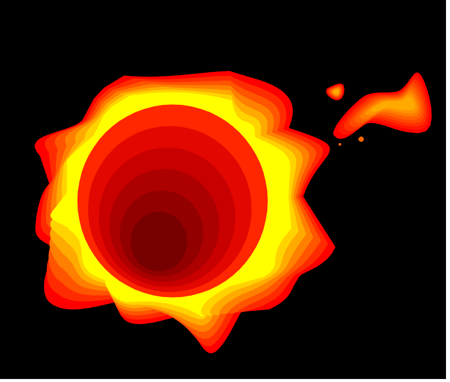
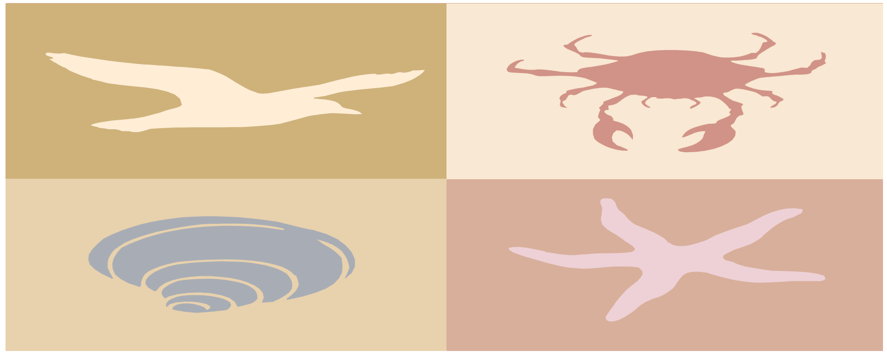
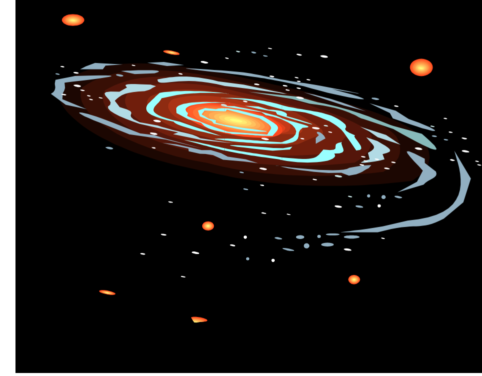




www.biophys.msu.ru

Модели нелинейного мира

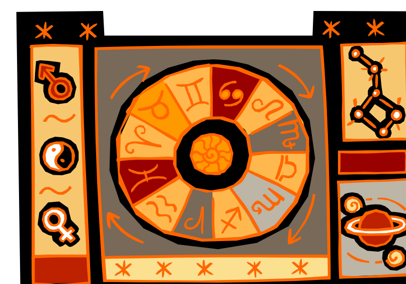
Лекция 5(6)

Галина Юрьевна Ризниченко

Каф. биофизики Биологического ф-та Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова, к.119

тел: +7(495)9390289; факс: (495)9391115;

E-mail: riznich@biophys.msu.ru



http://mathbio.ru/mnw

Устойчивость стационарного состояния

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

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

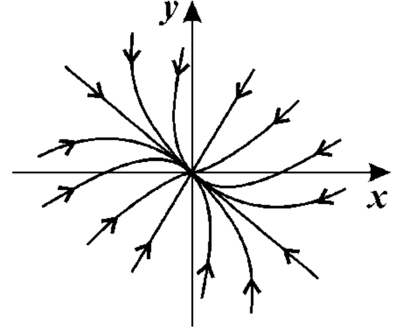
Ляпуно́в Алекса́ндр Миха́йлович (1857 –1918) – выдающийся русский математик, создал теорию устойчивости состояний равновесия и движения механических систем с конечным числом параметров. Работал также в области дифференциальных уравнений, гидродинамики, теории вероятностей

Типы поведения фазовых траекторий вблизи стационарного состояния

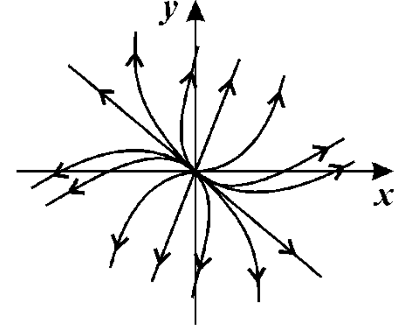
$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy$$

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

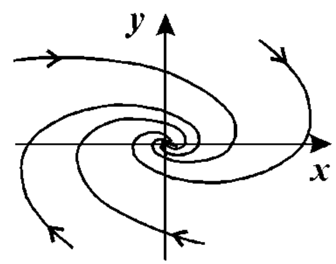
$$\lambda_{1,2} = \frac{a+d}{2} \pm \sqrt{\frac{(a+d)^2 - 4(ad-bc)}{4}}$$



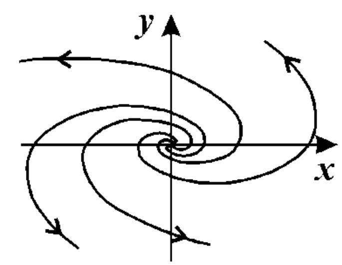
Устойчивый узел.
(λ_1, λ_2 действительны и отрицательны)



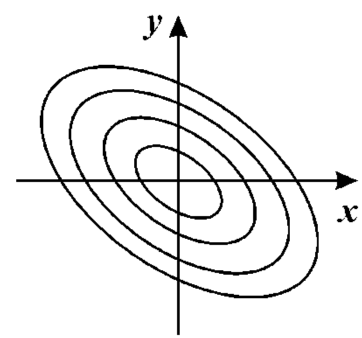
Неустойчивый узел.
(λ_1, λ_2 действительны и положительны)



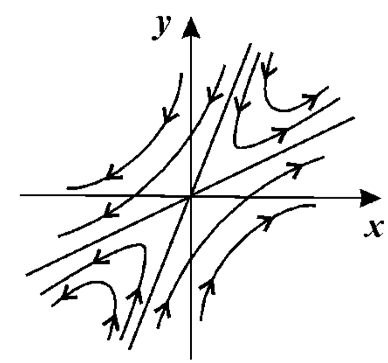
Устойчивый фокус
(λ_1, λ_2 - комплексны, Re $\lambda_{1,2} < 0$)



Неустойчивый фокус
(λ_1, λ_2 - комплексны, Re $\lambda_{1,2} > 0$)



Центр.
(λ_1, λ_2 - чисто мнимые)



Седло.
(λ_1, λ_2 - действительны и разных знаков)

Линейные химические реакции. Устойчивость стац. состояния

$$\xrightarrow{k_1} \mathbf{X} \xrightarrow{k_2} \mathbf{Y} \xrightarrow{k_3}$$

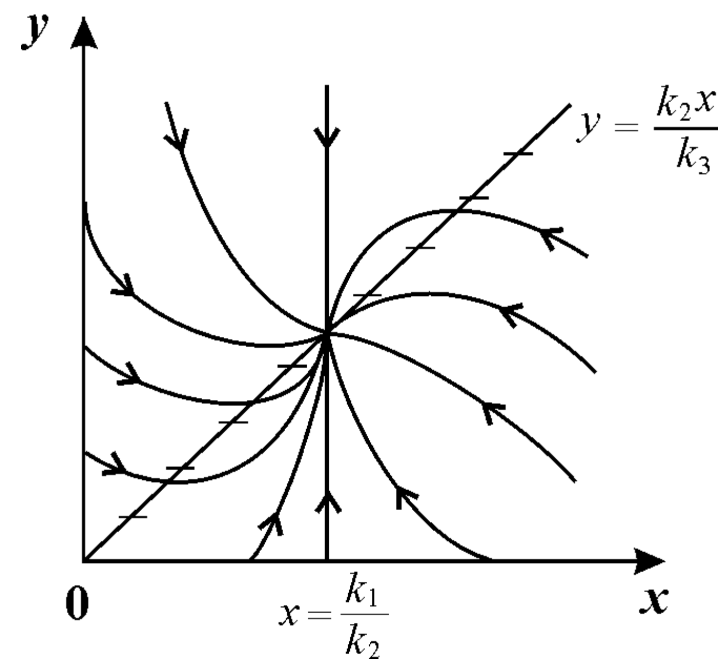
$$\frac{dx}{dt} = k_1 - k_2 x$$

$$\frac{dy}{dt} = k_2 x - k_3 y.$$

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

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

$$\lambda_1 = -k_2, \qquad \lambda_2 = -k_3.$$



Кинетические уравнения Лотки (A.J. Lotka. Elements of Physical Biology, 1925)

$$\longrightarrow A \xrightarrow{k_0} X \xrightarrow{k_1} Y \xrightarrow{k_2} B$$

$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1 xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = k_1 xy - k_2 y,$$

$$\frac{dB}{dt} = k_2 y.$$

Лотка Альфред Джеймс (англ. *Alfred James Lotka*), 1880 –1949 – американский математик, физик, статистик, демограф. Разработал модели простейших физико-химических реакций. Изучал процесс смены поколений, анализировал процесс демографического развития семьи, заложил основы экономической демографии

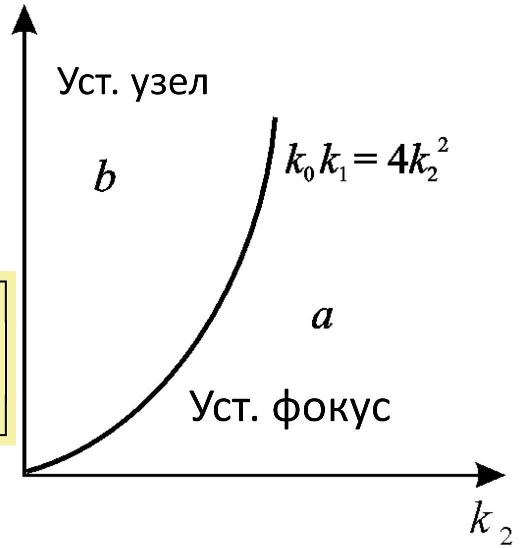
Фазовый портрет системы Лотки

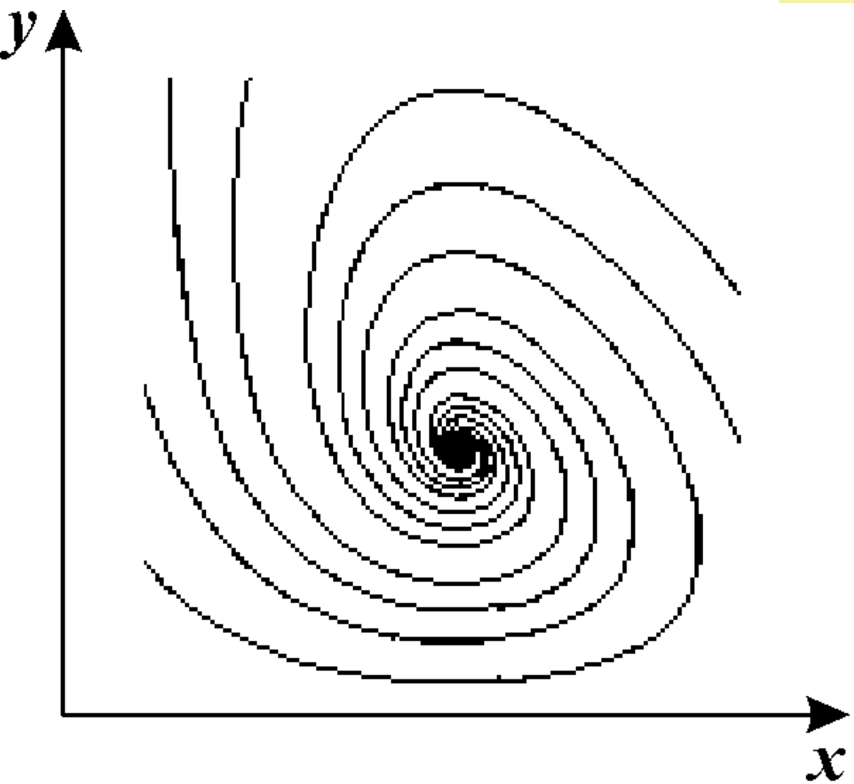
а – устойчивый фокус,

б – устойчивый узел.

