Семинар 1

Основные понятия. Составление (вывод) дифференциального уравнения. Понятие решения дифференциального уравнения. Решение методом разделяющихся переменных. Решение линейного дифференциального уравнения общего вида. Стационарное состояние. Устойчивость стационарных состояний (случай одного уравнения): определения, аналитический метод определения типа устойчивости. Формула Тейлора.

Как можно описать динамику биологических систем? В каждый момент времени биологическая система обладает набором некоторых характеристик. Например, наблюдая за популяцией какого-то вида, можно регистрировать ее численность, площадь занимаемой территории, количество доступного питания, температуру окружающей среды и т. д. Протекание химической реакции можно характеризовать концентрациями участвующих веществ, давлением, температурой, уровнем кислотности среды. Совокупность значений всех характеристик, которые исследователь выбрал для описания системы, является состоянием системы в каждый момент времени. При создании модели в указанной совокупности выделяют ***переменные*** и ***параметры***. Переменные – это те величины, изменения которых в первую очередь интересует исследователя, параметры – условия «внешней среды». Именно для выбранных переменных составляют уравнения, отражающие закономерности изменения системы во времени. Например, при создании модели роста культуры микроорганизмов, в качестве переменной обычно выступает ее численность, а в качестве параметра – скорость размножения. Возможно, существенной окажется температура, при которой происходит рост, тогда этот показатель также включается в модель в качестве параметра. А если, например, уровень аэрации всегда является достаточным и не оказывает никакого влияния на ростовые процессы, тогда его вообще не включают в модель. Как правило, параметры остаются неизменными во время эксперимента, однако стоит отметить, что это не всегда так.

Описывать динамику биологической системы (то есть изменение ее состояния во времени) можно как дискретными, так и непрерывными моделями. В дискретных моделях предполагается, что время представляет собой дискретную величину. Это соответствует регистрации значений переменных через определенные фиксированные интервалы времени (например, раз в час или раз в год). В непрерывных моделях биологическая переменная является непрерывной функцией времени, обозначаемой, например, $x(t)$.

Часто большое значение имеют ***начальные условия*** модели – состояние исследуемой характеристики в начальный момент времени, т.е. при $t=0$: $x(0)=x_0$.

При изучении непрерывного изменения некоторой характеристики $x(t)$ нам может быть известна информация о скорости ее изменения $\frac{dx}{dt}$. Например, пусть известно, что популяция бактерий растет так, что в единицу времени в среднем произойдет деление на две (размножение) одной клетки из десяти. Это означает, что скорость роста популяции в момент времени t равна размеру популяции, поделенному на 10. Необходимо описать этот процесс роста дифференциальным уравнением. Обозначим размер популяции бактерий в момент времени t как $x(t)$. Тогда по условию скорость роста $\frac{dx}{dt}$ в момент t равна $0.1x(t)$, т.е. $\frac{dx}{dt}=0.1x(t)$. Получили ***дифференциальное уравнение первого порядка*** для функции $x(t)$.

Дифференциальное уравнение для функции $x(t)$ − это уравнение, содержащее непосредственно функцию $x(t)$, ее производные по времени t и, возможно, само время t. ***Порядок*** дифференциального уравнения определяется как наивысший порядок производных функции $x(t)$, встречающихся в записи уравнения:

$\frac{dx}{dt} = 2x;\quad \frac{dx}{dt} + 2tx = e^{-t^2}$ — уравнения первого порядка,

$\frac{d^2x}{dt^2} + 4\left(\frac{dx}{dt}\right)^3 + 4x = 0$ — второго порядка,

$\frac{d^3x}{dt^3} + x^2(1+t^4) = 0$ — третьего порядка.

В общем случае информация о скорости изменения исследуемой характеристики $x(t)$ может быть записана в виде:

$$\frac{dx}{dt} = f(x,t). \qquad \textbf{(1.1)}$$

Такая формальная запись означает, что скорость изменения некоторой исследуемой характеристики $\frac{dx}{dt}$ является функцией времени и величины этой характеристики $f(x,t)$.

Если правая часть дифференциального уравнения вида $\frac{dx}{dt} = f(x,t)$ явно не зависит от времени, т.е. справедливо:

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

то такое уравнение называется ***автономным*** (система, описываемая таким уравнением, называется автономной). Состояние таких (автономных) систем в каждый момент времени характеризуется одной единственной величиной — значением переменной x в данный момент времени t.

