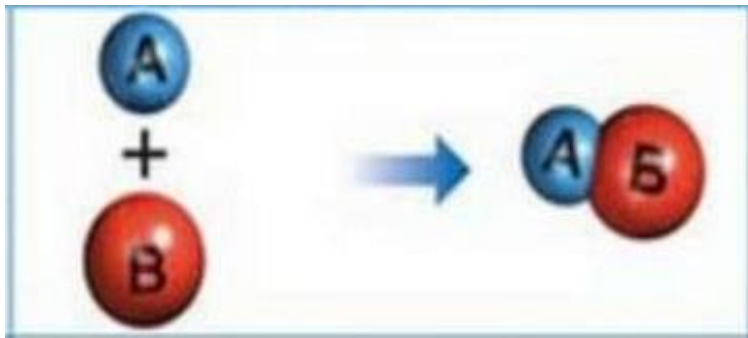


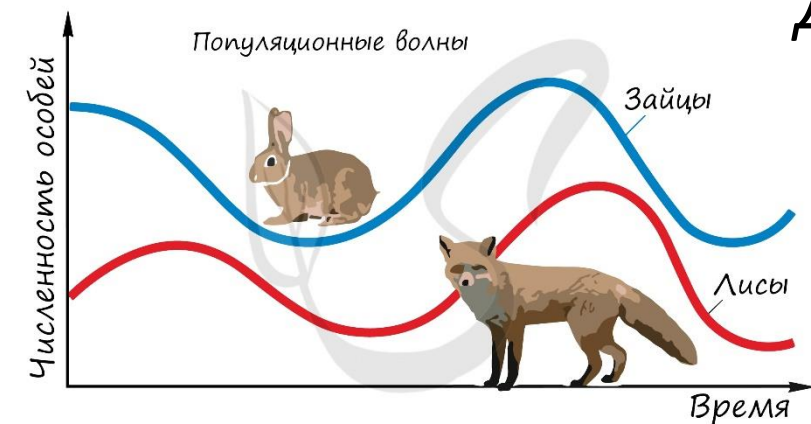


Базовые модели математической биологии, представленные двумя автономными уравнениями

Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина

E-mail: plusn@yandex.ru

<http://mathbio.ru>



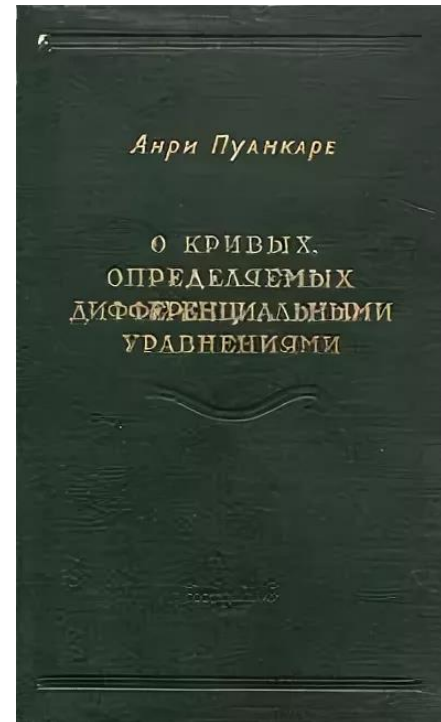
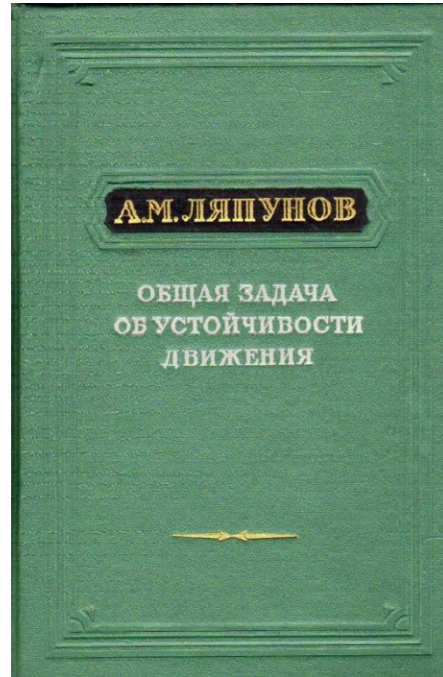
- Математический аппарат для исследования системы двух дифференциальных уравнений

- Модели, представленные двумя автономными дифференциальными уравнениями

Качественная теория дифференциальных уравнений

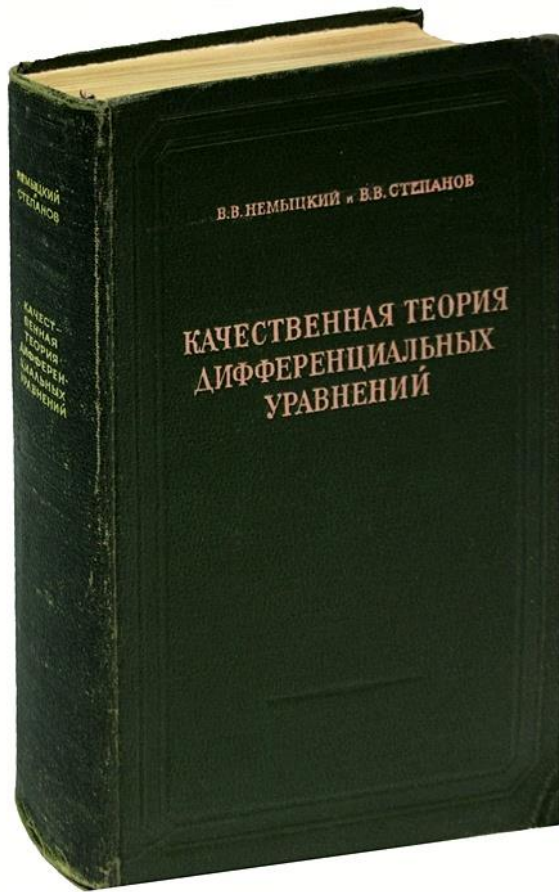


Ляпунов Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)



Жюль Анри Пуанкаре́
(1854-1912)

Качественная теория дифференциальных уравнений

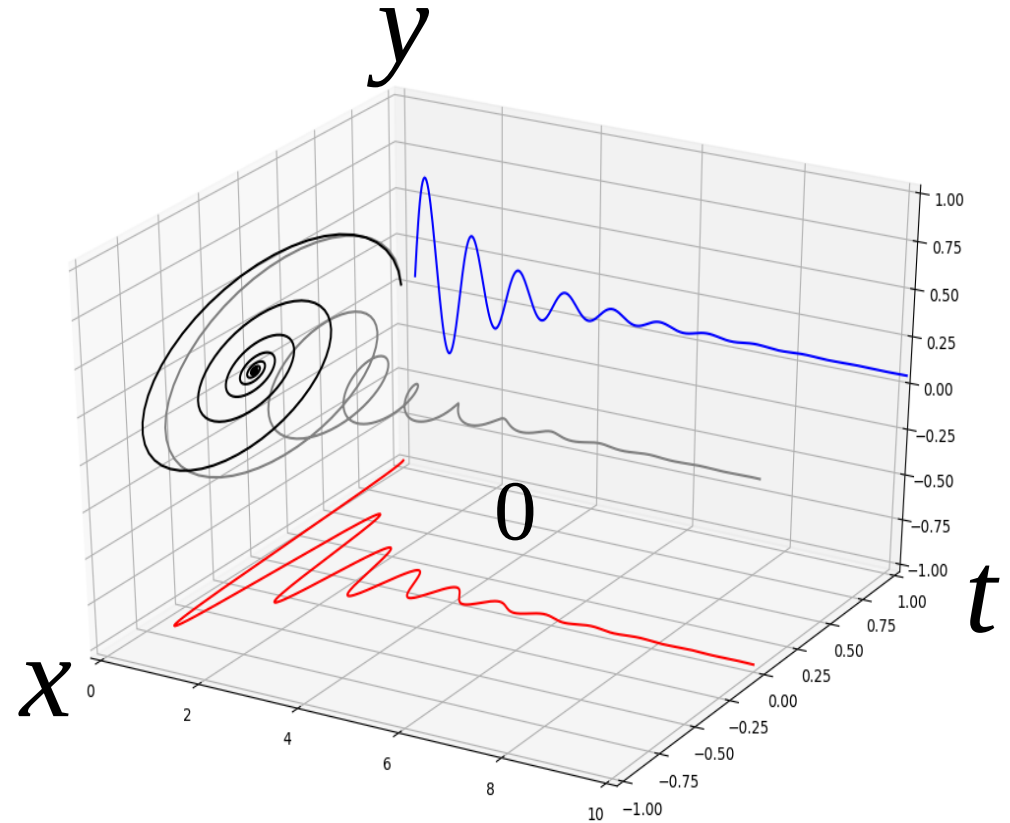


Изучает поведение
дифференциальных уравнений иными
способами, чем поиск их решений

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

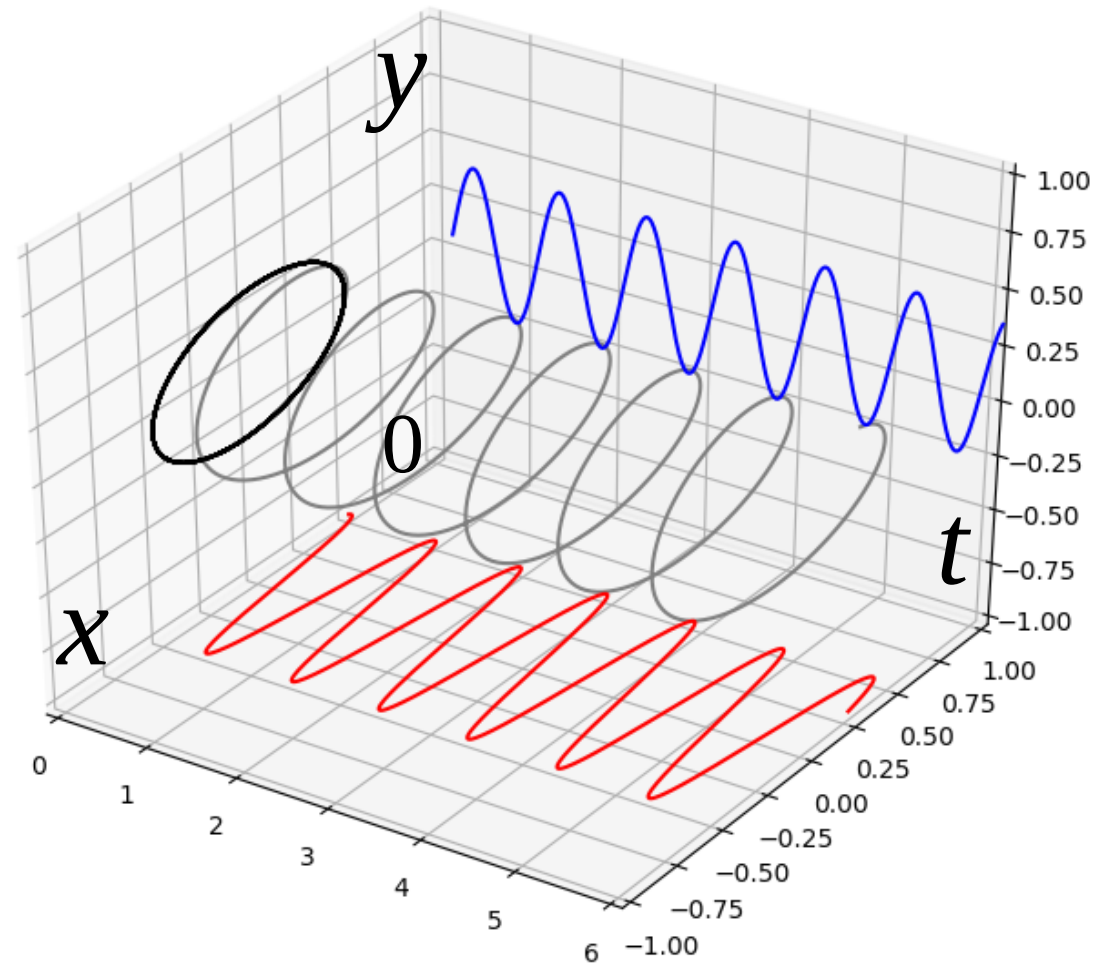
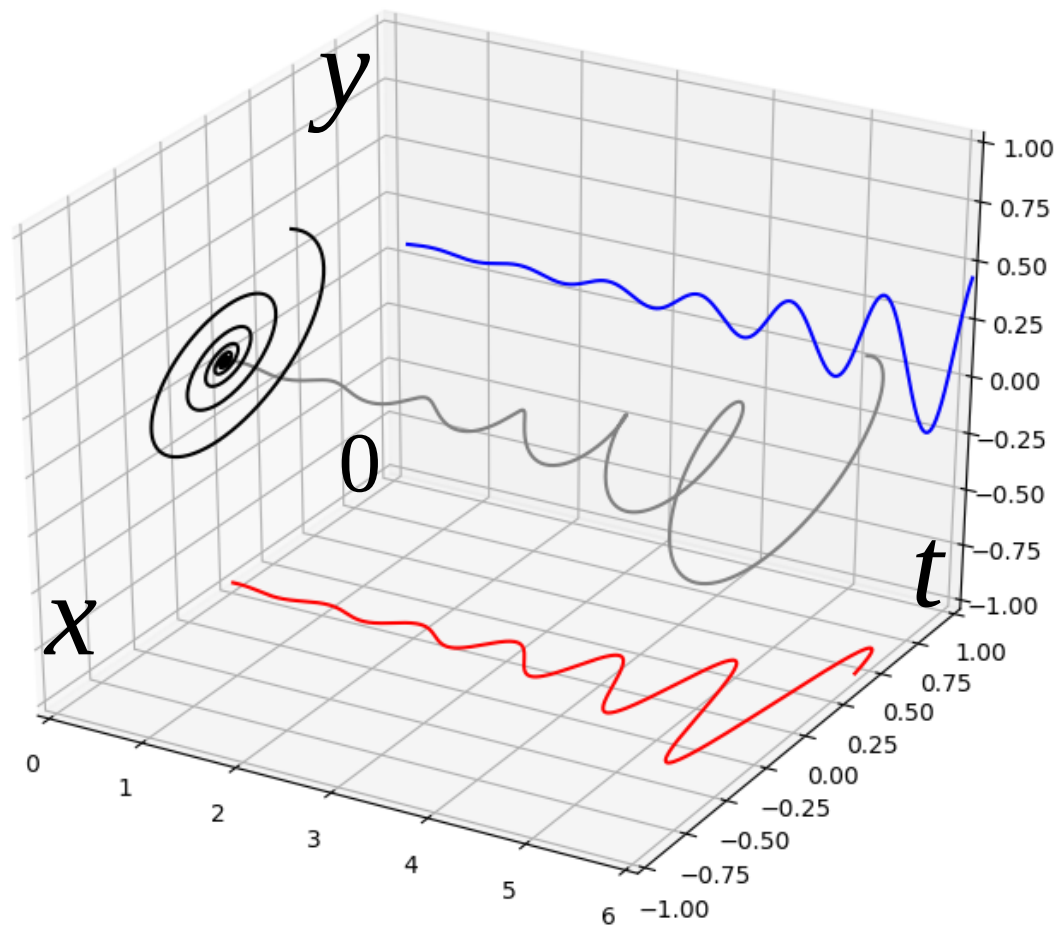
Решение системы двух автономных обыкновенных дифференциальных уравнений

