

# Базовые понятия курса “Биоинформатика и математические методы в биологии”

Составители: А. Нестеренко, Т. Плюснина, А. Дьяконова, П. Фурсова, Г. Ризниченко

Кафедра биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.  
Москва. 2016 г.

Здесь приводится элементарный набор определений, посвященный одиночным обыкновенным дифференциальным уравнениям (ОДУ) и системам из двух ОДУ первого порядка. Без понимания этих определений (за исключением понятий повышенной сложности, обозначенных символом [∗]) оценка на экзамене не ставится. Теория рассматривается для одно- и двухмерных автономных ОДУ, разрешенных относительно производной.

Загрузить в формате PDF

**1. ОДУ порядка  $n$**  — это функциональное уравнение, связывающее производные искомой функции  $f(x)$  одной переменной  $x$  и саму переменную. Его можно записать в виде:

$$\Phi \{ f^{(n)}(x), f^{(n-1)}(x), \dots, f'(x), f(x), x \} = 0 \quad (1)$$

Прилагательное “обыкновенный” обозначает тот факт, что дифференцирование производится только по одной переменной (т.н. *свободной переменной*). При описании многих физических и биологических процессов такой переменной является время  $t$ .

**2. Свободные и зависимые переменные** системы ОДУ. Те переменные, для которых выписываются уравнения, называются *зависимыми* или *фазовыми*; это искомые функции уравнения. Те переменные, по которым производится дифференцирование называются *свободными*. Задача решения состоит в том, чтобы найти зависимость фазовых переменных от свободных.

**3. Динамическая система** — модельная система, состояние которой в данный момент времени описывается набором величин, и для которой задан закон эволюции этого состояния во времени. Часто динамическая система описывается одним или более ОДУ; время является в этих уравнениях единственной свободной переменной.

**4. ОДУ первого порядка, разрешенное относительно производной** — это такое ОДУ, в котором производная  $x'(t)$  выражена явным образом через зависимые и независимые переменные. Такое уравнение имеет вид:

$$x'(t) = \Phi \{ x(t), t \} \quad (2)$$

**5. Автономное ОДУ** — разрешенное относительно производной уравнение вида

$$x'(t) = \Phi \{ x(t) \}, \quad (3)$$

где правая часть не зависит явно от времени  $t$ . Зависимость от времени входит в правую часть только косвенно, через зависимость от переменной  $x$ .

**6. Автономная система двух ОДУ** — система вида:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x(t), y(t)), \\ \frac{dy}{dt} = Q(x(t), y(t)). \end{cases} \quad (4)$$

**7. Векторное поле** автономной системы ОДУ — сопоставление каждой точки фазового пространства вектора, соответствующего направлению движения системы. Для двухмерной системы (4) поле строится следующим образом: каждой точке  $(x, y)$  фазовой плоскости ставится в соответствие вектор с компонентами  $P(x, y)$ ,  $Q(x, y)$  и началом в этой точке.

**8. Начальные условия** автономного ОДУ или системы автономных ОДУ — значения зависимых переменных в начальный момент времени. Так, начальные условия для одного автономного ОДУ (3)

$$x(0) = x_0, \quad (5)$$

Начальные условия для системы двух автономных ОДУ (4):

$$\begin{cases} x(0) = x_0, \\ y(0) = y_0. \end{cases} \quad (6)$$

**9. Решением** автономного ОДУ или системы ОДУ называется зависимость  $x(t)$  или пара зависимостей  $\{x(t); y(t)\}$ , удовлетворяющие уравнениям (3) или (4), соответственно (*общее решение*). Решение, также удовлетворяющее начальным условиям (5) или (6), называется *частным решением*.

**10. Фазовое пространство** автономного ОДУ (3), или системы ОДУ (4) — прямая значений  $x$ , или плоскость значений  $(x, y)$ , соответственно. С учетом размерности разумно использовать словосочетания “фазовая прямая”, “фазовая плоскость”.

**11. Изображающая точка** — значение функции  $x$  или пара значений  $(x, y)$  в определенный момент времени  $t$ . Изображающая точка принадлежит фазовому пространству (см. 9.).