$$\frac{dx}{dt} = k_0 - k_1 xy,$$
$$\frac{dy}{dt} = k_1 xy - k_2 y.$$

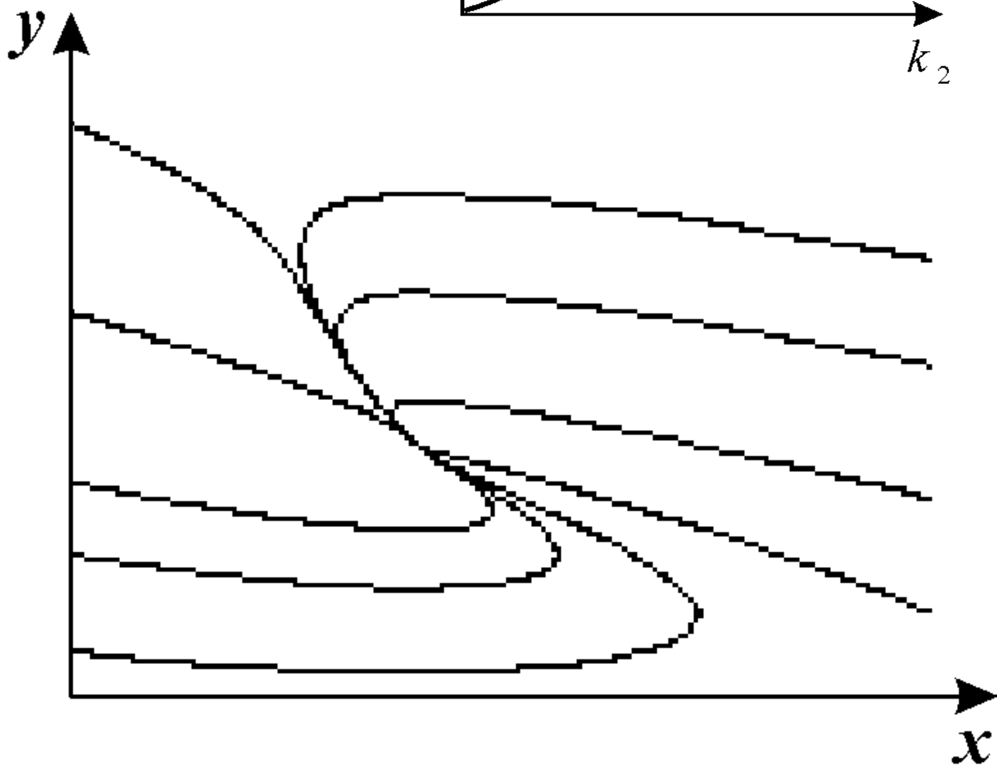
$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2}\left[\frac{k_1 k_0}{k_2} \pm \sqrt{\left(\frac{k_1 k_0}{k_2}\right)^2 - 4k_0 k_1}\right]$$





а

$k_0 = 2, \quad k_1 = 2, \quad k_2 = 2.$



б

$k_0 = 2, \quad k_1 = 10, \quad k_2 = 4.$

Модель Вольтерра

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$

$$\frac{dy}{dt} = \gamma xy - \delta y$$

Vito Volterra

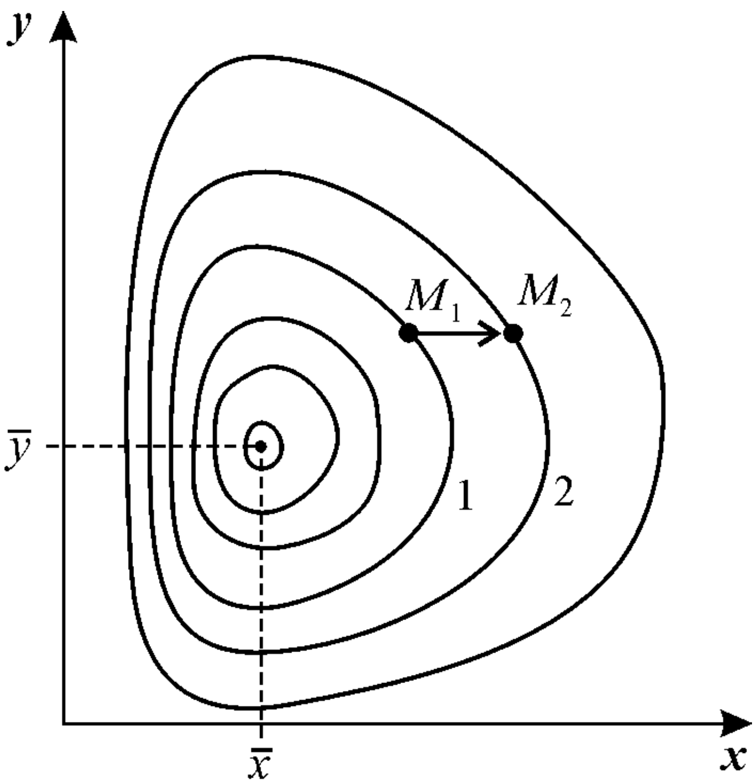
X – численность жертв
Y – численность хищников

Вольтерра Вито (1860 —1940) — выдающийся итальянский математик и физик. Работал в области дифференциальных уравнений с частными производными, теории упругости, интегральных и интегро-дифференциальных уравнений, функционального анализа. Основатель математической теории популяций.

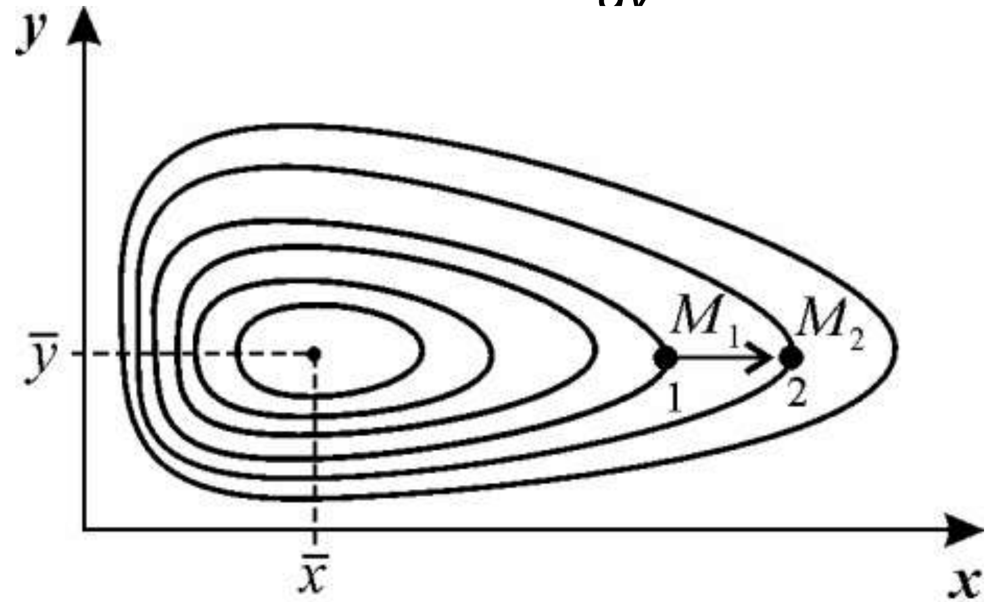
Фазовый портрет модели Вольтерра

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

dy



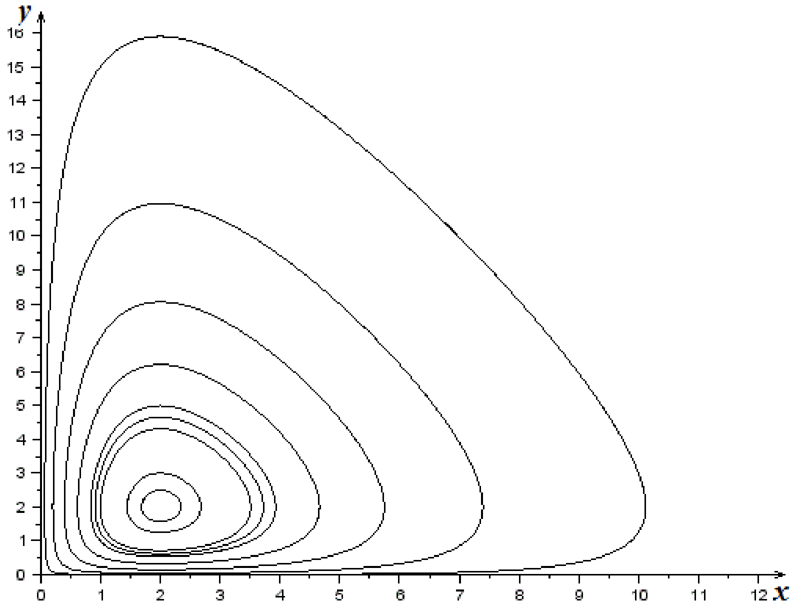
а



б

a= 4, b= 0,3, c=d= 0,4

a=2, b= 0,3, c= d= 0,4

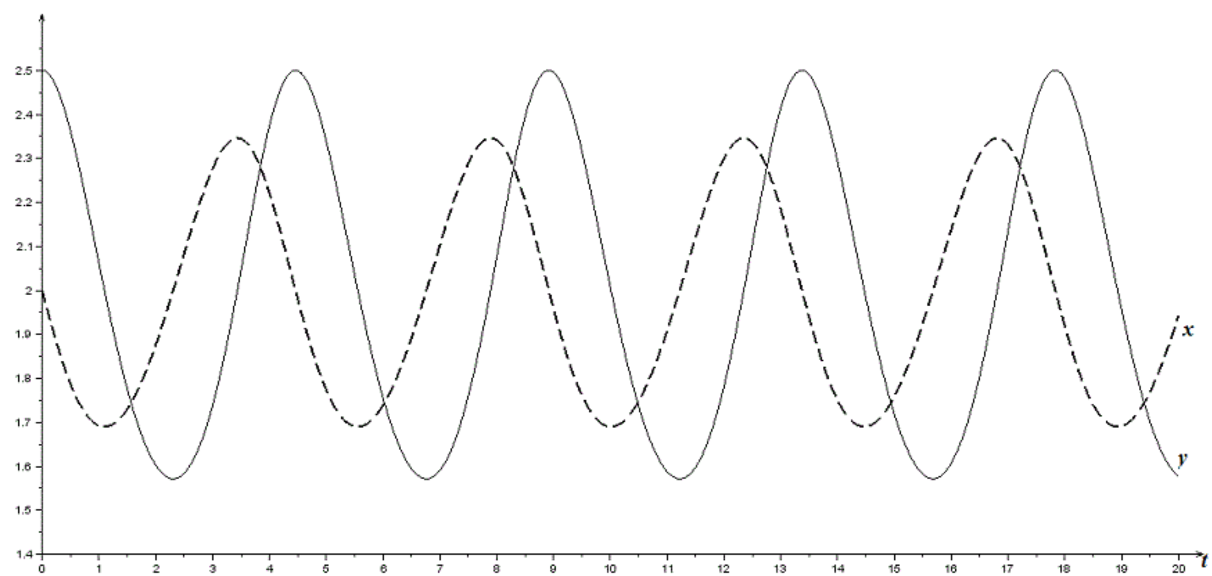


Volterra predator–prey model describing continuous oscillations of the population numbers.