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

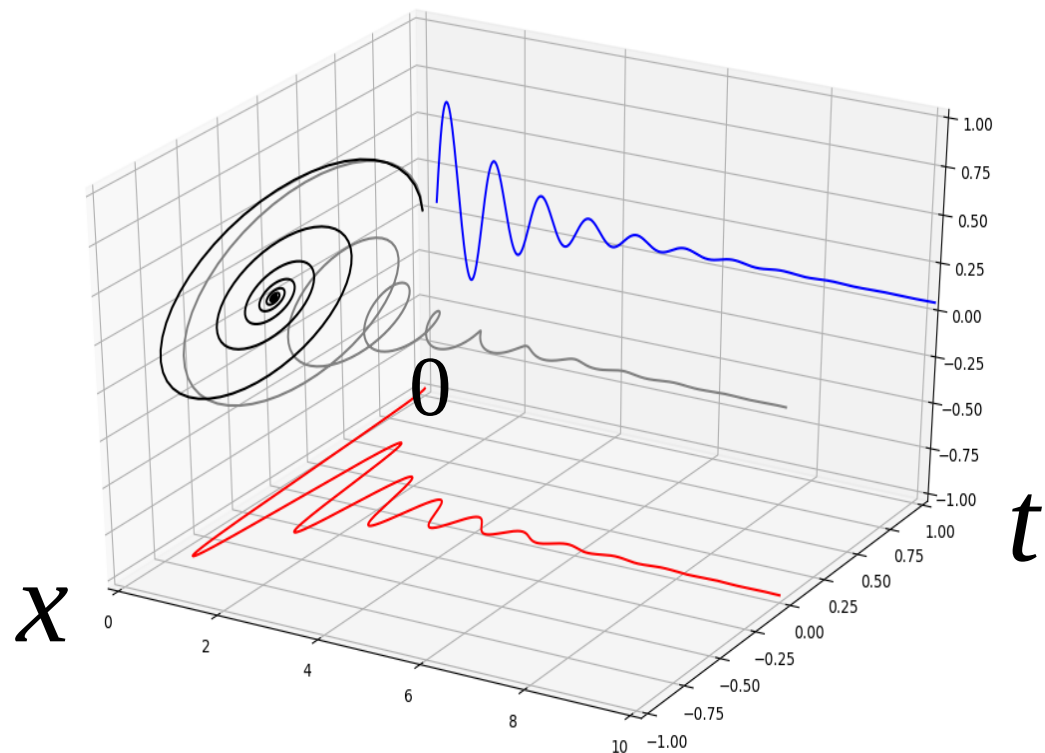


— любая пара дифференцируемых функций $x(t)$ $y(t)$, удовлетворяющих этой системе.

Примеры решений

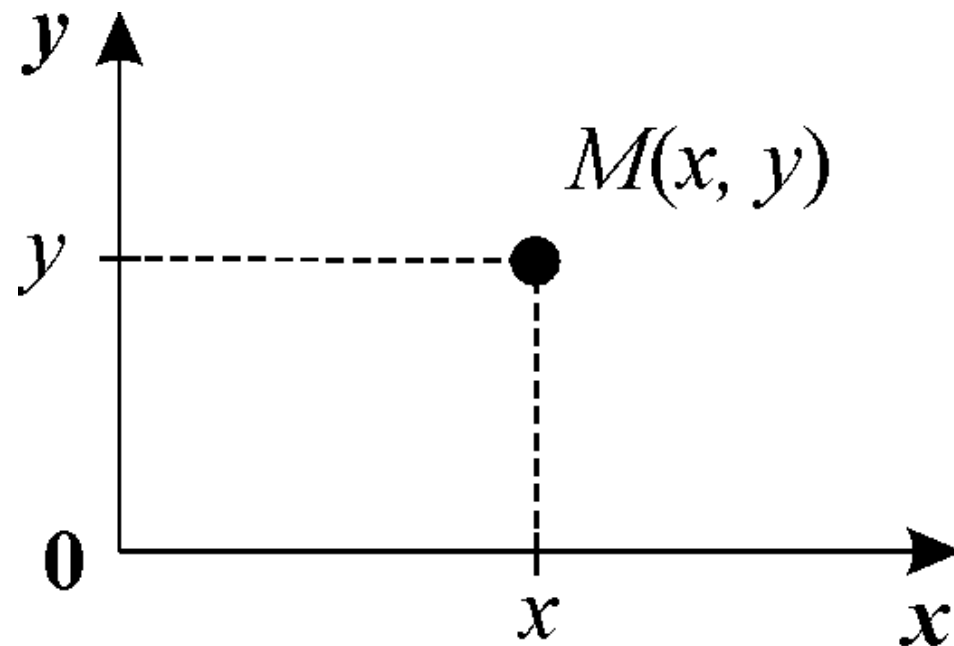


Фазовая плоскость (y 0 x)



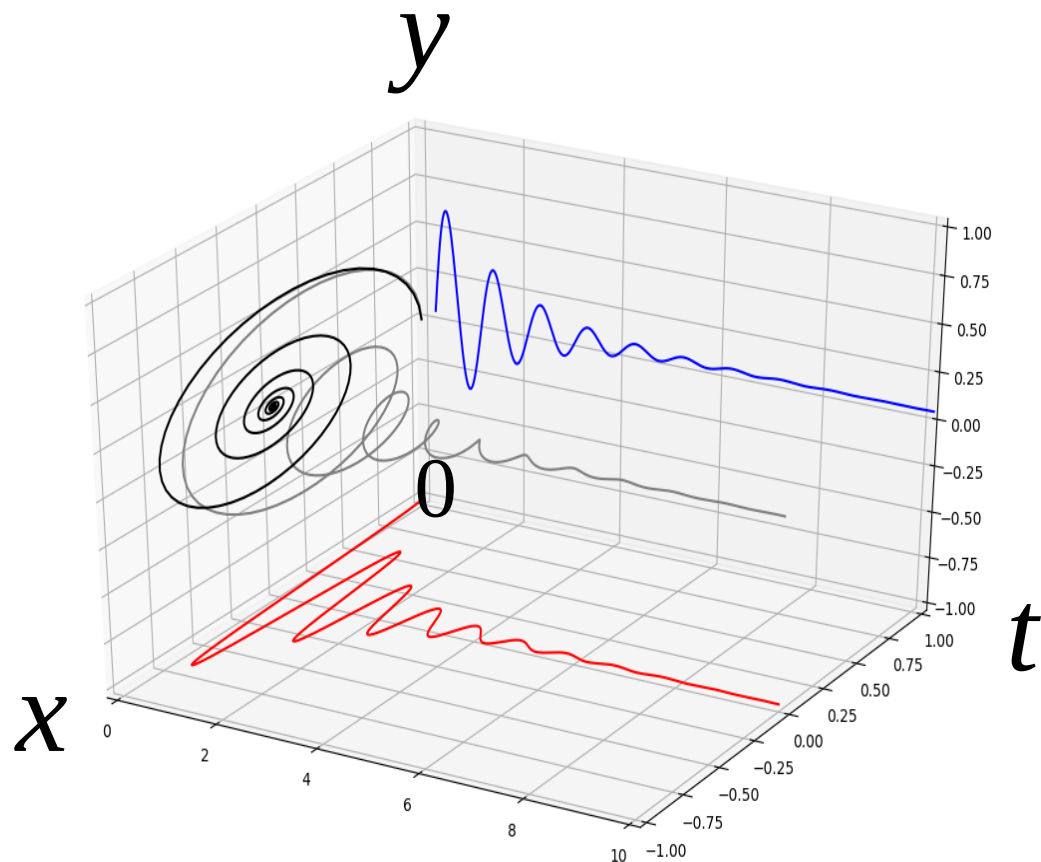
t – независимая переменная

$x(t)$ $y(t)$ – зависимые переменные



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

Фазовая плоскость (y 0 x)