**12. Фазовая траектория** (интегральная кривая) — кривая в фазовом пространстве, положение которой определяется решением системы автономных ОДУ.

**13. Кинетическая кривая** — график изменения зависимых переменных от времени (решений) автономных ОДУ или системы ОДУ.

**14. Фазовый портрет** автономных ОДУ или системы ОДУ — совокупность интегральных кривых (фазовых траекторий) с указанием направления движения изображающей точки по этим кривым.

**15. Стационарное состояние** ...

...автономного ОДУ (3) — значение функции  $x(t)$ , для которого  $\Phi(x) = 0$ .

...системы автономных ОДУ (4) — значения функций  $x(t)$  и  $y(t)$ , удовлетворяющие системе алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} P(x, y) = 0, \\ Q(x, y) = 0. \end{cases}$$

Такие точки также называют *стационарными точками* и *точками покоя*.

**16. Устойчивость по Ляпунову** стационарной точки определяется следующим образом. Стационарное состояние называется *устойчивым по Ляпунову*, если для любой заданной области отклонений от состояния равновесия  $\varepsilon$  можно указать область  $\delta(\varepsilon)$ , окружающую состояние равновесия и обладающую тем свойством, что ни одна траектория, которая начинается внутри области  $\delta$ , никогда не достигнет границы  $\varepsilon$ .

**17. Устойчивым стационарным состоянием** (асимптотически устойчивым) называется такое стационарное состояние автономного ОДУ или системы ОДУ, что при малом отклонении от этого состояния, система будет стремиться *приблизиться* обратно к нему. Асимптотически устойчивое состояние является устойчивым и по Ляпунову. Обратное не верно.

**18. Изоклина** — кривая на фазовой плоскости, обладающая таким свойством, что все касательные к интегральным кривым, построенные в точках пересечения ими изоклины, параллельны. Другими словами, все интегральные кривые пересекают изоклину под одним углом. Для системы двух автономных ОДУ изоклины горизонтальных касательных определяется как  $dy/dx = P(x, y)/Q(x, y) = \operatorname{tg} 0 = 0$ , а изоклина вертикальных касательных —  $P(x, y)/Q(x, y) = \operatorname{tg} \pi/2 = \infty$ .

**19. Система двух линейных автономных ОДУ** — система вида

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax + by, \\ \frac{dy}{dt} = cx + dy. \end{cases} \quad (7)$$

**20. Линеаризованная в стационарной точке система автономных ОДУ** — аппроксимация системы ОДУ (4) в малой окрестности стационарной точки системой линейных ОДУ, построенная путем разложения правых частей в ряд Тейлора до первого члена в стационарной точке  $(\bar{x}, \bar{y})$ . Линеаризованная система выглядит следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = \frac{\partial P}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})\xi + \frac{\partial P}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})\eta, \\ \frac{d\eta}{dt} = \frac{\partial Q}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})\xi + \frac{\partial Q}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})\eta. \end{cases} \quad (8)$$

Переменные  $\xi$  и  $\eta$  имеют смысл отклонений от положения равновесия. Интегральные кривые линеаризованной системы, смещенные на  $\bar{x}$  по оси X и на  $\bar{y}$  по оси Y, аппроксимируют интегральные кривые исходной системы в окрестности стационарной точки.

**21. Матрица линеаризации** (матрица Якоби) для системы двух линейных ОДУ (7) — матрица линейных коэффициентов  $\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ . Матрицей Якоби для системы ОДУ (4) в стационарной точке, называется матрица Якоби для соответствующей линеаризованной системы ОДУ (8).

**22. Характеристическим уравнением** для системы линейных ОДУ (7) называется уравнение

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (9)$$

где вертикальные прямые обозначают определитель матрицы. Характеристическое уравнение системы ОДУ — это характеристическое уравнение ее матрицы Якоби.

**23. Характеристические числа (показатели Ляпунова)** линейной системы ОДУ (7) — это решения,  $\lambda$ , характеристического уравнения этой системы. Другими словами, это собственные значения матрицы линеаризации (см. 21).