(a) phase pattern;

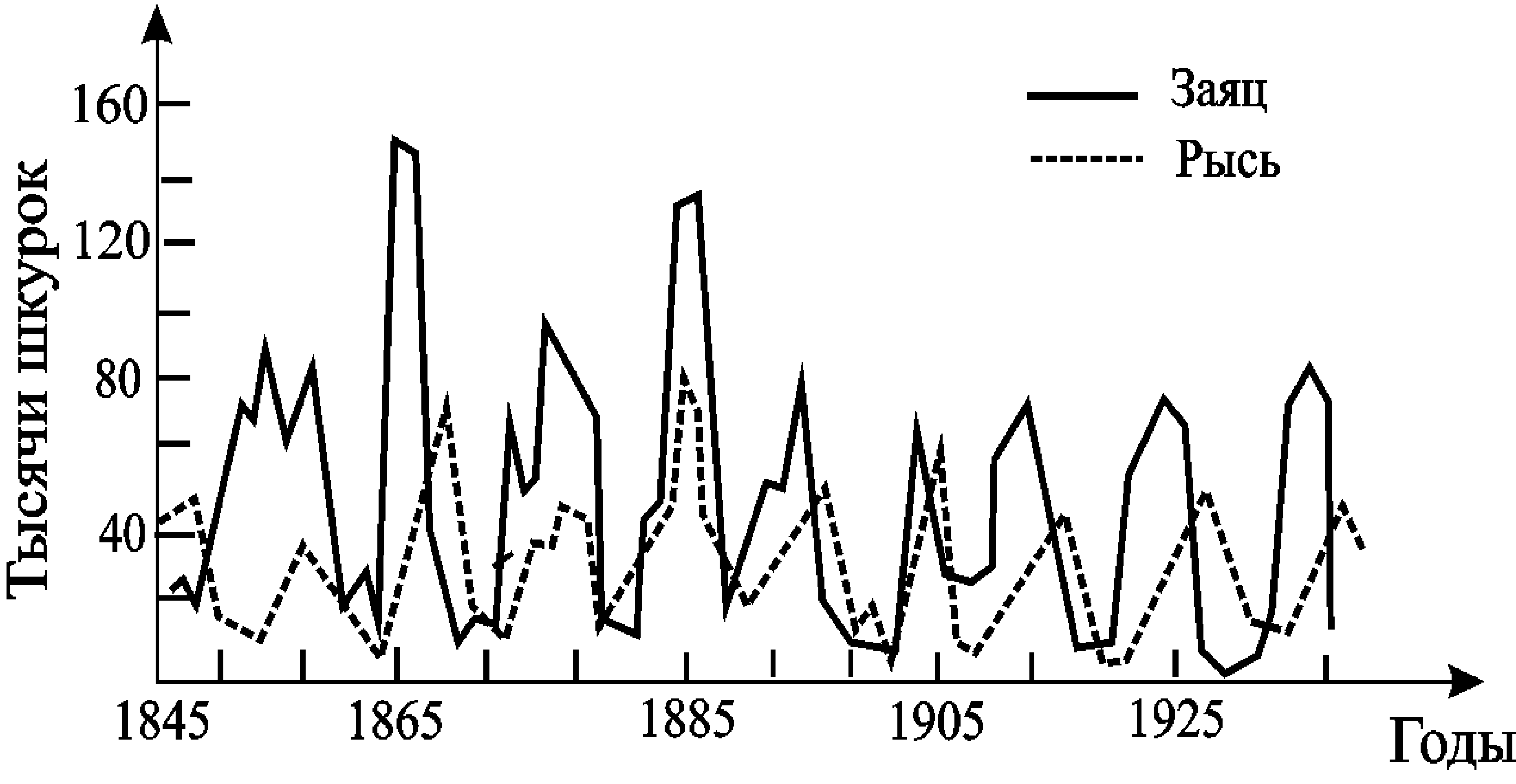
(b) dependence of the numbers of predators and preys on time.

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



$$a = 1;\ b = 0.5;$$
$$c = 1;\ d = 2$$

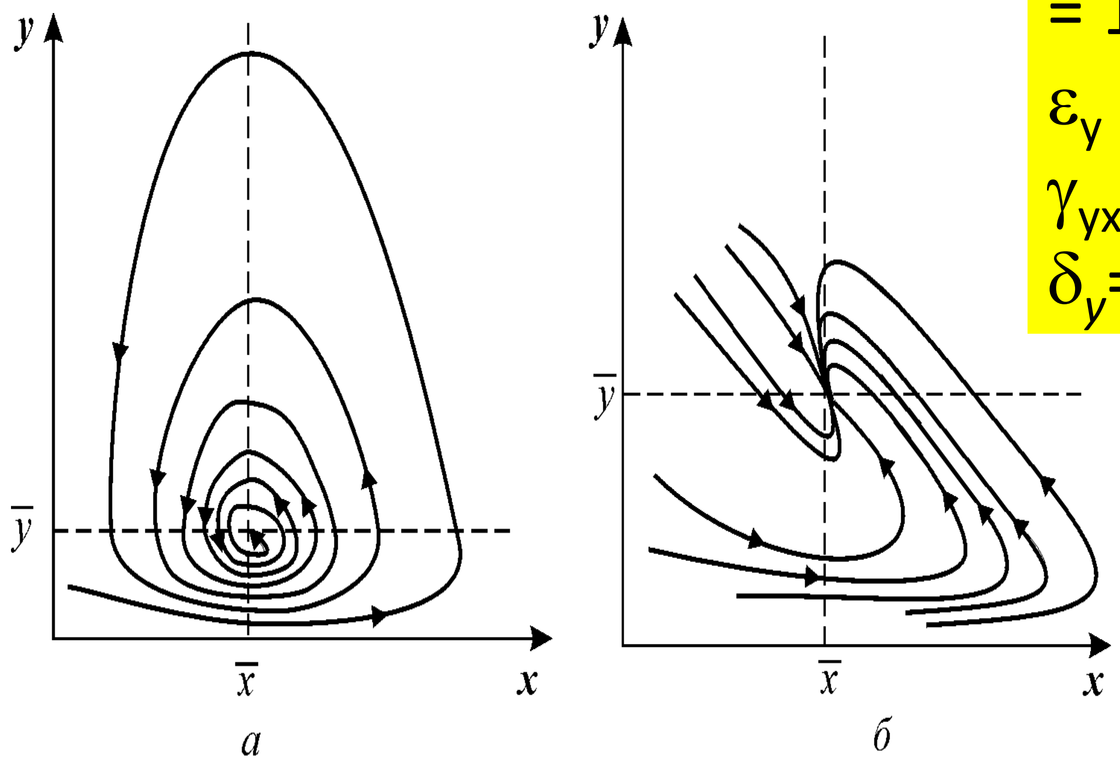
Кривые численности зайца и рыси в Канаде (по К. Вилли, В. Детье, 1974)



Уравнения Вольтерра с учетом самоограничения численности

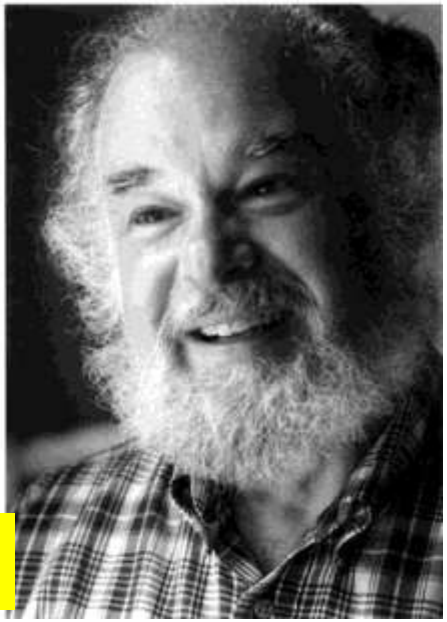
$$\frac{dx}{dt} = x(\varepsilon_x - \gamma_{xy} y - \delta_x x),$$
$$\frac{dy}{dt} = y(\varepsilon_y + \gamma_{yx} x - \delta_y y).$$

$\varepsilon_x = 2$, $\gamma_{xy} = 18$, $\delta_x=1$, $\varepsilon_y = 3$, $\gamma_{yx} = 5$, $\delta_y=1$



$\varepsilon_x = 2$, $\gamma_{xy} = 1$, $\delta_x=1$, $\varepsilon_y = 3$, $\gamma_{yx} = 1$, $\delta_y=1$

Модель Розенцвейга-Макартура (1965)



МакА́ртур Роберт (MacArthur Robert, 1930-1972)

Американский биолог, эколог. Работы по динамике популяций и разнообразию экологических сообществ

Функция хищничества

$$\frac{dx}{dt} = f(x) - yL(x),$$

$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

Розенцве́йг Майкл Л. (Rosenzweig Michael L.)

