

7 ΒΙΟΛΟΓΙΚΟΙ ΤΑΛΑΝΤΩΤΕΣ ΚΑΙ ΔΙΑΚΟΠΤΕΣ

7.1 Κίνητρα, Σύντομη Ιστορία Και Προϊστορία

Μολονότι, τα ζωντανά βιολογικά συστήματα είναι πάρα πολύ πολύπλοκα, ταυτοχρόνως είναι υψηλά συντεταγμένα και συμπαγή με ένα εξαιρετικά αποτελεσματικό τρόπο. Τέτοια συστήματα αποθηκεύουν πληροφορίες με ακρίβεια και με τρόπο που να παράγουν τους μηχανισμούς που απαιτούνται για επαναληπτική κυτταρική παραγωγή, οργάνωση, έλεγχο κοκ. Για να δούμε πόσο αποτελεσματικά μπορεί να είναι, χρειάζεται μόνο να συγκρίνεις τις πληροφορίες αποθήκευσης ανά βάρος του πιο προχωρημένου chip υπολογιστή με, π.χ. το ριμποπυρηνικό (ribonucleic acid) μόριο οξέους (mRna) ή διάφορα άλλα: εδώ μιλάμε για παράγοντες τις τάξεως των δισεκατομμυρίων. Αυτό το κεφάλαιο, και τα επόμενα δυο ασχολούνται κυρίως με ταλαντωτικές διαδικασίες. Στις βιοιατρικές επιστήμες, αυτές είναι κοινές, σε διάφορες συναφείς εκφράσεις και έχουν περιόδους από λίγα δευτερόλεπτα, μέχρι ώρες, ημέρες, ακόμη και εβδομάδες. Θα δούμε μερικά με λεπτομέρεια σε αυτό το κεφάλαιο αλλά θα αναφέρουμε και μερικά αλλά από ένα μεγάλο αριθμό χωρών πρόσφατης έρευνας που έχει να κάνει με βιολογικούς ταλαντωτές.

Περιοδικός ρυθμιστής στην καρδιά είναι, βεβαίως, ένα σημαντικό παράδειγμα, το οποίο αναφέρεται στο κεφάλαιο 9. Το βιβλίο του Keener & Sneyd (1998) συζητεί αυτήν την πλευρά εκτεταμένα: είναι μια εξαιρετική εισαγωγή σε μαθηματικά μοντέλα στην φυσιολογία γενικώς, καλύπτοντας ένα μεγάλο φάσμα από θέματα. Η περίπτωση 24ώρη περιοδική εμφάνιση που αφορά τις μύγες των φρούτων από τις χρυσαλλίδες τους μπορεί να φαίνονται να ελέγχονται από τον εξωτερικό καθημερινό ρυθμό αλλά δεν είναι, αυτή η περίπτωση. Ας δούμε το ωραία βιβλίο από τον Winfree (1987,2000) για μια λεπτομερή έκθεση βιολογικών ρολογιών και βιολογικό χρόνο γενικώς. Συζητούμε εν συντομία αυτό το φαινόμενο για τις μύγες στα φρούτα στο κεφάλαιο 9. Τώρα υπάρχει μια κλασική εργασία του Hodgkin & Huxley (1952) σε ενδεχόμενες ενέργειες νεύρων, οι οποίες είναι αιφνίδιες ηλεκτρικές ωθήσεις που πολλαπλασιάζονται κατά μήκος ενός

ιστού νεύρου. Αυτός τώρα είναι ένας υψηλά ανεπτυγμένος χώρος μαθηματικής βιολογίας (βλ. πχ το άρθρο κριτικής από τον Rinzel (1981) και το βιβλίο του Keener & Sneyd (1998)). Κάτω από κάποιες συνθήκες τέτοιοί ιστοί νεύρων παρουσιάζουν κανονικές περιοδικές αναφλέξεις. Ο πολλαπλασιασμός των αιφνίδιων ηλεκτρικών ωθήσεων στους νευρώνες κανονικά βασίζεται στο να ασκείται ένα αρχικό ερέθισμα και είναι ένα σημαντικό πρακτικό παράδειγμα ενός συναρπαστικού χώρου. Συζητούμε για ένα μεγάλο μοντέλο την συμπεριφορά της κανονικής περιοδικής συμπεριφοράς ανάφλεξης και αρχικής συμπεριφοράς στον τομέα 7.5 παρακάτω, την εφαρμογή της στα φαινόμενα κύματος στο κεφάλαιο ένα τόμος δυο.

Η αναπνοή είναι ένα κύριο παράδειγμα ενός άλλου φυσιολογικού ταλαντωτή, εδώ η περίοδος είναι της τάξεως ενός δευτερολέπτου. Υπάρχουν πολλές άλλες, όπως κάποια νευρική ενέργεια στον εγκέφαλο, όπου αυτός που παρατηρήθει στο γλυκολυτικό μονοπάτι. Οι γλυκολύσεις είναι η διαδικασία που διαλύει την γλυκόζη να προμηθεύσει την ενέργεια για κυτταρικό μεταβολισμό. Οι ταλαντώσεις με περιόδους αρκετών λεπτών παρατηρούνται σε συγκεντρώσεις κάποιων χημικών στην διαδικασία. Το βιβλίο για βιομηχανικές ταλαντώσεις και κυτταρικών ρυθμών του Goldbeter (1996) κάνει μια λεπτομερή και εκτεταμένη συζήτηση για αυτό καθώς και για άλλα φαινόμενα, επίσης συζητεί την μοριακή βάση για χαοτική συμπεριφορά. Επίπεδα τεστοστερόνης αίματος στον άνθρωπο συχνά παρατηρούνται να ταλαντεύονται με περιόδους της τάξεως 2-3 ωρών. Στον τομέα 7.6 συζητούμε το σχήμα αυτής της φυσιολογικής διαδικασίας και το σχετίζουμε με την πρακτική χημικού ευνουχισμού για διάφορες αιτίες, μια εκ των οποίων είναι να ελέγξουμε την ανάπτυξη των όγκων του προστάτη. Αυτό το σχήμα σχετίζεται επίσης με πρόσφατη εργασία για αντισηπτικό χάπι στους άνδρες.

Σε κάποιες φάσεις στον κύκλο ζωής στην μούχλα του κυτταρικού γλοιού, *Dictyostelium Discoideum*, τα κύτταρα εκπέμπουν το χημικό κυκλικό AMP, περιοδικά, σε περίοδο λίγων λεπτών. Αυτό το σημαντικό θέμα έχει μελετηθεί εκτεταμένα θεωρητικά και πειραματικά, βλέπε, το σχετικό κεφάλαιο για τις

περιοδικές πλευρές στον Segel (1984) τα προτεινόμενα μοντέλα από τους Martiel & Goldbeter (1987). Monk & Othmer (1989) και το βιβλίο του Goldbeter (1996). Othmer & Schaap (1999) δίνουν μια εκτεταμένη κριτική η οποία καλύπτει τις κύριες πλευρές αυτού του σημαντικού χώρου του συστήματος μεταφοράς ενέργειας και τις ιδιότητες του γλιού μούχλας γενικώς. Φαινόμενα κυμάτων που σχετίζονται που σχετίζονται με αυτό τον γλοιό μούχλας είναι επίσης πλούσια στην δομή τους όπως θα δείξουμε στο κεφάλαιο ένα, τόμος δυο. Η κριτική του Othmer & Schaap (1999) ασχολείται με τέτοια φαινόμενα διαστημικού κύματος. Η διαδικασία της κανονικής διαίρεσης στο Dictyostelium, όπου η περίοδος μετράται, σε ώρες, δείχνει έναν κυβερνώντα βιολογικό ταλαντωτή κάποιου τύπου.

Όλα τα παραπάνω παραδείγματα είναι διαφορετικά στα βιολογικά ρολόγια με 24ώρους ή καθημερινούς ρυθμούς που συνδέονται με εξωτερικούς περιόδους, στο ότι περιγράφονται περισσότερο λογικοί αυτόνομοι ταλαντωτές, οριακού κύκλου ταλαντωτές του είδους που εξετάζουμε εδώ, πρέπει να είναι ανοικτά συστήματα σε θερμοδυναμικές συζητήσεις, αλλά δεν είναι περιοδική, μέσω κάποιας εξωτερικής περιοδικής υπό πίεση λειτουργίας.

Εφόσον το θέμα των βιολογικών ταλαντωτών είναι τόσο μεγάλο τώρα, είναι εντελώς αδύνατο να δώσουμε ελάχιστα κατανοητή κάλυψη του τομέα εδώ. Αντί αυτού εστιαζόμαστε σε μερικά γενικά αποτελέσματα και μερικά απλά μοντέλα που δίνουν έμφαση σε διαφορετικές αντιλήψεις και τις αναλύουμε λεπτομερώς. Επίσης συζητούμε μερικούς χώρους και μηχανισμούς πρακτικής σημασίας και πρόσφατου ενδιαφέροντος. Γνώση αυτών είναι βασική στην επέκταση ιδεών μαθηματικού μοντέλου σε άλλες καταστάσεις. Έχουμε ήδη δει περιοδική συμπεριφορά σε πληθυσμιακά μοντέλα όπως συζητήθηκαν στα κεφάλαια 1-3, από το κεφάλαιο 6, ότι είναι δυνατόν να συμβεί σε αντιδράσεις κινητικής των ενζύμων. Άλλα γνωστά παραδείγματα που δεν έχουν αναφερθεί ακόμα είναι τα πολύ ή λίγο ξεσπάσματα ενός μεγάλου αριθμού κοινών ασθενειών. Θα τις αγγίξουμε πολύ σύντομα στο κεφάλαιο 10 με αναφορές.

Η ιστορία των αντιδράσεων ταλαντωτών χρονολογείται από τον Lotka (1910) ο οποίος ξεκίνησε μια θεωρητική αντίδραση που παρουσιάζει υγρές ταλαντώσεις. Ο Lotka αργότερα (1920,1925) πρότεινε τον αντιδραστικό μηχανισμό που τώρα έχει το όνομα Lotka-Volterra και τον οποίον συζητήσαμε με την οικολογική του έννοια στο κεφάλαιο 3 και σύντομα με τη χημική του έννοια στο τελευταίο κεφάλαιο. Πειραματικά οι ταλαντώσεις ανακαλύφθηκαν από τον Bray (1921) στον οξυζενέ ιόντου ιωδίου αντίδραση, όπου οι πρόσκαιρες ταλαντώσεις παρατηρήθηκαν στις συγκεντρώσεις του ιωδίου και στην κλίμακα της εξέλιξης του οξυγόνου. Αναφέρθηκε συγκεκριμένα στην πρώιμη εργασία του Lotka. Αυτή η ενδιαφέρουσα και σημαντική εργασία απερρίφθη με μεγάλη δυσπιστία από τότε, μεταξύ κριτικών, θεωρήθηκε λανθασμένα ότι παραβίασε τον δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής. Φυσικά αυτό δεν ισχύει εφόσον τελικά οι ταλαντώσεις σταματούν, αλλά το κάνουν σιγά.

Η επόμενη μεγάλη ανακάλυψη αντιδράσεως ταλαντωτών έγινε από τον Belousov (1951-1959) η μελέτη η οποία συνεχίστηκε από τον Zhabotinski (1964) είναι γνωστή ως η Belousov-Zhabotinski αντίδραση. Αυτή η αντίδραση για παράδειγμα είναι το θέμα του κεφαλιού 8. Τώρα υπάρχουν πολλές αντιδράσεις οι οποίες παραδέχονται περιοδική συμπεριφορά, το βιβλίο με άρθρα που εκδίδεται από τους Field & Burger (1985) περιγράφει μερικές λεπτομερείς έρευνες στον χώρο, ιδιαίτερες με αυτές που συνδέονται με Belousov-Zhabotinski αντίδραση. Άλλοι τομείς συνδυάζονται στα βιβλία από τους Goldbeter (1966) & Keener, Sneyd (1998).

Στο υπόλοιπο αυτού του μέρους σχολιάζουμε γενικά, συστήματα διαφορικών εξισώσεων για ταλαντωτές και στο μέρος που ακολουθεί περιγράφουμε μερικούς ειδικούς μηχανισμούς ελέγχου μοντέλα που έχουν αποδειχτεί ιδιαίτερα χρήσιμα δείχνοντας τυπική και ασυνήθιστη συμπεριφορά ταλαντωτών. Είναι λογικά αρχικά σημεία για σχηματισμό πραγματικών και ειδικών βιολογικών φαινομένων εν σχέση περιοδική συμπεριφορά. Μερικές από τις παρατηρήσεις είναι προεκτάσεις ή γενικότητες από αυτό που κάναμε για δυο ειδών συστήματα στα κεφάλαια 3 και 6.