**24. Типы особых точек** — характер фазового портрета вблизи особой точки системы двух линейных ОДУ. Различают несколько типов:

- **Фокус**<sup>1</sup> — грубый<sup>2</sup> тип. Система имеет комплексно сопряженные характеристические числа с ненулевой действительной частью. В зависимости от знака действительной части различают “неустойчивый” ( $\operatorname{Re} \lambda > 0$ ) и “устойчивый” ( $\operatorname{Re} \lambda < 0$ ) фокус.
- **Узел** — грубый тип. Система имеет действительные характеристические числа одного знака. В зависимости от знака различают “неустойчивый” ( $\lambda > 0$ ) и “устойчивый” ( $\lambda < 0$ ) узел.
- **Седло** — грубый тип особой точки. Характеристические числа системы действительные и разных знаков.
- **Центр** — негрубый<sup>2</sup> тип. Все траектории вблизи особой точки замкнутые. Характеристические числа системы чисто-мнимые.

**25. Аттрактор** — множество точек на фазовой плоскости или точки на фазовой прямой, к которым стремится изображающая точка (сходятся интегральные кривые). Устойчивая стационарная точка и устойчивый предельный цикл — примеры аттракторов.

**26. Сепаратриса** — интегральная кривая, начинающаяся или заканчивающаяся в точке седлового состояния равновесия. Седло имеет четыре сепаратрисы<sup>3</sup>, начинающиеся в точке седла — две устойчивых (направленных к седловой точке) и две неустойчивых (исходящих из седловой точки). Часто сепаратриса разделяет области притяжения различных аттракторов.

**27. Предельный цикл** — изолированная замкнутая интегральная кривая, в некоторой окрестности которой нет других замкнутых интегральных кривых. Когда такая траектория является аттрактором<sup>4</sup>, говорят, что предельный цикл устойчив. Когда, напротив, интегральные кривые отходят от предельного цикла, его называют неустойчивым.

**28. [\*] Структурно эквивалентными** будем называть два фазовых портрета, которые могут быть получены друг из друга путем гладкой невырожденной деформации. Если представить все фазовые траектории портрета в виде совокупности ориентированных проволочек, то искомая деформация — есть получение одного портрета из другого путем изгибания всех проволочек с сохранением направлений, таким образом, чтобы все они оставались непересекающимися<sup>5</sup>.

**29. [\*] Структурно устойчивый** (или грубый) фазовый портрет автономного ОДУ (3) или системы ОДУ (4) — портрет, который структурно эквивалентен всем фазовым портретам, получаемым при малом “шевелении” векторного поля (функции  $\Phi(f)$  или функций  $P(x, y)$  и  $Q(x, y)$ ).

---

<sup>1</sup>Названия фазовых портретов определяются для линейной системы. Однако они используются также для портретов вблизи стационарных точек систем нелинейных автономных ОДУ, линеаризация которых в этой точке имеет соответствующий портрет. Это осмысленно, поскольку вблизи стационарной точки нелинейные системы ведут себя как линеаризованные.

<sup>2</sup>Грубость фазового портрета означает его структурную устойчивость к малым шевелиям векторного поля (см. ниже). Негрубый тип характерен для точек бифуркации.

<sup>3</sup>В нелинейных системах две сепаратрисы могут совпадать, тогда говорят о петле седла.

<sup>4</sup>Приведенные в данном списке критерии устойчивости для предельных циклов не подходят. Для характеристики их устойчивости используется критерий асимптотической орбитальной устойчивости, который мы не раскрываем.

<sup>5</sup>Строгое определение гладкой деформации потребовало бы топологической терминологии.

**30. Седло-узел** — негрубый фазовый портрет вблизи особой точки, возникает в нелинейных системах при слиянии седла и узла. Одно из характеристических чисел системы, линеаризованной вблизи этой особой точки, равно нулю. С одной стороны от особой точки поведение траекторий напоминает узел, с другой стороны — седло. Седло-узел возникает в модели генетического триггера Жакоба-Моно при его параметрическом переключении (см. *Триггер* и *Параметрическое переключение триггера*).

**31. Фазопараметрическая диаграмма** автономного ОДУ или системы ОДУ, у которых правая часть включает зависимость от параметра (параметров), — это графическое изображение зависимости положения стационарных точек от параметров.