Если дано дифференциальное уравнение для $x(t)$, то можно ли найти все функции $x(t)$, удовлетворяющие этому уравнению? Или: если известно начальное значение некоторой переменной (например, начальный размер популяции, концентрация вещества, электропроводность среды и т.п.) и имеется информация о характере изменения этой переменной, то можно ли предсказать, каким будет ее значение во все последующие моменты времени?

Любая непрерывная функция, которая удовлетворяет дифференциальному уравнению, называется ***решением*** этого уравнения. Пусть заданы начальные условия $x = x_0$ при $t = 0$. Если для уравнения (1.1) выполнены условия теоремы Коши (функция $f(x,t)$, заданная в некоторой области, и ее частная производная $\frac{\partial f}{\partial x}$ непрерывны в этой области), то имеется единственное решение уравнения (1.1), удовлетворяющее заданным начальным условиям. Это означает, что мы можем однозначно предсказывать поведение биологической системы, если известны характеристики ее начального состояния, и уравнение модели удовлетворяет условиям теоремы Коши.

РЕШЕНИЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ МЕТОДОМ РАЗДЕЛЕНИЯ ПЕРЕМЕННЫХ НА ПРИМЕРЕ УРАВНЕНИЯ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА

Если необходимые для популяции ресурсы имеются в изобилии, то естественно предположить, что скорость роста будет пропорциональна размеру популяции. Такое предположение описывается уравнением $\frac{dx}{dt} = ax(t)$, где a – некоторая константа. Возможна и другая интерпретация вывода уравнения: пусть $x(t)$ – численность (а точнее плотность) популяции в некоторый момент времени. Тогда скорость прироста популяции во времени описывается как $\frac{dx(t)}{dt}$. Так как в изменении численности (плотности) популяции учитывается вклад каждой особи, то изменение численности (плотности) популяции следует рассматривать как сумму вкладов в этот процесс каждой особи. Тогда, средняя скорость изменения численности (плотности) популяции в расчете на каждую особь определяется как $\frac{dx(t)}{dt} \cdot \frac{1}{x(t)} = a$, где a – коэффициент воспроизводства популяции. По сути это выражение означает, что ***удельная скорость роста*** численности (плотности) популяции (скорость роста на единицу численности популяции) постоянна.

Решим полученное уравнение методом разделения переменных: при помощи умножения и деления приводим уравнение к такой форме, чтобы выражение в одной части содержало только x, а в другой – только t:

$$\frac{dx}{dt} = ax(t) \;\Rightarrow\; \frac{dx}{x(t)} = adt\,.$$

Затем интегрируем обе части равенства: $\int \frac{dx}{x(t)} = \int adt + C \Leftrightarrow \ln x(t) = at + C$. Здесь C – константа, которая определяется начальными условиями задачи. Выражаем искомую функцию $x(t)$: $x(t) = C \cdot e^{at}$. Рассмотрим зависимость полученного решения от начальных условий: пусть в момент времени $t = 0$ значение переменной равно $x(0) = x_0$. Тогда $x_0 = x(0) = C \cdot e^{a \cdot 0}$ или $x_0 = C$. Таким образом, искомое решение имеет вид: $x(t) = x_0 \cdot e^{at}$ (Рис. 1.1).

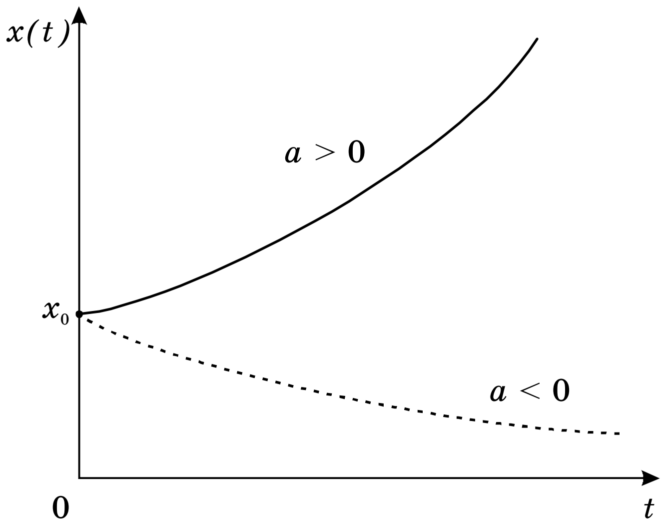


Рис. 1.1. График решения уравнения экспоненциального роста. При $a > 0$ решение является возрастающей функцией (численность популяции растет), при $a < 0$ – убывающей (популяция вымирает).