Τα μοντέλα για ταλαντωτές με τα οποία ασχολούμαστε εδώ, με εξαίρεση αυτό στο μέρος 7.6 όλα δίνουν αύξηση στα συστήματα κοινών διαφορικών εξισώσεων (τύπου 3.43) που μελετήθηκαν στο κεφάλαιο 3 για την συγκέντρωση – άνισμα $u(t)$, ονομαστικά,

$$\frac{du}{dt} = f(u), \quad (7.1)$$

Όπου f , περιγράφει την μη γραμμική αντίδραση κινητικής, ή το βασικό μηχανισμό βιολογικού ταλαντωτή. Οι μαθηματικές πληροφορίες στους μη γραμμικούς ταλαντωτές είναι πολλές και τρομακτικές, αλλά πολλές δεν έχουν σχέση με πραγματικό βιολογικό σχηματισμό. Αν και αρκετά παλιά, μια καλή πρακτική κριτική από την πλευρά της μαθηματικής βιολογίας, γίνεται από τον Howard (1979). Επί το πλείστον εδώ ενδιαφερόμαστε για περιοδικές λύσεις του (7.1), όπως:

$$u(t + T) = u(t), \quad (7.2)$$

Όπου $T > 0$ είναι η περίοδος, στη φάση του διαστήματος συγκεντρώσεων αυτή η λύση τροχιάς είναι μια απλή κλειστή τροχιά, γ . Εάν $u_0(t)$ είναι η λύση κύκλου ορίου, τότε είναι ασυμπτωματικώς σταθερή (παγκοσμίως) εάν κάποια διαταραχή από u_0 , ή γ τελικά τείνει στο μηδέν όπως t τείνει στο άπειρο. Είναι πάντα η περίπτωση με πραγματικά, ποιοτικά καθώς και ποσοτικά βιολογικά μοντέλα, όπου η διαφορικές εμπλέκουν παραμέτρους που δηλώνονται χωρίς όνομα από το λ , π.χ. η συμπεριφορά των λύσεων $u(t; \lambda)$ διαφέρει με τις τιμές, οι κλίμακες των παραμέτρων όπως είδαμε π.χ. στο κεφάλαιο 3. Γενικά σταθερές λύσεις του (7.1), δηλαδή λύσεις σε $f(u)=0$, είναι σταθερές σε μικρές διαταράξεις ένα λ είναι σε κάποια κλίμακα και γίνεται ασταθές όταν λ περνάει μέσα από μια κρίσιμη αξία λ_c , ένα σημείο διακλάδωσης. Όταν το μοντέλο μπλέκει σε εξαρτώμενες μεταβλητές η ανάλυση του (7.1) μπορεί να εκτελεστεί στην φάση επιπέδου (βλ. συμπλήρωμα) όπως είδαμε στα κεφάλαια 3&6. Για συστήματα υψηλότερων τάξεων, η θεωρία δεν είναι βέβαια ολοκληρωμένη και κάθε περίπτωση συνήθως πρέπει να μελετηθεί ξεχωριστά. Μια μεγάλη εξαίρεση παρέχεται από το θεώρημα διακλάδωσης Hopf, τα αποτελέσματα ισχύουν μόνο κοντά στις τιμές διακλάδωσης.

Ένα βασικό πράγμα χρήσιμο και εύκολα εφαρμόσιμο αποτέλεσμα του θεωρήματος Hopf είναι το ακόλουθο: ας υποθέσω ότι $u=0$ είναι μια σταθερή κατάσταση του (7.1) και η γραμμικότητα για αυτό δίνει μια σύνθετη κλίση των τιμών Eigen $\alpha(\lambda) = \text{Re } \alpha \pm i \text{Im } \alpha$. Ας υποθέσουμε τώρα αυτή την τιμή Eigen έχει το πιο μεγάλο πραγματικό μέρος όλων των Eigen τιμών και είναι τέτοιο που σε μια μικρή γειτονία μιας τιμής διακλάδωσης λ_c , (i) $\text{Re } \alpha < 0$ if $\lambda < \lambda_c$ (ii) $\text{Re } \alpha = 0$ and $\text{Im } \alpha \neq 0$ if $\lambda = \lambda_c$ and (iii) $\text{Re } \alpha > 0$ if $\lambda > \lambda_c$. Τότε σε μια μικρή γειτονία του λ_c , $\lambda > \lambda_c$ η σταθερή κατάσταση είναι ασταθής από αυξανόμενες ταλαντώσεις και τουλάχιστον, ένα μικρό εύρος λύσης περιοδικού κυκλικού ορίου υπάρχει περίπου $u=0$. Πλέον αυτή η λύση περιοδικού κυκλικού ορίου δίνεται από $2\pi / T_0$ όπου $T_0 = \text{Im} [\alpha(\lambda_c)]$. Η τιμή λ_c είναι μια τιμή διακλάδωσης Hopf. Το θεώρημα δεν λέει τίποτα για την σταθερότητα από τέτοιες λύσεις περιοδικού κύκλου ορίου αν και πρακτικώς με βιολογικά πραγματικά συστήματα είναι συνήθως αριθμητικώς εξομοιωμένες.

7.2 Μηχανισμοί Ελέγχου Πληροφοριών

Είναι καλά καταγεγραμμένο ότι σε ένα μεγάλο αριθμό αναλύσεων κυττάρων μερικά από τα ένζυμα που εμπλέκονται δείχνουν περιοδικές αυξήσεις στις δραστηριότητες τους κατά την διάρκεια της διαίρεσης, και αυτές αντανακλούν περιοδικές αλλαγές στις τιμές της σύνθεσης των ενζύμων, Goldbeter (1966) έχει μερικά παραδείγματα για αυτό. Το άρθρο του Tyson (1977 βλ. επίσης 1983) καταγράφει διάφορες ειδικές περιπτώσεις που αυτό συμβαίνει. Ρυθμιστικοί μηχανισμοί απαιτούν κάποιο είδος ελέγχου πληροφοριών σε μια κλασική εργασία, κυρίως σε ρυθμιστικούς μηχανισμούς στην κυτταρική φυσιολογία Monod & Jacob (1961) πρότεινε διάφορα μοντέλα που ήταν ικανά για αυτορρύθμιση και έλεγχο και τα οποία είναι γνωστό ότι υπάρχουν στα μικρόβια. Ένα από αυτά τα μοντέλα προτείνει ότι κάποιοι μεταβολητές καταπιέζουν τα ένζυμα τα οποία είναι βασικά για την δική τους σύνθεση. Αυτό γίνεται επηρεάζοντας αρνητικά την μεταγραφή του μορίου DNA στον μεταφορέα RNA το οποίο είναι οδηγός ο οποίος κατασκευάζει το ένζυμο. Ο Goodwin (1945) πρότεινε ένα απλό

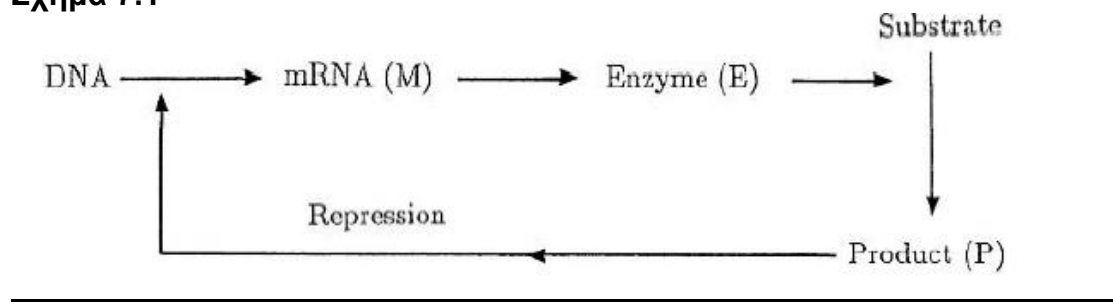
μοντέλο για αυτή την διαδικασία την οποία δείχνει το σχήμα 7.1 στην σύνθεση που αναλύεται με λεπτομέρεια από τον Hastings κ.α. (1977).

Μια γενικότητα του μοντέλου Goodwin (1965) το οποίο επίσης αντανακλά μια έκδοση της διαδικασίας στο σχήμα 7.1 είναι:

$$\begin{aligned}\frac{dM}{dt} &= \frac{V}{D + P^m} - aM, \\ \frac{dE}{dt} &= bM - cE, \\ \frac{dP}{dt} &= dE - eP,\end{aligned}\tag{7.3}$$

Όπου M, E, P αντιπροσωπεύουν αντίστοιχα τις συγκεντρώσεις του mRNA, το ένζυμο και το προϊόν της αντίστασης του ενζύμου και ένα υπόστρωμα υποτιθέμενα να διατίθεται σε ένα συνεχές επίπεδο. Όλα εκ των V, K, m (ο συντελεστής HILL) και a, b, c, d και e είναι συνεχής θετικοί παράμετροι. Εφόσον το DNA προμηθεύεται εξωτερικά σε αυτή την διαδικασία, δεν χρειαζόμαστε εξίσωση για την συγκέντρωση της. Από την εμπειρία του κεφαλαίου 6 ερμηνεύουμε αυτό το μοντέλο (7.3) ακολούθως, η δημιουργία του M επηρεάζεται αρνητικά από το προϊόν P και υποβαθμίζεται σύμφωνα με κινητικά πρώτης τάξης, ενώ το E και P δημιουργούνται και υποβαθμίζονται από κινητικά πρώτης τάξης. Σαφώς προχωρημένα κινητικά λογικά θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν.

Σχήμα 7.1



Οι μέθοδοι που περιγράφονται στο κεφάλαιο 6 θεωρώντας την σταθερότητα της σταθερής κατάστασης ο Griffith (1968) έδειξε ότι οι ταλαντώσεις δεν είναι αρκετές εκτός αν ο συντελεστής Hill με m , στην αρχή του (7.3) είναι επαρκώς μεγάλος (βλ. άσκηση 4) λίγο

μεγαλύτερος από 8-μια αφύσικη υψηλή τιμή. Για το m σε αυτή την κλίμακα το σύστημα δεν δείχνει ταλαντώσεις οριακού κύκλου. Μια περισσότερο σχετικά βιολογική αλλαγή είναι να αντικατασταθεί η P εξίσωση στο (7.3) από:

$$\frac{dP}{dt} = dE - \frac{eP}{k + P}.$$

Δηλαδή, υποβάθμιση του προϊόντος προκαλεί κορεσμό στο μεγάλο P σύμφωνα με την κινητική Michaelis-Menten. Με αυτά αντί του γραμμικού σχήματος, η οριακές κυκλικές ταλαντώσεις μπορεί να προκύψουν για χαμηλές τιμές του Hill με συντελεστή m , ακόμη τόσο χαμηλά όσο $m=2$. Η αντίληψη μιας ακολουθίας συνδεδεμένων αντιδράσεων είναι χρήσιμη και διάφορες αλλαγές έχουν προταθεί σε μια, η οποία έχει μελετηθεί και μελετήθηκε ευρέως ο αριθμός αντιδράσεων έχει αυξηθεί γενικά στο n και η λειτουργία πληροφορίας έγινε γενικώς ευρέως εφαρμόσιμη. Σε ένα κατάλληλο χωρίς διάσταση σχήμα το σύστημα είναι:

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{dt} &= f(u_n) - k_1 u_1, \\ \frac{du_r}{dt} &= u_{r-1} - k_r u_r, \quad r = 2, 3, \dots, n, \end{aligned} \tag{7.4}$$

Όπου το $k_r > 0$ και $f(u)$, το οποίο είναι πάντα θετικό, είναι η γραμμική πληροφορία λειτουργίας. Εάν $f(u)$ είναι μια αυξανόμενη λειτουργία του u , $f'(u) > 0$, (7.4) αντιπροσωπεύει μια θετική πληροφορία κύκλου, ενώ η $f(u)$ είναι μια συνεχόμενη αυξανόμενη λειτουργία του u , $f'(u) < 0$, αντιπροσωπεύει μια αρνητική πληροφορία κύκλου, ή ενδοιασμό πληροφορίας. Θετικοί κύκλοι πληροφορίας δεν είναι κοινοί μεταβολικοί μηχανισμού έλεγχου, ενώ οι αρνητικοί είναι, (βλ. π.χ. Tyson & Othmer (1978) & Goldbeteer (1966). Ο Yagil & Yagil (1971) πρότεινε ειδικά σχήματα για την $f(u)$ για διάφορες βιοχημικές καταστάσεις. Σταθερές λύσεις του (7.4) δίνονται από:

$$\begin{aligned} f(u_n) &= k_1 k_2 \dots k_n u_n, \\ u_{n-1} &= k_n u_n, \dots, \quad u_1 = k_2 k_3 \dots k_n u_n \end{aligned} \tag{7.5}$$

Πρώτη εκ των οποίων λύνεται πολύ πιο εύκολα γραφικώς σχεδιάζοντας την $f(u)$ και παρατηρώντας τις διασταυρώσεις με την ευθεία γραμμή $k_1 k_2 \dots k_n u$. Με θετικές πληροφορίες λειτουργιών η $f(u)$ έχει πολλαπλές σταθερές καταστάσεις, είναι δυνατές, ενώ με πληροφορίες ενδοιασμού υπάρχει πάντα μια μοναδική σταθερή κατάσταση (βλ. άσκηση 3).

Αν και με εξισώσεις συστημάτων υψηλότερων διαστάσεων δεν υπάρχει ισότιμο του Poincaré–Bendixson θεωρήματος για των δυο διαστάσεων φάσης επιπέδου (βλ. περιεχόμενα) πραγματικά συστήματα πρέπει να έχουν κάποιο κλειστό χώρο με όριο B , δηλαδή περιορισμένο, τέτοιο που:

$$\mathbf{n} \cdot \frac{d\mathbf{u}}{dt} < 0 \quad \text{for } \mathbf{u} \text{ on } B, \quad (7.6)$$

Όπου \mathbf{n} είναι η εξωτερική ενότητα φυσιολογική στο B .