Профессор. Университета Аризона, США основатель и главный редактор журнала “Evolutionary Ecology” (с 1986)

А.Д. Базыкин

Биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 1985;
Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М., ИКИ, 2003
Nonlinear dynamics of interacting populations. World Scientific. 1998

Александр Дмитриевич
Базыкин
1940-1954

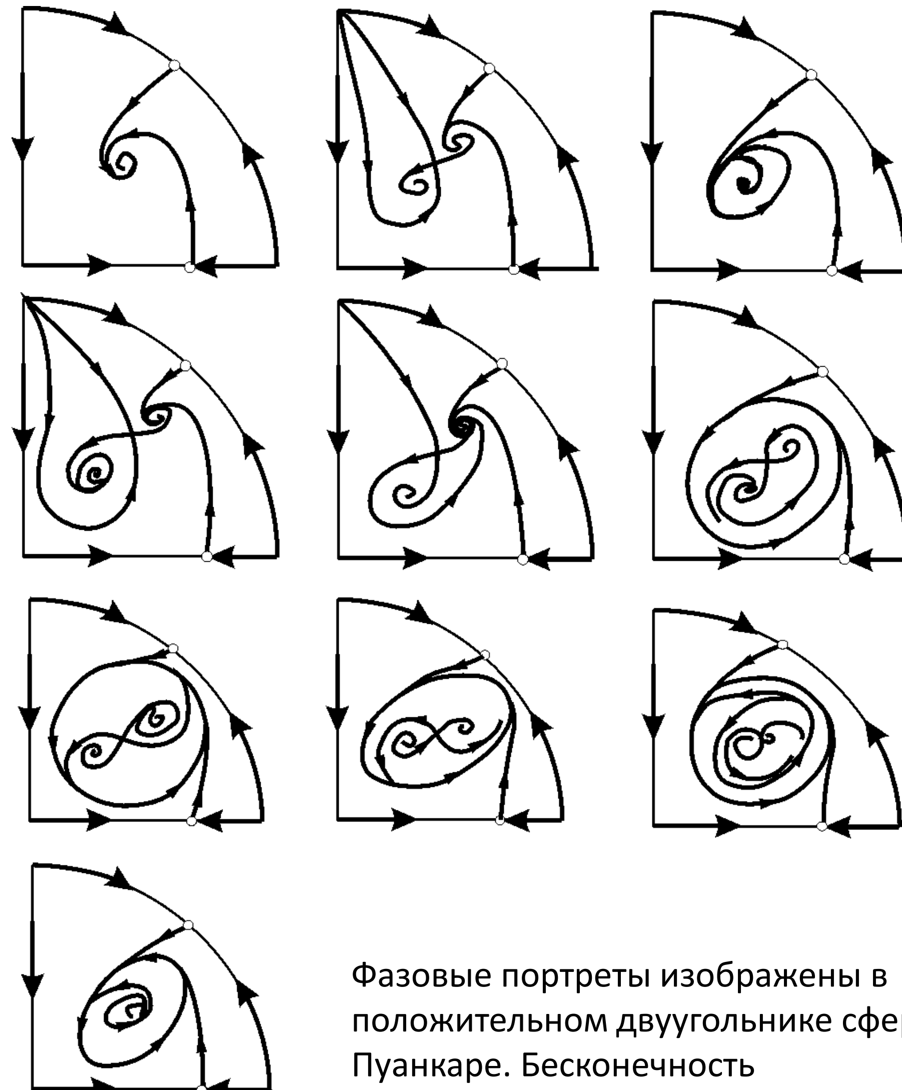
Российский биолог и биофизик
Работы по динамике популяций

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2.$$

Набор фазовых портретов системы возможных в конечной части первого квадранта и соответствующих областям 1 - 10 параметрического портрета

(Базыкин, 1985)



Фазовые портреты изображены в положительном двуугольнике сферы Пуанкаре. Бесконечность отображается на внутренность сферы конечного радиуса

Триггеры

Мультистационарные системы

Модели отбора

Модели конкуренции

Геохронологическая таблица

1000 млн. лет	КАЙНОЗОЙ	Эволюция человека
	МЕЗОЗОЙ	Появление млекопитающих
	ПАЛЕОЗОЙ	Первые многоклеточные
2000 – 3000 млн. лет	ПРОТЕОЗОЙ	Биологическая эволюция
4000 млн. лет	АРХЕЙ	Микроископаемые
5000 млн. лет		Образование Земли
10 000 млн. лет 13,7 ·млрд лет- Большой взрыв		Возникновение солнечной системы

Типы эволюции

Новые элементы не появляются, а старые не исчезают – происходит их перераспределение в пространстве и во времени.	Эволюция галактик, упорядоченных вихрей в гидродинамике, автоколебаний и автоволн в активных средах. Образование негомогенных стационарных распределений вещества в пространстве – диссипативных структур.
Самопроизвольный отбор немногих элементов (и их размножение) из очень большого числа различ-ных уже существующих или тех, которые могут возникнуть.	Образование изотопов химических элементов, макромолекул в химической эволюции, видов в биологической эволюции, образование человеческих языков. Все эти процессы идут в результате размножения и конкурентного отбора.

Возникновение единого генетического кода

Как происходит отбор?

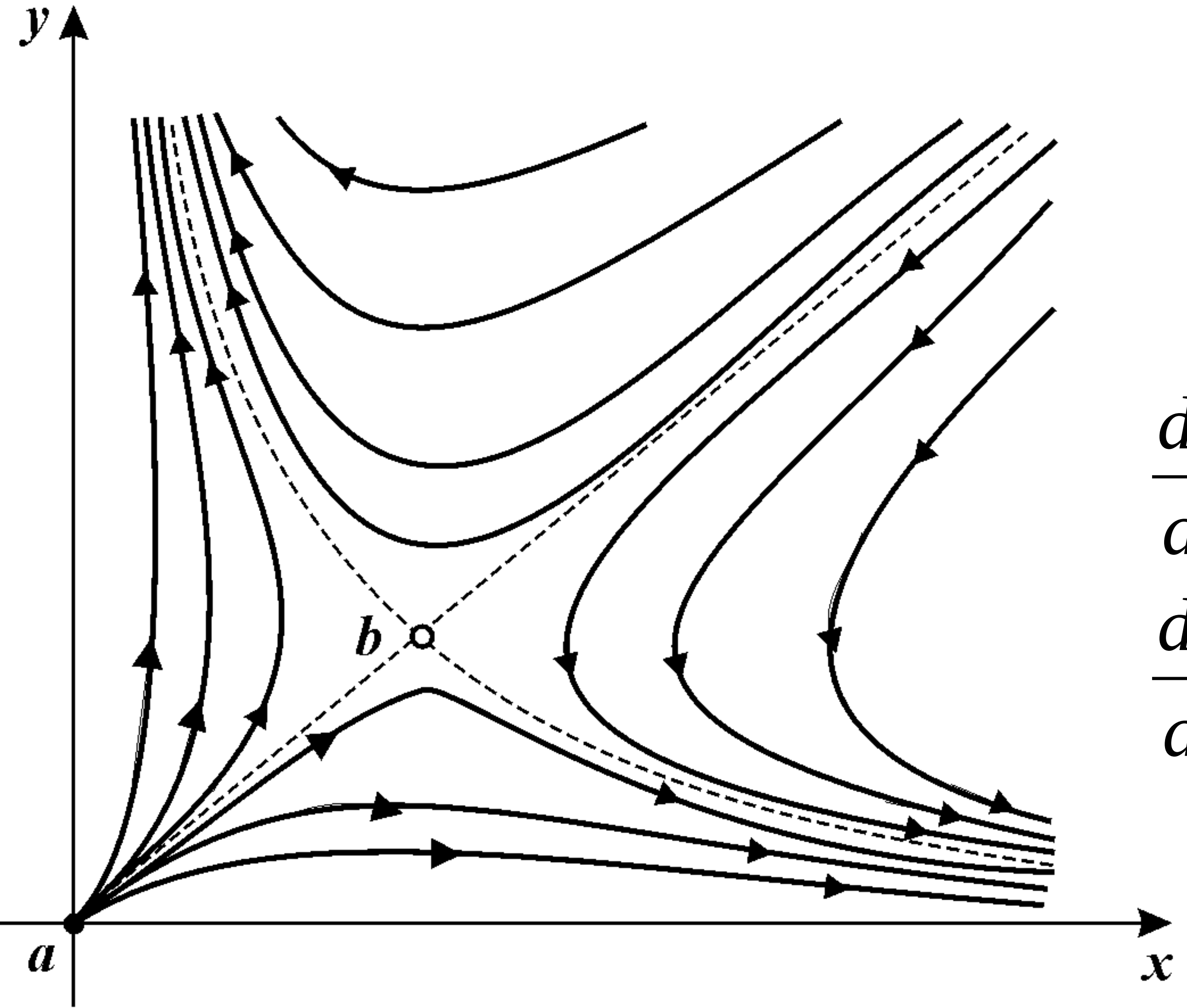
- *Кастлер*: начальный код возник *случайно*, другие комбинации не успели
- возникнуть.

Manfred Eigen. Nobel Prize 1967 Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules Springer, 1971

- *Эйген:* возникло несколько
- разных кодов, но *отобрались*
- *наилучшие.*

- *Дмитрий Сергеевич Чернавский* (1926-2016)
- *отбор одного из равноправных.*

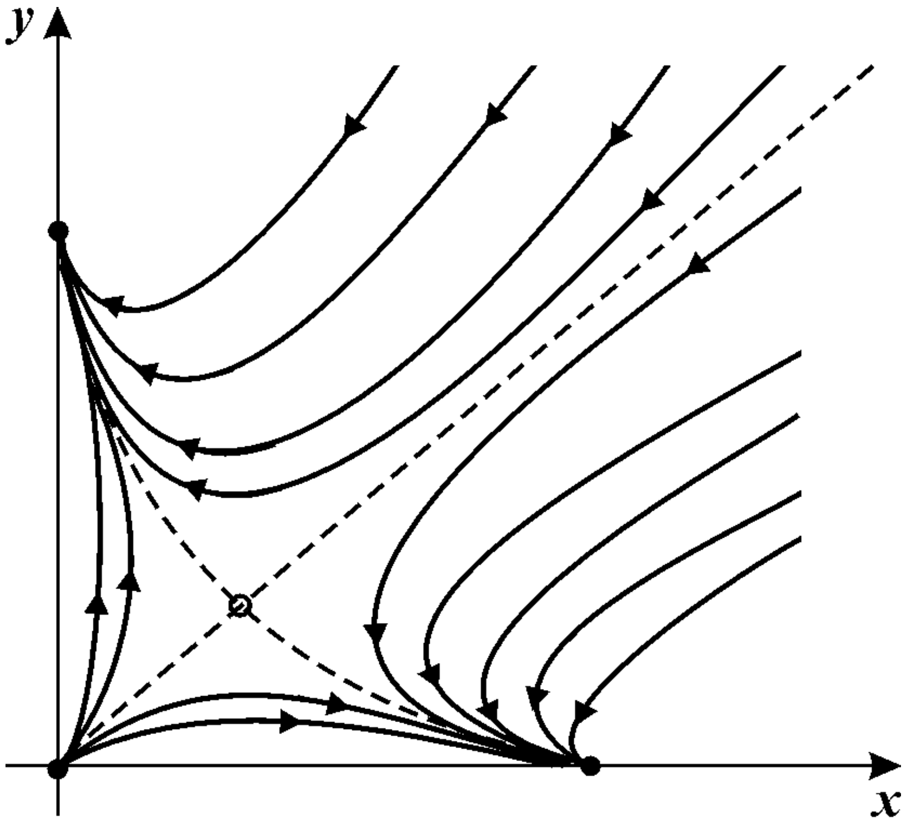
Конкуренция двух равноправных



$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma xy;$$

$$\frac{dy}{dt} = ay - \gamma xy.$$

Фазовый портрет триггерной системы, описывающей конкуренцию между двумя одинаковыми видами с ограниченной численностью