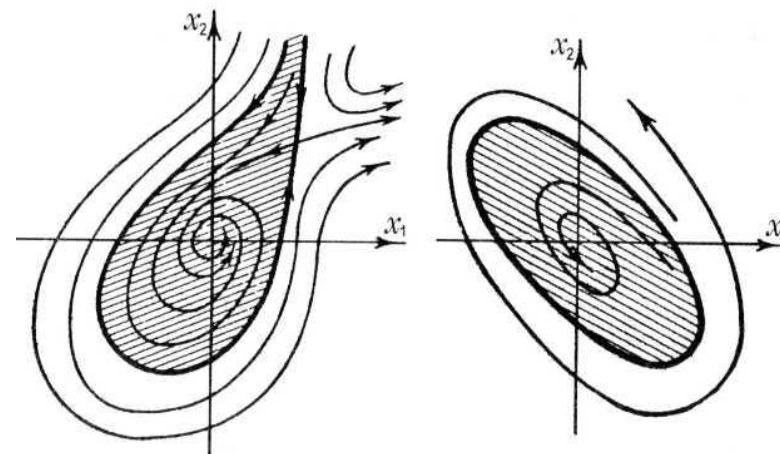
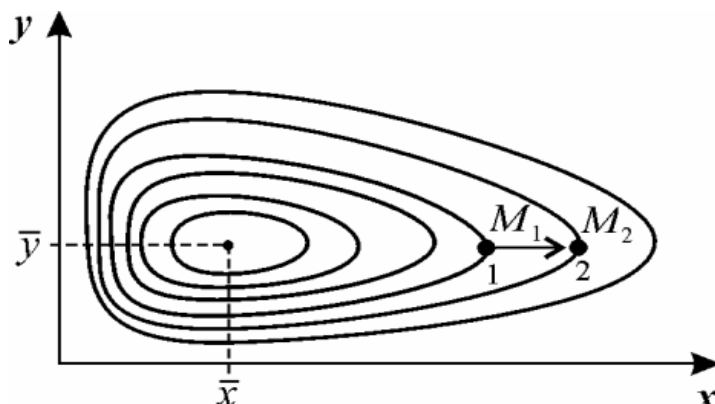
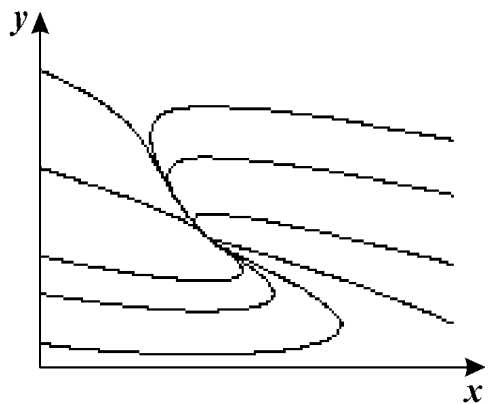
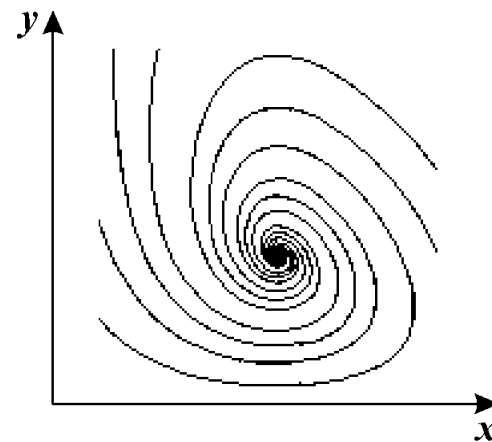
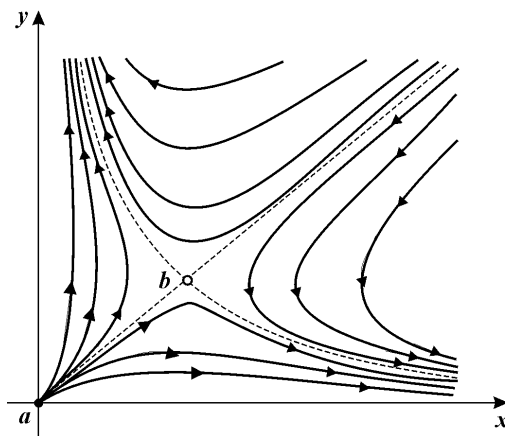
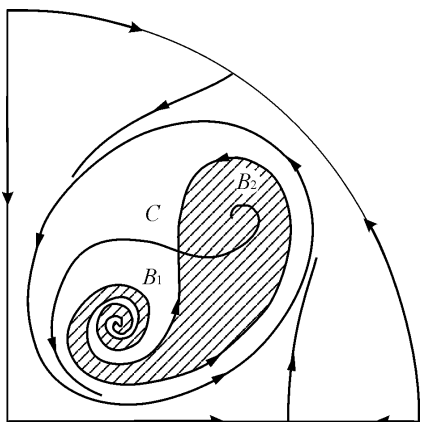
Проекция на плоскость y 0 x –
фазовая траектория

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

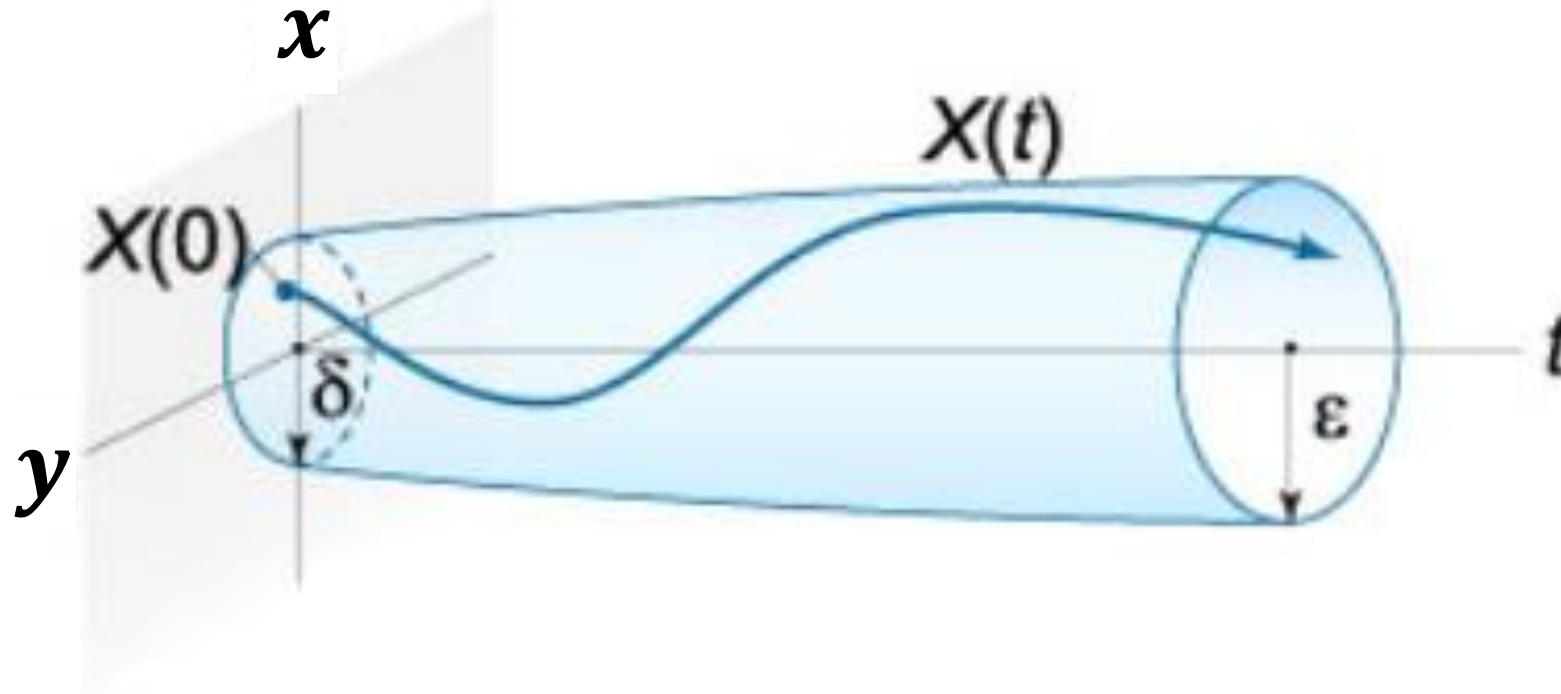
(стационарное состояние системы)

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

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

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

Устойчивость стационарного состояния



Ляпунов Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

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

Стационарное состояние

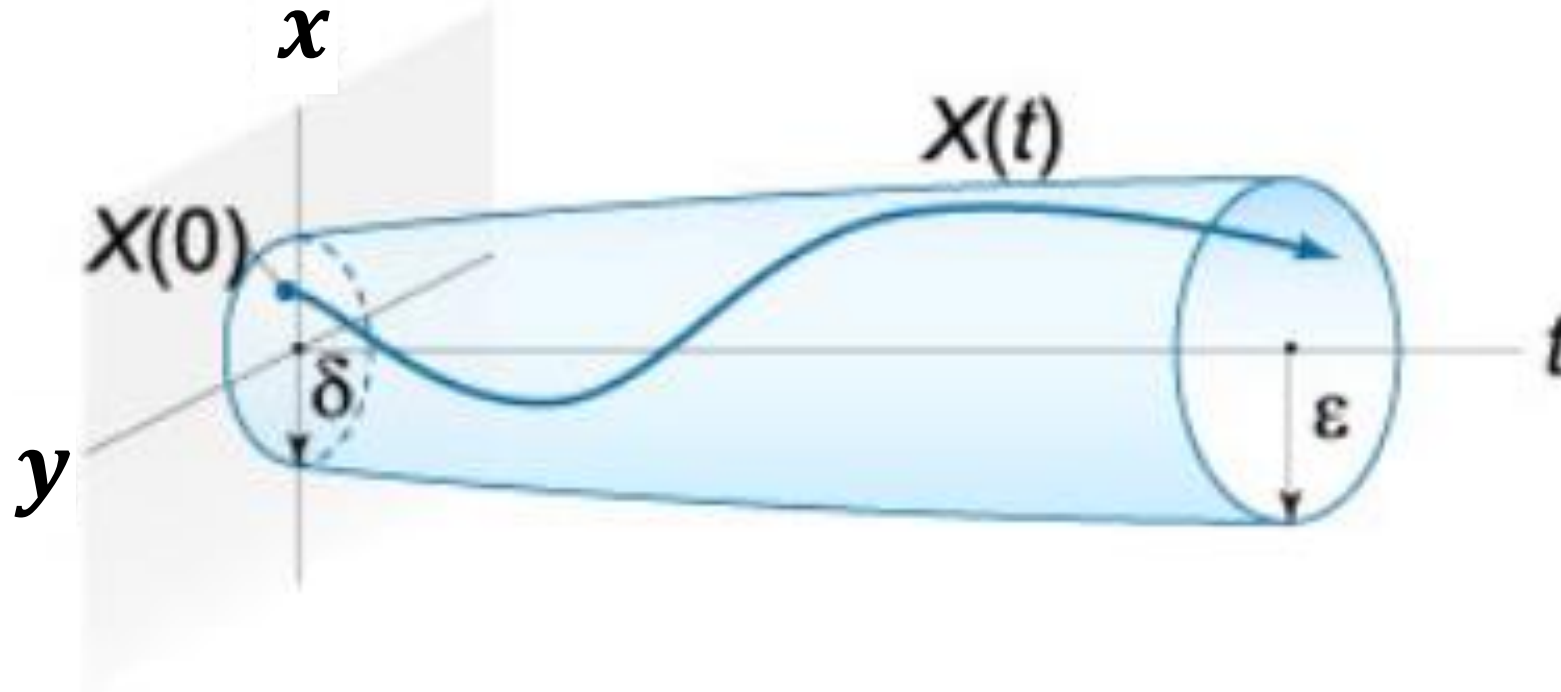
$$X(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} x(0) \\ y(0) \end{pmatrix}$$

