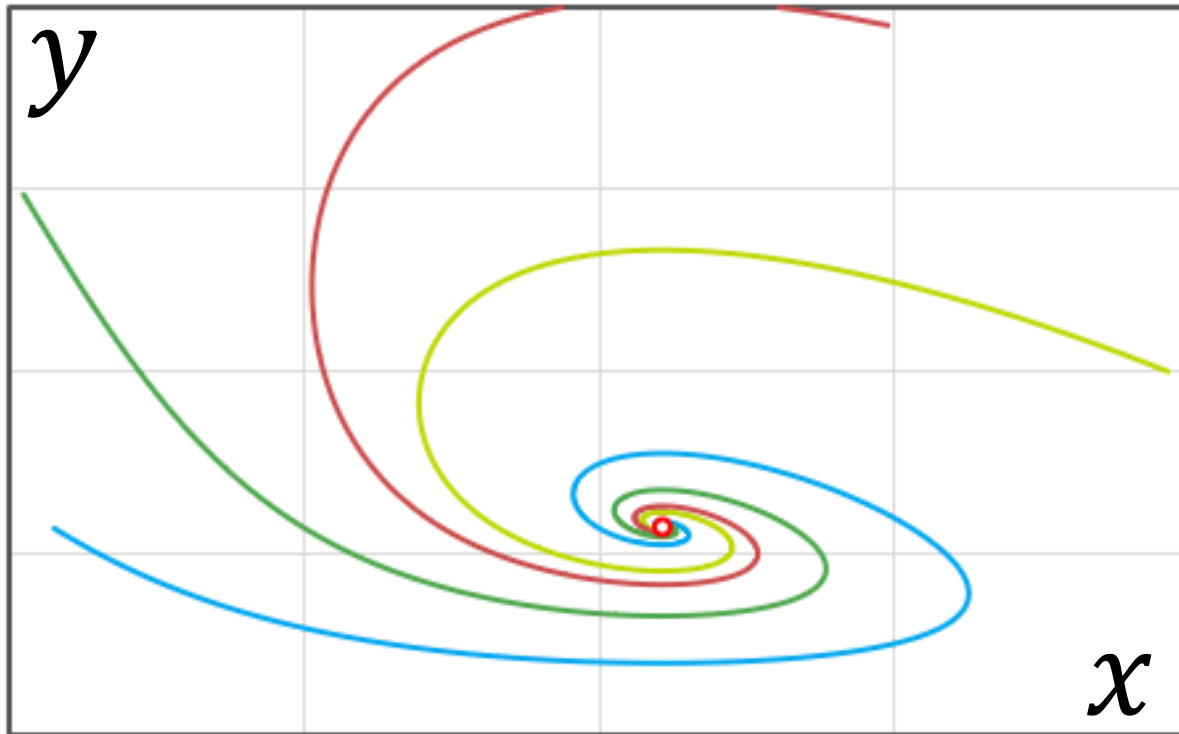
Если $\left(\frac{k_1 k_0}{k_2}\right)^2 < 4k_0 k_1$

Корни комплексно-сопряженные,

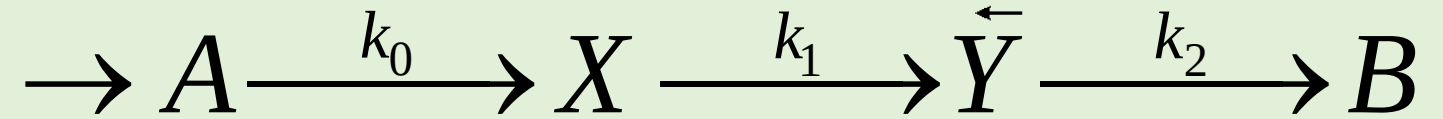
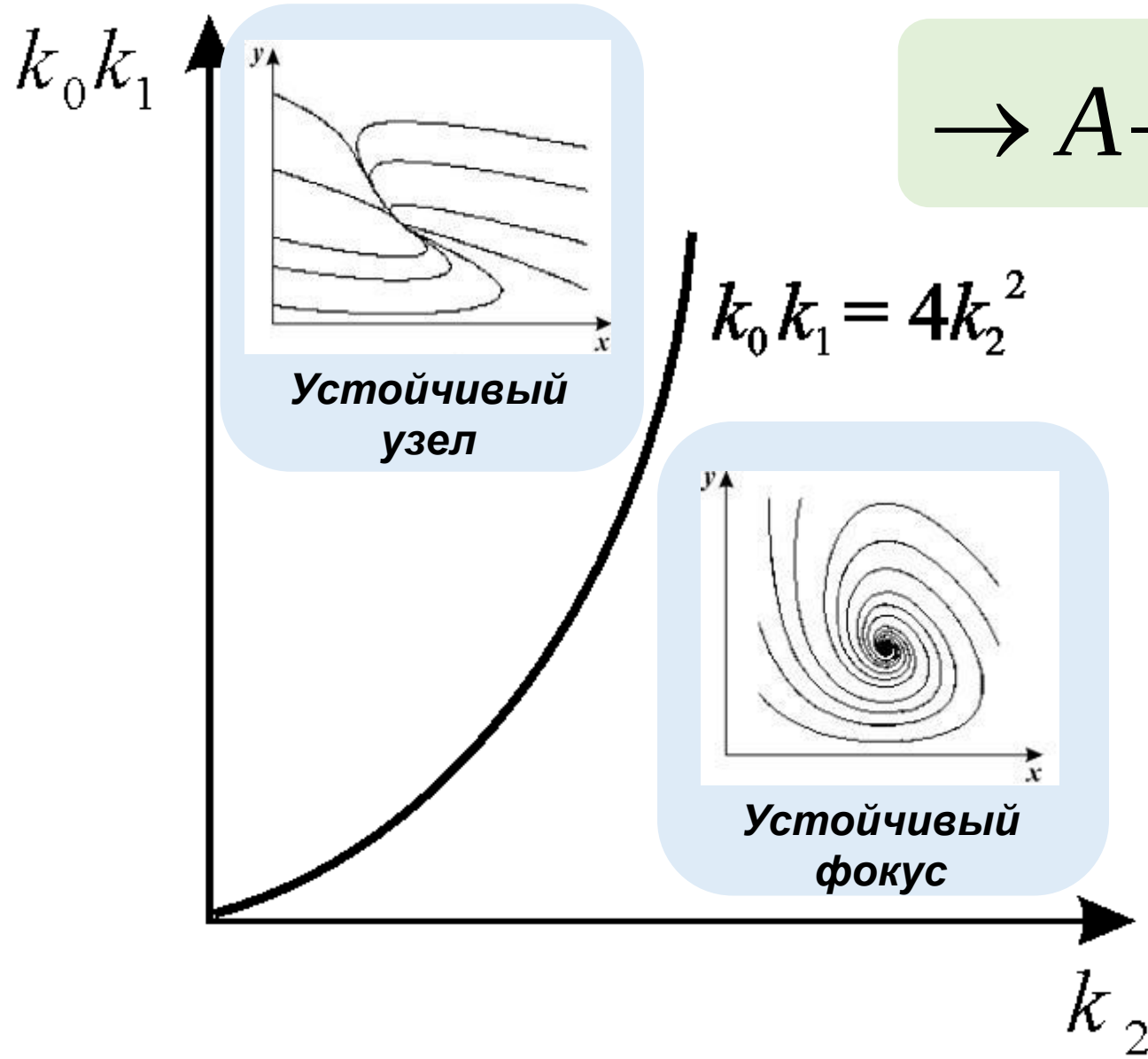
$$\operatorname{Re} \lambda_{1,2} < 0$$

или $k_2 > \frac{\sqrt{k_0 k_1}}{2}$

особая точка – **устойчивый фокус**,
затухающие колебания

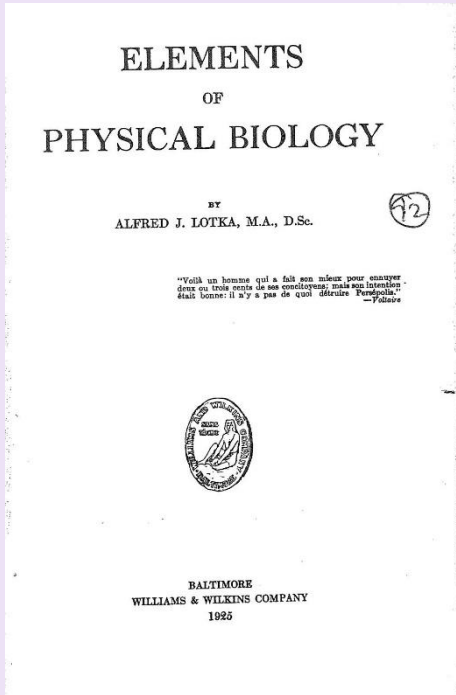


Параметрическая диаграмма



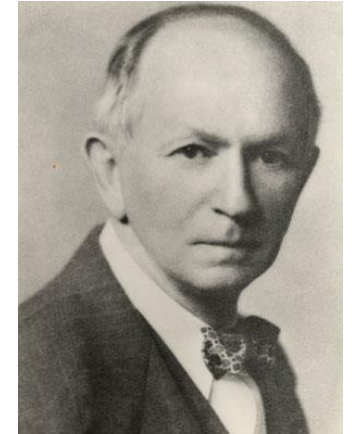
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1 xy \\ \frac{dy}{dt} &= k_1 xy - k_2 y\end{aligned}$$

Кинетические уравнения Лотки



Elements of Physical Biology, 1925

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y\end{aligned}$$



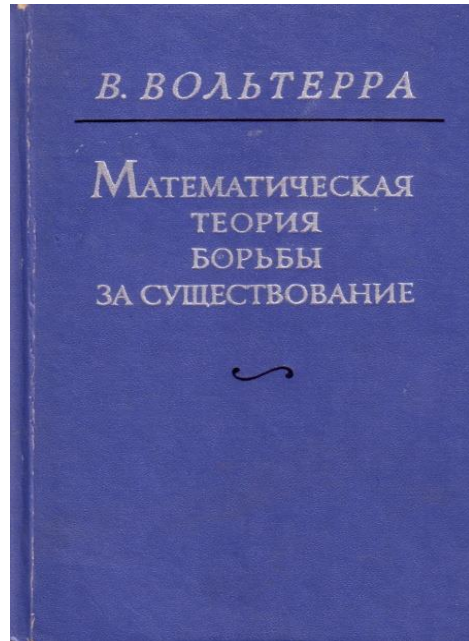
Альфред
Джеймс Лотка
(1880 –1949)

Химические реакции

Взаимодействие особей

...