**32. Бифуркация** — структурная перестройка (преобразование не сохраняющее структурную эквивалентность) фазового портрета при малом изменении параметра, включенного в правую часть ОДУ или системы ОДУ. При бифуркации происходит изменение числа и/или типа стационарных точек и/или предельных циклов.

**33. Точка бифуркации** ОДУ или системы ОДУ, зависящих от параметра — это точка на фазо-параметрической диаграмме, в которой малое изменение параметров приводит к возникновению структурно неэквивалентных фазовых портретов.

**34. Седло-узловая бифуркация** — бифуркация системы ОДУ вблизи стационарной точки седло-узел. При малом “шевелении” векторного поля фазовый портрет вблизи стационара становится либо парой узел+седло, либо особая точка исчезает. В ходе седло-узловой бифуркации оба характеристических числа остаются действительными, а одно из них меняет знак.

**35. Бифуркация Андронова-Хопфа** — бифуркация положения равновесия системы нелинейных ОДУ, возникающая при переходе действительной части характеристических чисел через ноль, и сопровождающаяся рождением/смертью предельного цикла вокруг рассматриваемого положения равновесия. При малом “шевелении” векторного поля фазовый портрет в окрестности стационарной точки становится либо устойчивым, либо неустойчивым фокусом.

**36. Быстрые и медленные переменные** — условное разделение, допустимое для некоторых систем ОДУ. Такое разделение возможно, когда характерное время изменения одних переменных (“быстрых”) намного меньше характерного времени изменения других (“медленных”).

**37. Мультистационарная система** — ОДУ или система автономных ОДУ, имеющая в фазовом пространстве несколько стационарных точек.

**38. Триггер** — динамическая система, имеющая более одной устойчивого состояния; в фазовом пространстве данные состояния разделяются сепаратрисой или неустойчивым состоянием.

**39. [\*] Параметрическое управление** автономным ОДУ или системой ОДУ — это исследование поведения изображающей точки ОДУ в зависимости от параметра, который изменяется медленно, по сравнению с переменными системы. Например, для системы ОДУ это может означать решение

расширенной системы следующего вида:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = P(x, y, \alpha), \\ \frac{dy}{dt} = Q(x, y, \alpha), \\ \alpha = A(t). \end{cases} \quad (10)$$

где  $A(t)$  — функция, меняющаяся медленно по сравнению со скоростью изменения переменных  $x$  и  $y$  (говорят, что функция  $A$  задает путь эволюции параметра). Также параметр  $\alpha$  может меняться дискретно.

**40. Параметрическое переключение триггера** при его параметрическом управлении — подбор такого *обратимого* пути изменения параметра, которое переводит изображающую точку из одной области притяжения в другую.

Для системы (10) под обратимым понимается любой путь, который возвращает параметр через время  $T$  в исходное состояние:  $A(T) = A(0)$ . В ходе параметрического переключения параметр всегда проходит точку бифуркации, что приводит к изменению количества стационарных состояний. Из двух стационарных состояний сначала остается одно, затем их становится снова два, но изображающая точка оказывается уже в другом стационаре.

**41. [\*] Гистерезис** — это ситуация параметрического управления (10), когда положение изображающей точки не является однозначной функцией параметра. Гистерезис возникает в триггерной системе, с выделенным параметром, изменение которого может переводить систему между двумя устойчивыми стационарами. При этом достигаемое стационарное состояние зависит от *пути изменения* параметра. Так, если  $\alpha = A(t_1) = A(t_2)$ , при гистерезисе может оказаться, что  $x(t_1) \neq x(t_2)$ . Гистерезис часто наблюдается при циклическом параметрическом переключении триггера.

**42. [\*] Катастрофа** в динамической системе при ее параметрическом управлении — резкое, нелинейное смещение изображающей точки при плавном переходе параметра через точку бифуркации. Примером катастроф являются некоторые виды параметрического переключения триггера. Также примером катастрофы является *жесткое рождение предельного цикла*, когда изображающая точка резко переходит из положения равновесия на устойчивый предельный цикл конечного радиуса.