Начальное состояние

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

Решение

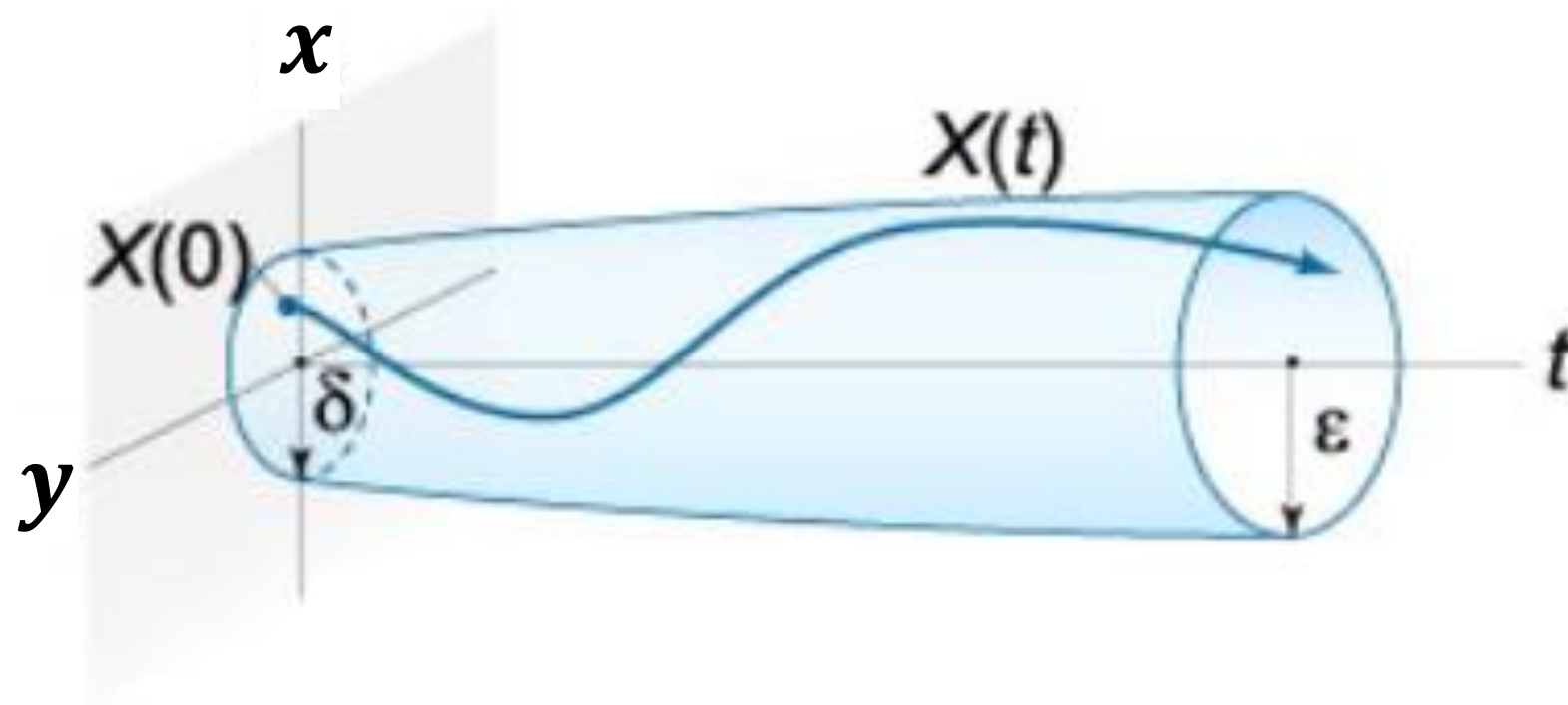
Устойчивость стационарного состояния



Ляпунов Алекса́ндр Миха́йлович
(1857 –1918)

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

Метод Ляпунова



Ляпунов Александр Михайлович
(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 $\xi(t)$, $\eta(t)$:

$$\begin{aligned}x &= \bar{x} + \xi \\ y &= \bar{y} + \eta\end{aligned}$$

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

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

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

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

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

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

$$\begin{array}{l} \cancel{\frac{d\bar{x}}{dt}} + \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta) \\ \cancel{\frac{d\bar{y}}{dt}} + \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta) \end{array} \quad \Rightarrow \quad \begin{array}{l} \frac{d\xi}{dt} = P(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta) \\ \frac{d\eta}{dt} = Q(\bar{x} + \xi, \bar{y} + \eta) \end{array}$$

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 ξ, η в окрестности точки (ξ_0, η_0) :

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

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

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

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

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

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

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

Исходная система

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



Линеаризованная система

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= a\xi + b\eta \\ \frac{d\eta}{dt} &= c\xi + d\eta\end{aligned}$$

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

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= a\xi + b\eta \\ \frac{d\eta}{dt} &= c\xi + d\eta\end{aligned}$$

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

Линейная система $\Rightarrow$ можно найти решение

Характеристической матрицей линейного оператора называется матрица вида:

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

Линейный оператор

$$\begin{aligned} \frac{d\xi}{dt} &= a\xi + b\eta \\ \frac{d\eta}{dt} &= c\xi + d\eta \end{aligned}$$

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:

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

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:

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

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

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

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

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

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

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

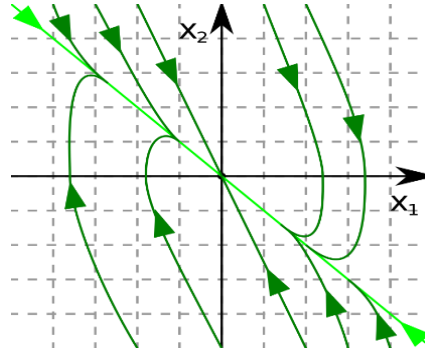
- Если действительные части одного или обоих корней характеристического уравнения равны нулю

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

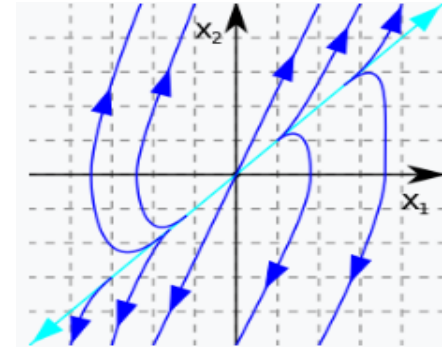
то критерий Ляпунова не дает ответа на вопрос об асимптотической устойчивости.

Корни характеристического уравнения *действительны*

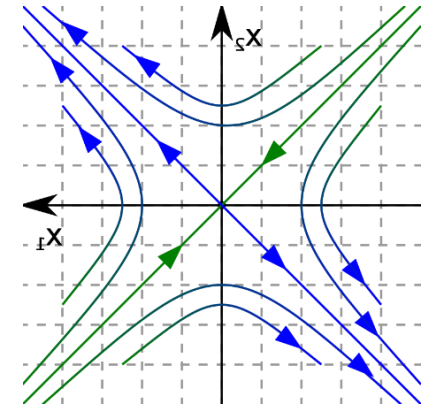
$\lambda_1 \lambda_2$ отрицательны –
устойчивый узел



$\lambda_1 \lambda_2$ положительны –
неустойчивый узел



$\lambda_1 \lambda_2$ разных знаков –
седло



Если в решении

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

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

λ_1, λ_2 — комплексно сопряженные, т.е. $\lambda = \operatorname{Re} \lambda \pm i \operatorname{Im} \lambda$

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

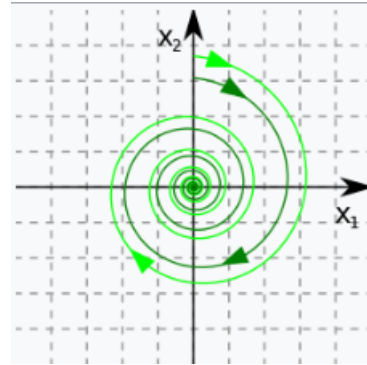
тогда $e^{ix} = \cos x + i \sin x$ — периодические решения

Формула Эйлера

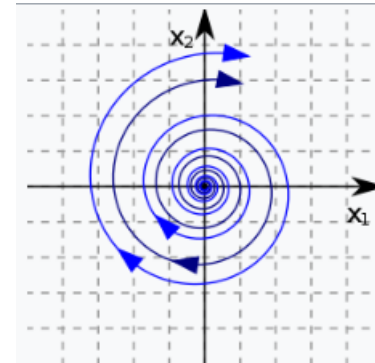
Корни характеристического уравнения **комплексно сопряженные**

Устойчивость определяется действительной частью λ

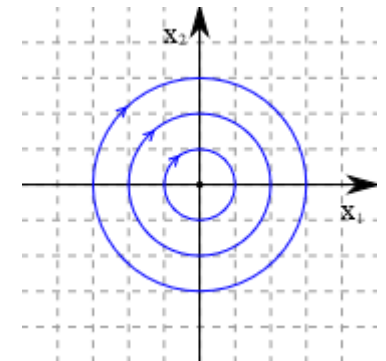
$\operatorname{Re} \lambda_1, \lambda_2 < 0$ –
устойчивый фокус



$\operatorname{Re} \lambda_1, \lambda_2 > 0$ –
неустойчивый фокус



λ_1, λ_2 – чисто мнимые и
 $\operatorname{Re} \lambda_1 \lambda_2 = 0$ – 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

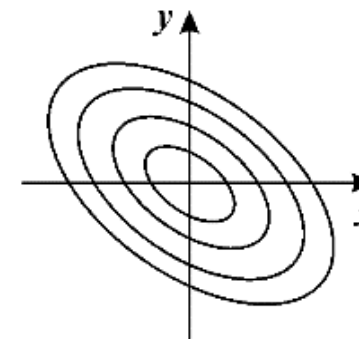
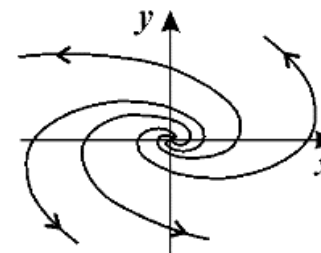
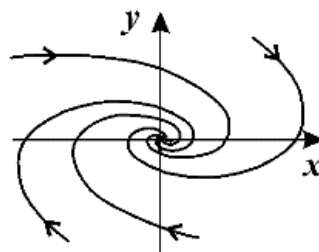
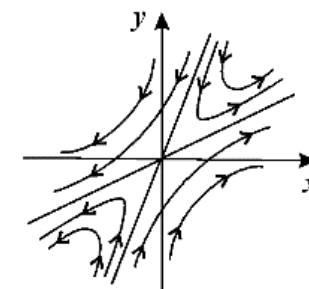
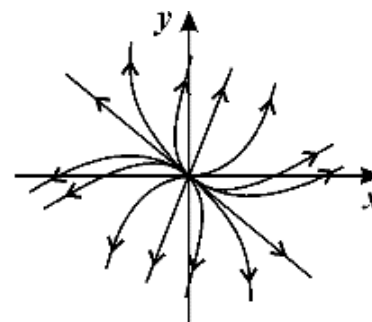
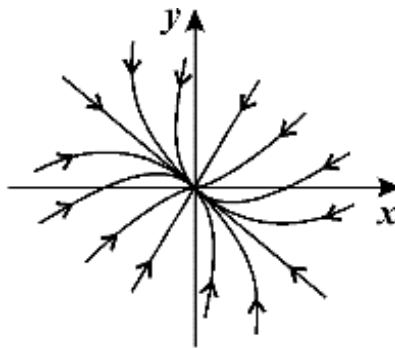
λ_1 и λ_2 комплексные, $\text{Re}\lambda_{1,2} < 0$

5) Неустойчивый фокус

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

6) Центр

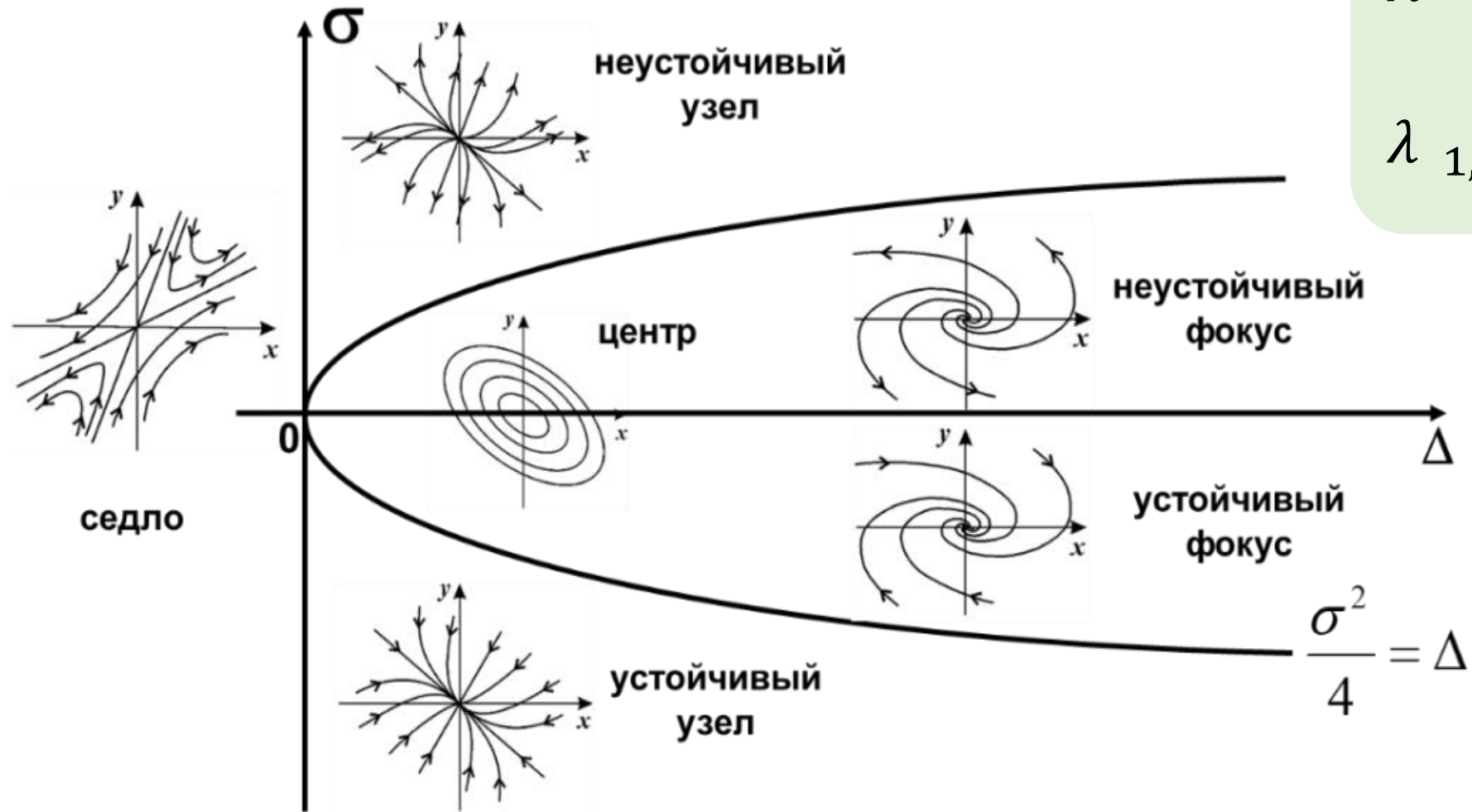
λ_1 и λ_2 комплексные, $\text{Re}\lambda_{1,2} = 0$, $\text{Im}\lambda_{1,2} \neq 0$