Модель «Хищник-жертва»



Volterra V. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. — Mem. Accad. naz. Lincei. Ser. 6, 1926.



Вито Вольтерра
(1860 — 1940)

Vito Volterra.
Lecons sur la Theorie
Mathematique de la Lutte
pour la Vie. Paris, 1931

«Изменчивость и колебания
численности особей у совместно
обитающих видов животных»

Рождение модели «Хищник-жертва»



Умберто Д'Анкона
(1896-1964)

- Беседы с зоологом
Умберто Д'Анкона

- Статистика рыбных
рынков на Адриатике

La Lotta per l'Esistenza (1942)
«Борьба за существование»

(Посвящено Вито Вольтерре)



Вито Вольтерра
(1860 — 1940)

Модель Вольтерры

x



y



в некотором
ограниченном ареале
живут хищники и
жертвы



Зайцы питаются
растительной
пищей
 $\frac{dx}{dt} \sim x$



Гибель
зайцев
 $\frac{dx}{dt} \sim -xy$



Волки могут
питаться лишь
зайцами
 $\frac{dy}{dt} \sim xy$



Процесс
естественной
смертности волков
 $\frac{dy}{dt} \sim -y$

Модель Вольтерры



$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y$$



$$\frac{dy}{dt} = \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y$$



Модель Вольтерры

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y$$

$$\frac{dy}{dt} = \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y$$

• x — численность жертв (травоядных)

• y — численность хищников

• ε_x — вероятность того, что травоядные размножатся

• γ_{xy} — вероятность того, что травоядное будет съедено хищником

• γ_{yx} — вероятность того, что хищнику хватит еды на дальнейшее размножение

• ε_y — вероятность того, что хищник умрет

Стационарные состояния системы

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}P(x, y) &= 0 \\ Q(x, y) &= 0\end{aligned}$$



$$\begin{aligned}\varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y &= 0 \\ \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y &= 0\end{aligned}$$



$$\text{I. } \bar{x}_1 = 0 \quad \bar{y}_1 = 0$$



$$\text{II. } \bar{x}_2 = \frac{\varepsilon_y}{\gamma_{yx}} \quad \bar{y}_2 = \frac{\varepsilon_x}{\gamma_{xy}}$$

Линеаризация системы вблизи стационарного состояния

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y\end{aligned}$$

$$\frac{\partial P}{\partial x} = \varepsilon_x - \gamma_{xy} \bar{y}$$

$$\frac{\partial P}{\partial y} = -\gamma_{xy} \bar{x}$$

$$\frac{\partial Q}{\partial x} = \gamma_{yx} \bar{y}$$

$$\frac{\partial Q}{\partial y} = -\varepsilon_y + \gamma_{yx} \bar{x}$$

Характеристические уравнения для линеаризованной системы

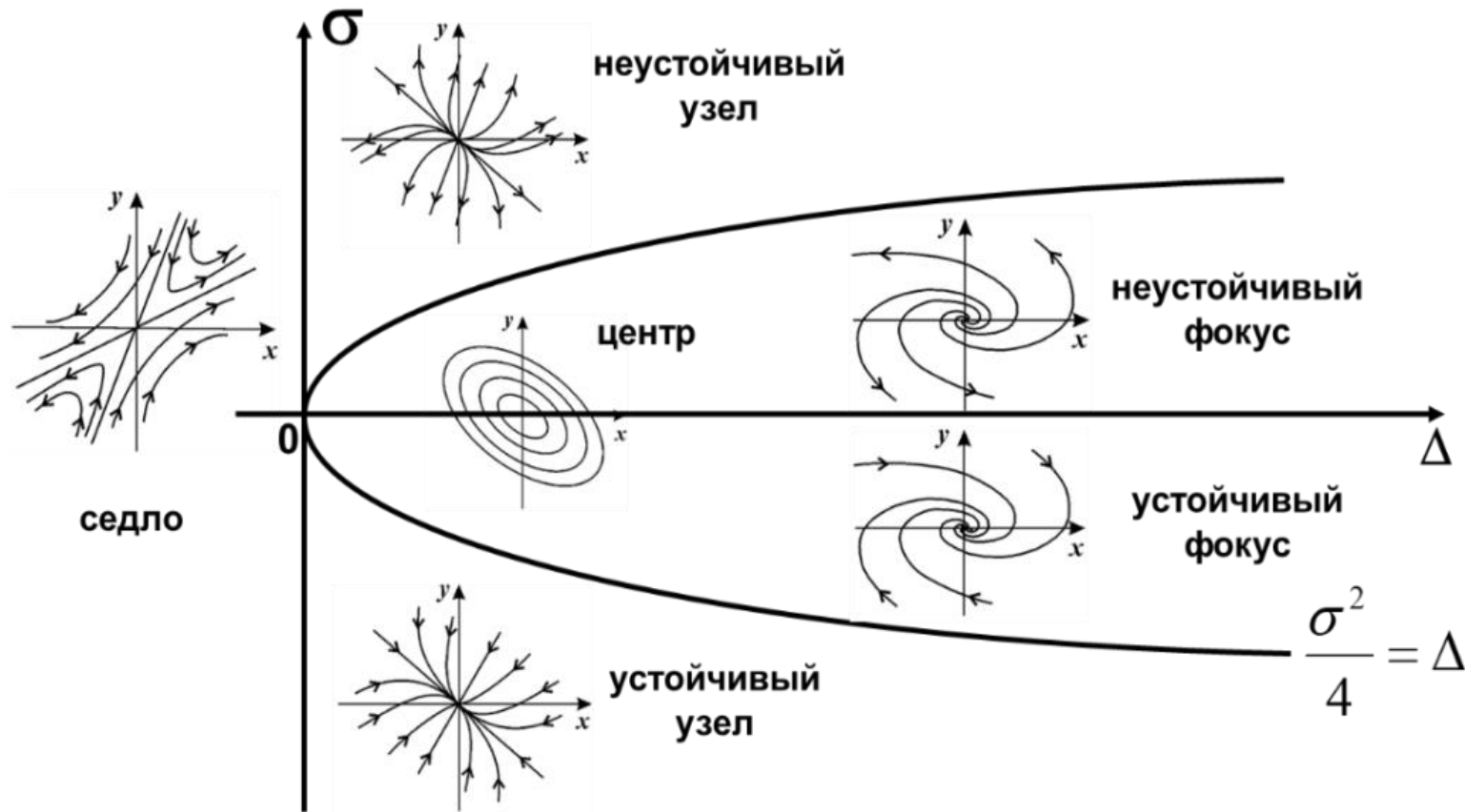
$$\begin{vmatrix} \varepsilon_x - \lambda & 0 \\ 0 & -\varepsilon_y - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{\varepsilon_y \gamma_{xy}}{\gamma_{yx}} \\ \frac{\varepsilon_x \gamma_{yx}}{\gamma_{xy}} & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\lambda^2 - \lambda(\varepsilon_x - \varepsilon_y) - \varepsilon_x \varepsilon_y = 0$$

$$\lambda^2 + \varepsilon_x \varepsilon_y = 0$$

Определение типа стационарного состояния



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

$\Delta < 0$,
особая точка –
седло

$\sigma = 0, \Delta > 0$,
особая точка –
центр

Определение типа стационарного состояния

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

$$\lambda^2 - \lambda(\varepsilon_x - \varepsilon_y) - \varepsilon_x\varepsilon_y = 0$$