Στην περίπτωση περισσότερο σημαντικών αρνητικών συστημάτων πληροφορίας του τύπου (7.4), ο προσδιορισμός τέτοιου χώρου είναι αρκετά απλός. Όπως παρατηρήσαμε ενδιαφερόμαστε βέβαια, μόνο για μη αρνητικές αξίες για το u . Σκεφτείτε πρώτα την περίπτωση δυο ειδών του (7.4), ονομαστικώς:

$$\frac{du_1}{dt} = f(u_2) - k_1 u_1, \quad \frac{du_2}{dt} = u_1 - k_2 u_2,$$

Όπου $f(u_2) > 0$ και $f'(u_2) < 0$. Προσέξτε πρώτα τον παραλληλόγραμμο χώρο πλαισιωμένο από $u_1 = 0$, $u_2 = 0$, $u_1 = U_1$ και $u_2 = U_2$, όπου U_1 και U_2 θα προσδιοριστούν. Στα όρια

$$\begin{aligned} u_1 = 0, \quad \mathbf{n} \cdot \frac{d\mathbf{u}}{dt} &= -\frac{du_1}{dt} = -f(u_2) < 0 \quad \text{for all } u_2 \geq 0, \\ u_2 = 0, \quad \mathbf{n} \cdot \frac{d\mathbf{u}}{dt} &= -\frac{du_2}{dt} = -u_1 < 0 \quad \text{for } u_1 > 0, \\ u_1 = U_1, \quad \mathbf{n} \cdot \frac{d\mathbf{u}}{dt} &= f(u_2) - k_1 U_1 < 0 \\ \text{if } U_1 &> \frac{f(u_2)}{k_1} \quad \text{for all } 0 \leq u_2 \leq U_2 \quad \Rightarrow \quad U_1 > \frac{f(0)}{k_1} \\ u_2 = U_2, \quad \mathbf{n} \cdot \frac{d\mathbf{u}}{dt} &= u_1 - k_2 U_2 < 0 \\ \text{if } U_2 &> \frac{u_1}{k_2} \quad \text{for all } 0 < u_1 \leq U_1. \end{aligned} \quad (7.7)$$

Εάν τώρα επιλέγαμε U_1 και U_2 για να ικανοποιήσουμε τις ανισότητες:

$$U_1 > \frac{f(0)}{k_1}, \quad U_2 > \frac{U_1}{k_2} \quad (7.8)$$

Τότε η (7.7) δείχνει ότι υπάρχει μια περιορισμένη περίπτωση B στην οποία το (7.6) ικανοποιείται. Πάντοτε μπορούμε να βρούμε τέτοια U_1 και U_2 όταν η $f(u)$ είναι μια μονοτονική μειωμένη λειτουργία του u . Παρατηρήστε ότι η θετική σταθερή κατάσταση, δεδομένη από την μοναδική λύση του

$$u_1 = k_2 u_2, \quad f(u_2) = k_1 k_2 u_2$$

Βρίσκεται πάντα μέσα στον χώρο B καθορισμένο από το (7.7) και (7.8) και εφόσον $f'(u) < 0$, είναι πάντα γραμμικό σταθερό, εφόσον οι αξίες Eigen της σταθερότητας (ή κοινωνία) είναι και οι δυο αρνητικές. Έτσι το μοντέλο δυο ειδών δεν μπορεί να εισάγει οριακές κυκλικές ταλαντώσεις.

Τώρα είναι σαφές πως θα γενικεύσουμε την μέθοδο για να προσδιορίσουμε ένα όριο χώρου B στο οποίο (7.6) ικανοποιείται για n είδη αρνητικής πληροφόρησης κύκλου. Η κατάλληλη περιορισμένη κατάσταση δίνεται από το κουτί πλαισιωμένο από τα επίπεδα $u_r = 0$, $r = 1, 2, \dots, n$ και $u_r = U_r$, $r = 1, 2, \dots, n$, όπου κάθε U_r , $r = 1, \dots, n$ που ικανοποιεί θα αρκεί.

$$U_1 > \frac{f(0)}{k_1}, \quad U_2 > \frac{U_1}{k_2}, \dots, \quad U_n > \frac{U_1}{k_1 k_2 \dots k_n} \quad (7.9)$$

Όπως στην περίπτωση δυο ειδών η σταθερή κατάσταση πάντα βρίσκεται σε ένα όριο B . Εάν ναι ή όχι τέτοια συστήματα $n \geq 3$ εισάγουν περιοδικές λύσεις είναι περισσότερο δύσκολο να προσδιοριστεί από την δυο ειδών περίπτωση (βλ. άσκηση 4). Καθώς η τάξη του συστήματος αυξάνεται η πιθανότητα περιοδικών λύσεων αυξάνεται. Εάν θεωρήσουμε τον ταλαντωτή (7.3) ή στην χωρίς διαστάσεις σύνθεση της (7.4) για u_1, u_2, u_3 με $f(u_3) = 1/(1 + u_3)$, μπορεί να δείξει ότι η σταθερή κατάσταση είναι πάντα σταθερή (άσκηση 4). Εάν έχουμε $f(u_3) = 1/(1 + u_3^m)$ τότε (άσκηση 4), χρησιμοποιώντας τις Routh–Hurwitz καταστάσεις στον κυβισμό για τις αξίες Eigen της σταθερότητας του καλουπιού, η σταθερή κατάσταση είναι μόνο ασταθής αν $m > 8$ το οποίο, ως έχουμε αναφέρει είναι μια μη πραγματική υψηλή αξία για την

υπαινισσόμενη συνεργασιμότητα. Καθώς ο αριθμός αντιδράσεων, n αυξάνεται, ο Tyson & Othmer (1978) έχουν δείξει η σταθερή κατάσταση γίνεται ασταθής ένα η συνεργασιμότητα m και η διάρκεια πληροφορίας κύκλου n είναι τέτοια ώστε $m > m_0(n) = \sec^n(\pi/n)$. Όπου $n=3$ αυτό δείχνει $m=8$ όπως παραπάνω: μερικές αξίες για υψηλότερο n είναι $n=4, m=4, n=10, m = 1.65$ και $n \rightarrow \infty, m \rightarrow 1$.

Με την γραμμικότητα (7.4) για την σταθερή κατάσταση (7.5). Οι καταστάσεις λειτουργίας των παραμέτρων μπορεί να βρεθούν ώστε περιοδικές κυκλικές λύσεις ορίων μπορεί να υπάρξουν: MacDonald (1977), π.χ. χρησιμοποίησε την θεωρία διακλάδωσης ενώ ο Rapp (1976) ανέπτυξε μια αριθμητική διαδικασία έρευνας για το πλήρες μη γραμμικό σύστημα και έδωσε ποσοτικές εκτιμήσεις για την περίοδο ταλάντωσης.

Μπορούμε να πάρουμε μερικές αναλυτικές προσεγγίσεις για την περίοδο των λύσεων, όταν υπάρχουν, χρησιμοποιώντας την μέθοδο που πρότεινε ο Tyson(1979). Πρώτα χρησιμοποιούμε ένα αποτέλεσμα αποδεδειγμένο από τον Hunting (1974), ονομαστικά, ότι οι πιο πολλές παράμετροι κινητικής k_1, k_2, \dots, k_n πρέπει να είναι περίπου ίση ή ταλαντευόμενες λύσεις δεν θα είναι δυνατές για χαμηλές αξίες του m . Για να δούμε αυτό, προσέξτε ότι κάθε k_r συνδέεται με τον αντίστροφο αδιάστατο μισού χρόνου ζωής του u_{r_2} . Αν υποθέσουμε, π.χ. ότι ένα από τα σταθερά k_s είναι πολύ μεγαλύτερο από τα άλλα και επιλέξουμε χρόνο t_1 όπως $t_1 \gg 1/k_s$ και $t_1 \ll 1/k_r$ για όλα $r \neq s$. Καθώς το σύστημα εξελίσσεται $0 \leq t \leq t_1$, από $k_r t_1 \ll 1$ για όλα $r \neq s$, από (7.4) $u_s - 1$, σταθερό είναι:

$$u_s(t) \approx u_s(0) \exp[-k_s t] + \frac{u_s - 1}{k_s} \{1 - \exp[-k_s t]\}, \quad 0 \leq t \leq t_1.$$

Αλλά εφόσον, $k_s t_1 \gg 1$, η τελευταία εξίσωση δίνει $u_s(t) \approx u_s - 1/k_s$ το οποίο σημαίνει ότι το s th είδος είναι βασικά στην ψευδο-σταθερή κατάσταση (εφόσον $du_s/dt - 1 - k_s u_s \approx 0$) στην διάρκεια χρόνου που όλα τα άλλα είδη αλλάζουν αρκετά. Αυτό λέει ότι s th είδη αποτελεσματικά μη εμπλεκόμενα στη διαδικασία πληροφορίας κύκλου και έτσι η τάξη του κύκλου μειώνεται από ένα στο $n - 1$.

Τώρα, αν το K το μικρότερο από όλους τις παραμέτρους κινητικής και σημαίνει το μισό-χρόνου ζωής του u_k από H , αυτό είναι η μεγαλύτερη μισού χρόνου ζωή όλων των ειδών. Χρησιμοποιώντας το παραπάνω αποτέλεσμα, η αποτελεσματική διάρκεια του χρόνου πληροφόρησης είναι ίση με τον αριθμό N των ειδών των οποίων το ήμισυ της ζωής είναι περίπου ίδιες όπως H

ή, αυτό που είναι το ίδιο πράγμα, έχει βαθμό σταθερότητας $k \approx K$. Όλες οι άλλες αντιδράσεις λαμβάνουν χώρα σε μια ταχύτερη χρονοκλίμακα και έτσι δεν είναι εμπλεγμένες στο σχέδιο αντίδρασης.

Ας υποθέσουμε τώρα ότι έχουμε μια περιοδική λύση και να θεωρήσουμε ότι μια ολοκληρωμένη ταλάντωση στην οποία καθένα από τα είδη έχει αύξηση, τότε μια μείωση, συμπληρώνει το κύκλο. Ξεκινώντας με u_1 που πρώτα αυξάνεται σε u_2 , μετά σε u_3 και τέλος σε u_N . Μετά το u_1 μειώνεται, στην συνέχεια το u_2 , το ίδιο γίνεται μέχρι το u_N . Υπάρχει έτσι ένα σύνολο του $2N$ βημάτων εμπλεγμένο στην ταλάντωση με κάθε αύξηση και μείωση λαμβάνοντας περίπου το ίδιο χαρακτηριστικό χρόνου $1/k$. Έτσι η περίοδος περίπου του T της ταλάντωσης είναι $T \approx 2N/K$. Ένα περισσότερο ποσοτικό αποτέλεσμα της περιόδου έχει δοθεί από τον Rapp (1976) που έδειξε ότι η συχνότητα δίνεται από

$$\Omega = K \tan\left(\frac{\pi}{N}\right) \Rightarrow T = \frac{2\pi}{\Omega},$$

Το οποίο μειώνεται στο $T \approx 2N/K$ για μεγάλο N . Η δυναμική συμπεριφορά των παραπάνω κυκλωμάτων ελέγχου πληροφόρησης και των γενικοτήτων τους, σε βιομηχανικούς δρόμους έχουν μεταχειριστεί εις βάθος από τον Tyson & Othmer (1978) και από μια περισσότερο μαθηματική άποψη από τον Hastings και άλλους (1977). Το τελευταίο αποδεικνύει χρήσιμα αποτέλεσμα για την ύπαρξη περιοδικών λύσεων για συστήματα με περισσότερες γενικές αντιδράσεις από τις πρώτης-τάξης κύκλων κινητικής πληροφόρησης, που μόλις έχουμε θεωρήσει.

Είναι ενθαρρυντικό από μια πρακτική, που είναι πολύ συχνά η περίπτωση που αν (i) μια σταθερή κατάσταση γίνεται ασταθής από αναπτυσσόμενες ταλαντώσεις σε κάποιες τιμές διακλαδώσεων μιας παραμέτρου και (ii) υπάρχει μια περιορισμένη περίπτωση που εσωκλείνει την σταθερή κατάσταση, μετά υπάρχει μια λύση οριακού κύκλου ταλαντώσεων. Φυσικά σε κάθε ειδικό παράδειγμα πρέπει να επιδεχθεί, και να αποδειχθεί ότι πράγματι αυτή είναι η περίπτωση. Αλλά, επειδή είναι συχνά δύσκολο να γίνει, είναι καλύτερα να προσπαθήσουμε από εμπειρία και διδαχτική επιχειρηματολογία και εν συνέχεια εξομοίωση του συστήματος αριθμητικώς, αντί να περιμένουμε για μαθηματική απόδειξη που μπορεί να μην έρθει. Μια ασταθής σταθερή κατάσταση με το δικό της περιορισμένο πλαίσιο (7.6) αν και αναγκαία, δεν είναι μια επαρκής κατάσταση για μια λύση ταλάντωσης της (7.1) για να υπάρξει. Μια ιδιαίτερα χρήσιμη

πλευρά του εξονυχιστικού μαθηματικού χειρισμού του Hastings κ.α.(1977) είναι ότι δίνει μερικά αποτελέσματα τα οποία μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε περισσότερο πραγματικές πληροφορίες κυκλωμάτων οι οποίες μιμούνται καλύτερα πραγματικές βιοχημικές πληροφορίες μηχανισμών ελέγχου.