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

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

1. Стационарные состояния

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

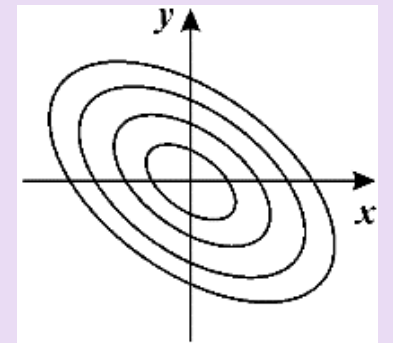
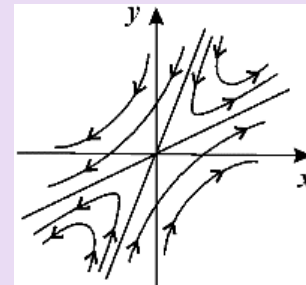
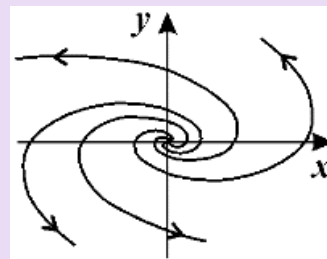
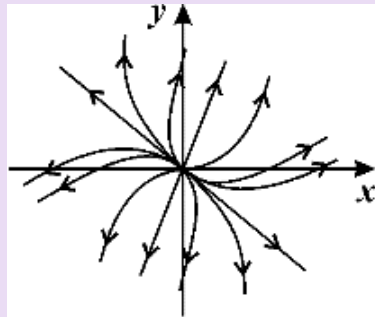
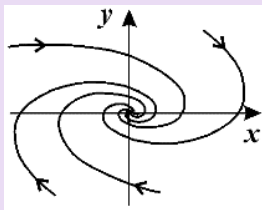
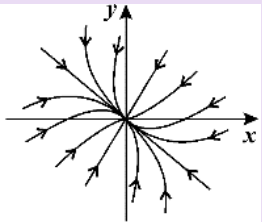
2. Коэффициенты линеаризации

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

3. Характеристические числа

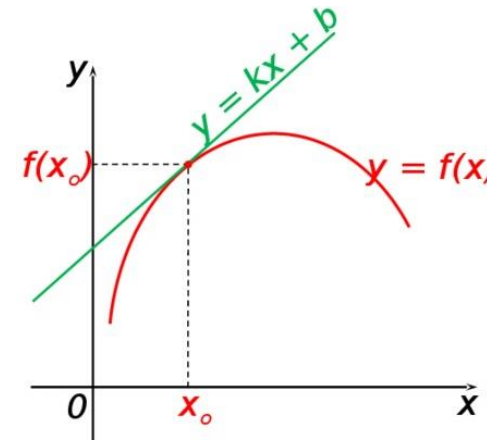
$$\lambda_{1,2} = \frac{(a + d) \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2}$$

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

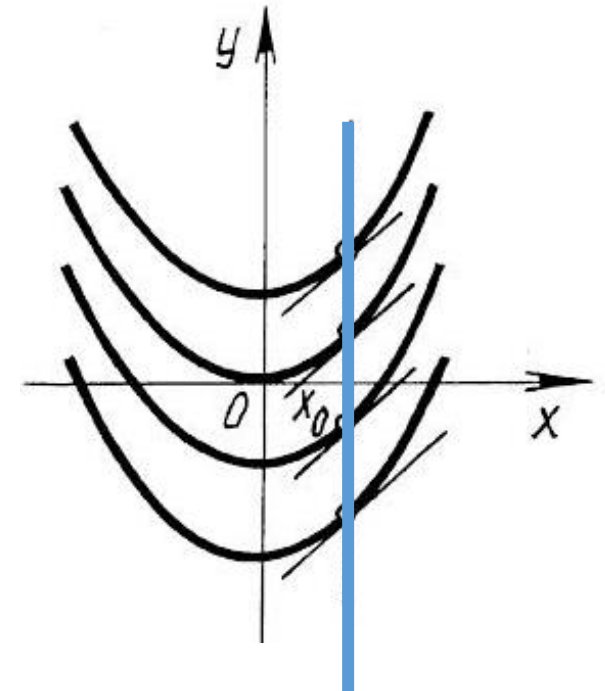


МЕТОД ИЗОКЛИН

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



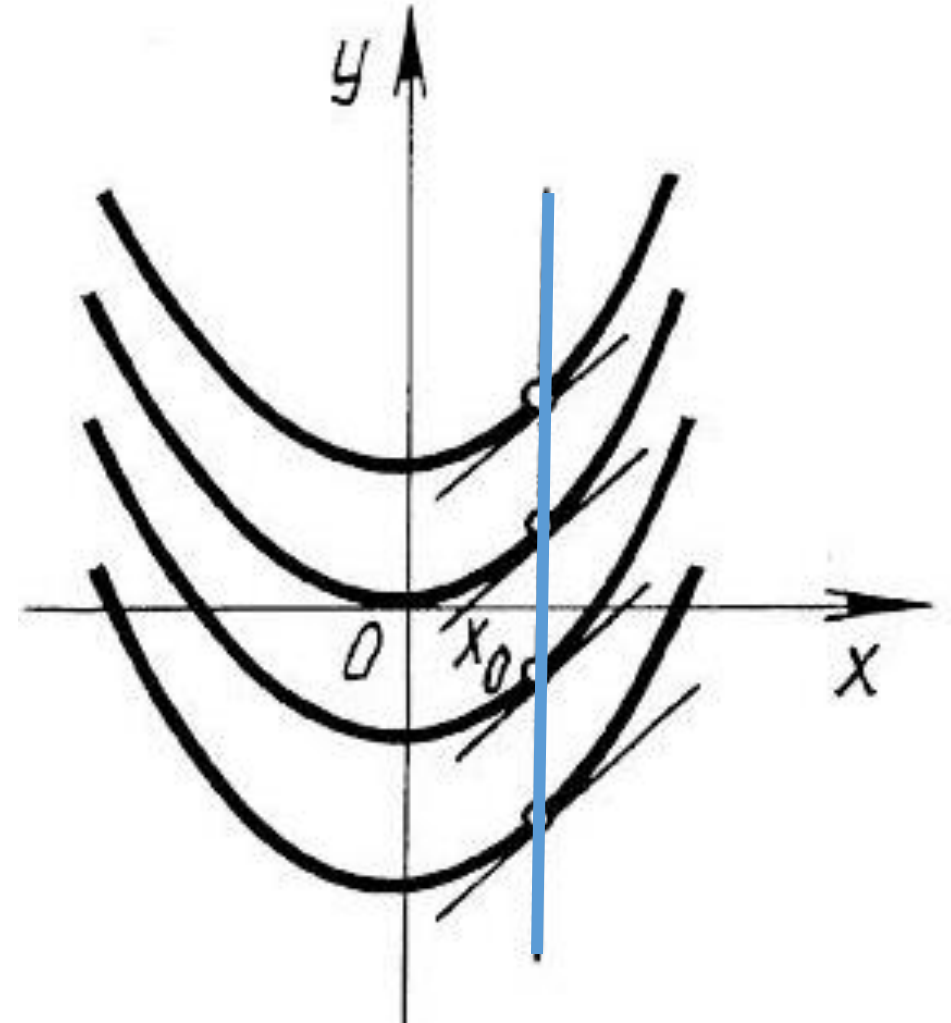
Если касательные, построенные к разным точкам на различных фазовых траекториях, пересекают некоторую кривую под одним углом, то такая кривая называется **изоклиной** касательных



Уравнение изоклины выводится из соотношения:

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

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



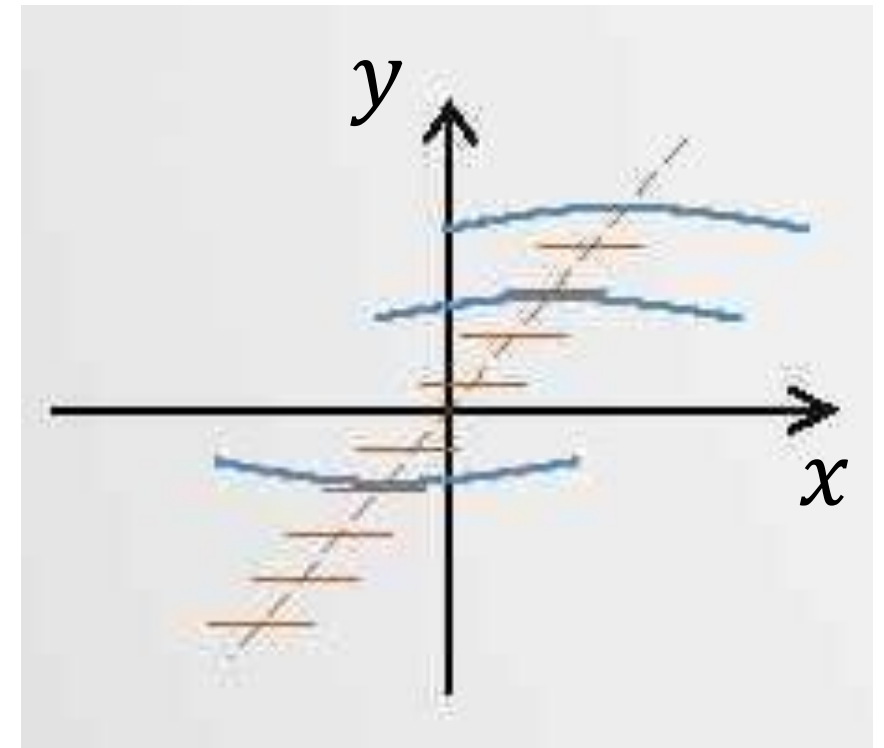
Кривая, которую касательные к фазовым траекториям, пересекают под углом $\alpha = 0^\circ$, называется **изоклиной горизонтальных касательных**.