$$\sigma = (\varepsilon_x - \varepsilon_y)$$

$$\Delta = -\varepsilon_x\varepsilon_y$$

$$\Delta < 0,$$

особая точка – седло
 $\lambda_{1,2}$ – действительные,
разных знаков

$$\lambda^2 + \varepsilon_x\varepsilon_y = 0$$

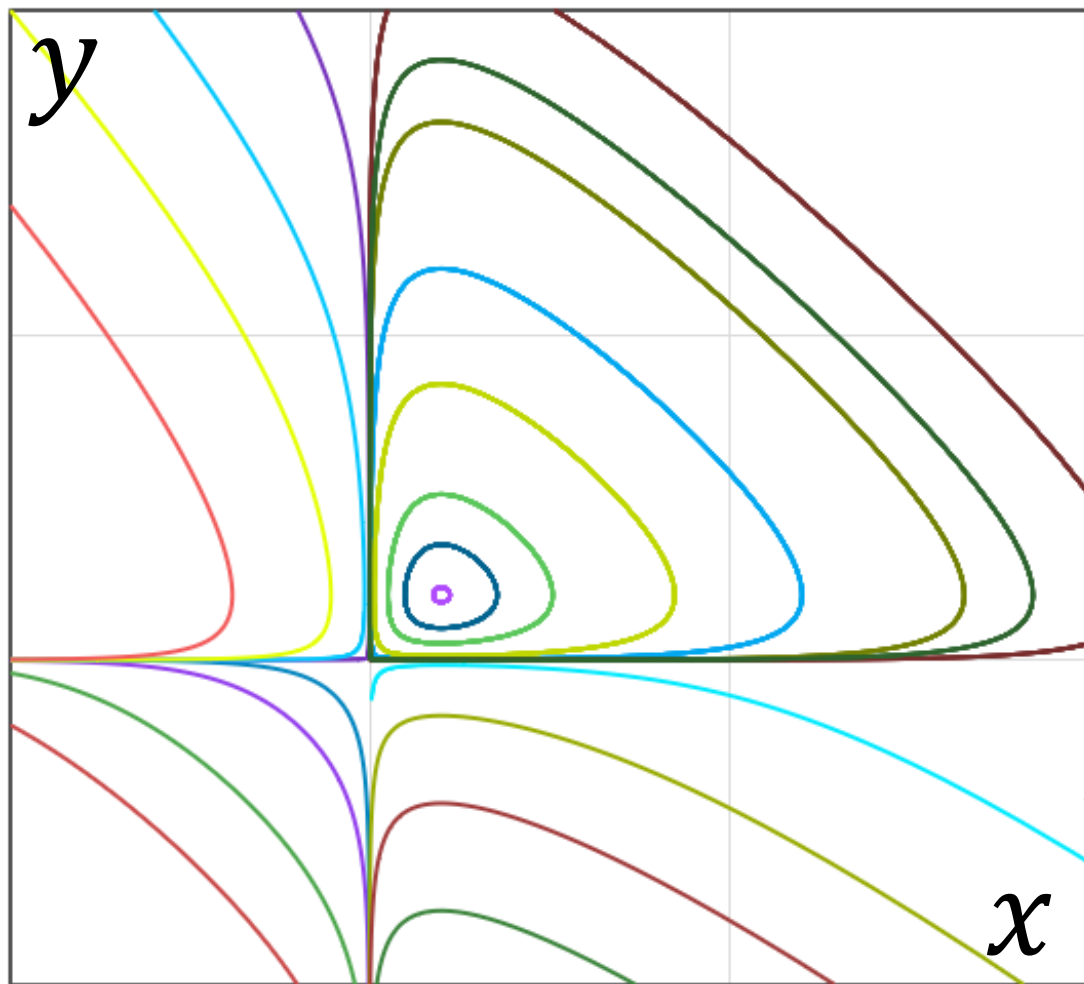
$$\sigma = 0$$

$$\Delta = \varepsilon_x\varepsilon_y$$

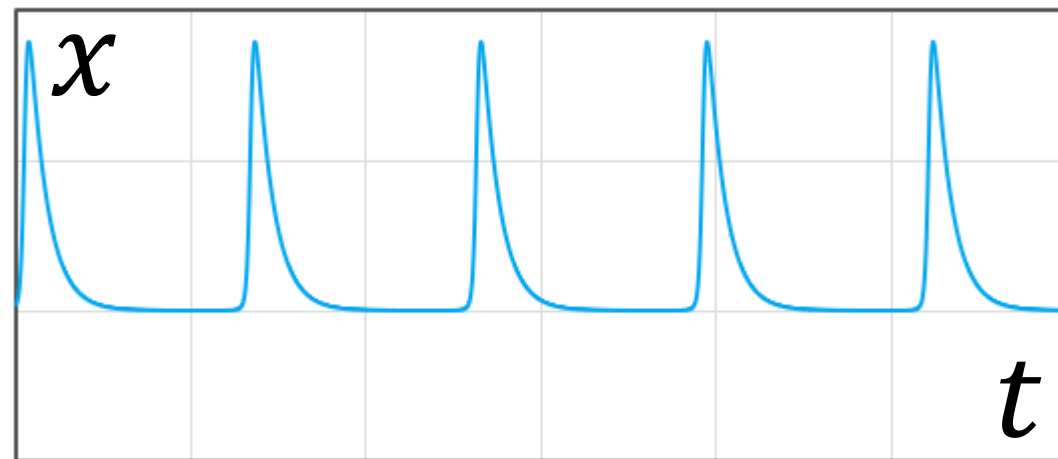
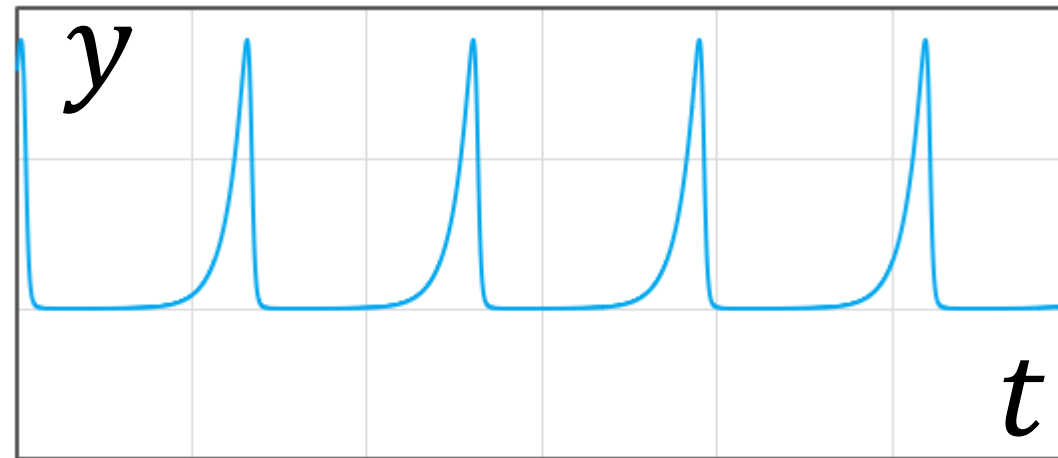
$$\sigma = 0, \Delta > 0,$$