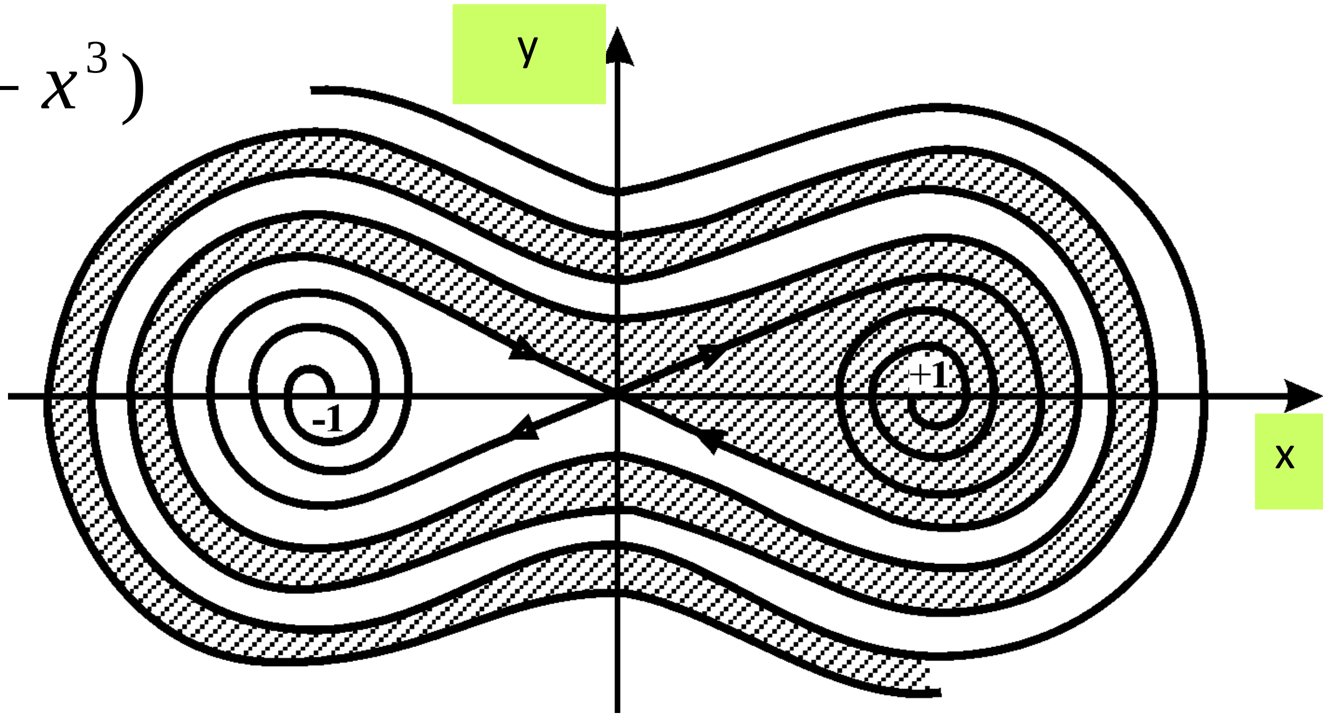
$$\frac{dx}{dt} = x - xy - ax^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = y - xy - ay^2.$$

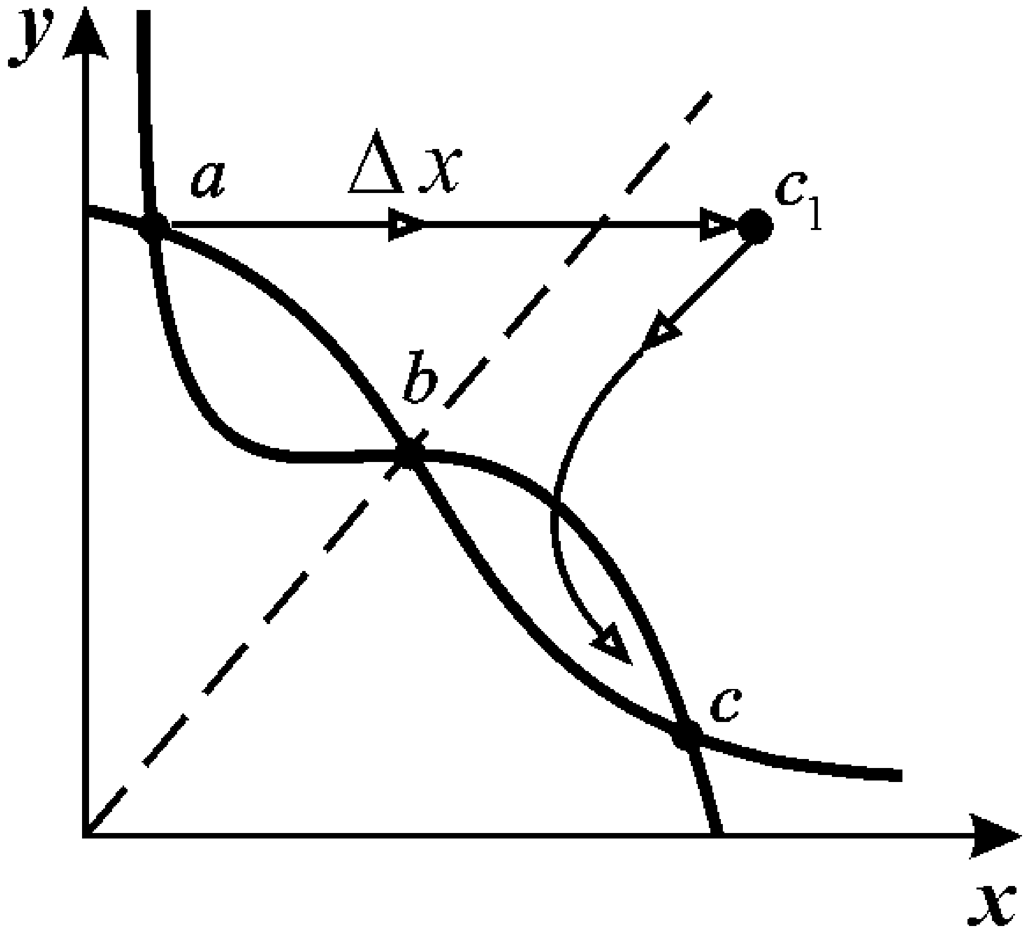
Фазовый портрет «слоистой» системы: “шарик в ложбине с двумя лунками”. Темным обозначена область притяжения стационарного состояния (+1) (Д.С.Чернавский)

$$\frac{dx}{dt} = y,$$

$$\frac{dy}{dt} = -ay + b(x - x^3)$$



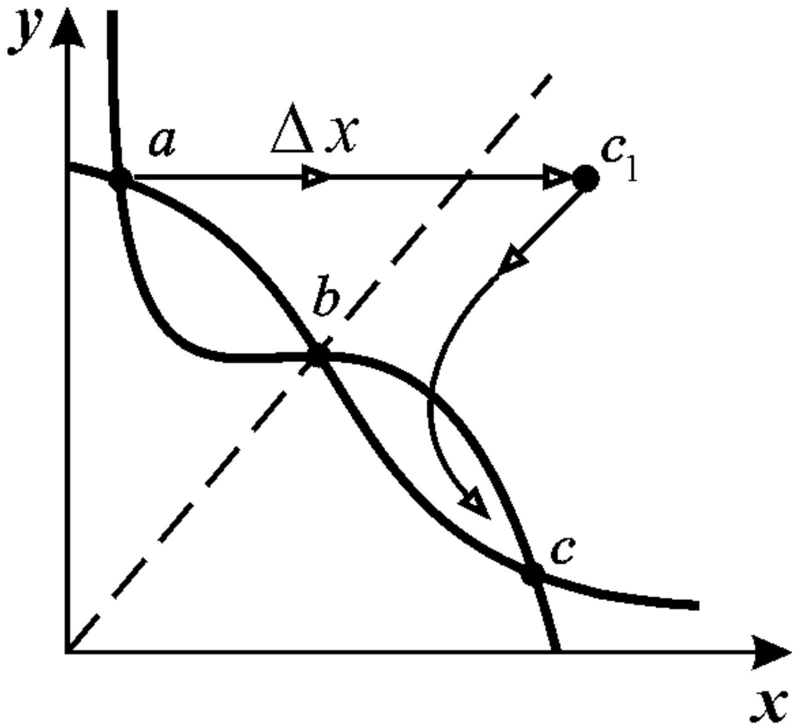
Фазовый портрет «стандартной» триггерной системы

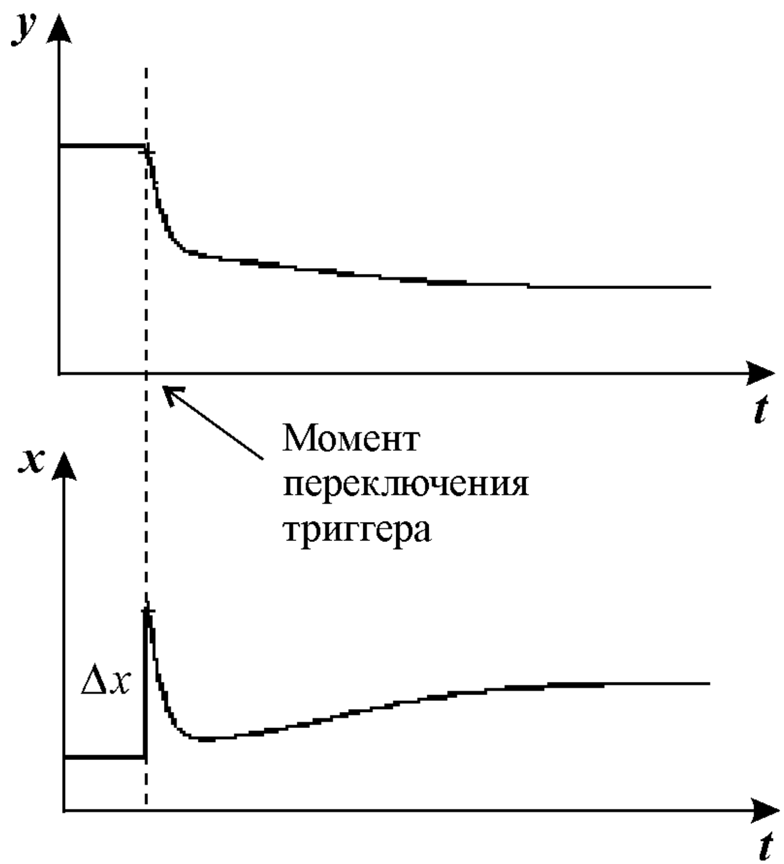


Жирными линиями показаны главные изоклины. Пунктирной линией обозначена сепаратриса, отделяющая области влияния двух устойчивых стационарных состояний *a* и *c.*