Ο Tyson (1983) πρότεινε ένα μοντέλο αρνητικών πληροφοριών όμοιο με το παραπάνω να εξηγήσει σύνθεση περιοδικών ενζύμων. Δίνει μια εξήγηση του γιατί η περίοδος σύνθεσης είναι κοντά στο χρόνο του κυτταρικού κύκλου όταν τα κύτταρα διαιρούνται.

7.3 Ταλαντωτές Και Διακόπτες δύο ή Περισσοτέρων Ειδών: Γενικά Ποιοτικά Αποτελέσματα

Έχουμε ήδη δει στο κεφάλαιο 3 ότι δυο ειδών μοντέλα διαδραστικών πληθυσμών ,μπορούν να δείξουν περιοδικές κυκλικές ταλαντώσεις. Εδώ παράγουμε μερικά γενικά αποτελέσματα όσον αφορά τον ποιοτικό χαρακτήρα της κινητικής αντίδρασης η οποία μπορεί να δείξει τέτοιες περιοδικές λύσεις.

Ας αφήσουμε τα δυο είδη u και v να ικανοποιήσουν αντιδράσεις κινητικής που δίνεται από τον τύπο:

$$\frac{du}{dt} = f(u, v), \quad \frac{dv}{dt} = g(u, v), \quad (7.10)$$

όπου βέβαια f & g είναι μη γραμμικά, σταθερές λύσεις κατάστασης του (7.10) δίνονται από:

$$f(u_0, v_0) = g(u_0, v_0) = 0, \quad (7.11)$$

του οποίου μόνο οι θετικές λύσεις έχουν ενδιαφέρον. Με γραμμικότητα του (u_0, v_0) έχουμε, με τον συνήθη τρόπο (βλ. κεφάλαιο 3).

$$\begin{pmatrix} \frac{d(u - u_0)}{dt} \\ \frac{d(v - v_0)}{dt} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}_{u_0, v_0}. \quad (7.12)$$

Η γραμμική σταθερότητα των (u_0, v_0) προσδιορίζεται από τις Eigen αξίες, λ της σταθερότητας καλουπιού A , δίνεται από:

$$\begin{aligned} |A - \lambda I| = 0 &\Rightarrow \lambda^2 - (\text{tr}A)\lambda + |A| = 0, \\ &\Rightarrow \lambda = \frac{1}{2} \left\{ \text{tr}A \pm [(\text{tr}A)^2 - 4|A|]^{1/2} \right\}. \end{aligned} \quad (7.13)$$

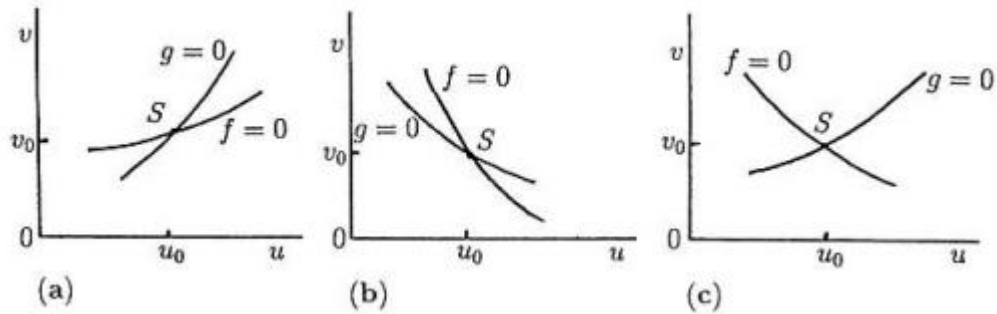
Αναγκαίες και επαρκείς καταστάσεις για σταθερότητα είναι:

$$\text{tr}A = f_u + g_v < 0, \quad |A| = f_u g_v - f_v g_u > 0, \quad (7.14)$$

όπου εδώ και σε αυτό που ακολουθεί εκτός εάν δηλωθεί αλλιού, τα παράγωγα αξιολογούνται στη σταθερή κατάσταση (u_0, v_0) .

Κοντά στην σταθερή κατάσταση $S(u_0, v_0)$ στο (u, v) φάση επιπέδου $f(u, v) = 0$ και $g(u, v) = 0$ τοπικά μπορεί να διασταυρώσει με διαφορετικούς τρόπους. Π.χ. καθώς απεικονίζεται στο σχήμα 7.2 παρατηρήστε ότι το σχήμα 7.2(β) είναι αποτελεσματικά ίσο του σχήματος 7.2(α): είναι απλά στο σχήμα 7.2(α) περιστρεφόμενο. Το σχήμα 7.2(γ) είναι ποιοτικά διαφορετικό από τα άλλα. Ας υποθέσουμε ότι η κινητική $f(u, v)$ και $g(u, v)$ είναι τέτοια που η (7.10) έχει μια περιορισμένη κατάσταση στο θετικό τεταρτοκύκλιο. Τότε, βάση του Poincare–Bendixson θεώρημα, λύσεις περιορισμένων κύκλων υπάρχουν εάν (u_0, v_0) είναι ένα ελικοειδές σταθερό ή κόμβος, αλλά όχι εάν είναι ένα σημείο φόρτωσης.

ΣΧΗΜΑ 7.2



Για ένα ασταθές κόμβο ή ελικοειδές να συμβεί απαιτείται:

$$\text{tr}A > 0, \quad |A| > 0, \quad (\text{tr}A)^2 \begin{cases} > \\ < \end{cases} 4|A| \Rightarrow \text{unstable} \begin{cases} \text{node} \\ \text{spiral} \end{cases}. \quad (7.15)$$

Θεωρήστε τώρα το σχήμα 7.2(α). Στη σταθερή κατάσταση (u_0, v_0) σε κάθε του $f=0$ και $g=0$ η κλίση $d_v/d_u > 0$ με $d_v/d_u|_g=0 > d_v/d_u|_f=0$, έτσι:

$$\begin{aligned} \left. \frac{dv}{du} \right|_{g=0} &= -\frac{g_u}{g_v} > \left. \frac{dv}{du} \right|_{f=0} = -\frac{f_u}{f_v} > 0 \\ \Rightarrow |A| &= f_u g_v - f_v g_u > 0, \end{aligned}$$

δεδομένου f_u και g_u έχουν το ίδιο σήμα. Εφόσον $d_v/d_u > 0$ επίσης σημαίνει ότι S, f_u και f_v έχουν διαφορετικά σήματα, όπως τα g_u και g_v . Τώρα από (7.13) $\text{tr}A > 0$ απαιτεί τουλάχιστον ότι f_u και g_v είναι το αντίθετο σήμα ή και τα δυο είναι θετικά. Έτσι, το καλούπι A (η σταθερότητα καλουπιού ή το ομαδικό καλούπι στους όρους διαδραστικών πληθυσμών) στο (7.12) έχει όρους με τα παρακάτω δυνατά σήματα για τα στοιχεία,

$$A = \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix} \text{ or } \begin{pmatrix} - & + \\ - & + \end{pmatrix} \quad (7.16)$$

με καθένα εκ των οποίων είναι δυνατόν να έχει $\text{tr} A > 0$. Έχουμε ήδη δείξει ότι $|A| > 0$ για να προχωρήσουμε χρειαζόμαστε ατομικά τα σήματα του f_u , f_v , g_u και g_v στην σταθερή κατάσταση. Με το σχήμα 7.2(α) υπάρχουν 4 πιθανότητες καθώς απεικονίζεται στο

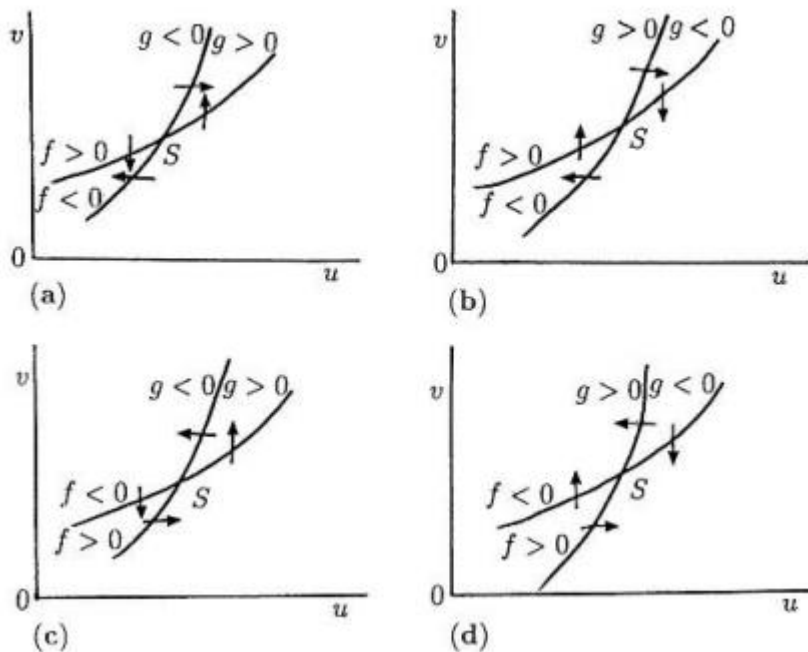
σχήμα 7.3. Αυτά υπαινίσσονται ότι τα στοιχεία στο καλούπι A στο (7.12) έχουν τα παρακάτω σήματα,

$$A = \begin{pmatrix} - & + \\ + & - \end{pmatrix} \text{ or } \begin{pmatrix} - & + \\ - & + \end{pmatrix} \text{ or } \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix} \text{ or } \begin{pmatrix} + & - \\ - & + \end{pmatrix}. \quad (7.17)$$

(a) (b) (c) (d)

π.χ να πάρουμε το σήμα του f_u στο S στο σχήμα 7.3(α) απλά σημειώνουμε ότι κινούμαστε κατά μήκος μιας γραμμής παράμηνης στο u-axis διαμέσου S, f μειώνεται εφόσον $f > 0$ στη χαμηλότερη u πλευρά και $f < 0$ στην υψηλότερη u πλευρά. Εάν τώρα συγκρίνουμε αυτά τα σχήματα με αυτά στο (7.16) βλέπουμε ότι η μόνο δυνατές συνθέσεις στο (7.17) είναι (β) και (γ). Με (δ), $|A| < 0$

ΣΧΗΜΑ 7.3



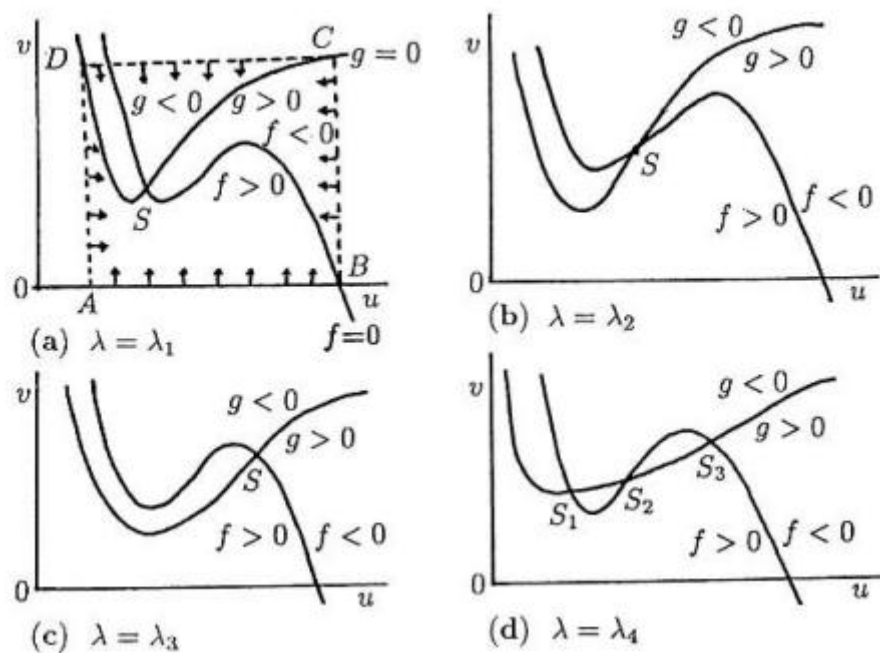
ΣΧΗΜΑ 7.3 Τα διάφορα δυνατά σήματα των λειτουργιών κινητικής $f(u,v)$ και $g(u,v)$ στα δυο μέρη της ακύρωσης για την περίπτωση που απεικονίζεται στο σχήμα 7.2(α). Τα βέλη δείχνουν, ποιοτικά κατεύθυνσης τροχιάς στη γειτονιά της σταθερής κατάστασης S.