особая точка – центр
 $\lambda_{1,2}$ – чисто мнимые

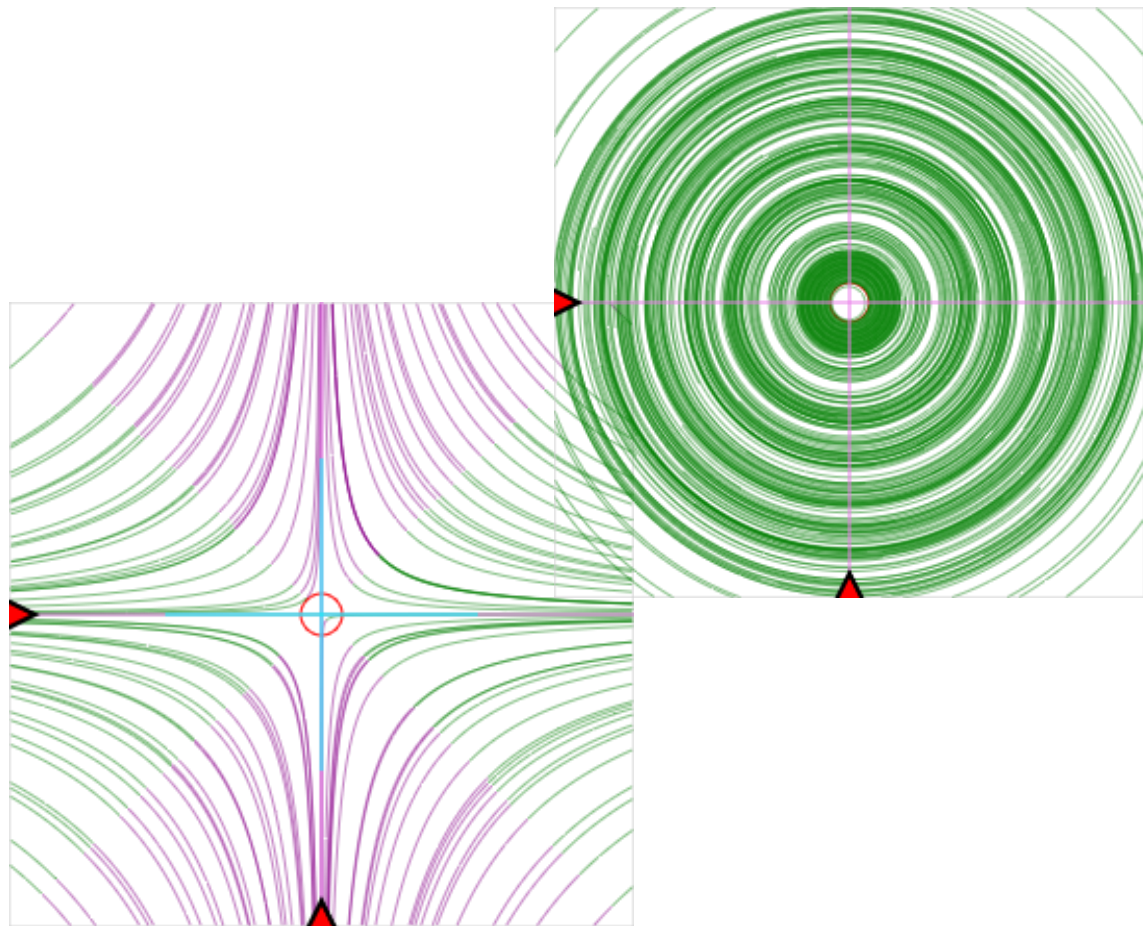
Фазовый портрет



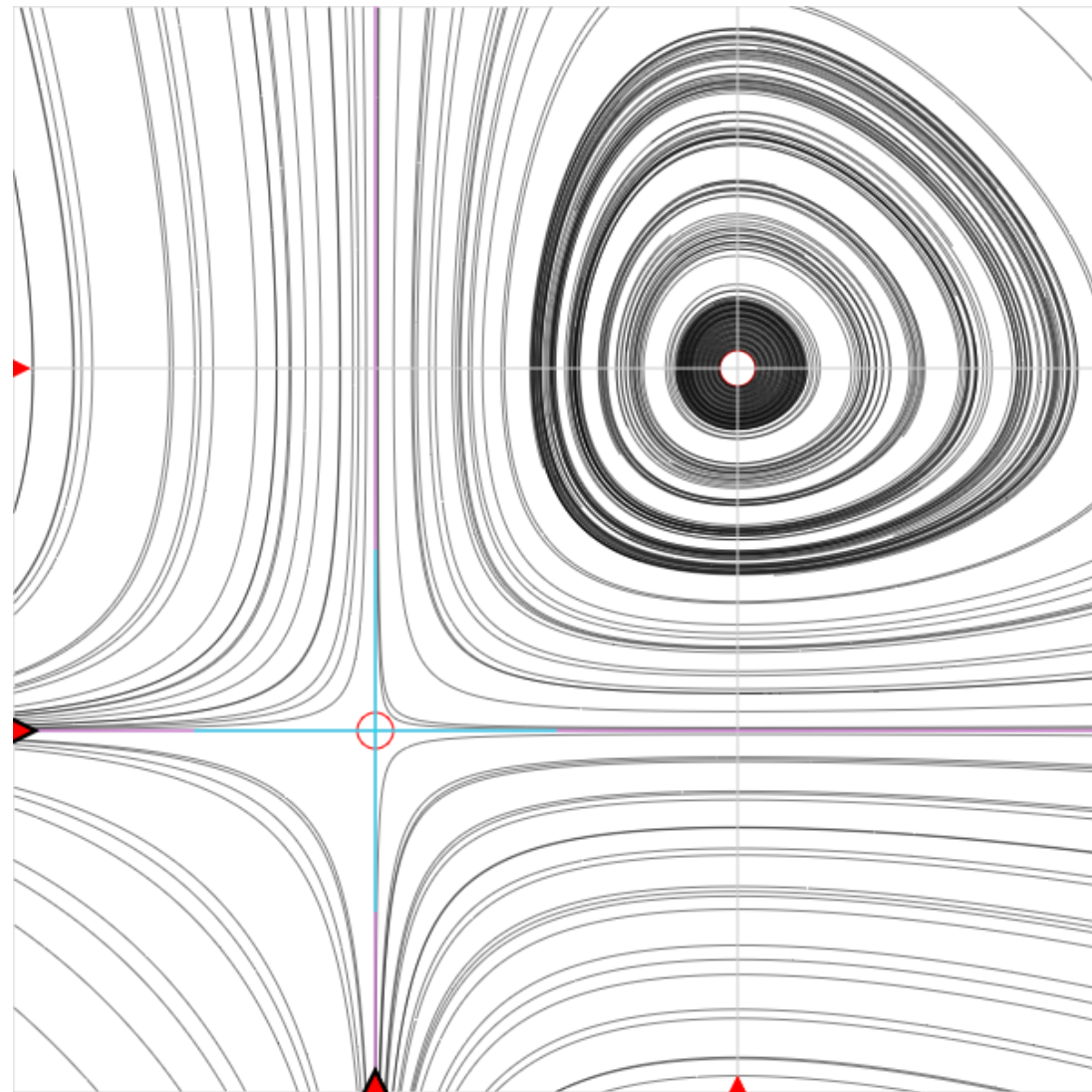
Кинетические кривые



Линеаризованная система в малой окрестности стационарных состояний



Нелинейная система

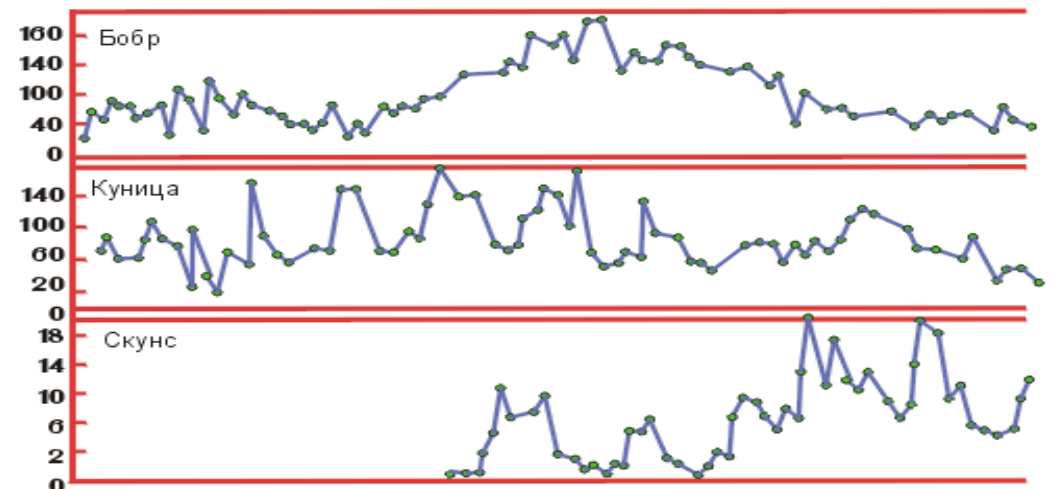
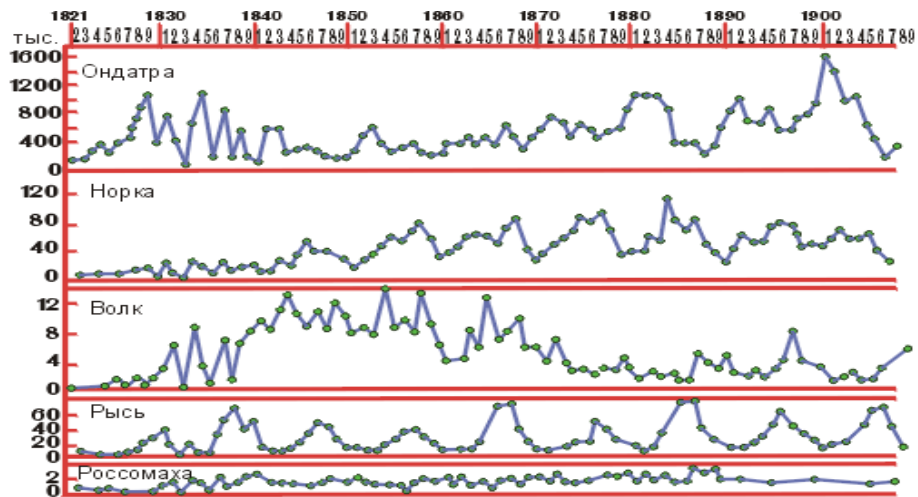


Предположения модели Вольтерры

- Популяция жертв всегда имеет достаточное количество пищи.
- Получение пищи в популяции хищников полностью зависит от размера популяции жертв.
- Скорость изменения популяции пропорциональна ее размеру.
- Окружающая среда не меняется в пользу одного вида, а генетическая адаптация несущественна.
- У хищников нет ограничений в потреблении пищи.
- Обе популяции можно описать одной переменной (то есть, популяции не имеют пространственного или возрастного распределения, которое может вносить вклад в динамику).

Модель Вольтерры показывает важные свойства популяций хищников и жертв:

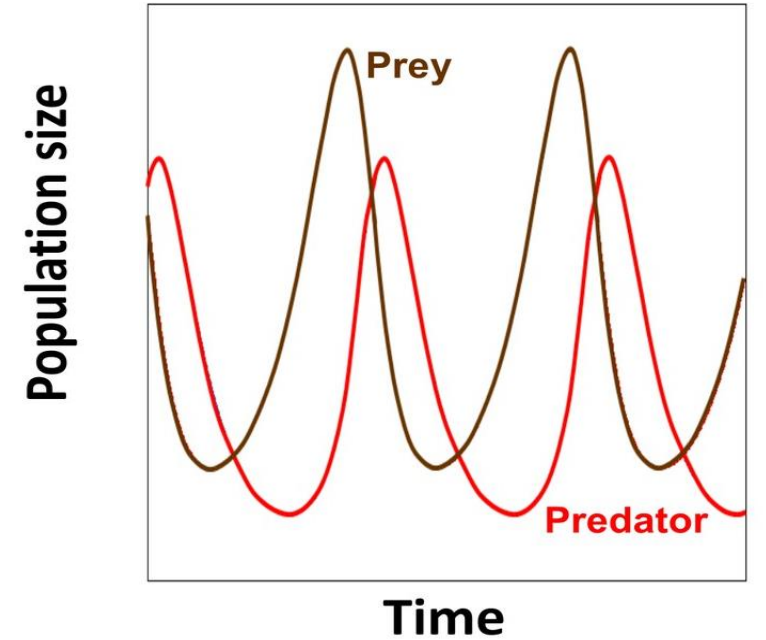
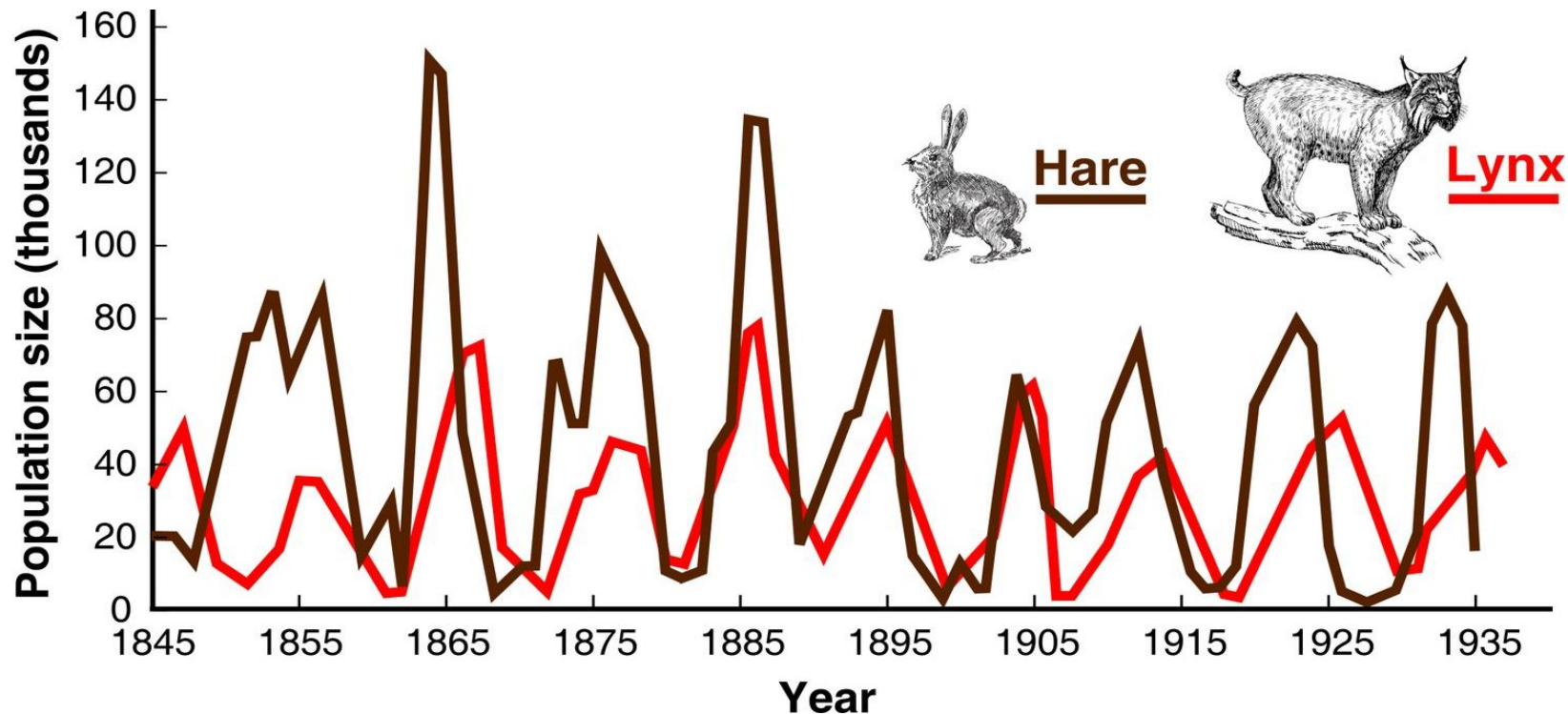
- Динамика популяций хищников и жертв имеет тенденцию к колебаниям. Колебания численности хищников и жертв наблюдаются в естественных популяциях.



Численность пушных зверей по данным компании Гудзонова залива.
(Сетон-Томсон, Торонто, 1911)

Кривые численности зайца и рыси в Канаде

(по К. Вилли, В. Детье, 1974)



Модель
Лотки-Вольтерры

Модель Вольтерры показывает важные свойства популяций хищников и жертв:

- Стационарная численность жертв $\bar{x}$ зависит от параметров хищника, а стационарная численность хищника $\bar{y}$ — от параметров жертв.

$$\bar{x} = \frac{\varepsilon_y}{\gamma_{yx}} \quad \bar{y} = \frac{\varepsilon_x}{\gamma_{xy}}$$

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y \end{aligned}$$

Увеличение скорости роста жертв, ε_x , приводит к увеличению стационарной численности хищника, но не стационарной численности жертв.
Улучшение среды обитания для жертвы выгодно хищнику, а не жертве

Как учесть самоограничение численности?