Общее решение однородного уравнения

Дифференциальное уравнение называется ***линейным***, если члены уравнения содержат функцию $x(t)$ и ее производные только в первой степени, и нет членов, содержащих произведение функции на ее производную (таких, как $x\frac{dx}{dt}$). В противном случае – уравнение называют ***нелинейным***.

Общий вид линейного дифференциального уравнения первого порядка:

$$\frac{dx}{dt}+a(t)x=f(t).$$

Если правая часть $f(t)=0$ для любых t, то уравнение называют ***однородным*** (иначе – ***неоднородным***). Если коэффициент $a(t)$ – постоянный, то уравнение называют ***уравнением с постоянными коэффициентами***.

Рассмотрим однородное уравнение $\frac{dx}{dt}+a(t)x=0$.

$\frac{dx}{dt}+a(t)x=0 \Rightarrow \frac{1}{x}\frac{dx}{dt}=-a(t)$. Интегрируем обе части:

$$\ln x(t)=-\int^{t}a(s)ds+Const,$$

$$x(t)=e^{\left(-\int^{t}a(s)ds+Const\right)}=Const_1\cdot e^{\left(-\int^{t}a(s)ds\right)}.$$

Значение константы можно найти, если известно начальное условие.

Стационарное состояние. Устойчивость

Будем рассматривать автономное дифференциальное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \qquad \textbf{(1.2)}$$

В стационарном состоянии значения переменных в системе не меняются со временем, то есть скорость изменения значений переменных $\frac{dx}{dt}$ равна 0: $\frac{dx}{dt} = 0$. Если левая часть уравнения **(1.2)** равна нулю, то и правая равна **0**: $f(x) = 0$. Корни этого алгебраического уравнения $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \ldots, \bar{x}_n$ являются ***стационарными состояниями***[1] дифференциального уравнения **(1.2)**.

Пример 1.1: Найдите стационарные состояния уравнения $\frac{dx}{dt} + \eta x^4 = \gamma x^2$.

Решение: Перенесем слагаемое, не содержащее производную, в правую часть равенства: $\frac{dx}{dt} = \gamma x^2 - \eta x^4$. По определению в стационарном состоянии $\bar{x}$ выполняется равенство: $\frac{d\bar{x}}{dt} = 0$. Значит, должно выполняться равенство $0 = \frac{d\bar{x}}{dt} = \gamma \bar{x}^2 - \eta \bar{x}^4$.

[1] также их называют «***особыми точками***»

Решаем уравнение:

$\gamma\bar{x}^2 - \eta\bar{x}^4 = 0$,

$\bar{x}^2 \cdot (\gamma - \eta\bar{x}^2) = 0$,

$\bar{x}^2 = 0$ или $\gamma - \eta\bar{x}^2 = 0$,

$\bar{x}_1 = 0$ или $\bar{x}^2 = \dfrac{\gamma}{\eta}$,

$\bar{x}_{2,3} = \pm\sqrt{\dfrac{\gamma}{\eta}}$.

Итак, уравнение имеет 3 стационарных состояния: $\bar{x}_1 = 0$, $\bar{x}_{2,3} = \pm\sqrt{\dfrac{\gamma}{\eta}}$.

Биологические системы постоянно испытывают различные внешние воздействия, многочисленные флуктуации. При этом биологические системы обладают гомеостазом, то есть способностью сохранять постоянство своего внутреннего состояния посредством скоординированных реакций, направленных на поддержание динамического равновесия. На математическом языке это означает, что переменные при малых отклонениях возвращаются к своим стационарным значениям. Будет ли отражать такой характер поведения биологической системы ее математическая модель? Устойчивы ли стационарные состояния модели?

Стационарное состояние является ***устойчивым***, если при достаточно малом отклонении от положения равновесия система никогда не уйдет далеко от особой точки. Устойчивое состояние соответствует устойчивому режиму функционирования системы.

Существует аналитический метод исследования устойчивости стационарного состояния – ***метод Ляпунова***.