Η οποία κάνει το S ένα σημείο φόρτωσης (το οποίο είναι ασταθές βέβαια) έτσι δεν μπορεί να υπάρχει λύση κυκλικού ορίου, συμπεριλαμβάνοντας το S (βλέπε περιεχόμενο). Για όποιες δεδομένες λειτουργίες κινητικής είναι εύκολο να προσδιορίσουμε απ' όλα τα άκυρα την ποιοτική συμπεριφορά στην γειτονιά μιας σταθερής κατάστασης και άρα τα σήματα στο καλούπι A στο (7.12). Εάν τα άκυρα που φαίνονται τοπικά όπως εκείνα στα σχήματα 7.2(β) και (γ) όμοια αποτελέσματα μπορούν εύκολα να αποκτηθούν για το επιτρεπτό είδος κινητικής που μπορεί να εισάγει περιοδικές λύσεις για το (7.10). Ας θεωρήσουμε τώρα δύο τυπικά παραδείγματα τα οποία απεικονίζουν την ποιοτική προσέγγιση που μόλις έχουμε περιγράψει. Ας υποθέσουμε μια παράμετρο λ της κινητικής, είναι τέτοια που τα άκυρα για το (7.10) μοιάζουν σαν αυτά στο σχήμα 7.4 για διαφορετικές κλίμακες της παραμέτρου λ . (Αυτό είναι ένα γεγονός της κατάστασης ακύρου για τον πραγματικό βιολογική ταλαντωτή, Thomas 1975, συζητήθηκε σύντομα στο κεφάλαιο 6). Για να είμαστε συγκεκριμένοι επιλέγουμε ειδικά σήματα για f και g στις δύο πλευρές του ακύρου όπως δείξαμε (αυτά είναι σύμφωνα με την πρακτική Thomas 1975 της κινητικής κατάστασης). Παρατηρείστε ότι υπάρχει μια περιορισμένη περίπτωση στο όριο του οποίου το άνυσμα $(d_u/d_t, d_v/d_t)$ δείχνει την περίπτωση: μία τέτοια περίπτωση δείχνεται ειδικά από ABCDA στο σχήμα 7.4(α). Ας θεωρήσουμε τώρα κάθε περίπτωση στο σχήμα 7.4 εν συνεχεία. Το σχήμα 7.4(α) είναι ίσον αυτού στο σχήμα 7.2(γ).

Εδώ, στη γειτονιά τους

$$\left. \frac{dv}{du} \right]_{f=0} = -\frac{f_u}{f_v} < 0, \quad f_u < 0, \quad f_v < 0,$$

$$\left. \frac{dv}{du} \right]_{g=0} = -\frac{g_u}{g_v} > 0, \quad g_u > 0, \quad g_v < 0.$$



ΣΧΗΜΑ 7.4 Ποιοτική σύνθεση στο άκυρο (μηδέν ανάπτυξη) για ένα δείγμα κινητικής στο (7.10) σαν μία παράμετρο λ διαφέρει: $\lambda_1 \neq \lambda_2 \neq \lambda_3 \neq \lambda_4$. Με τα σήματα του f και g όπως δείχνεται, υπάρχει μια περιορισμένη περίπτωση για το (7.10) είναι παραδείγματος χάριν το παραλληλόγραμμο κουτί ABCDA όπως δείχνεται στο (α).

Έτσι, η σταθερότητα καλουπιού A στο (7.12) έχει τα σήματα

$$A = \begin{pmatrix} - & - \\ + & - \end{pmatrix} \Rightarrow \text{tr}A < 0, \quad |A| > 0$$

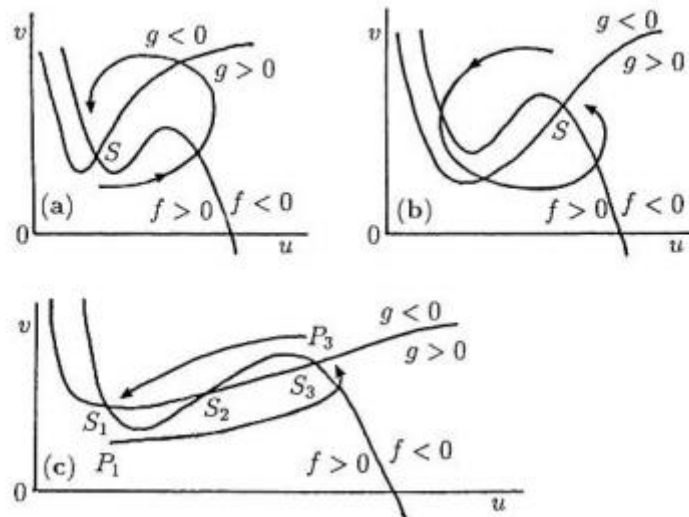
(7.17) ii τα οποία δεν αντιστοιχούν σε κανένα από τα σήματα στο (7.16) από το (7.13) $\text{Re } \lambda < 0$ και έτσι η σταθερή κατάσταση στο σχήμα 7.4 (α) είναι πάντα σταθερή και οι περιοδικές λύσεις δεν είναι δυνατές για το (7.10) σε αυτήν την περίπτωση. Αυτή η περίπτωση, είναι ακριβώς η ίδια με εκείνη στο σχήμα 7.4 (γ) και έτσι η ίδια κατάληξη ισχύει επίσης για αυτήν. Από μία όμοια ανάλυση παίρνουμε για σχήμα 7.4(β)

$$A = \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$$

Που είναι ίδια με την (γ) στο (7.17) και είναι από τις δυνατές συνθέσεις για το (7.10) να εισάγει περιοδικές λύσεις.

Εάν τώρα θεωρήσουμε την πολυσταθεή κατάσταση στο σχήμα 7.4(δ), έχουμε ήδη απασχοληθεί με S1 και S3, που είναι ίδια με τα σχήματα 7.4(α) και (γ)- είναι πάντοτε γραμμικά σταθερά. Για την σταθερή κατάσταση S2 έχουμε:

$$\begin{aligned}
 & f_u > 0, \quad f_v < 0, \quad g_u > 0, \quad g_v < 0 \\
 & 0 < \left. \frac{dv}{du} \right]_{g=0} < \left. \frac{dv}{du} \right]_{f=0} \Rightarrow 0 < -\frac{g_u}{g_v} < -\frac{f_u}{f_v} \\
 & \Rightarrow |A| = f_u g_v - f_v g_u < 0,
 \end{aligned}$$



ΣΧΗΜΑ 7.5 Αρχικά φαινόμενα για διάφορες κινητικές για (7.10). Στο (γ) μια κατάλληλη διατάραξη από μια γραμμικά σταθερή κατάσταση μπορεί να έχει αποτέλεσμα μια μόνιμη αλλαγή στην άλλη σταθερή κατάσταση.

Η οποία, από (7.15), δείχνει ότι η σταθερή κατάσταση είναι σημείο φόρτωσης και μολονότι σημαίνει S2 είναι ασταθές, είναι ο τύπος της μοναδικότητας η οποία δεν εισάγει περιοδικές λύσεις για το (7.10) σύμφωνα με το θεώρημα Poincare–Bendixson (περιεχόμενο A).

Αυτή η τελευταία περίπτωση σχήμα 7.4(δ) είναι πολύ σημαντική. Ας θυμηθούμε το αρχικό φαινόμενο που περιγράψαμε στο τελευταίο κεφάλαιο στο τομέα 6.7 εκεί είδαμε ότι σε μια κατάσταση είναι γραμμικώς σταθερή, εάν μια διαταραχή είναι επαρκώς μεγάλη, οι αξίες του \underline{u} και του \underline{v} μπορεί να υποστούν

μεγάλες διαταραχές πριν επιστρέψουν στη σταθερή κατάσταση. Αυτό το φαινόμενο απεικονίζεται στα σχήματα 7.5(α) και (β).

Τώρα σκεφτείτε το σχήμα 74(δ), $S1$ και $S3$ είναι αντίστοιχα ίσα στο S στα σχήματα 7.5(α) και (β). Τώρα βλέπουμε, στο σχήμα 7.5(γ) εάν διαταράξουμε (u, v) από π.χ. $S1$ σε $P1$ η τροχιά λύσης θα είναι ποιοτικώς όπως δείξαμε. Τώρα, αντί να επιστρέψουμε στο $S1$ η λύση κινείται στο $S3$, τη δεύτερη σταθερή κατάσταση. Με αυτόν τον τρόπο ένας διακόπτης έχει επηρεαστεί από $S1$ στο $S3$. Με όμοιο τρόπο ένας διακόπτης μπορεί να επηρεαστεί από $S3$ σε $S1$ π.χ. μία διαταραχή από τη σταθερή κατάσταση $S3$ σε $P3$. Είναι δυνατόν ότι μία παράμετρος στη λειτουργία κινητικής g π.χ. μπορεί να διαφέρει με έναν τρόπο που το άκυρο μεταφράζεται κάθετα όπως η παράμετρος, π.χ. αυξάνεται. Σε αυτήν την περίπτωση είναι δυνατόν το σύστημα να δείξει υστέρηση όπως αυτή που συζητήθηκε στο κεφάλαιο 1, τομέας 1.2 και κεφάλαιο 6, τομέας 6.7. Εάν οι αντιδράσεις κινητικής δίνουν άνοδο σε αυξήσεις και μειώσεις, ακόμα περισσότερη Barque δυναμική αρχική και κυκλική οριακή συμπεριφορά είναι δυνατή. Βιολογικοί διακόπτες, όχι μόνο αυτοί που δείχνουν υστέρηση και περισσότερο ιδιαίτερη συμπεριφορά, είναι πολύ σημαντικοί στη βιολογία. Συζητούμε ένα σημαντικό παράδειγμα παρακάτω στον τομέα 7.5, βλέπουμε επίσης ένα ειδικό παράδειγμα της πρακτικής σημαντικότητας στο κύμα φαινομένου που παρατηρείται σε κάποια αυγά μετά τη γονιμοποίηση, μια διαδικασία και μηχανισμός που συζητείται με λεπτομέρεια στο κεφάλαιο 13, τομέας 13.6, παρακάτω και κεφάλαιο 6, τόμος II τομέας 6.8. Είναι σαφές από τα παραπάνω ότι η ποιοτική συμπεριφορά των λύσεων που μπορούν να παραχθούν από μία μικτή γεωμετρική μελέτη του ακύρου και την παγκοσμίως φάση – επιπέδου συμπεριφορά των τροχιών. Μπορούμε να προχωρήσουμε αυτήν την προσέγγιση περαιτέρω, όπως έχει γίνει π.χ. από τον Rinzel (1986) για να προβλέψουμε ακόμη περισσότερο σύνθετη λύση συμπεριφοράς τέτοιων συστημάτων διαφορικών εξισώσεων. Εδώ θέλω να δώσω μία γεύση του τί μπορεί να βρεθεί.

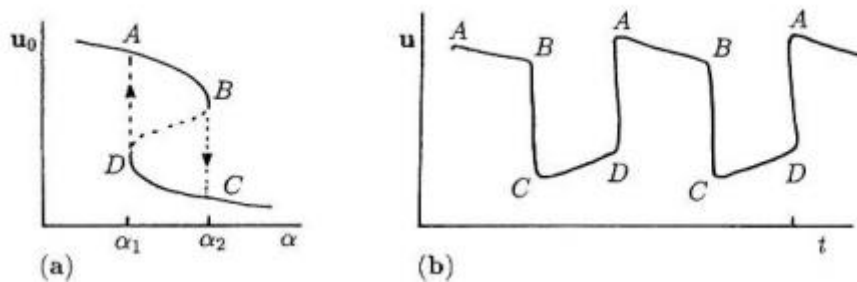
Ας υποθέσουμε ότι έχουμε ένα γενικό σύστημα που ορίζεται από:

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \mathbf{f}(\mathbf{u}, \alpha), \quad \frac{d\alpha}{dt} = \varepsilon g(\mathbf{u}, \alpha), \quad (7.18)$$

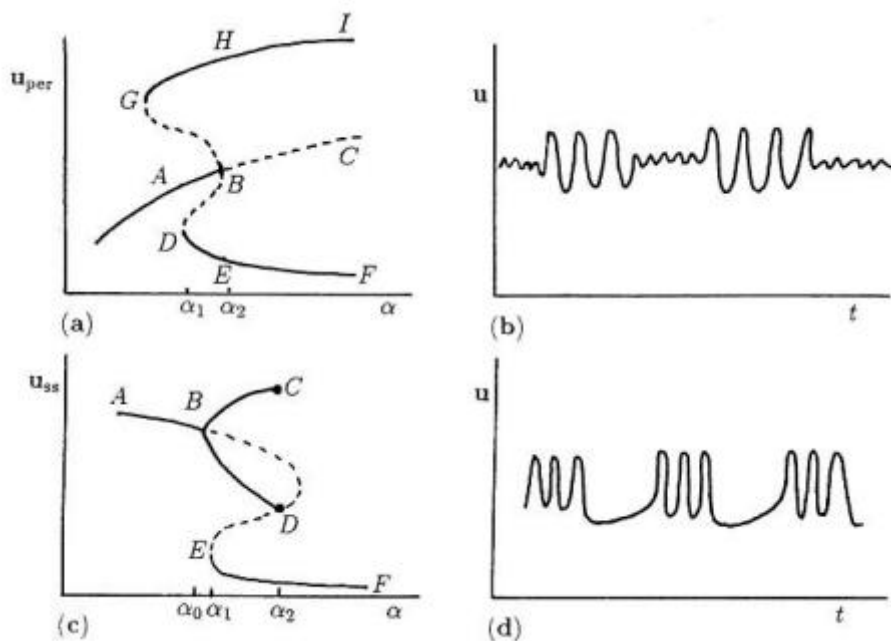
όπου $0 < \varepsilon \ll 1$, u είναι ένα άνυσμα συγκεντρώσεων και α είναι μια παράμετρος, που η ίδια ορίζεται από μία εξίσωση, αλλά αλλάζει μόνο αργά. Το γρήγορο υποσύστημα του (7.18) είναι το $O(1)$ σύστημα καθώς ε τείνει στο 0, στο οποίο α είναι απλά μία συνεχής παράμετρος εφόσον $d\alpha/dt \approx 0$. Το αργό της δυναμικής ορίζει την αλλαγή στο α με χρόνο. Αναλύουμε μερικά συγκεκριμένα συστήματα όπως αυτό στο ακόλουθο κεφάλαιο, όταν συζητήσουμε χαλαρούς ταλαντωτές.