Модель Вольтерры

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y\end{aligned}$$

Модель Ферхюльста

$$\frac{dx}{dt} = a \cdot x - b \cdot x \cdot x$$

- Численность популяции жертв не может расти до бесконечности даже в отсутствие хищников в силу ограниченности пищевых ресурсов, ареала существования и проч.
- Такие же «самоограничения» накладываются на популяцию хищников.

Модель Вольтерры с самоограничением



$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y - \delta_x \cdot x \cdot x$$



$$\frac{dy}{dt} = \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y - \delta_y \cdot y \cdot y$$



Анализ модели

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \varepsilon_x \cdot x - \gamma_{xy} \cdot x \cdot y - \delta_x \cdot x \cdot x \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma_{yx} \cdot x \cdot y - \varepsilon_y \cdot y - \delta_y \cdot y \cdot y\end{aligned}$$

$$\text{I. } \begin{aligned}\bar{x}_1 &= 0 \\ \bar{y}_1 &= 0\end{aligned}$$

Корни
действительные,
 $\lambda_{1,2} > 0$

**неустойчивый
узел**

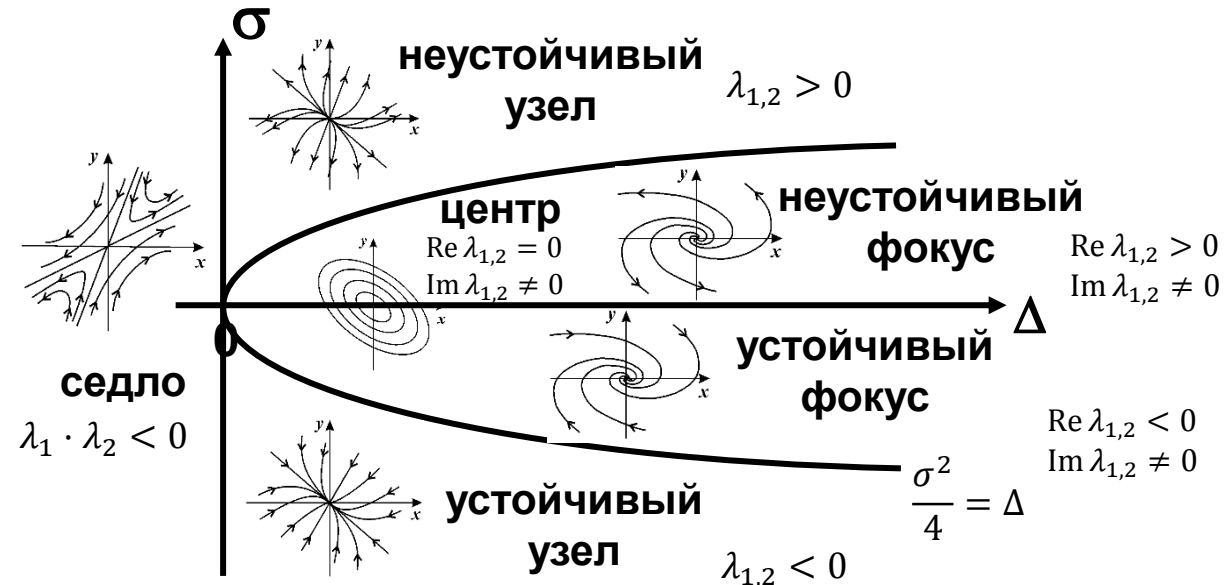
$$\text{II. } \begin{aligned}\bar{x}_2 &= \frac{\varepsilon_x \delta_y - \varepsilon_y \gamma_{xy}}{\delta_x \delta_y - \gamma_{yx} \gamma_{yx}} \\ \bar{y}_2 &= \frac{\varepsilon_y \delta_x - \varepsilon_x \gamma_{yx}}{\delta_x \delta_y - \gamma_{yx} \gamma_{yx}}\end{aligned}$$

1) Корни
действительные,
 $\lambda_{1,2} < 0$

**устойчивый
узел**

2) Корни комплексно-
сопряженные,
 $\text{Re } \lambda_{1,2} < 0$

**устойчивый
фокус**



Фазовый портрет системы



Стационарное состояние асимптотически устойчиво, и решение устойчиво к малым изменениям правых частей уравнений.

Самоограничение популяции приводит к устойчивости ее численности.

Как сделать модель более реалистичной?

Скорость роста популяции жертв x зависит от:

- скорости размножения особей в отсутствие хищников ($\sim x$)
- влияния внутривидовой конкуренции за пищу при ограниченных ресурсах ($\sim \frac{x^2}{K}$)
- влияния хищников в предположении, что хищник перестает убивать, когда насыщается ($\sim \frac{xy}{D+x}$)

Как сделать модель более реалистичной?

Скорость роста популяции хищников y :

- Если для поддержания жизни одного хищника нужно J жертв, то популяция из x жертв сможет обеспечить пищей $\frac{x}{J}$ хищников
- Условие, что количество хищников не превышает критическую величину $\frac{x}{J}$, достигается, если

$$\frac{dy}{dt} = sy - sJ \frac{y^2}{x} \quad (\bar{y} = \frac{x}{J})$$

$$sy$$
$$sJ \frac{y^2}{x}$$

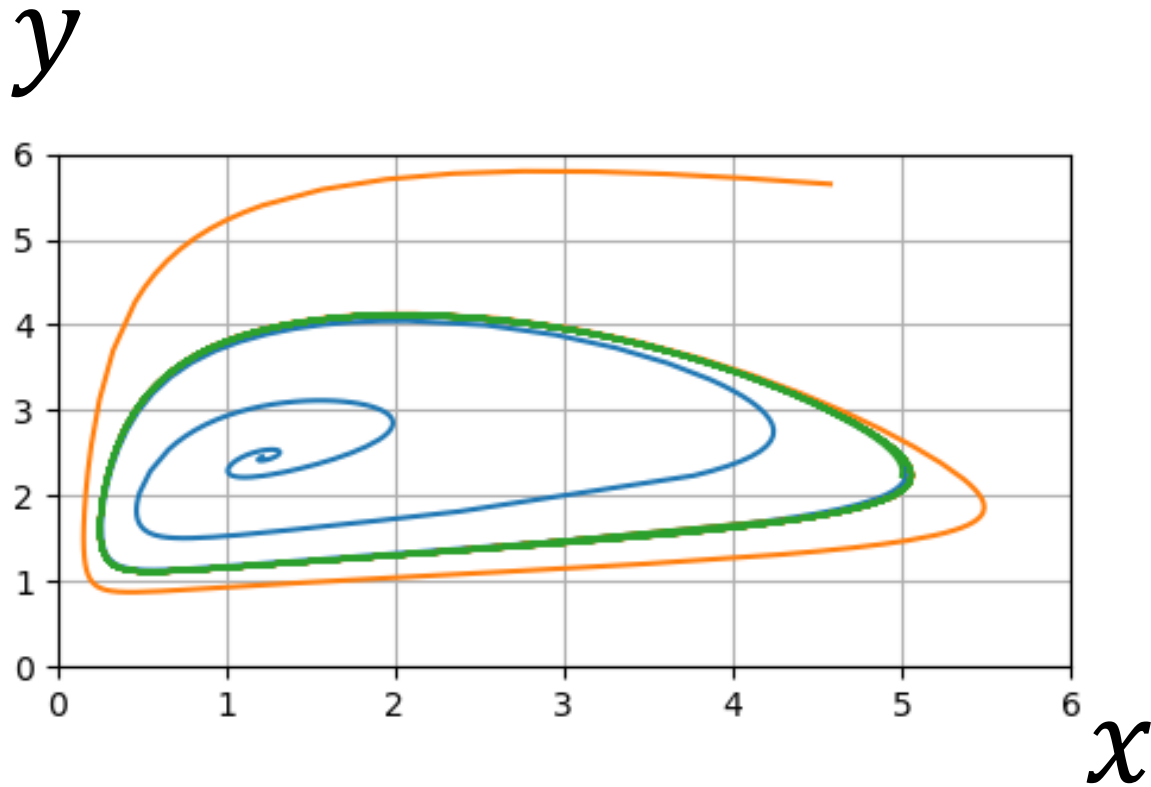
характеризует рост численности хищников

характеризует гибель хищников при недостатке пищи

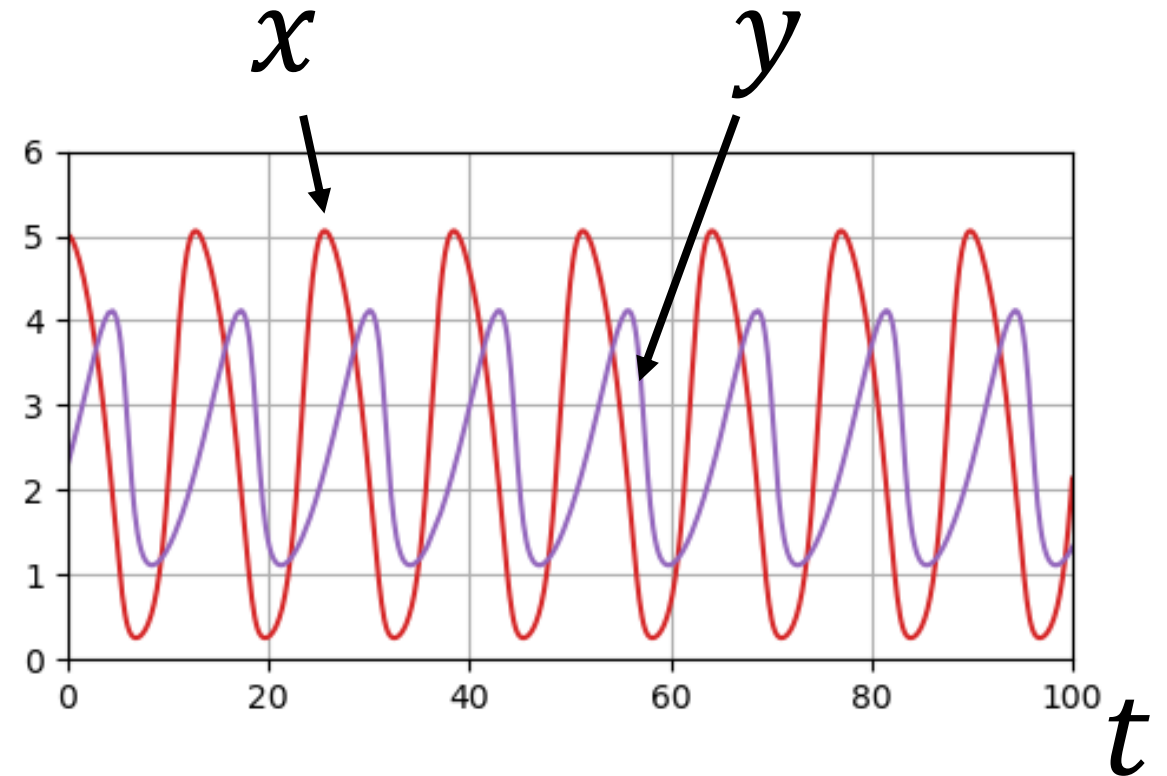
Модель «хищник-жертва» Холлинга-Тэннера

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx - r \frac{x^2}{K} - w \frac{xy}{D + x} \\ \frac{dy}{dt} &= sy - sJ \frac{y^2}{x}\end{aligned}$$