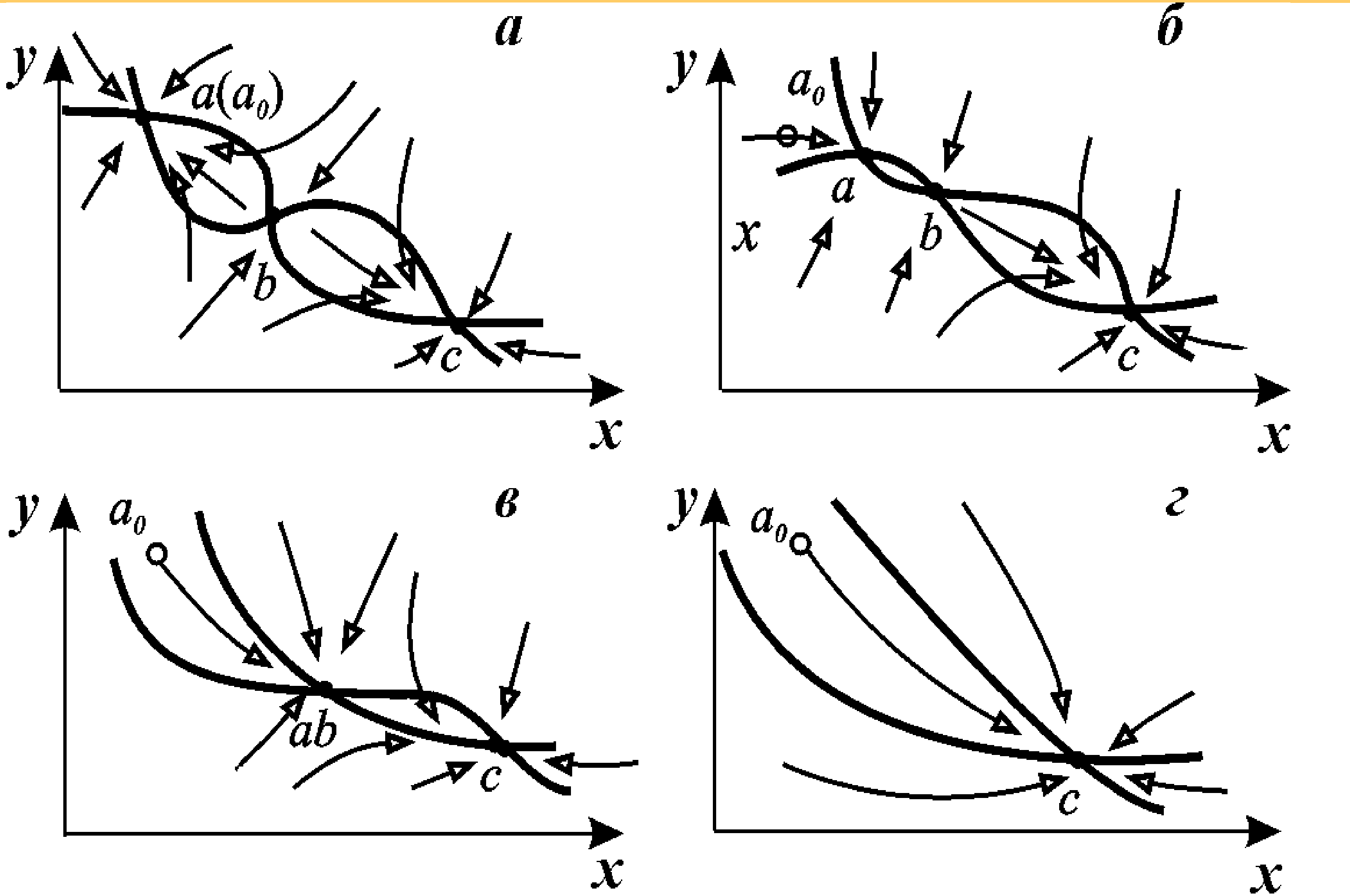
Стрелка показывает процесс силового переключения триггера.

Силовое переключение триггера

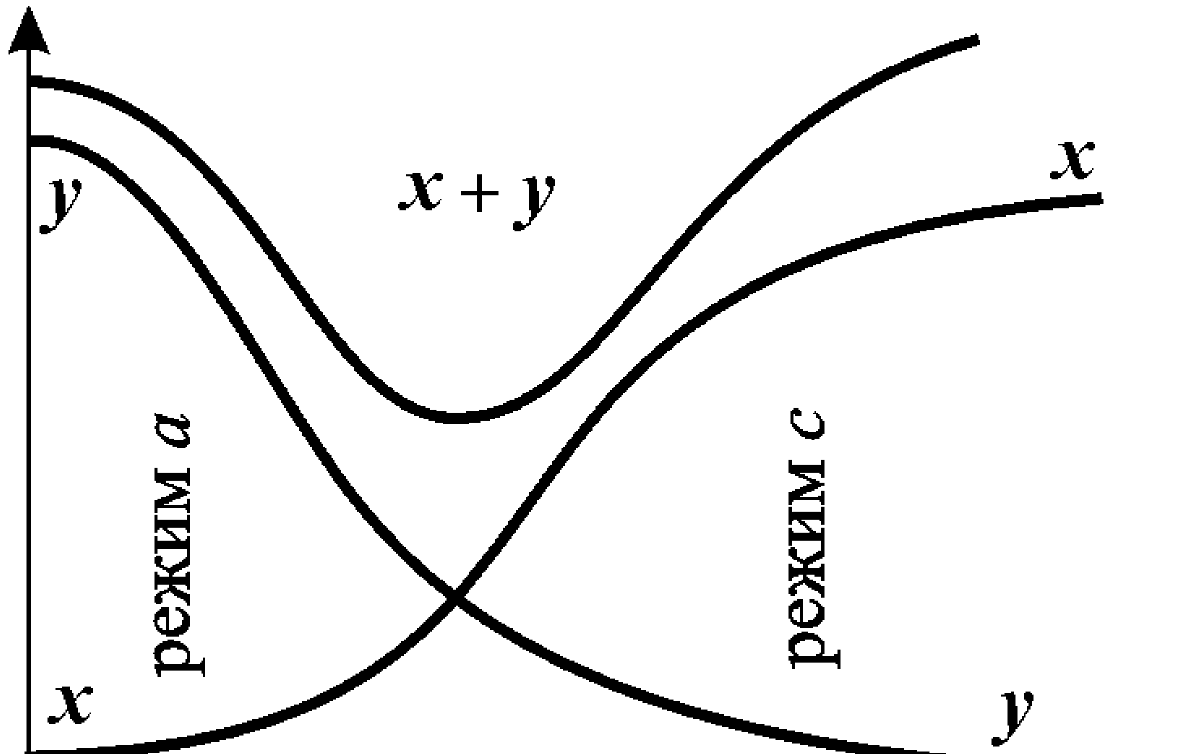




Параметрическое переключение триггера



Кинетика изменения переменных в процессе параметрического переключения триггера.

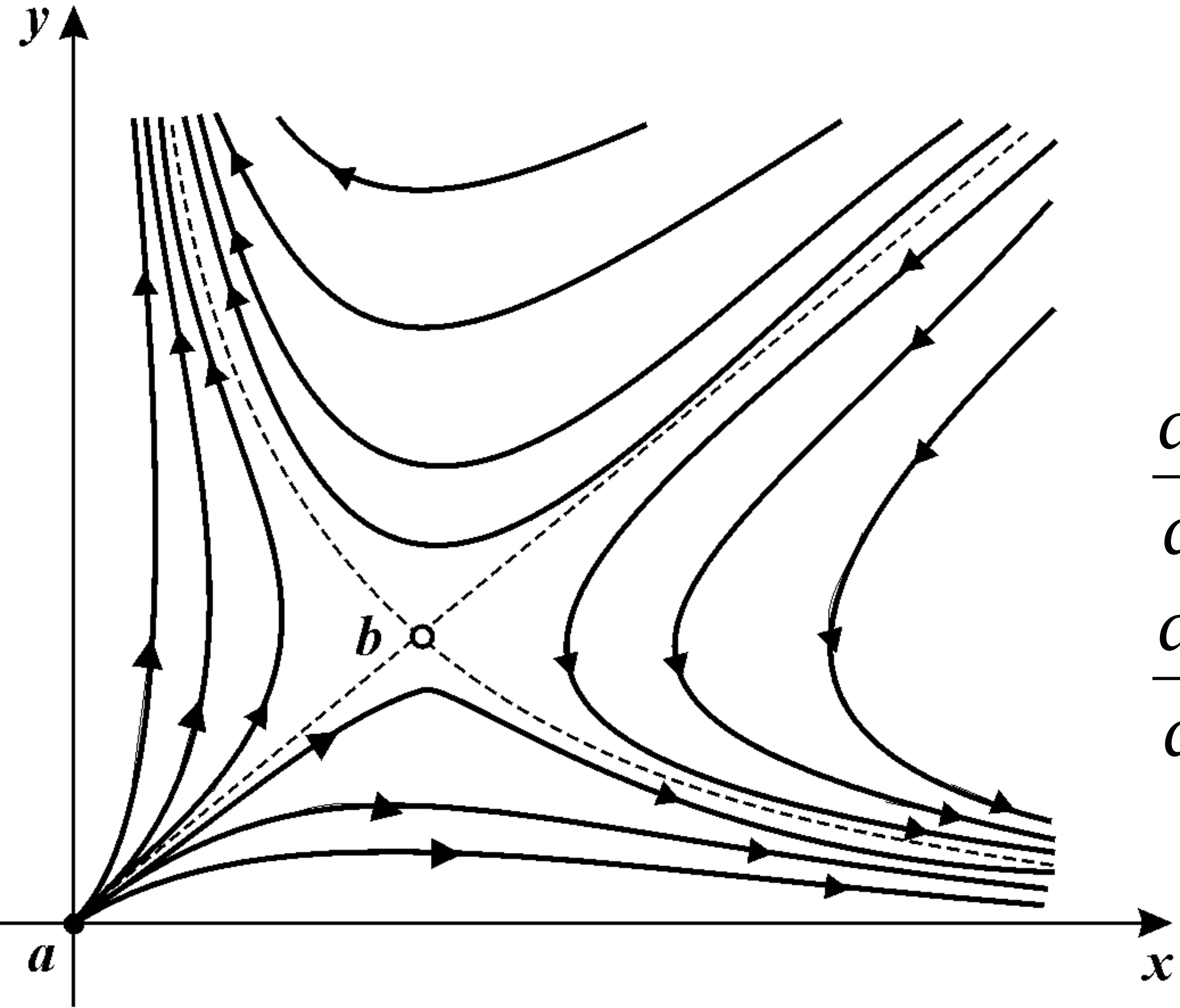


Модели отбора из *N* равноправных

$$\frac{dx_i}{dt} = aX_i - \gamma \sum_{j=1, j \neq i}^{N} X_i X_j\,; \qquad i = 1, 2, \ldots, N$$

$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma\, xy; \quad \frac{dy}{dt} = ay - \gamma\, xy.$$

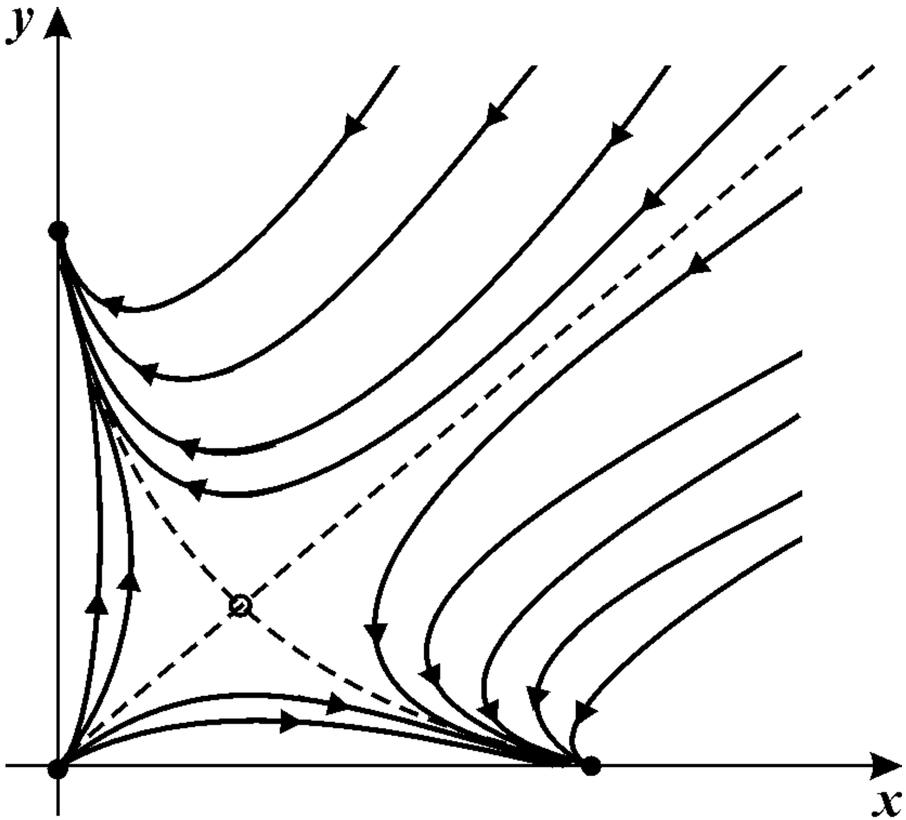
Отбор одного из двух равноправных без ограничений роста