Ας υποθέσουμε ότι μία ομοιόμορφη σταθερή κατάσταση u_0 εξαρτάται από α όπως δείξαμε σχηματικώς στην απεικόνιση 7.6 (α). Θυμηθείτε επίσης τη συζήτηση στο μέρος 6.7 στο τελευταίο κεφάλαιο. Για να είμαστε πιο συγκεκριμένοι ας υποθέσουμε ότι $\underline{\alpha}$ διαφέρει περιοδικώς με ένα τέτοιο τρόπο που σε κάθε κύκλο πηγαίνει μπρος πίσω μέσω παραθύρου όπου δίνει τρεις λύσεις για το u_0 , αυτή στη γρήγορη γραμμή στο σχήμα 7.6 (α) που είναι ασταθής ως αναμενόταν. Το $\underline{\alpha}$ αυξάνεται u_0 αργά διαφέρει μέχρι το $\underline{\alpha}$ περνάει δια μέσο a_2 . Στο a_2 , το u_0 , πηδάει χωρίς συνέχεια από B στο C, μετά πάλι διαφέρει αργά με το $\underline{\alpha}$. Στην επιστροφή α -trip, u_0 , το παραμένει στο χαμηλότερο μέρος της καμπύλης S μέχρι να φτάσει στο D όπου πηδάει στο A ξανά. Η συμπεριφορά κυκλικού ορίου αυτού του συστήματος απεικονίζεται σχηματικώς στο σχήμα 7.6 (β). Η ταχύτατα διαφοροποιημένη περιοχή είναι όπου u πέφτει από B στο C και αυξάνεται από D στο A. Αυτή είναι μια τυπική χαλαρή συμπεριφορά ταλαντωτή, βλέπε κεφάλαιο 8, τομέας 8.4, παρακάτω.

Το γρήγορο υποσύστημα δυναμικής στο 7.18 μπορεί βέβαια να έχει αφιερώσει αυτή σταθερή του κατάσταση, μία περιοδική λύση π.χ. u_{per} . Τώρα η παράμετρος α επηρεάζει μια ταλαντωτική λύση. Μια σχετική διακλάδωση διαγράμματος τότε, είναι αυτή που δείχνει, π.χ. μια μεταφορά από ταλαντωτή σε μια άλλη. Το σχήμα 7.7 (α) απεικονίζει τέτοια πιθανότητα. Το μέρος AB αντιπροσωπεύει, π.χ. μία μικρού εύρους σταθερής κυκλικής ταλάντωσης περίπου u_0 για ένα δεδομένο α .



ΣΧΗΜΑ 7.6 (α) Σχηματική σταθερή κατάσταση u_0 βασισμένη στην παράμετρο α : σταθερές καταστάσεις στη γρήγορη γραμμή είναι ασταθείς. (β) τυπική κυκλική συμπεριφορά του u εάν το α διαφέρει αργά με περιοδικό τρόπο. Η ταλάντωση περιγράφεται ως ταλαντωτής χαλάρωσης, δηλαδή υπάρχουν διαφοροποιημένα τμήματα της λύσης διεσπαρμένα σε πολύ γρήγορες διαφοροποιημένες περιοχές.



ΣΧΗΜΑ 7.7 (α) Σχηματική διακλάδωση για περιοδικές λύσεις για τις γρήγορες δυναμικές υποσυστήματος (7.18) καθώς το α διαφέρει περιοδικώς. Οι γρήγορες γραμμές είναι ασταθή τμήματα. (β) τυπική περιοδική συμπεριφορά καθώς το α αργά διαφοροποιείται σε περιοδικό τρόπο μπρος πίσω μέσω του (α_1, α_2) παραθύρου, για την εικόνα διακλάδωσης στο (α). (γ) ένα άλλο παράδειγμα μίας λύσης περιοδικής διακλάδωσης διαγράμματος για το υποσύστημα (7.18) καθώς το α διαφοροποιείται. (δ) συμπεριφορά ποιοτικής περιοδικής λύσης καθώς το α διαφοροποιείται περιοδικώς μέσω α_1 και α_2 στο (γ). Αυτά είναι παραδείγματα περιοδικής έκρηξης.

Λύσεις στο τμήμα BC είναι ασταθείς. Τώρα καθώς το α αυξάνεται υπάρχει μία αργή διαφοροποίηση στη λύση μέχρι που να περάσει δια μέσου α_2 στο B , μετά από την οποία η περιοδική λύση θα υποστεί μία διακλάδωση σε ένα μεγαλύτερου εύρους με όρια για u στις καμπύλες EF και HI . Η μεταφορά από μία λύση τύπου σε άλλη είναι γρήγορη, καθώς η κατάσταση χαλάρωσης του ταλαντωτή στο σχήμα 7.6. Τώρα ας αφήσουμε το α να μειωθεί. Η διακλάδωση στο τμήμα AB συμβαίνει στο D όπου $\alpha = \alpha_1$. Ετσι, καθώς το α διαφοροποιείται έτσι ώστε να συμπεριλαμβάνει ένα παράθυρο με $\alpha < \alpha_1$ και $\alpha > \alpha_2$, η συμπεριφορά αυτής της λύσης θα είναι ποιοτικώς σαν αυτή που δείχνεται 7.7 (β).

Το σχήμα 7.7 (γ) δείχνει ένα απλό πιθανό παράδειγμα. Η σειρά AB αντιπροσωπεύει μία μη ταλαντευόμενη λύση η οποία διακλαδώνει για $\alpha = \alpha_0$ σε περιοδική λύση στο B . Αυτά τα τμήματα τελειώνουν στα DC όπου $\alpha = \alpha_2$. Το τμήμα EF είναι πάλι μια ομοιόμορφη σταθερή κατάσταση. Αν υποθέσουμε τώρα ότι το α να διαφοροποιείται περιοδικώς μεταξύ $\alpha > \alpha_2$ και $\alpha_0 < \alpha < \alpha_1$. Για να είμαστε συγκεκριμένοι, ας αρχίσουμε στο F στο σχήμα 7.7(γ). Καθώς το α μειώνεται κινούμαστε στο τμήμα FE , που είναι η ομοιόμορφη σταθερή κατάσταση u_{ss} , που ποικίλλει αργά. Στο E όπου $\alpha = \alpha_1$ που διακλαδώνεται σε μια περιοδική λύση στα τμήματα BD και BC . Τώρα καθώς το α αυξάνεται η περιοδική λύση παραμένει σε αυτά τα τμήματα μέχρι το α να φτάνει το α_2 πάλι, μετά την οποία λύση πηδάει κάτω πάλι στην ομογενή σταθερή κατάσταση τμήματος EF . Μία τυπική συμπεριφορά χρόνου για την λύση απεικονίζεται στο σχήμα 7.7(δ). Και οι δύο αυτές συμπεριφορές και ότι το σχήμα 7.7 (β) περιγράφονται ως ‘περιοδική έκρηξη’ Keener και Sneyd (1998), αφιερώνουν ένα κεφάλαιο σε αυτό το φαινόμενο και περιγράφουν μερικά ειδικά μοντέλα βιολογικών παραδειγμάτων εκεί που συμβαίνουν.

Η δυσκολία της συμπεριφοράς λύσης τέτοιων συστημάτων (7.18) μπορεί να είναι θεαματική. Η ειδική συμπεριφορά που μόλις περιγράφηκε στα σχήματα 7.6 και 7.7 έχει βρεθεί σε μοντέλα για πραγματικά βιολογικά συστήματα, ένα παράδειγμα του προηγούμενου είναι στο επόμενο κεφάλαιο, ενώ ποιοτικός όμοιος καμπύλες σαν αυτές στο σχήμα 7.7 έχουν βρεθεί από το Rinzel (1985) είναι ειδικά συνδεδεμένο με το μοντέλο που περιγράφεται

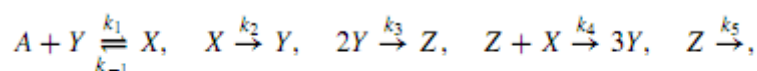
παρακάτω στον τομέα 7.5 με νευρική περιοδική συμπεριφορά. Το σύστημα μοντέλου που δίνεται από (6.125) στον τομέα 6.7 στο τελευταίο κεφάλαιο και το ιωδιούχο-αρσενικό σχήμα αντίδρασης μοντέλου (6.132) και (6.132) δείχνουν συγκρίσιμη λύση συμπεριφοράς αλλά με αυτό το ενδεχόμενο για ακόμη περισσότερο σύνθετα δυναμικά φαινόμενα. Ο Othmers & Schaap (1999) συζητούν την κινητική (σταθερά βασισμένη στην βιολογία) συνδεδεμένη με κυκλική $-AMP$ εκπομπή από κύτταρα της γλοιώδους μούχλας *Dictyostelium Discoideum*, βλέπε επίσης το άρθρο του Dallon & Othmer (1997) που προχώρησαν ένα διακριτικό κυτταρικό μοντέλο για το προσαρμοσμένο σήμα του. Αυτή η γλοιώδης μούχλα δείχνει κάποια αξιοσημείωτη σύνθετη δυναμική. Ο Decroly & Goldbeter (1987) σκέφτηκαν ένα σύστημα μοντέλου τριών μεταβλητών συνδεδεμένο με κυκλική AMP εκπομπή από τα κύτταρα του *Dictyostelium Discoideum* σαν ένα όχημα να δείξουν την αλλαγή από απλή σε σύνθετη συμπεριφορά ταλαντωτών. Καθώς και αποκτώντας αυξανόμενα σύνθετα σχέδια εκρήξεων, έδειξαν διπλή περίοδο που οδηγεί στο χάρος, βλέπε επίσης Goldbeter (1996).

Το σχήμα 7.7 δείχνει μερικά από τα σύνθετα αποτελέσματα που εμφανίζονται όταν οι ταλαντωτές αλληλεπιδρούν ή όταν σχήματα αντίδρασης έχουν γρήγορα και αργά υποσχήματα. Αυτός είναι ένας πολύ μαθηματικός και ενδιαφέρον κλάδος της συνεχούς έρευνας. Θεωρούμε με κάποια λεπτομέρεια μερικές διαφορετικές πλευρές αλληλεπίδρασης ταλαντωτών στο κεφάλαιο 9. Στο κεφάλαιο 12 συζητάμε μια άλλη σημαντική και αρκετά διαφορετική πλευρά αλληλεπίδραση ταλαντωτών.