Для изоклины горизонтальных касательных уравнение принимает вид:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)} = \operatorname{tg} 0^\circ = 0$$

или

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



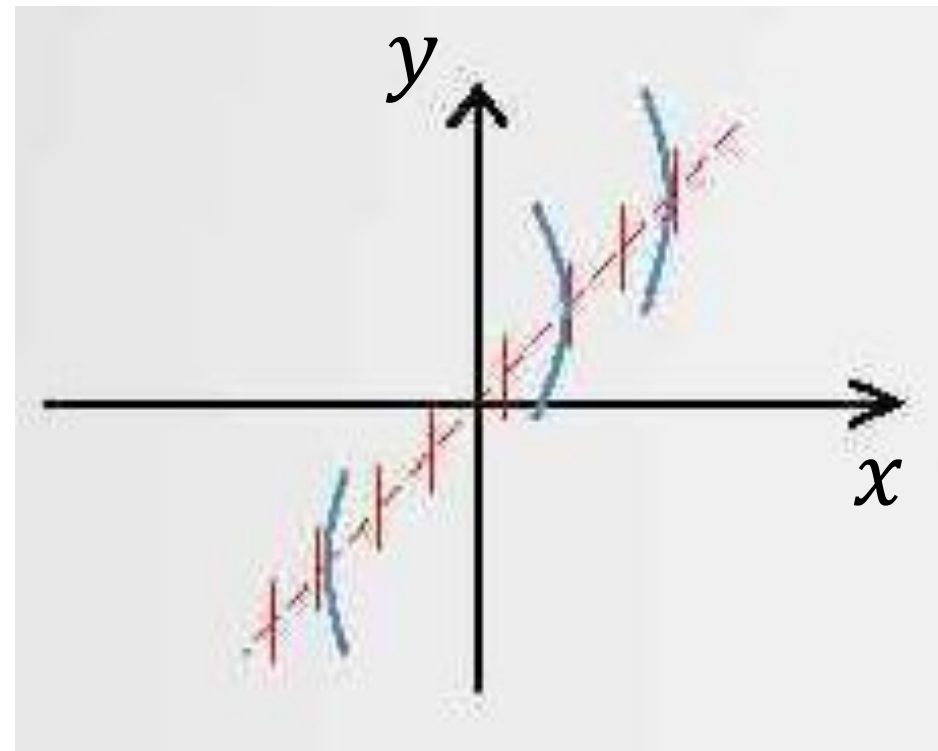
Кривая, которую касательные к фазовым траекториям, пересекают под углом $\alpha = 90^\circ$ называется ***изоклиной вертикальных касательных***.

Для изоклины вертикальных касательных уравнение принимает вид:

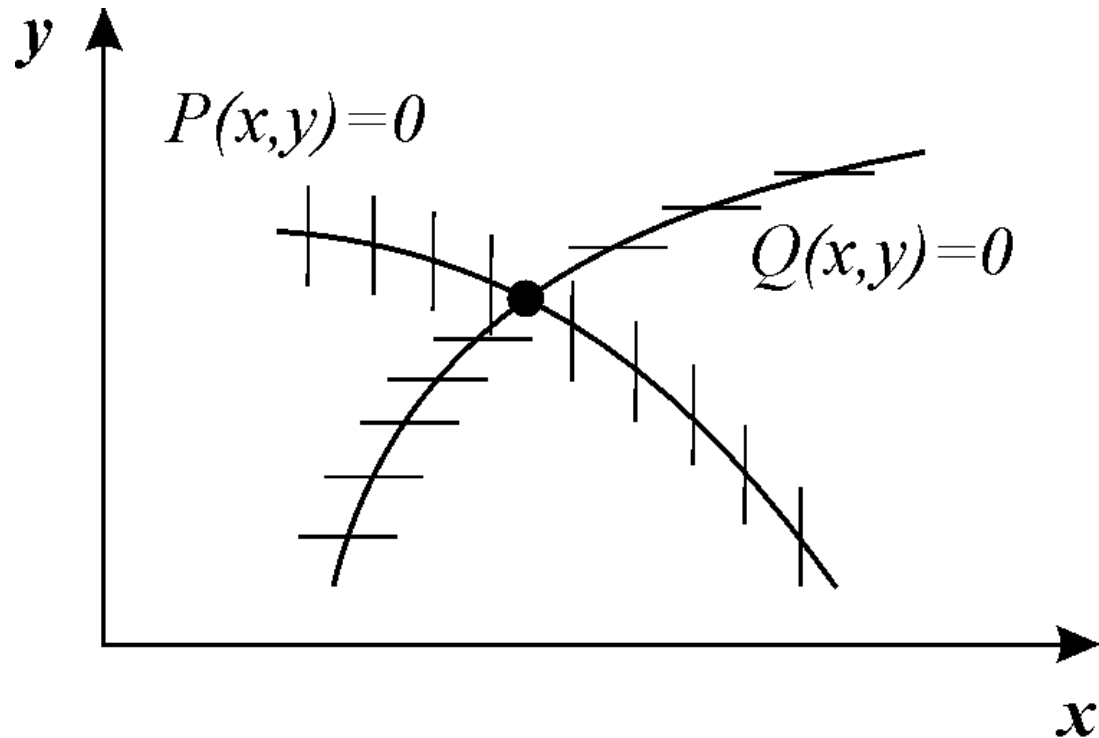
$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)} = \operatorname{tg} 90^\circ = \infty$$

или

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



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

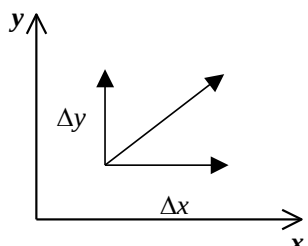
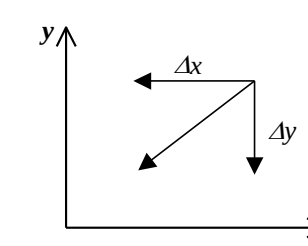
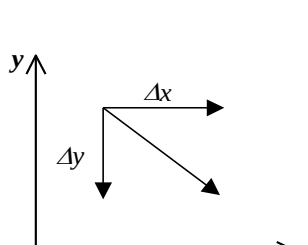
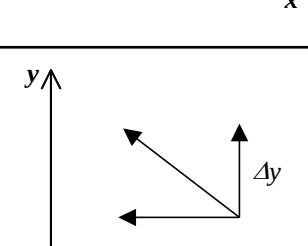


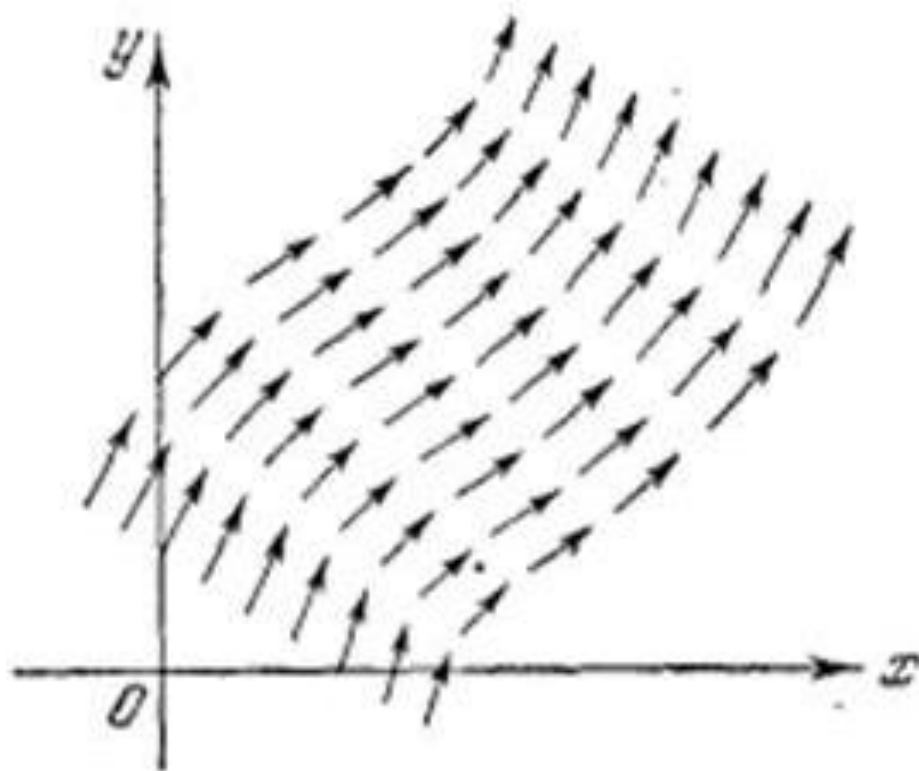
$$\frac{dy}{dx} = \frac{Q(x, y)}{P(x, y)}$$

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

В особой точке направление касательных к фазовым траекториям неопределенно.

Совокупность касательных – поле направлений

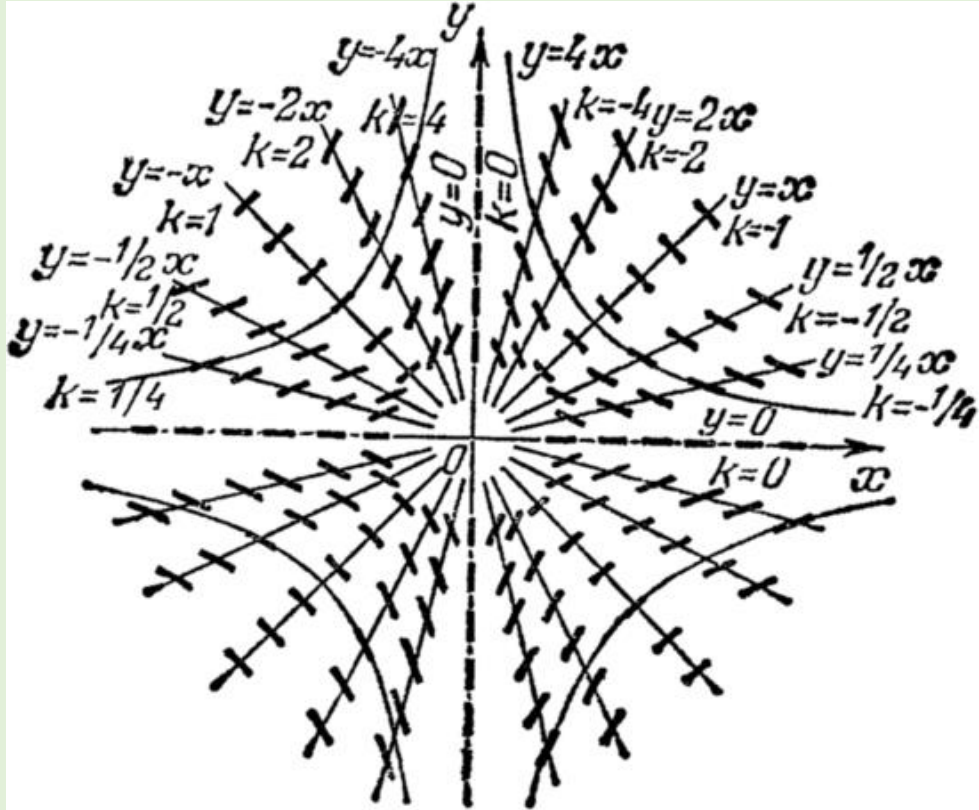
$P(x, y) > 0,$ $Q(x, y) > 0$	
$P(x, y) < 0,$ $Q(x, y) < 0$	
$P(x, y) > 0,$ $Q(x, y) < 0$	
$P(x, y) < 0,$ $Q(x, y) > 0$	