Стационарное состояние $\bar{x}$ уравнения $\frac{dx}{dt} = f(x)$ устойчиво по Ляпунову, если для любого $\varepsilon > 0$ всегда можно найти такое $\delta > 0$, что если $\left|x(t_0) - \bar{x}\right| < \delta$, то $\left|x(t) - \bar{x}\right| < \varepsilon$ для всех $t_0 \le t < \infty$.

Для обоснования метода Ляпунова напомним формулу ***ряда Тейлора***. Говоря нестрого, формула Тейлора показывает поведение функции в окрестности некоторой точки. Пусть функция $f(x)$ имеет в точке x_0 производные всех порядков до n-го включительно. Тогда для $f(x)$ справедлива формула Тейлора:

$$f(x) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!} \cdot (x - x_0) + \frac{f''(x_0)}{2!} \cdot (x - x_0)^2 + \cdots +$$
$$+ \cdots + \frac{f^{(n)}(x_0)}{n!} \cdot (x - x_0)^n + o\Big((x - x_0)^n\Big).$$

Отбросив остаточный член $o\Big((x - x_0)^n\Big)$, который представляет из себя бесконечно малую более высокого порядка, чем $(x - x_0)^n$, получим приближенную формулу Тейлора:

$$f(x) \approx f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!} \cdot (x - x_0) + \frac{f''(x_0)}{2!} \cdot (x - x_0)^2 + \cdots +$$
$$+ \cdots + \frac{f^{(n)}(x_0)}{n!} \cdot (x - x_0)^n.$$

Правая часть приближенной формулы называется ***многочленом Тейлора*** функции $f(x)$, его обозначают как $T_n(x)$. Приближенная формула $f(x) \approx T_n(x)$ позволяет заменять в различных математических расчетах (аналитических и численных) произвольную функцию ее многочленом Тейлора. Из формулы Тейлора видно, что чем точка x ближе к точке x_0, тем выше точность такой аппроксимации, и эта точность растет с ростом степени многочлена. Это означает, в свою очередь, что чем больше производных имеет функция в некоторой окрестности точки x_0, тем выше точность, с которой многочлен Тейлора $T_n(x)$ аппроксимирует функцию в этой окрестности.

Пример 1.2: Разложите функцию $f(x) = e^{-x}$ в ряд Тейлора в окрестности точки $x_0 = 2$ до 4 порядка.

Решение: Запишем ряд Тейлора до 4-го порядка в общем виде:

$$f(x) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}\cdot(x - x_0) + \frac{f''(x_0)}{2!}\cdot(x - x_0)^2 +$$

$$+\frac{f'''(x_0)}{3!}\cdot(x - x_0)^3 + \frac{f^{(IV)}(x_0)}{4!}\cdot(x - x_0)^4 + o\left((x - x_0)^4\right).$$

Найдем производные заданной функции в точке $x_0 = 2$:

$$f'(x_0) = \left(e^{-x}\right)'\Big|_{x_0=2} = -e^{-x}\Big|_{x_0=2} = -e^{-2},$$

$$f''(x_0) = \left(e^{-x}\right)''\Big|_{x_0=2} = \left(-e^{-x}\right)'\Big|_{x_0=2} = e^{-x}\Big|_{x_0=2} = e^{-2},$$

$$f'''(x_0) = \left(e^{-x}\right)'''\Big|_{x_0=2} = \left(e^{-x}\right)'\Big|_{x_0=2} = -e^{-x}\Big|_{x_0=2} = -e^{-2},$$

$$f^{(IV)}(x_0) = \left(e^{-x}\right)^{(IV)}\Big|_{x_0=2} = \left(-e^{-x}\right)'\Big|_{x_0=2} = e^{-x}\Big|_{x_0=2} = e^{-2}.$$

Подставим полученные значения в исходную формулу:

$$f(x) = e^{-2} - e^{-2}\cdot(x-2) + \frac{e^{-2}}{2}\cdot(x-2)^2 - \frac{e^{-2}}{6}\cdot(x-2)^3 + \frac{e^{-2}}{24}\cdot(x-2)^4 + o\left((x - x_0)^4\right).$$