Πλαστές Διαδόσεις

Μια πλαστή διάδοση είναι μια λέξη συνδεδεμένη με συστήματα ταλαντωτών που υφίστανται ξαφνικές μεγάλες αλλαγές σε εύρος και περίοδο της λύσης ταλάντωσης καθώς κάποια παράμετρος περνάει μέσω μιας στενής κλίμακας αξιών. Οι πλαστές διαδόσεις συζητήθηκαν πρώτα εν σχέση με την van der Pol εξίσωση από τον Benoit κ.α. (1981) και έχουν μελετηθεί από τότε σε διάφορες

εφαρμογές. Οι πλαστές διαδόσεις δίνουν αφορμή για ενδιαφέρουσες και μερικές φορές στυλ Baroque δυναμικές συμπεριφορές. Η ανακάλυψη πλαστών διαδόσεων είναι μια σχετικά απλή χημική αντίδραση συστημάτων που προέρχεται από το δεύτερο ήμισυ του 1980, **το ένα είναι το δύο μεταβλητών** θεωρητικό μοντέλο του (Brøns and Bar-Eli 1991), ένα σύστημα που συζητήσαμε λεπτομερώς στο κεφάλαιο 8. Οι πλαστές διαδόσεις βρέθηκαν από τον Gaspar & Showalter (1990) στην ταλαντωτική ιωδιούχο – θειική με σκληρά κυάνια αντίδραση, γνωστή ως EOB αντίδραση που ανακαλύφθηκε από τον Edblom & Epstein (1986). Η ανάλυση αυτών των συστημάτων μπορεί να είναι αρκετά δύσκολη και αναλυτικά ενδιαφέρουσα αφού μεταξύ άλλων συνήθως εμπλέκουν τη συνεργασία γρήγορων και αργών δυναμικών και έτσι η μεμονωμένη θεωρία διαταραχής είναι κατάλληλη. Η EOB αντίδραση μπορεί να περιγραφεί από **ένα δέκα μεταβλητών** εμπειρικής νόμιμης κλίμακας συστημάτων μοντέλου το οποίο όμως Belousov–Zhabotinsky αντίδραση (βλέπε κεφάλαιο 8) μπορεί να μειωθεί Gaspar & Shoalter (1990) σε αυτή την περίπτωση σε ένα σύστημα τεσσάρων μεταβλητών το οποίο κρατάει τα βασικά πειραματικά χαρακτηριστικά του πλήρους συστήματος. Αυτό το σύστημα τεσσάρων μεταβλητών δίνεται από



όπου $A = \text{SO}_3^{2-}$, $X = \text{HSO}_3^-$, $Y = \text{H}^+$ και $Z = \text{I}_2$. Gaspar & Shoalter (1990) χρησιμοποίησε μια μεμονωμένη διαταραχή προσέγγισης η οποία τερμάτισε τα \underline{A} και \underline{Z} μεταβλητά και απέκτησε τις ελάχιστες εξισώσεις

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= k_1 A_s Y - (k_{-1} + k_2 + k_4 Z_s + k_0) X, \\ \frac{dY}{dt} &= -k_1 A_s Y + (k_{-1} + k_2 + 3k_4 Z_s) X - 2k_3 Y^2 + k_0 (Y_0 - Y), \end{aligned}$$

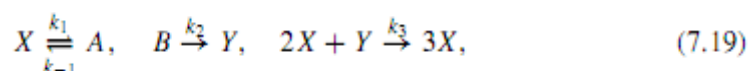
όπου A_s και Z_s είναι X και Y από:

$$A_s = \frac{k_{-1} X + k_0 A_0}{k_1 Y + k_0}, \quad Z_s = \frac{k_3 Y^2}{k_1 X + k_5 + k_0}$$

Και k_0 , A_0 και Y_0 είναι σταθερά συνδεδεμένα με τις πειραματικές παραμέτρους. Ο Peng (1991) αναλύουν αυτό το σύστημα και άλλα πρακτικά μοντέλα χημικών συστημάτων τα οποία επιδεικνύουν πλαστές διαδόσεις.

7.4 Απλοί Ταλαντωτές Δύο Ειδών: Τομέας Παραμέτρων Προσδιορισμοί Για Ταλαντωτές

Εάν προσδιορίσουμε το σύστημα αντίδρασης μας σε μόνο δυο είδη, αποδείχτηκε από τον Hanusse (1972) ότι οι οριακές κυκλικές λύσεις μπορούν να υπάρξουν μόνο εάν υπάρχουν τριμοριακές αντιδράσεις. Αυτές θα ήταν βιοχημικός εξωπραγματικές εάν ήταν οι μόνες αντιδράσεις που εμπλέκονται, αλλά όπως έχουμε δείξει στο κεφάλαιο 6 αυτών των αντιδραστικών μοντέλων μπορεί να προκύψουν φυσιολογικά από υψηλότερης τάξης συστήματα εάν τυπικές αντιδράσεις ενζύμων, π.χ. είναι μέρος του μηχανισμού που θεωρείται. Έτσι είναι λογικό να θεωρήσουμε τριμοριακά δυο ειδών μοντέλα και όχι μόνο για αλγεβρική και μαθηματική ευκολία στο να δείξουν αρχές και τεχνικές. Ο Schnackenberg (1979) θεώρησε την τάξη των δυο ειδών 'απλούστερη' αλλά χημικώς εφικτές, τριμοριακές αντιδράσεις οι οποίες θα παραδεχτούν περιοδικές λύσεις. Η πιο απλή τέτοια αντίδραση μηχανισμού είναι

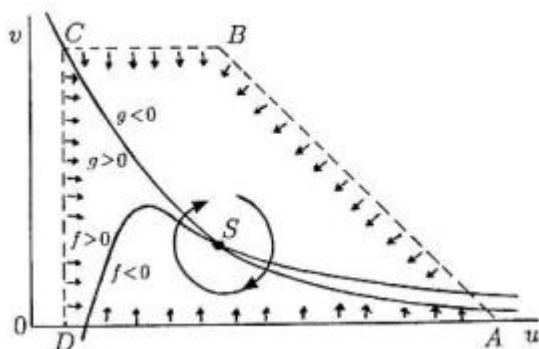


η οποία χρησιμοποιώντας τον νόμο της πλασματικής δράσης, έχει αποτελέσματα τις αδιάστατες εξισώσεις για u και v τις αδιάστατες συγκεντρώσεις X & Y από:

$$\frac{du}{dt} = a - u + u^2v = f(u, v), \quad \frac{dv}{dt} = b - u^2v = g(u, v), \quad (7.20)$$

όπου a και b είναι θετικές σταθερές. Τυπικά άκυρα απεικονίζονται στο σχήμα 7.8 στην περιοχή της σταθερής κατάστασης S είναι ισότιμα της κατάστασης στο σχήμα 7.2(β). Με (7.20) είναι εύκολο να γίνει περιορισμένα στο όριο του οποίου το άνυσμα $(d_u/d_t, d_v$

$/d_t$) δείχνει προς τα μέσα ή προς τα εκεί το τετραπλευρικό στο σχήμα 7.8 είναι ένα παράδειγμα. Οπότε, λόγω του θεωρήματος Poincaré–Bendixson, η ύπαρξη της περιοδικής λύσεις είναι εξασφαλισμένη εάν, για (7.20) το καλούπι σταθερότητας A , η σταθερή κατάσταση ικανοποιεί.



ΣΧΗΜΑ 7.8 Τυπικά άκρα $f=0$ & $g=0$ για τον πιο απλό ταλαντωτή (7.20) για $\alpha>0$ και $\beta>0$. Το τετραπλευρικό ABCDA είναι ένα όριο περιορισμού που περιλαμβάνει την σταθερή κατάσταση S .

Προσδιορισμός Της Παραμέτρου Χώρου Για Ταλαντωτές

Για όποιο μοντέλο που εμπλέκει παραμέτρους, είναι πάντα χρήσιμο να ξέρουμε τις αξίες κλίμακας της παραμέτρου, όπου ταλαντωτικές λύσεις είναι δυνατές και όπου δεν είναι. Για όλες εκτός από τις απλές κινητικές αυτό πρέπει να γίνει αριθμητικώς αλλά, οι αρχές που εμπλέκονται είναι ίδιες για όλες. Εδώ εκτελούμε την λεπτομερή ανάλυση για το απλό μοντέλο αντίδρασης (7.20) για να δείξουμε τις γενικές αρχές: το μοντέλο εμπλέκει μόνο δυο παραμέτρους α & β και μπορούμε να υπολογίσουμε (α, β) το αναλυτικό παραμετρικό μέτρο. Ο απαιτούμενος χώρος είναι κλίμακα των παραμέτρων α και β ο οποίος κάνει την σταθερή κατάσταση ένα ασταθή κόμβο ή ελικοειδή: δηλαδή η κλίμακα παραμέτρου όπου, από (7.15) $\text{tr}A > 0$ και $|A| > 0$. Αργότερα θα αναπτύξουμε μια πιο δυνατή και γενική παραμετρική μέθοδο η οποία μπορεί να εφαρμόσει σε λιγότερο απλές κινητικές.

Η σταθερή κατάσταση (u_0, v_0) για (7.20) δίνεται από:

$$\begin{aligned}
 f(u_0, v_0) &= a - u_0 + u_0^2 v_0 = 0, & g(u_0, v_0) &= b - u_0^2 v_0 = 0, \\
 \Rightarrow u_0 &= b + a, & v_0 &= \frac{b}{(a + b)^2}, \quad \text{with } b > 0, a + b > 0.
 \end{aligned}
 \tag{7.21}$$

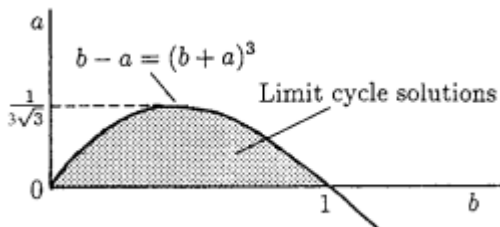
Αντικαθιστώντας αυτές στο καλούπι σταθερότητας A στο (7.12) έχουμε

$$\begin{aligned}
 \text{tr}A &= f_u + g_v = (-1 + 2u_0 v_0) + (-u_0^2) = \frac{b - a}{a + b} - (a + b)^2, \\
 |A| &= f_u g_v - f_v g_u = (a + b)^2 > 0 \quad \text{for all } a, b.
 \end{aligned}
 \tag{7.22}$$

Ο τομέας στον (α, β) χώρο όπου (u_0, v_0) είναι ένας ασταθής κόμβος ή ελικοειδής είναι, από (7.15), όπου $\text{tr}A > 0$ και έτσι το όριο χώρου είναι:

$$\text{tr}A = 0 \quad \Rightarrow \quad b - a = (a + b)^3.
 \tag{7.23}$$

Ακόμη και με αυτό το πολύ απλό μοντέλο, ο προσδιορισμός του ορίου εμπλέκει τη λύση ενός κυβικού, όχι κατά παραδοχή ένα μεγάλο πρόβλημα, αλλά είναι ελαφρώς κουραστικό.



ΣΧΗΜΑ 7.9 Η παράμετρος χώρου όπου το κυκλικό όριο των περιοδικών λύσεων από (7.20) υπάρχουν για $a > 0$ και $\beta > 0$. Το όριο καμπύλης δίνεται από την (7.23) αν και ήταν στην πραγματικότητα υπολογίζεται χρησιμοποιώντας την πιο εύκολη εφαρμοσμένη παραμετρική μορφή (7.27).

Πρέπει να δοθεί προσοχή εφόσον η λύση π.χ. του β εν σχέση με το α , εμπλέκει τρία τμήματα. Το σχήμα 7.9 δίνει το χώρο της παραμέτρου, όπου οι ταλαντώσεις είναι δυνατές για $\beta > 0$. Υπάρχει ένας άλλος ισχυρός τρόπος (Murray 1982) να προσδιοριστεί το όριο, ονομαστικά παραμετρικός, ο οποίος είναι πιο εύκολος και ο οποίος επίσης, αποφεύγει το πολλαπλό πρόβλημα του κλάδου. Περαιτέρω, είναι μια μέθοδος που έχει πιο ευρεία εφαρμοσιμότητα, μπορεί να χρησιμοποιηθεί με περισσότερο σύνθετα συστήματα και

παρέχει αριθμητική διαδικασία για τον προσδιορισμό του χώρου της παραμέτρου για συστήματα που δεν είναι εφικτό να το κάνουν αναλυτικά. Χρησιμοποιούμε πάλι το σύστημα απλού μοντέλου (7.20) για να δείξουμε τη μέθοδο, βλ. τις ασκήσεις για άλλα παραδείγματα.

Ας θεωρήσουμε τη σταθερή κατάσταση u_0 σαν παράμετρο, και να προσδιορίσουμε το (β) και (α) με όρους του u_0 από το (7.21).

$$v_0 = \frac{u_0 - a}{u_0^2}, \quad b = u_0^2 v_0 = u_0 - a, \quad (7.24)$$

και

$$A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 + 2u_0 v_0 & u_0^2 \\ -2u_0 v_0 & -u_0^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2a}{u_0} & u_0^2 \\ -2 + \frac{2a}{u_0} & -u_0^2 \end{pmatrix}.$$

Εφόσον, $|A| = u_0^2 > 0$ η απαιτούμενη αναγκαία κατάσταση για ταλαντώσεις από (7.15) είναι $\text{tr}A > 0$, δηλαδή:

$$f_u + g_v > 0 \Rightarrow 1 - \frac{2a}{u_0} - u_0^2 > 0 \Rightarrow a < \frac{u_0(1 - u_0^2)}{2}. \quad (7.25)$$

έχουμε επίσης από (7.24)

$$b = u_0 - a > \frac{u_0(1 + u_0^2)}{2}. \quad (7.26)$$

Οι τελευταίες δυο ανισότητες ορίζουν, παραμετρικός το u_0 , το όριο καμπύλης όπου $\text{tr}A > 0$. Εφόσον η παράμετρος u_0 είναι σταθερή κατάσταση, η μόνη παράμετρος κλίμακας που ενδιαφέρει είναι $u_0 > 0$. Έτσι μια από τις καμπύλες ορίου στο (α, β) χώρο, η οποία ορίζει τον χώρο που η αναγκαία κατάσταση για τις ταλαντώσεις ικανοποιείται (σε αυτό το παράδειγμα είναι μόνο $\text{tr}A > 0$), ορίζεται από:

$$a = \frac{u_0(1 - u_0^2)}{2}, \quad b = \frac{u_0(1 + u_0^2)}{2}, \quad \text{for all } u_0 > 0. \quad (7.27)$$

Επαρκείς καταστάσεις για μια ταλαντευτική λύση δίνεται από το (7.15) μαζί με την ύπαρξη μιας περιορισμένης ενέργειας. Η περιορισμένη ενέργεια έχει αποκτηθεί για αυτό τον μηχανισμό (βλ. σχήμα 7.8) οι καταστάσεις (7.25) και (7.26) είναι επαρκής. Το σχήμα 7.9 υπολογίστηκε χρησιμοποιώντας (7.27) και δείχνει τον χώρο που δίνεται από (7.23). Ο μηχανισμός (7.20) θα δείξει μια ταλάντωση οριακού κύκλου για οποιασδήποτε αξίες παραμέτρων οι οποίες βρίσκονται στην σκιώδη περιοχή, για όλες τις άλλες αξίες στο θετικό τέταρτο η σταθερή κατάσταση είναι σταθερή.