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

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

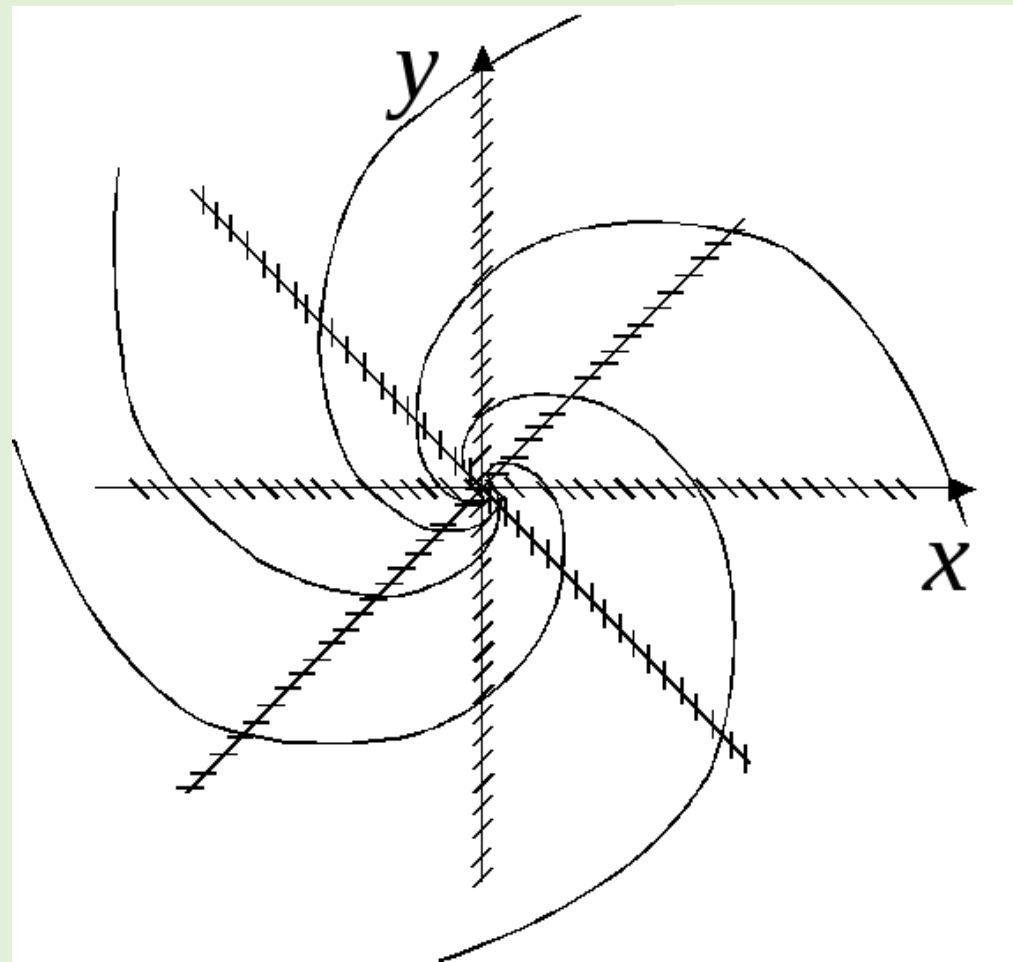
Пример 1



Особая точка –
седло

Линейная система

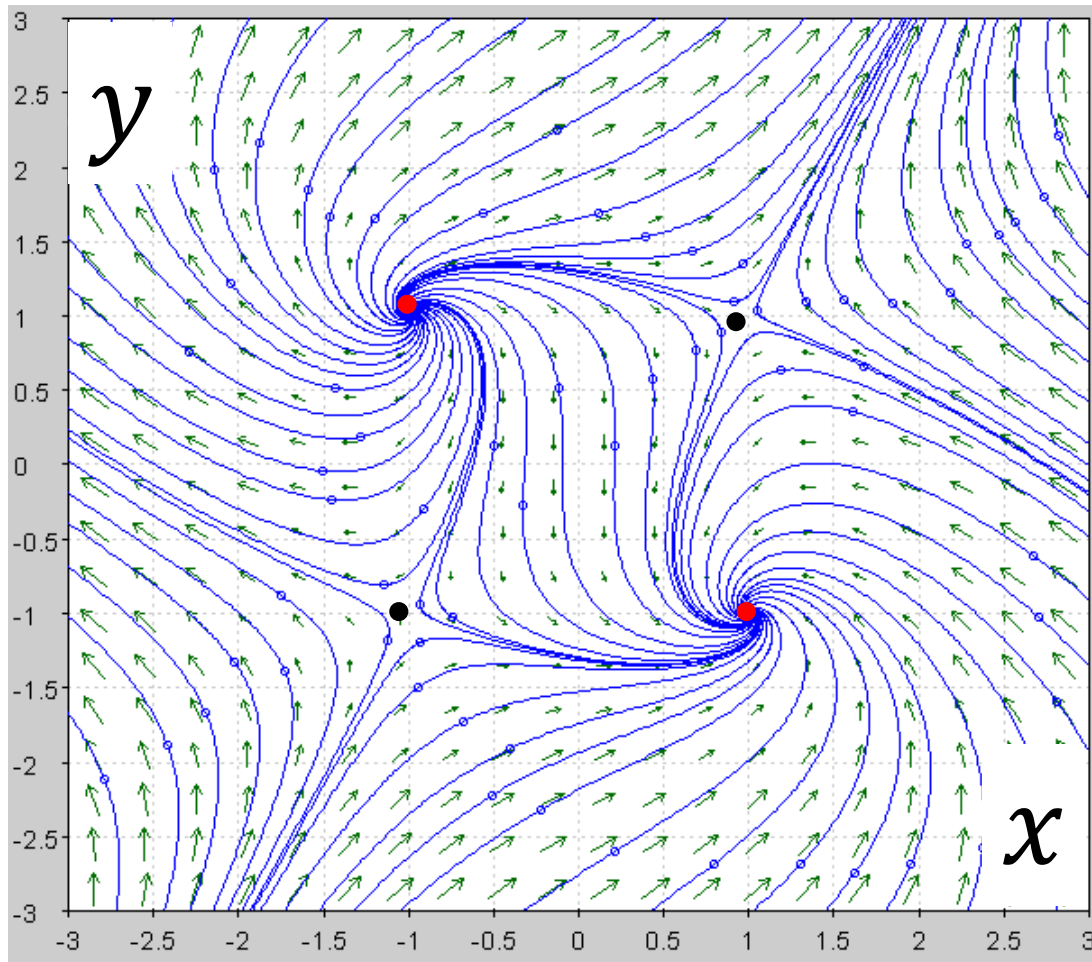
Пример 2



Линейная система

Особая точка –
фокус

Пример 3



Нелинейная система

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y^2 - x^2 \\ \frac{dy}{dt} &= y^2 + x^2 - 2\end{aligned}$$

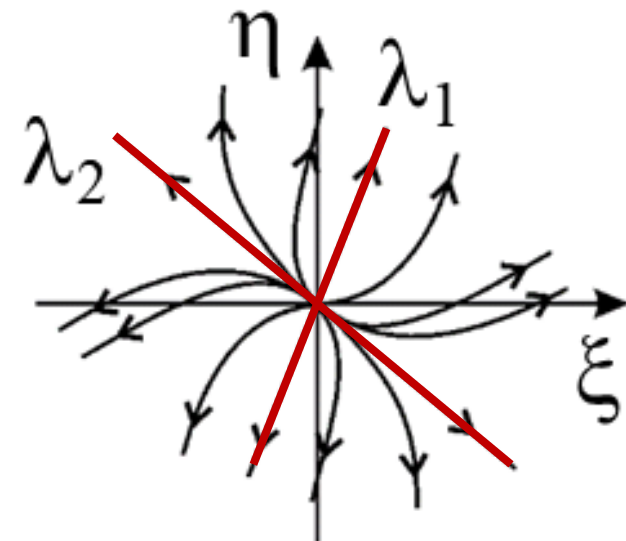
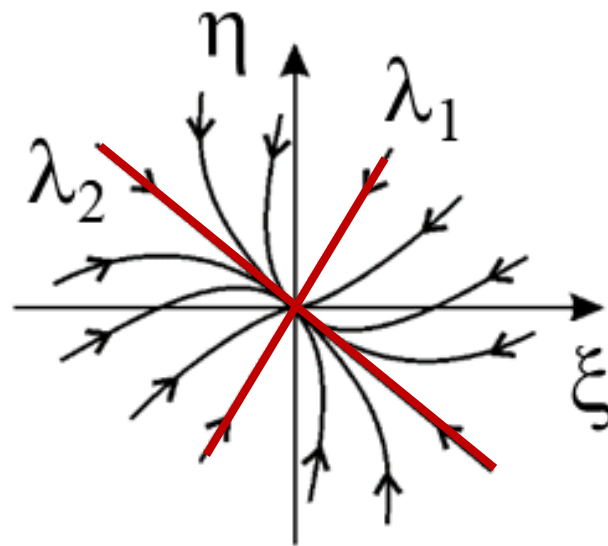
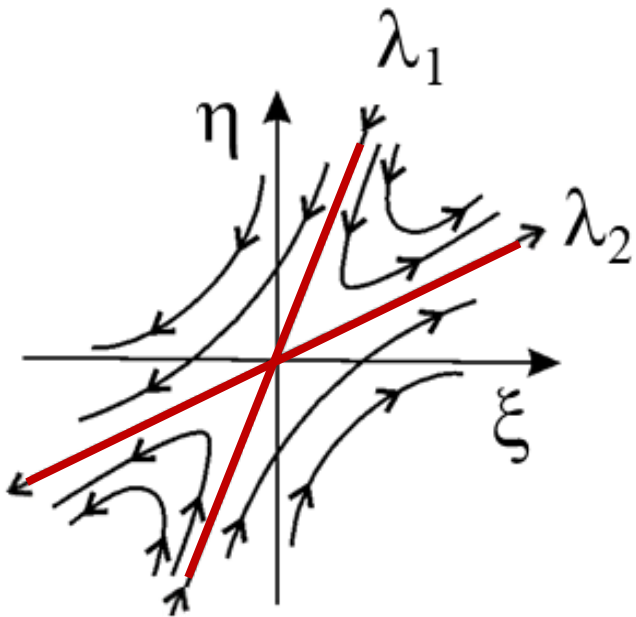
4 стационарных
состояния:
два седла, 2 фокуса