Аналитический метод исследования устойчивости стационарного состояния (метод Ляпунова) состоит в следующем. Пусть $\bar{x}$ – стационарное состояние уравнения $\frac{dx}{dt} = f(x)$. Зададим небольшое отклонение переменной *x* от ее стационарного значения: $x = \bar{x} + \xi$, где $\xi / \bar{x} \ll 1$. Подставим выражение для точки *x* в исходное уравнение: $\frac{d(\bar{x}+\xi)}{dt} = f(\bar{x}+\xi)$. Левая часть уравнения примет вид: $\frac{d(\bar{x}+\xi)}{dt} = \frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{d\xi}{dt} = \frac{d\xi}{dt}$, поскольку в стационарном состоянии скорость изменения значения переменой равна нулю: $\frac{d\bar{x}}{dt} = 0$. Правую часть разложим в ряд Тейлора в окрестности стационарного состояния, учитывая, что $f(\bar{x}) = 0$, оставим только линейный член в правой части уравнения:

$$\frac{d\xi}{dt} = f'(\bar{x}) \cdot \xi .$$

Получили ***линеаризованное уравнение*** или ***уравнение первого приближения***. Величина $f'(\bar{x})$ есть некоторая постоянная, обозначим ее *a*: $a = f'(\bar{x})$. Общее решение линеаризованного уравнения имеет вид: $\xi(t) = const \cdot e^{at}$ (см. *Решение уравнения экспоненциального роста*, стр. 8). Это выражение описывает закон, по которому будет изменяться во времени заданное нами отклонение от стационарного состояния ξ. Отклонение будет со временем затухать, т.е. $\xi \to 0$ при $t \to \infty$, если показатель степени в экспоненте будет отрицательным, т.е. $a = f'(\bar{x}) < 0$. В этом случае стационарное состояние $\bar{x}$ по определению будет ***устойчивым***. Если же $a = f'(\bar{x}) > 0$, то с увеличением времени отклонение будет только увеличиваться, стационарное состояние – ***неустойчивое***. В случае $a = f'(\bar{x}) = 0$ уравнение первого приближения ответа на вопрос об устойчивости стационарного состояния дать не может. Необходимо рассматривать члены более высокого порядка разложения функции в ряд Тейлора.

Кроме аналитического метода исследования устойчивости стационарного состояния, существует и графический. Разберем этот способ на примере.

Пример 1.3: Пусть $\frac{dx}{dt} = f(x)$. Найти стационарные состояния уравнения и определить их тип устойчивости с помощью графика функции $f(x) = x^4 - 6x^3 + 5x^2$.

Решение: Найдем особые точки:

$$f(\bar{x}) = \bar{x}^4 - 6\bar{x}^3 + 5\bar{x}^2 = 0,$$

$$\bar{x}^2 \cdot (\bar{x}^2 - 6\bar{x} + 5) = 0,$$

$$\bar{x}_1 = 0 \quad \text{или} \quad \bar{x}^2 - 6\bar{x} + 5 = 0,$$

$$(\bar{x} - 1)(\bar{x} - 5) = 0,$$

$$\bar{x}_2 = 1 \quad \text{или} \quad \bar{x}_3 = 5.$$

Строим график функции $f(x)$ (рис. 1.2).

Определим по графику, устойчиво ли каждое из найденных стационарных состояний. Зададим небольшое отклонение изображающей точки от особой точки $\bar{x}_1 = 0$ влево: $\bar{x}_1 - \xi$. В точке с координатой $x = \bar{x}_1 - \xi$ функция $f(x)$ принимает положительное значение: $f(\bar{x}_1 - \xi) > 0$ или $\frac{d(\bar{x}_1 - \xi)}{dt} > 0$. Последнее неравенство означает, что со временем координата x должна увеличиваться, то есть изобра-