$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma xy;$$

$$\frac{dy}{dt} = ay - \gamma xy.$$

Фазовый портрет триггерной системы, описывающей конкуренцию между двумя одинаковыми видами с ограниченной численностью



$$\frac{dx}{dt} = x - xy - ax^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = y - xy - ay^2.$$

Ограничение численности

Monod Jacques Lucien, 1910-1976 — французский микробиолог и биохимик. Нобелевская премия по физиологии и медицине 1965

- Ограничение скорости роста субстратом
- Формула МОНО:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\mu_m S}{K_S + S} x$$

Пример: конкуренция двух одинаковых видов, питающихся одним субстратом (субстрат ограничен)

$$a = \frac{a_0 S}{k_S + S}$$

Зависимость скорости роста от концентрации субстрата

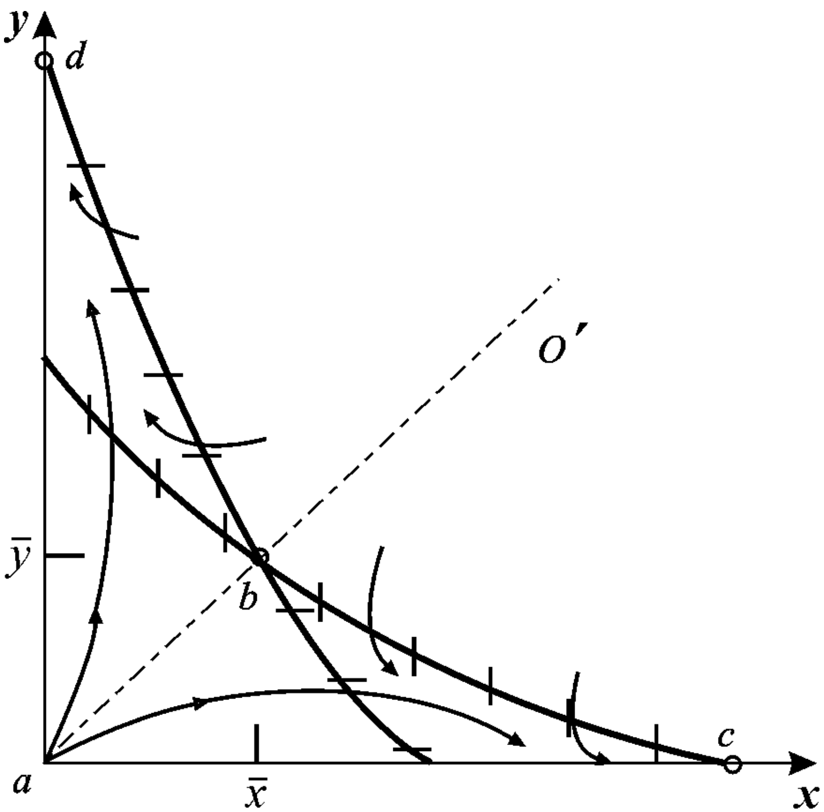
$$\frac{dX}{dt} = a_0 \frac{S}{K_S + S} X - \beta X - \gamma XY,$$

$$\frac{dY}{dt} = a_0 \frac{S}{K_S + S} Y - \beta Y - \gamma XY.$$

$$\frac{dS}{dt} = -\alpha a_0 \frac{S}{K_S + S}(X + Y) + \nu;$$

Быстрая переменная

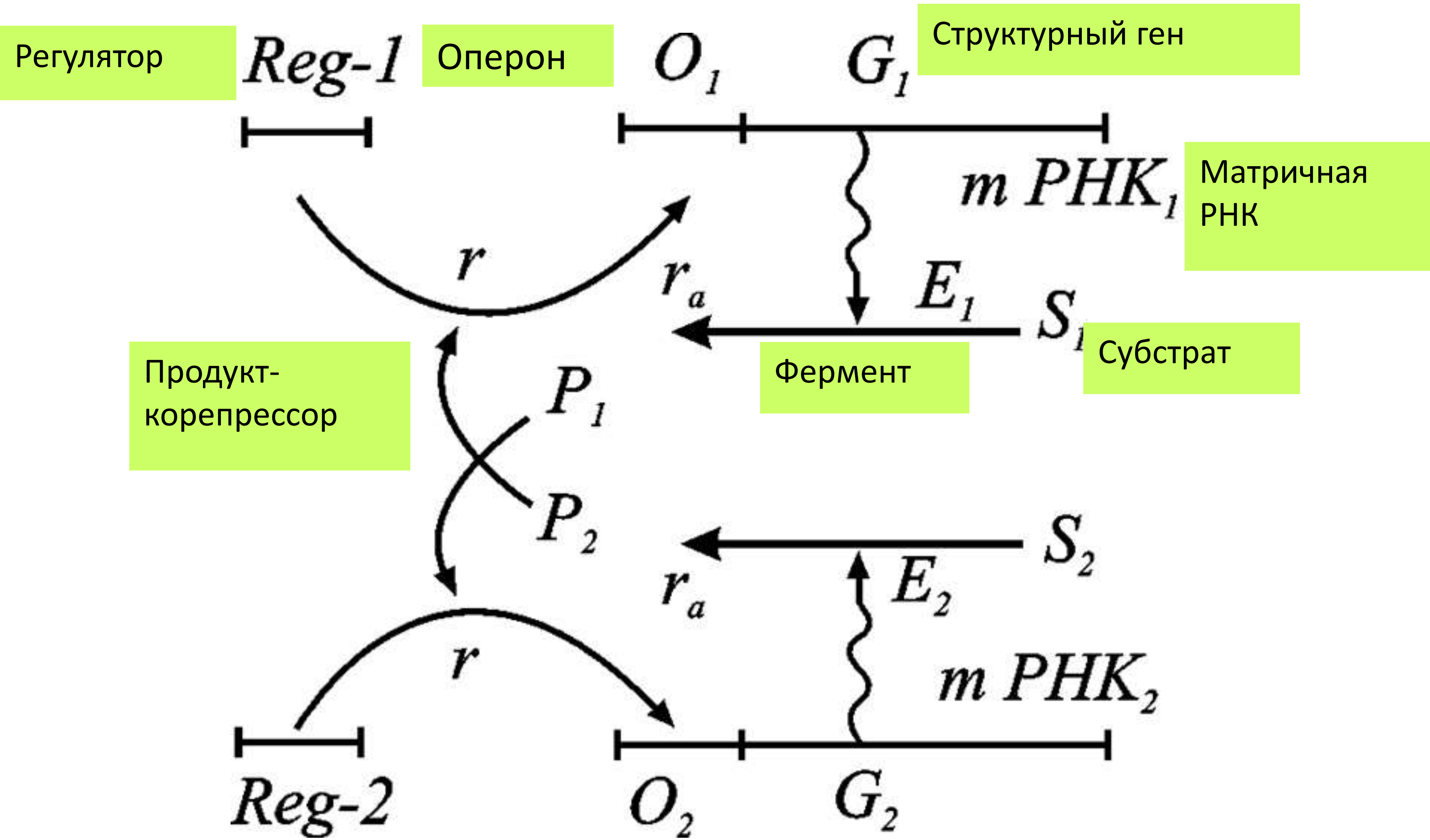
Фазовый портрет системы, описывающей отбор одного из двух равноправных видов когда субстрат поступает в систему с постоянной скоростью.
a (начало координат) – неустойчивый узел*, b* – седло,
c, d –устойчивые узлы.



$$\frac{dx}{dt} = x[\frac{\nu_0}{x+y} - (1+y)],$$

$$\frac{dy}{dt} = y[\frac{\nu_0}{x+y} - (1+x)]$$

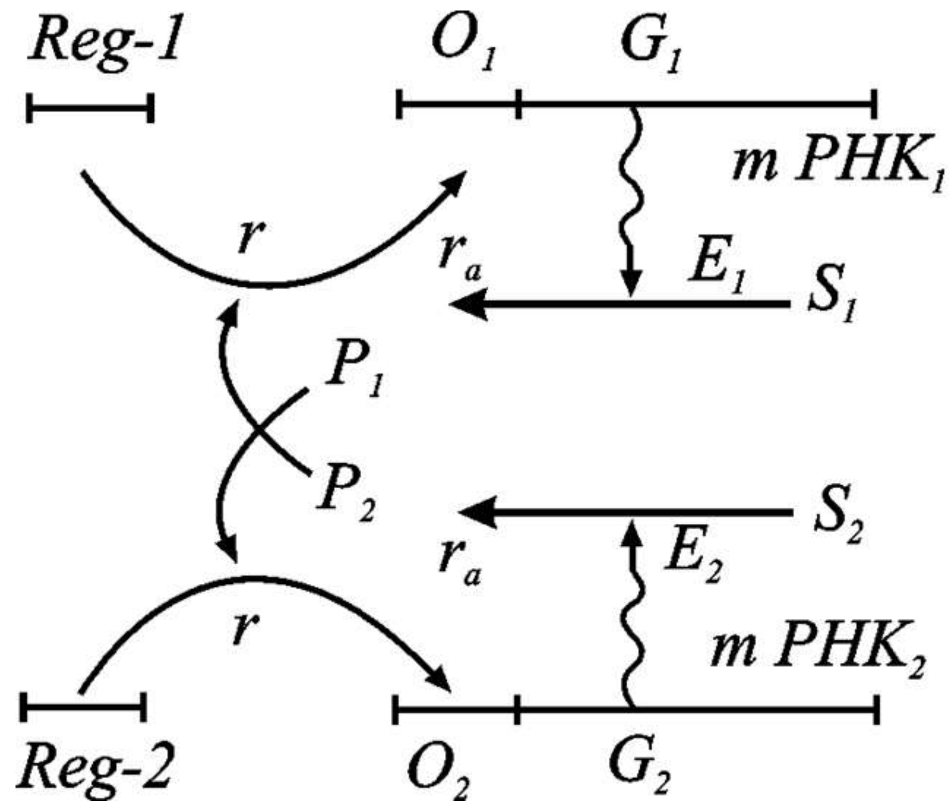
Схема синтеза двух ферментов Жакоба и Моно. Генетический триггер