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

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

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

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

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

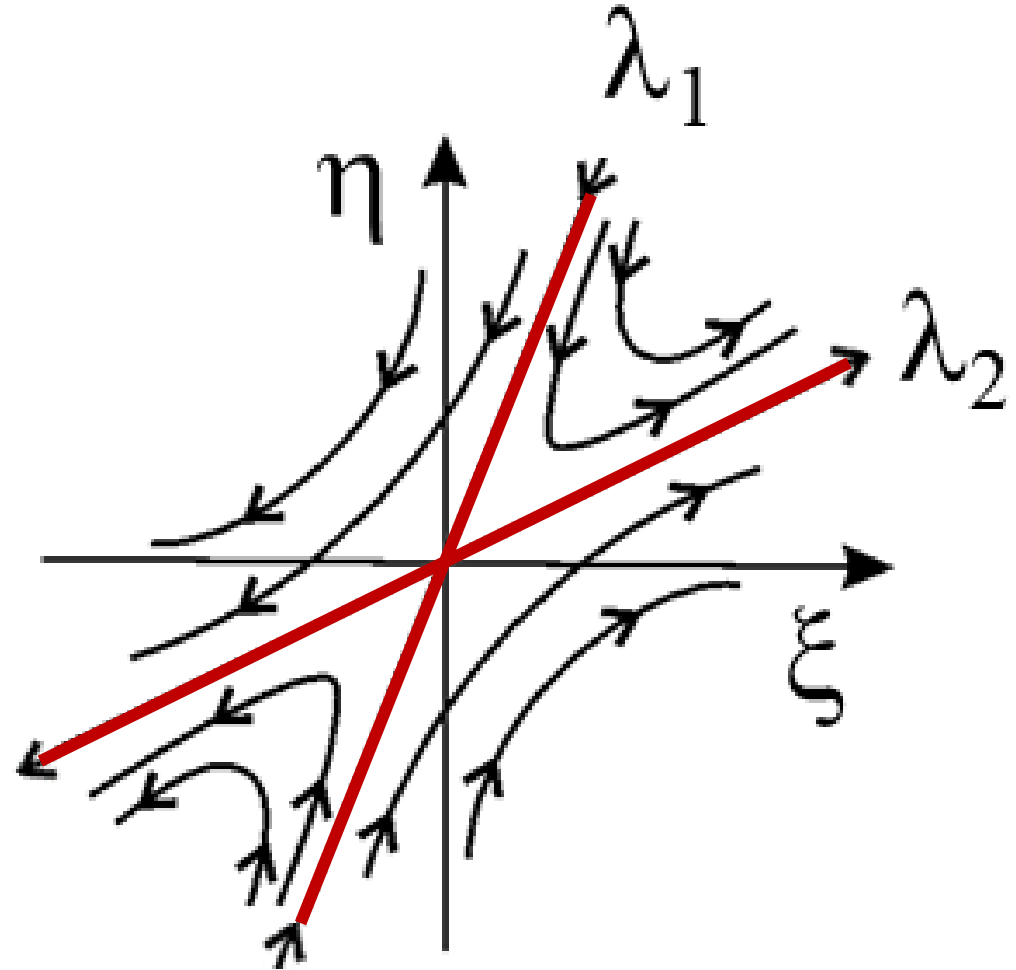
– уравнения сепаратрис

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

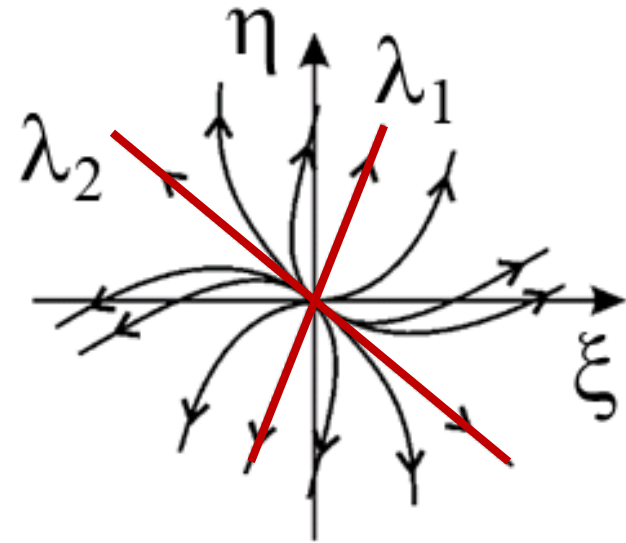
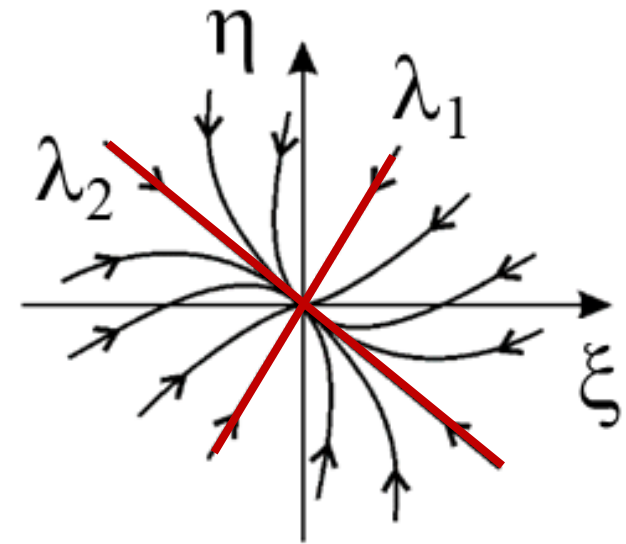


Особая точка **узел**

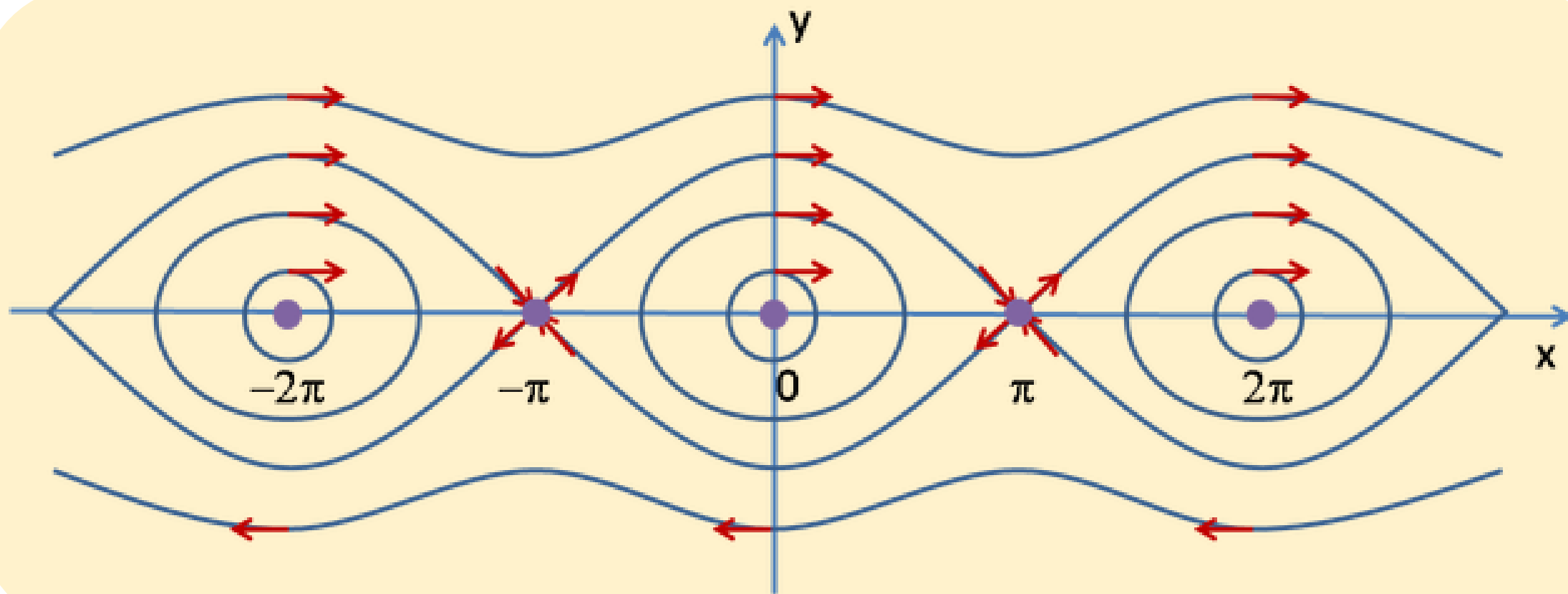
λ_1 и λ_2 — действительные, одного знака.

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



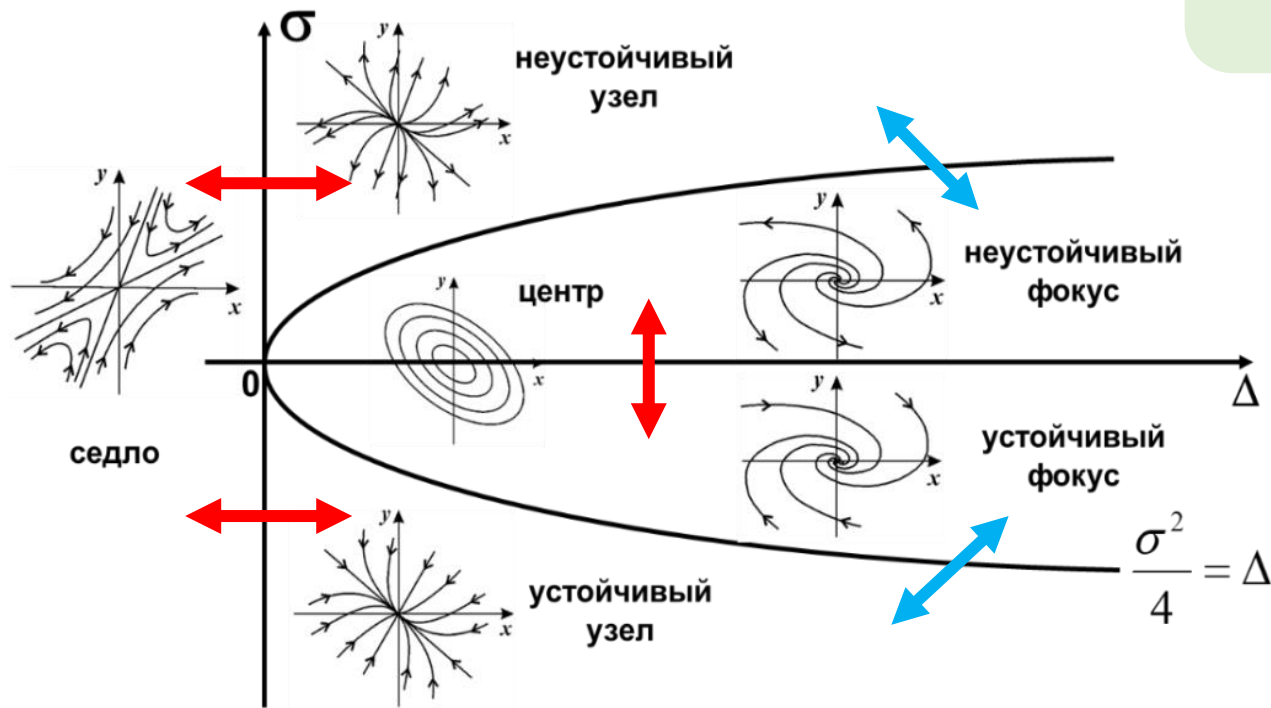
Сепаратрисы в нелинейных системах



5 стационарных состояний:
2 седла, 3 центра

Бифуркация – качественное изменение динамического поведения системы:

- изменение типа устойчивости
- изменение числа стационарных состояний



Бифуркационная диаграмма

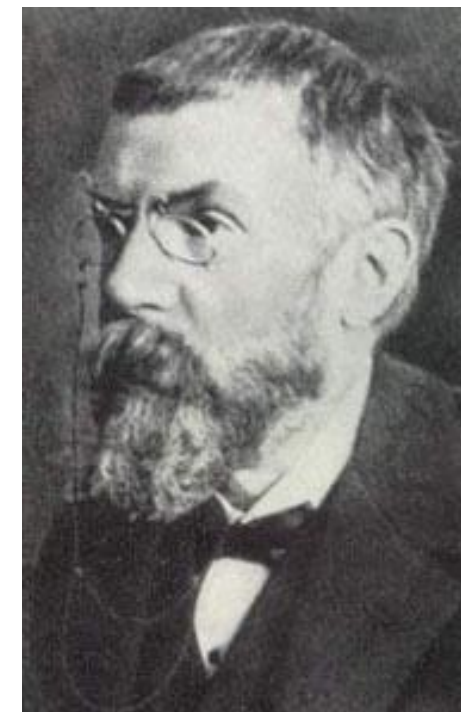
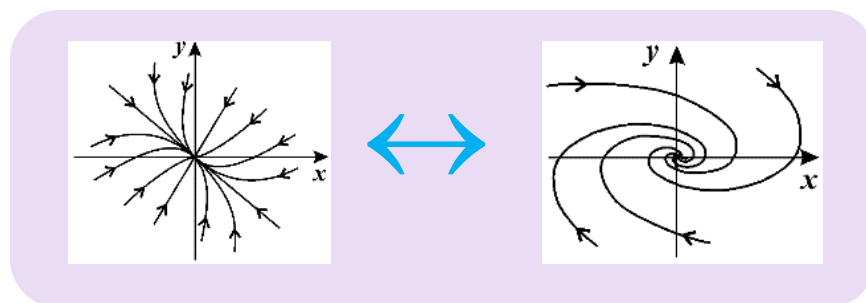
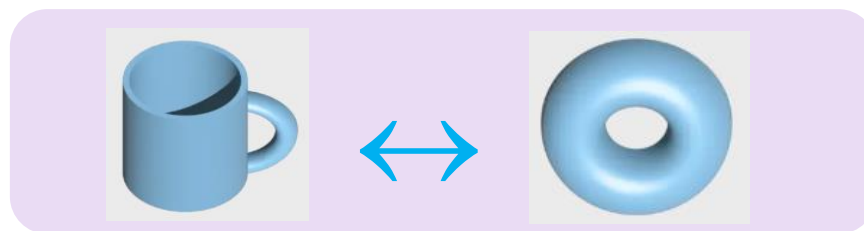
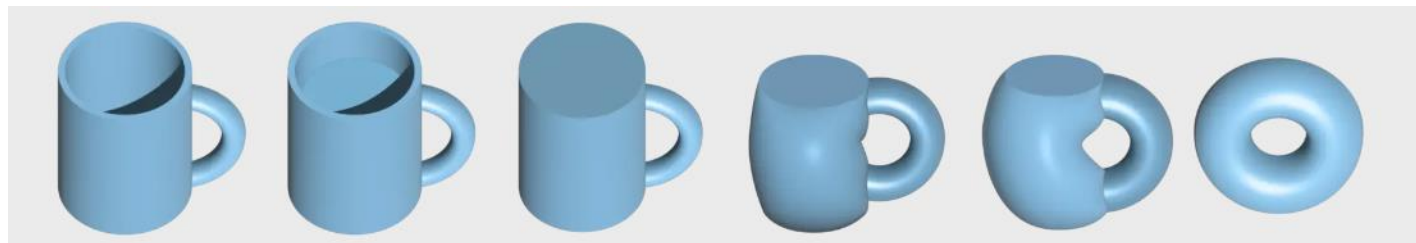
Бифуркационные переходы:
седло $\leftrightarrow$ уст. узел
седло $\leftrightarrow$ неуст. узел
уст. фокус $\leftrightarrow$ неуст. фокус

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

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»