Фазовый портрет



Кинетические кривые



Типы динамического поведения:

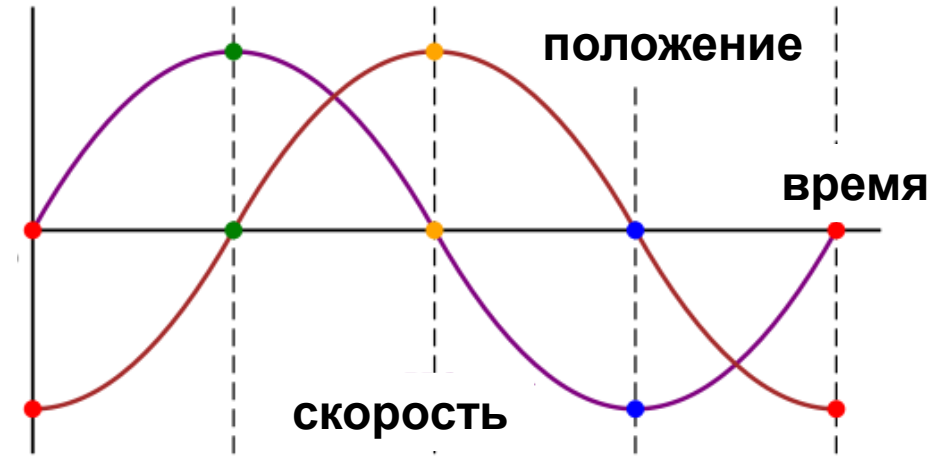
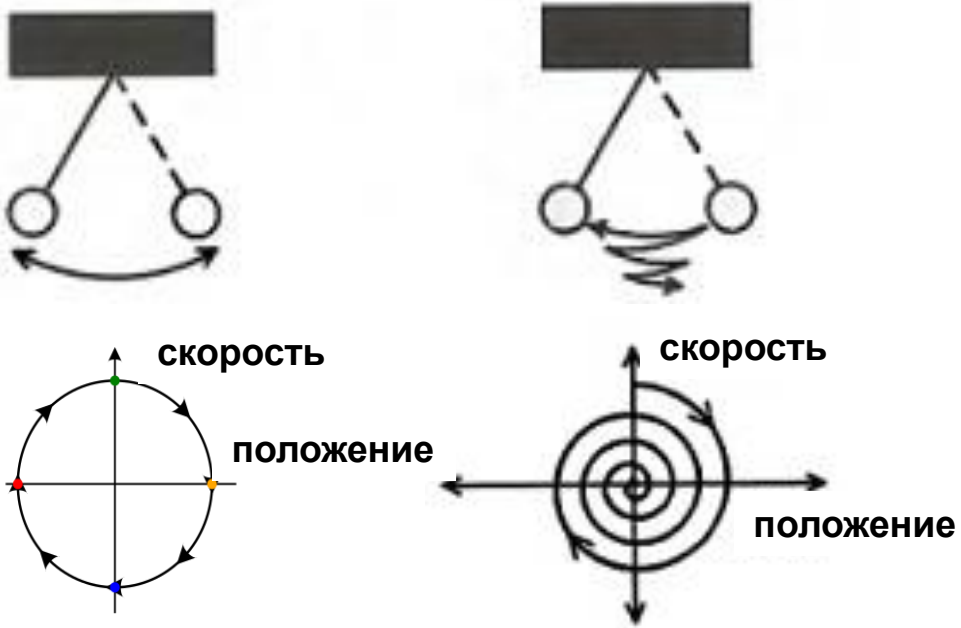
Затухающие колебания
(*устойчивый фокус*)

Незатухающие колебания
(*устойчивый предельный цикл*)

Что общего между маятником, химической реакцией и взаимодействием видов?

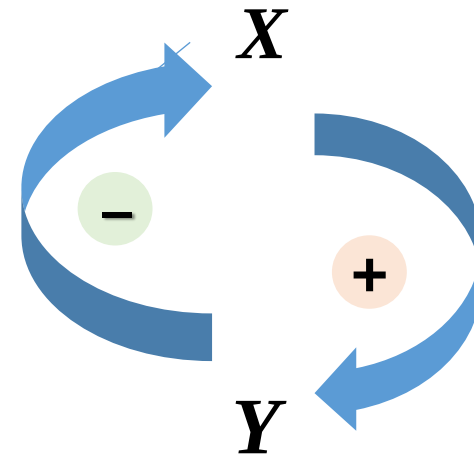


Положительная и отрицательная обратные связи



Линеаризованная система

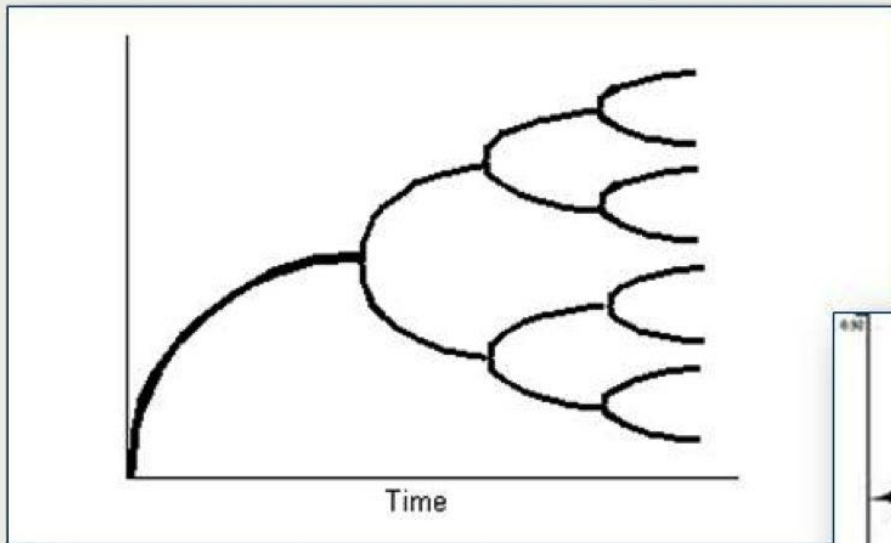
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - by \\ \frac{dy}{dt} &= cx - dy\end{aligned}$$



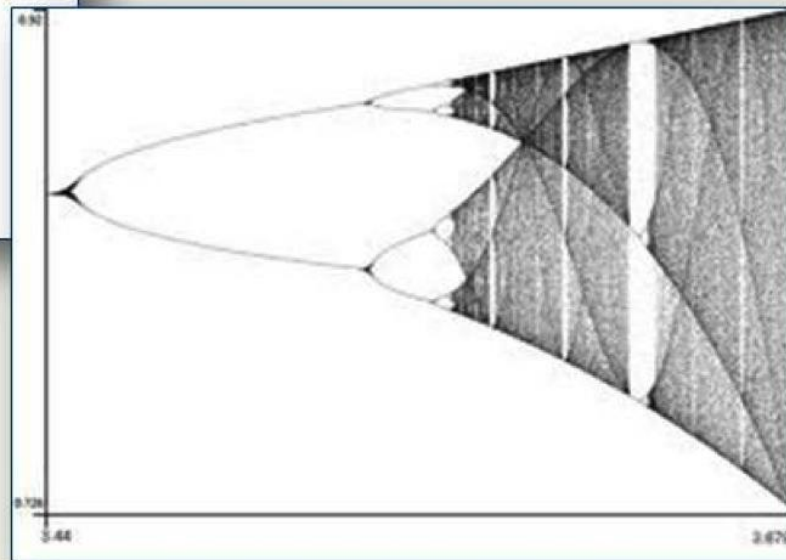
Универсальные характеристики динамических систем

- Поведение при малом отклонении от состояния равновесия (анализ методом Ляпунова)
- Переход в качественно новое состояние (бифуркация)

Бифуркации



Бифуркация
удвоения периода,
переход к хаосу



Бифуркация – качественное изменение динамического поведения системы:

Бифуркационные переходы:

седло $\leftrightarrow$ узел

седло-узловая бифуркация

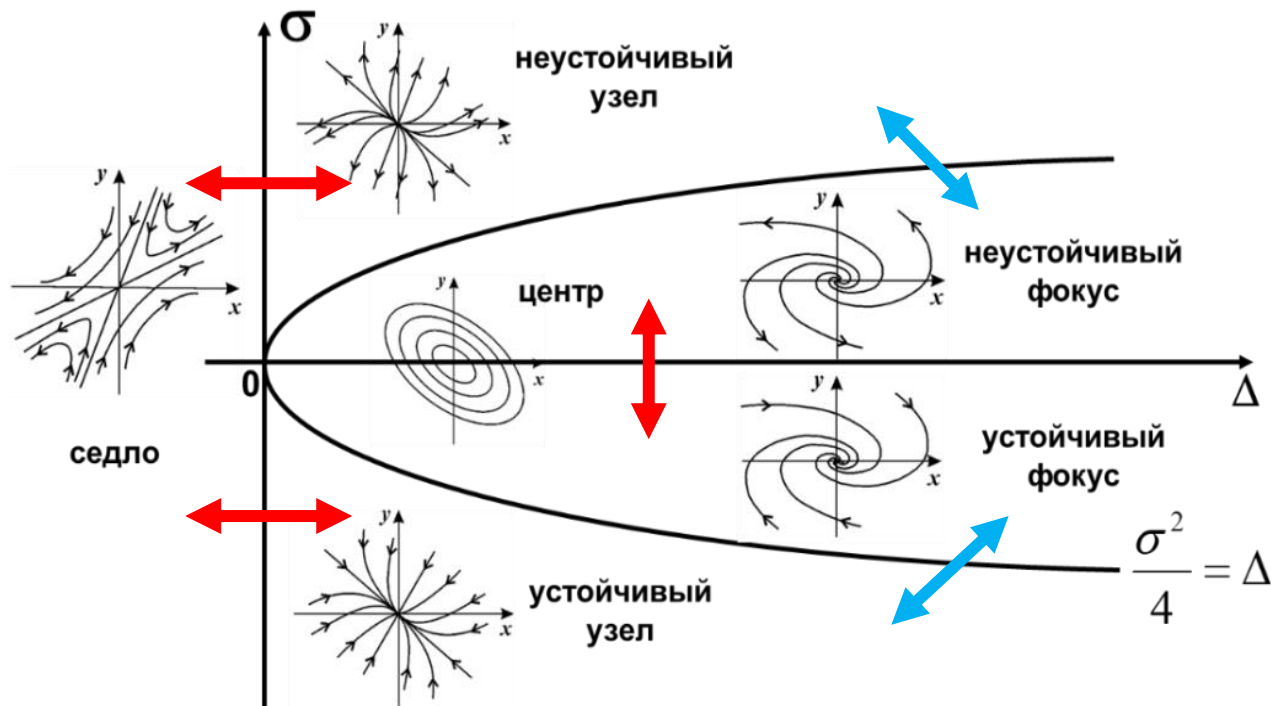
уст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. фокус

бифуркация рождения цикла

Не являются бифуркациями:

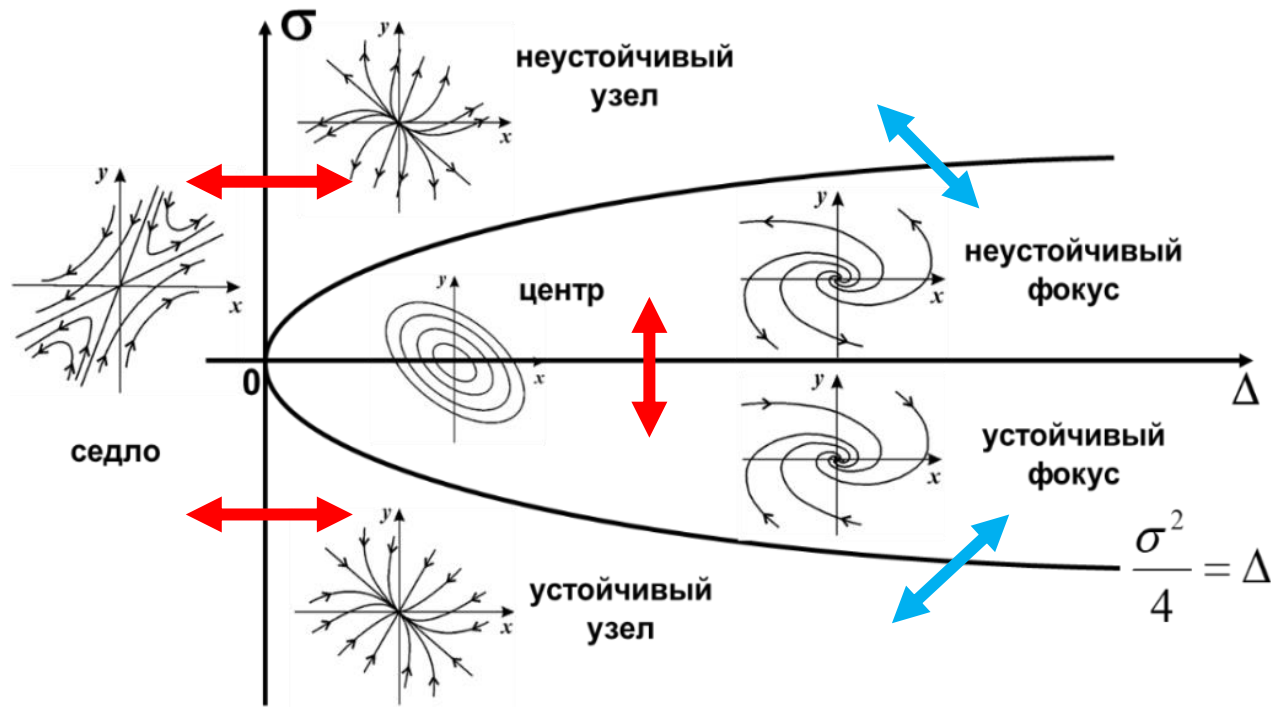
неуст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. узел

уст. фокус $\leftrightarrow$ уст. узел



Бифуркационная диаграмма

Бифуркационные переходы



седло $\leftrightarrow$ узел

седло-узловая бифуркация

уст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. фокус

бифуркация рождения цикла

Не являются бифуркациями:

неуст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. узел

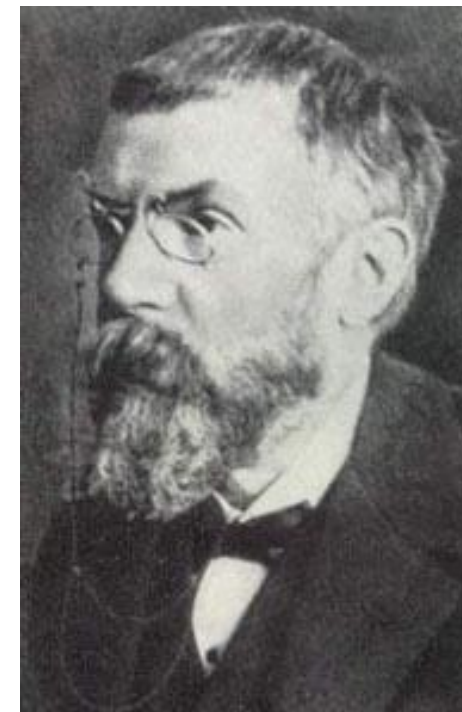
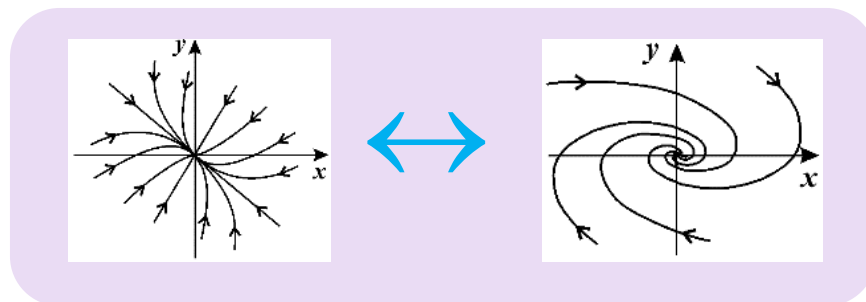
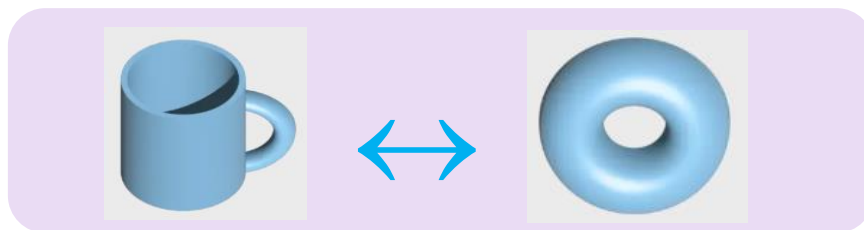
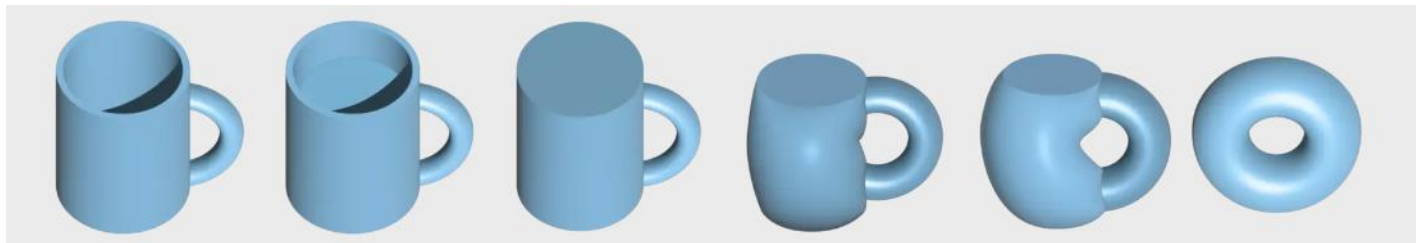
уст. фокус $\leftrightarrow$ уст. узел

Бифуркационная диаграмма

Почему переход фокус $\leftrightarrow$ узел не бифуркация?

Тополо́гия — изучает свойства пространств, которые остаются неизменными при непрерывных деформациях.