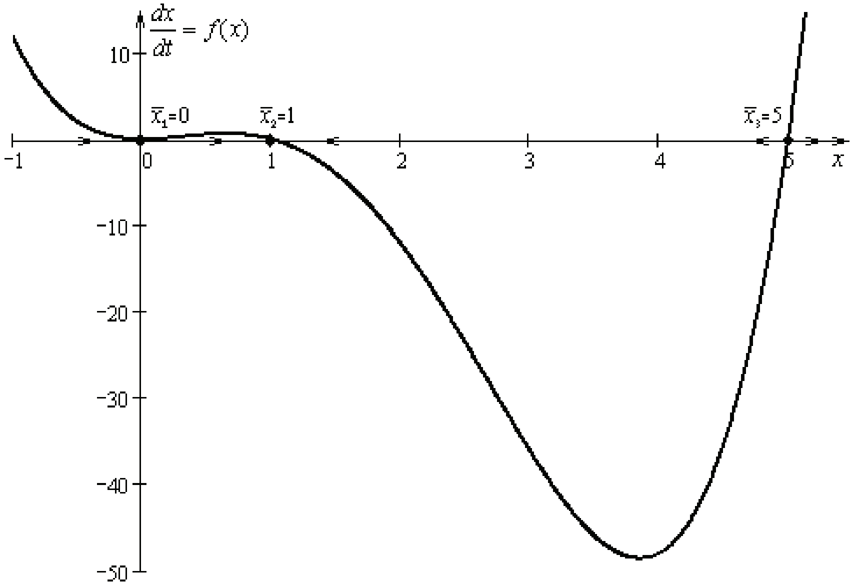


Рис. 1.2. График функции $f(x)$, пример **1.3.**

жающая точка должна возвращаться к точке $\bar{x}_1 = 0$. Теперь зададим небольшое отклонение изображающей точки от особой точки $\bar{x}_1 = 0$ вправо: $\bar{x}_1 + \xi$. В этой области функция $f(x)$ сохраняет положительное значение, следовательно, со временем координата x также должна увеличиваться, то есть изображающая точка должна отдаляться от точки $\bar{x}_1 = 0$. Таким образом, малое отклонение $\bar{x}_1 + \xi$ выводит систему из стационарного состояния, по определению особая точка $\bar{x}_1 = 0$ неустойчива. Аналогичные рассуждения приводят к тому, что любое отклонение от особой точки $\bar{x}_2 = 1$ со временем затухает, стационарное состояние $\bar{x}_2 = 1$ устойчиво. Отклонение изображающей точки в любом направлении от стационарного состояния $\bar{x}_3 = 5$ приводит к ее удалению от точки $\bar{x}_3 = 5$, это неустойчивое стационарное состояние.

Задачи к семинару 1

1.1. Найдите стационарные состояния уравнений:

$$\frac{dx}{dt} - \eta x^4 = \gamma x^2;$$

$$\frac{dx}{dt} - rx = \delta x^2;$$

$$\frac{dx}{dt} - Ax^3 = -Bx;$$

$$(u - x) + \frac{dx}{dt} = 2u - x^2;$$

$$\frac{dx}{dt} + 6x = x^2 + 8;$$

$$\frac{dx}{dt} + 15 = x^2 + 2x.$$

1.2. Разложите функцию $f(x)$ в ряд Тейлора в окрестности точки x_0 до 4 порядка:

$$f(x) = x^3 + 1, \quad x_0 = 1;$$

$$f(x) = e^{-x}, \quad x_0 = 2;$$

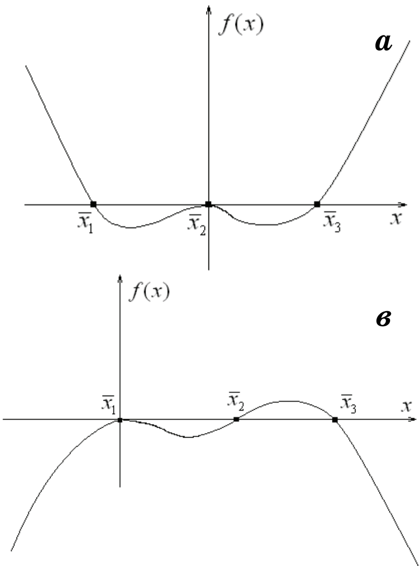
$$f(x) = \sqrt[3]{x}, \quad x_0 = 1;$$

$$f(x) = \frac{2}{x}, \quad x_0 = 1;$$

$$f(x) = \ln x, \quad x_0 = 1;$$

$$f(x) = \sin x, \quad x_0 = 0.$$

1.3. Пусть $\dfrac{dx}{dt} = f(x)$. Определите по графику функции $f(x)$ устойчивость всех стационарных состояний уравнения.



1.4. Пусть $\dfrac{dx}{dt} = f(x)$. Найти стационарные состояния уравнения и определить их тип устойчивости с помощью графика функции $f(x)$:

$f(x) = x^4 - 6x^3 + 5x^2$;

$f(x) = x^4 + x^3 - 6x^2$.

1.5. Пусть $\dfrac{dx}{dt} = (x-1)(x^2 + bx + 1)$. Постройте график зависимости величины стационарного значения переменной x от значений параметра b. Сколько стационарных состояний имеет уравнение при $b \in (-\infty, +\infty)$?