Модель синтеза двух ферментов Жакоба и Моно. Генетический триггер

$$\frac{dP_1}{dt} = \frac{A_1}{B_1 + P_2^m} - q_1 P_1,$$

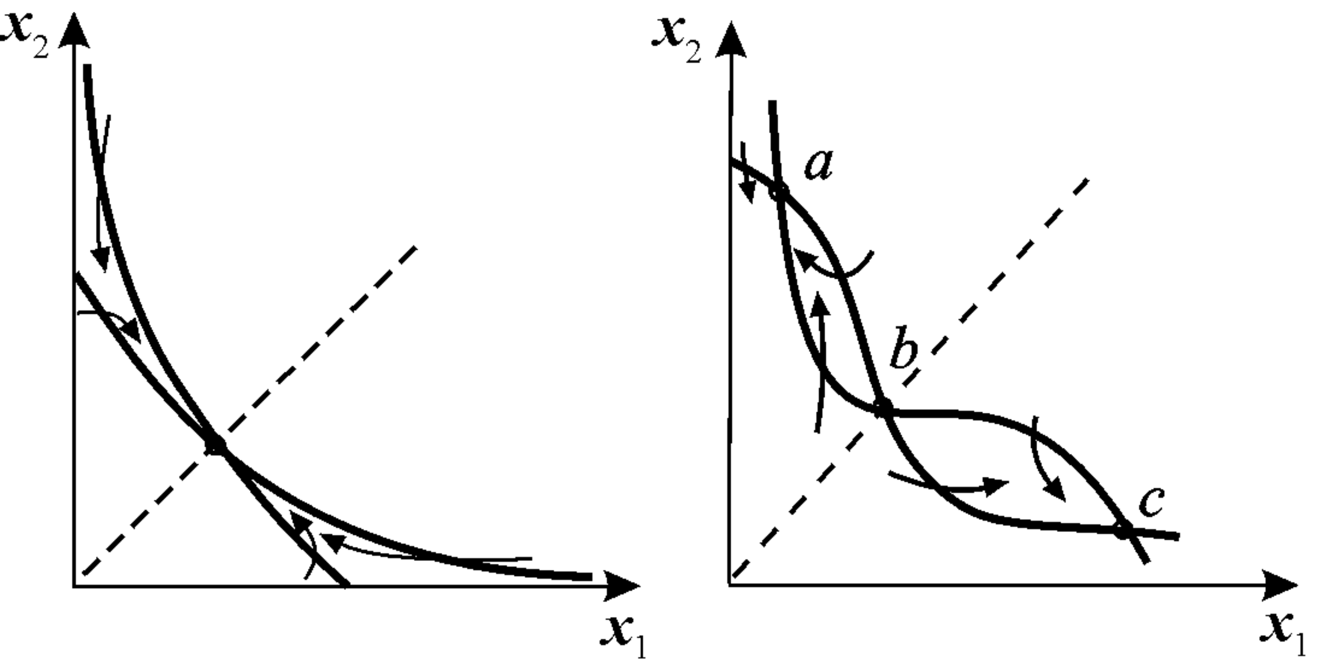
$$\frac{dP_2}{dt} = \frac{A_2}{B_2 + P_1^m} - q_2 P_2.$$



Ю.М.Романовский, Н.В.Степанова, Д.С.Чернавский.

Математические модели в биофизике. 2004

Главные изоклины на фазовой плоскости системы. При *m* = 1. система имеет единственное устойчивое стационарное состояние (*a*). При *m* = 2 в системе три стационарных состояния, два из которых (*a* и *c*) – устойчивые узлы, а третье (*b*) – седло.



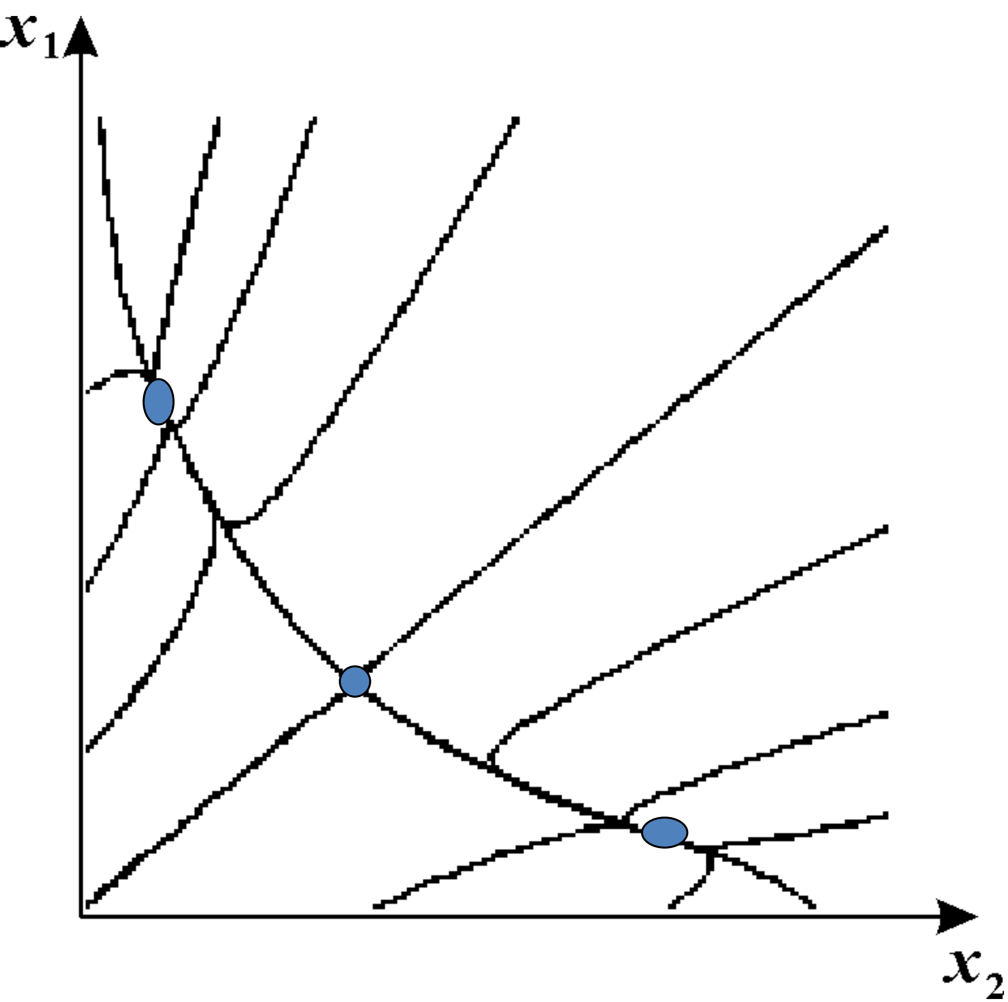
а *б*

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{L_1}{1 + x_2^m} - x_1 ,$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \frac{L_2}{1 + x_1^m} - x_2$$

m=1 m=2

Фазовый портрет триггерной системы Жакоба и Моно

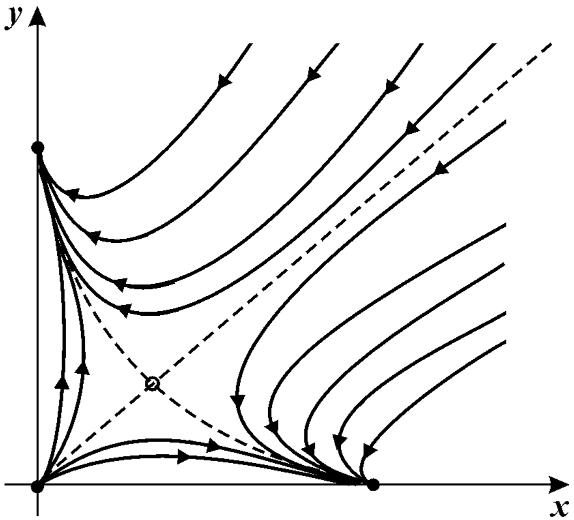


$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{L_1}{1 + x_2^m} - x_1 ,$$

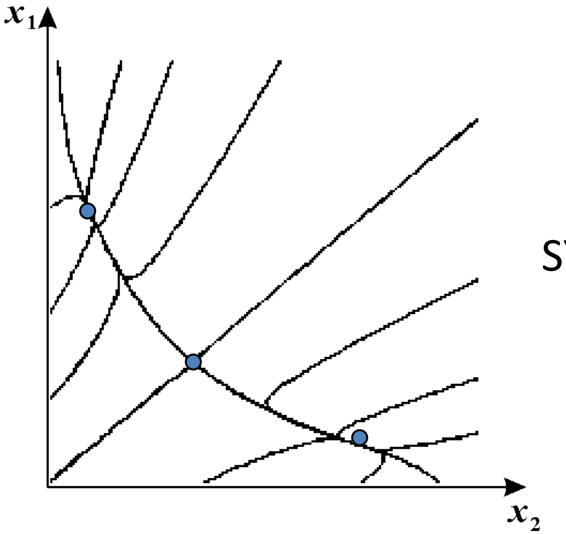
$$\frac{dx_2}{dt} = \frac{L_2}{1 + x_1^m} - x_2$$

$L_1 = L_2 = 3$; $m = 2$

Отличие процессов эволюции и синтеза



EVO



SYN

$$\frac{dx}{dt} = x - xy - ax^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = y - xy - ay^2.$$

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{L_1}{1 + x_2^m} - x_1,$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \frac{L_2}{1 + x_1^m} - x_2$$

Уничтожение лишних

Замедление процессов

Жак Люсье́н Моно́ (*Jacques Lucien Monod* 1910-1976)

Французский биохимик и микробиолог, лауреат Нобелевской премии по биохимии и медицине 1965 совместно с Франсуа Жакобом и Андре Львовым и «за открытия, касающиеся генетического контроля синтеза ферментов и вирусов». Моно разработал метод непрерывного культивирования микроорганизмов. Во время второй мировой войны (1940-1945) принимал активное участие во французском сопротивлении. В своей широко известной биологической и философской работе «Случайность и необходимость» (1970) Моно, основываясь на последних открытиях в области биохимии, утверждал, что все формы жизни – это результат случайных мутаций (случайность) и дарвиновского отбора (необходимость).

Вопросы

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

$$\frac{dx}{dt} = f(x) - yL(x),$$
$$\frac{dy}{dt} = -ey + kyL(x).$$

- В Вашей области знания
- Можно ли говорить о взаимоотношениях типа хищник-жертва (паразит-хозяин) или о взаимоотношениях типа конкуренции?
- Между какими элементами системы возможны такого типа отношения?

- Два вида объектов

Взаимоотношения двух видов

Конкуренция

$$\frac{dx}{dt} = ax - \gamma xy;$$
$$\frac{dy}{dt} = ay - \gamma xy.$$

- При взаимодействии скорость роста обоих типов объектов уменьшается

Хищник-жертва или паразит-хозяин

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$
$$\frac{dy}{dt} = \gamma xy - \delta y$$

- При взаимодействии скорость роста одного типа объектов увеличивается, другого - уменьшается

$$\frac{dx}{dt} = x - xy - ax^2,$$
$$\frac{dy}{dt} = y - xy - ay^2.$$

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{L_1}{1 + x_2^m} - x_1,$$
$$\frac{dx_2}{dt} = \frac{L_2}{1 + x_1^m} - x_2$$

$$\frac{dx}{dt} = x(\varepsilon_x - \gamma_{xy} y - \delta_x x),$$
$$\frac{dy}{dt} = y(\varepsilon_y + \gamma_{yx} x - \delta_y y).$$

$$\frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1 + px} - Ex^2,$$
$$\frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1 + px} - My^2.$$