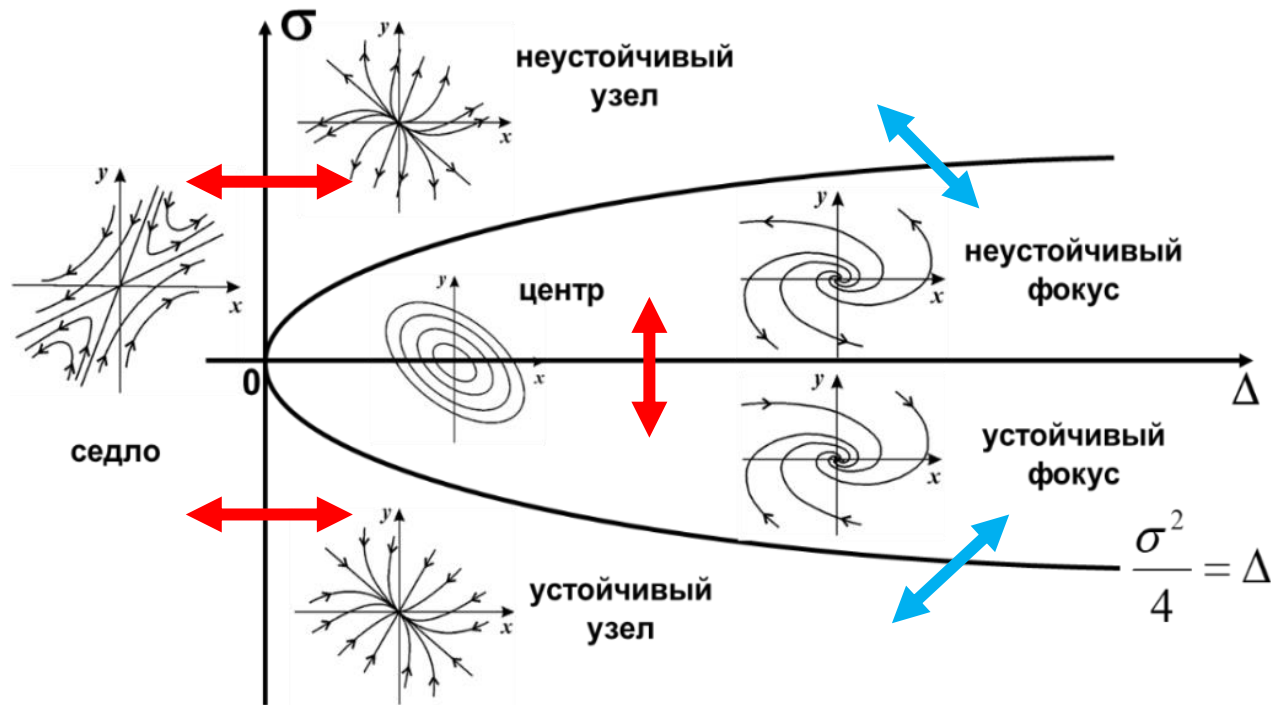
С точки зрения топологии, кружка и бублик (полноторий) — неотличимы.



Жюль Анри Пуанкаре́
(1854-1912)

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

Бифуркационные переходы



седло ↔ узел
седло-узловая бифуркация

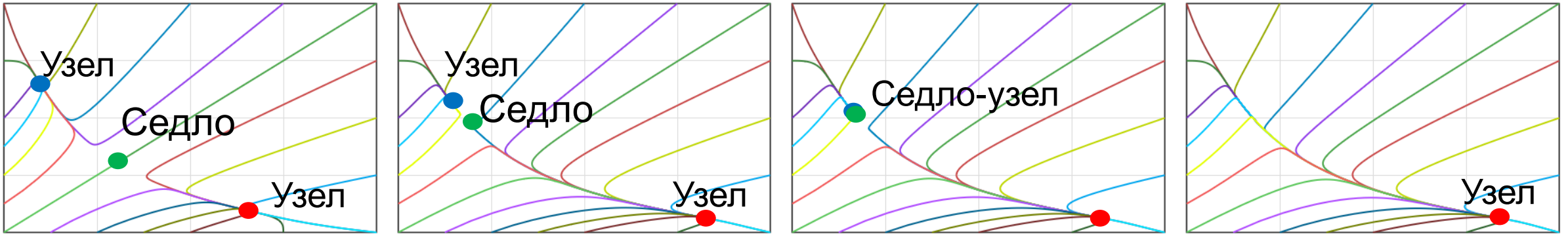
уст. фокус ↔ неуст. фокус
бифуркация рождения цикла

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

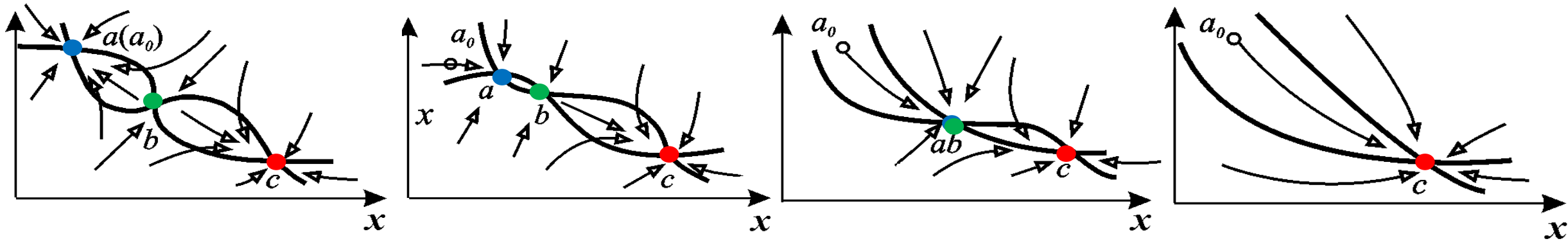
Бифуркационная диаграмма

Седло-узловая бифуркация

Изменение фазового портрета

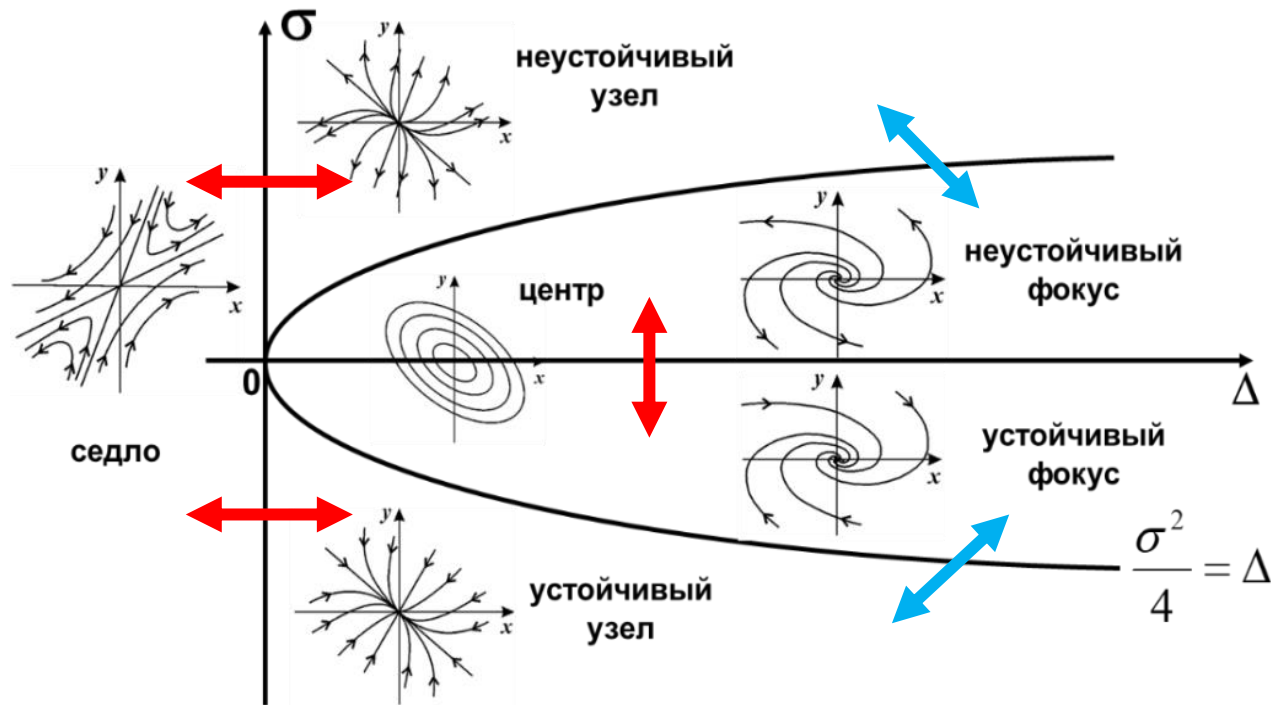


Изменение положения и формы главных изоклин



Сближение седла и узла → слияние → исчезновение

Бифуркационные переходы



седло $\leftrightarrow$ узел

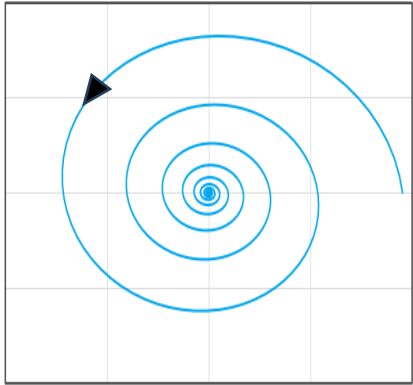
седло-узловая бифуркация

уст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. фокус
бифуркация рождения цикла

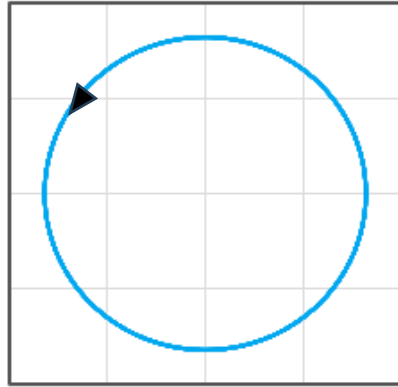
Не являются бифуркациями:
неуст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. узел
уст. фокус $\leftrightarrow$ уст. узел

Бифуркационная диаграмма

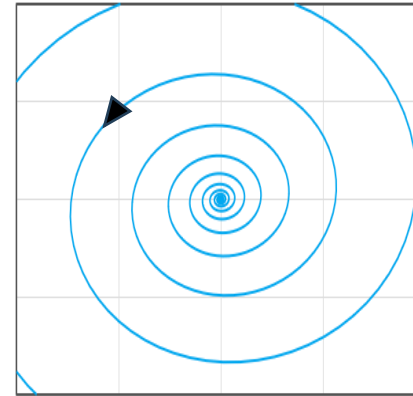
Бифуркация рождения предельного цикла



Устойчивый
фокус

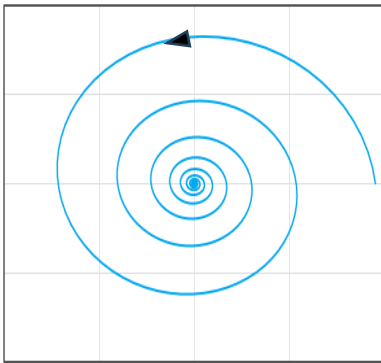


Центр

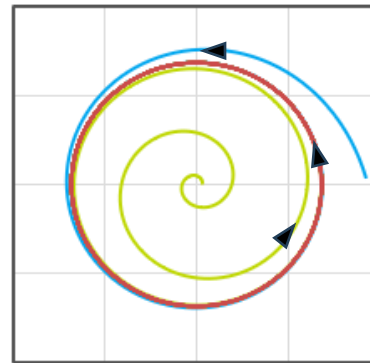


Неустойчивый
фокус

Линейная
система



Устойчивый
фокус



Неустойчивый
фокус + Предельный
цикл

Нелинейная
система