Αυτό παιδαγωγικά είναι πολύ χρήσιμο μοντέλο (7.20) είναι ιδιαίτερα απλό για να προσδιορίσει το χώρο παραμέτρου για περιοδικές λύσεις. Αυτό είναι γιατί η απαίτηση $|A| > 0$ ήταν αυτομάτως ικανοποιημένη για όλες τις αξίες της παραμέτρου και την αναγκαία και επαρκή κατάσταση για ύπαρξη κατέληξε να βρει το χώρο όπου $\text{tr}A$ ήταν θετικό. Γενικώς, από τότε που μια περιορισμένη ενέργεια έχει βρεθεί (η οποία είναι ίδια μπορεί συχνά να περιορίσει τις παραμέτρους), η παράμετρος του χώρου για περιοδικές λύσεις προσδιορίζεται από δυο καμπύλες ορίου, σε χώρο παραμέτρου ορίζεται από $\text{tr}A = 0$, $|A| = 0$.

Αν και φανταζόμαστε το βιοχημικό μηχανισμό (7.20) να έχουμε $\alpha > 0$ το μαθηματικό πρόβλημα δεν χρειάζεται να έχει τέτοιο περιορισμό εφόσον το u_0 και v_0 είναι μη αρνητικά.

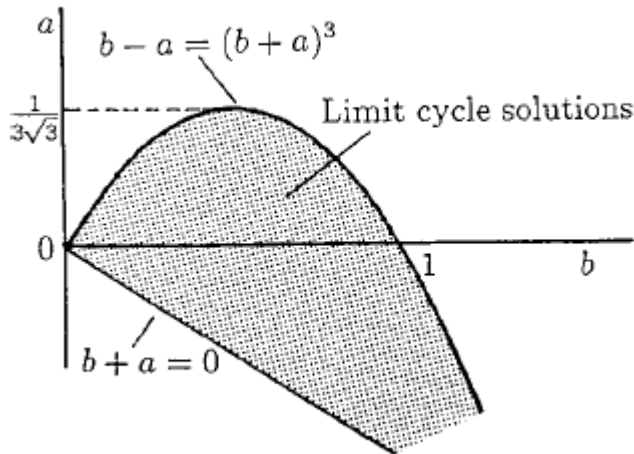
Για να δείξουμε πως η παραμετρική διαδικασία λειτουργεί γενικώς, αφήσουμε το α να είναι θετικό ή αρνητικό. Τώρα οι αναγκαίες και επαρκείς καταστάσεις είναι ικανοποιημένες εάν $\text{tr}A = 0$, ονομαστικά (7.25) με (7.26) και $|A| > 0$. Εφόσον $|A| = u_0^2 > 0$, η κατάσταση $|A| > 0$ είναι αυτομάτως ικανοποιείται. Με την απαίτηση $u_0 > 0$ αυτό δίνει την καμπύλη στον (α, β) χώρο σαν:

$$b + a > 0 \quad \Rightarrow \quad a > -u_0, \quad b > u_0, \quad (7.28)$$

όπως μια ιδιαίτερα απλή παραμετρική αντιπροσώπευση. Έτσι οι δυο ενέργειες των ανισοτήτων είναι συνδεδεμένες στο χώρο παραμέτρου από τις καμπύλες

$$\left. \begin{aligned} a &= \frac{u_0(1 - u_0^2)}{2}, & b &= \frac{u_0(1 + u_0^2)}{2}, \\ a &= -u_0 & b &= u_0 \end{aligned} \right\} \text{ for all } u_0 \geq 0. \quad (7.29)$$

Το σχήμα 7.10 δίνει το γενικό χώρο παραμέτρου ορισμένο από (7.29). Η ανισότητα (7.28)



ΣΧΗΜΑ 7.10 Ο χώρος παραμέτρου στον οποίο οι λύσεις (u, v) της (7.20) είναι οριακοί περιοδικοί κύκλοι. Σημειώστε ότι $a < 0$ είναι δυνατόν, αν και δεν είναι βιοχημικού ενδιαφέροντος.

Ικανοποιείται από αξίες (α, β) οι οποίες βρίσκονται επάνω από την ευθεία γραμμή που δίνεται από (7.29) ενώ η ανισότητα (7.26) ικανοποιείται από αξίες που βρίσκονται κάτω από την καμπύλη που δίνεται από (7.29). Μαζί ορίζουν ένα κλειστό χώρο.

λ-ω Συστήματα

Είναι ιδιαίτερος απλά συστήματα εξισώσεων που ακριβείς οριακές κυκλικές λύσεις και που έχουν χρησιμοποιηθεί ευρέως σε μελέτες προτύπων συστημάτων αντίστασης διαχύσεων. Οι εξισώσεις μπορούν να γραφτούν ως

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \lambda(r)u - \omega(r)v, & \frac{dv}{dt} &= \omega(r)u + \lambda(r)v, \\ r &= (u^2 + v^2)^{1/2}, \end{aligned} \quad (7.30)$$

όπου λ είναι μια θετική λειτουργία του r για $0 \leq r \leq r_0$ και αρνητική για $r > r_0$ όπου $\lambda(r_0) = 0$, και $\omega(r)$ είναι μια θετική λειτουργία του r .

Δεν φαίνεται να είναι δυνατόν να παράξουμε τέτοιες εξισώσεις από όποια λογική ακολουθία βιοχημικών αντιδράσεων. Πάντως το πλεονέκτημα τους κυρίως βρίσκεται στο γεγονός ότι σαφή αναλυτικά αποτελέσματα μπορούν να παραχθούν όταν χρησιμοποιούνται σαν κινητικές στη μελέτη των φαινόμενων κυμάτων στα μοντέλα αντίδρασης διαχύσεων. Τέτοιες αναλυτικές λύσεις συχνά μπορούν να παρέχουν ενδείξεις στο τι να ψάξεις για περισσότερα πραγματικά συστήματα. Έτσι αν και η χρήση τους είναι σε ένα χώρο που συζητείται αργότερα, είναι κατάλληλο να τα εισάγουμε εδώ απλώς σαν παραδείγματα μη ασήμαντων μαθηματικών ταλαντωτών.

Εάν εκφράσουμε τα μεταβλητά (u, v) στη σύνθετη μορφή $c = u + iv$, εξισώσεων (7.30) γίνονται η σύνθετη εξίσωση

$$\frac{dc}{dt} = [\lambda(|c|) + i\omega(|c|)]c, \quad c = u + iv. \quad (7.31)$$

από αυτό ή πολλαπλασιάζοντας πρώτα το (7.30) με το u και προσθέτοντας το στο v επί το δεύτερο, βλέπουμε η λύση του οριακού κύκλου, είναι ένας κύκλος στο (u, v) επίπεδο ή σύνθετο c επίπεδο εφόσον έχουμε

$$\frac{d|c|}{dt} = \lambda(|c|)|c| \Rightarrow |c| = r_0, \quad (7.32)$$

επειδή, $\lambda(|c|)$ είναι θετικό εάν $0 \leq |c| < r_0$ και αρνητικό $|c| > r_0$. Μια εναλλακτική λύση να γράψουμε (7.31) στο σύνθετο επίπεδο είναι να υπολογίσουμε

$$c = re^{i\theta} \Rightarrow \frac{dr}{dt} = r\lambda(r), \quad \frac{d\theta}{dt} = \omega(r) \quad (7.33)$$

για τα οποία η οριακή κυκλική λύση είναι

$$r = r_0, \quad \theta(t) = \omega(r_0)t + \theta_0, \quad (7.34)$$

όπου το θ_0 είναι σταθερό.

7.5 Η Θεωρία Hodgkin–Huxley των μεμβρανών νεύρων μοντέλο FitzHugh–Nagumo

Επικοινωνία νεύρων είναι καθαρά ένας πολύ σημαντικός κλάδος. Δεν κάνουμε προσπάθεια εδώ από το να δώσουμε μια βασική εισαγωγή για αυτό και να συζητήσουμε ένα από τα μαθηματικά μοντέλα κλειδί που έχει μελετηθεί εκτενώς. Ο Rinzel (1981) δίνει μια σύντομη ανασκόπηση νευρολογικών μοντέλων βλ. επίσης Keener και Sneyd (1998).

Ηλεκτρικά σήματα ή πυροδότησης από ατομικά κύτταρα νεύρων είναι ιδιαίτερα κοινό. Η σπερματική και τώρα κλασική εργασία από τον Hodgkin–Huxley (1952). Σε αυτή την πλευρά των μεμβρανών νεύρων βρέθηκαν στον άξονα νεύρου ενός γιγαντιαίου καλαμαριού. (Βραβεύτηκαν με το νόμπελ βραβείο για την εργασία τους). Βασικά ο άξονας είναι ένας μακρύς κυλινδρικός σωλήνας ο οποίος εκτείνεται από κάθε νεύρο και ηλεκτρικά σήματα πολλαπλασιάζονται κατά μήκος της εξωτερικής μεμβράνης περίπου 50-70 Angstroms πυκνά. Οι ηλεκτρικοί παλμοί προκύπτουν διότι η μεμβράνη είναι κατά προτίμηση διαπεραστική σε διάφορα χημικά ιόντα, με τις διαπεραστικότητες να επηρεάζονται από τα παρόντα ρεύματα και τυχόν άλλους παράγοντες. Τα στοιχεία κλειδί στο σύστημα είναι ποτάσσιο(K^+) ιόντα και ιόντα σοδίου (Na^+). Στην υπόλοιπη κατάσταση μια ενδεχόμενη υπερμεμβράνη κάμει την διαφορά περίπου -70 millivolts (mV) λόγω υψηλότερης συγκέντρωσης του K^+ ιόντων μέσα στον άξονα συγκρινόμενα με το μέσον που τα περιβάλλει. Η ενδεχόμενη παρέκκλιση στην μεμβράνη, που μετράται από την υπόλοιπη κατάσταση παρατηρείται συνήθως σε πειράματα. Η διαπεραστικότητα ιδιοτήτων μεμβράνης αλλάζει όταν εκτείνεται σε ένα διεγερτικό ηλεκτρικό ρεύμα. /: επίσης εξαρτάται από άλλους παράγοντες. Ένα τέτοιο ρεύμα μπορεί να παραχθεί π.χ. μια εσωτερική αποπόλωση σχετική με την υπόλοιπη κατάσταση.

Σε αυτό το μέρος ασχολούμαστε με την δυναμική δέσμευσης-χώρου του συστήματος, δηλαδή θεωρούμε την χωρική ομογενή δυναμική της μεμβράνης. Με έναν πραγματικό άξονα η κατάσταση δέσμευσης- χώρου μπορεί να αποκτηθεί

πειραματικώς έχοντας ένα σύρμα στο μέσω του άξονα που διατηρείται σε μια πιθανόν σταθερή διαφορά εξωτερικώς. Αργότερα στο κεφάλαιο 1 τόμος II θα συζητήσουμε τον σημαντικό χωρικό πολλαπλασιασμό των πιθανών πλευρών δράσης στον άξονα νεύρου. Θα αναφερθούμε πίσω στο μοντέλο που συζητάμε εδώ. Παράγουμε εδώ το Hodgkin–Huxley (1952) και το ευάγωγο αναλυτικά μειωμένο FitzHugh–Nagumo μαθηματικό μοντέλο (FitzHugh 1961, Nagumo κ.α 1962) το οποίο εκφράζει τα φαινόμενα κλειδί. Η ανάλυση των διαφόρων μαθηματικών μοντέλων έχει δείξει φαινόμενα που έχουν δώσει κίνητρα σε αρκετές πειραματικές εργασίες. Η θεωρία πυροδότησης νεύρων και ο πολλαπλασιασμός των πιθανών δράσεων νεύρων είναι μια από τις μεγάλες επιτυχίες της πραγματικής μαθηματικής βιολογίας.

Βασικό Μαθηματικό Μοντέλο

Ας πάρουμε τη θετική κατεύθυνση για το ρεύμα μεμβράνης που δηλώνεται από το I , και είναι προς τα έξω του άξονα. Το ρεύμα $I(t)$ είναι κατασκευασμένο από το ρεύμα, λόγω των ατομικών ιόντων τα οποία περνούν μέσω της μεμβράνης και την συνεισφορά από την διαφοροποίηση χρόνου στο δυναμικό της υπερμεμβράνης, δηλαδή η ικανότητα συνεισφοράς της μεμβράνης. Έτσι έχουμε

$$I(t) = C \frac{dv}{dt} + I_i, \quad (7.35)$$

όπου C είναι η χωρητικότητα και I_i είναι η συνεισφορά ρεύματος από την κίνηση του ιόντος στην μεμβράνη. Βασισμένο σε πειραματική παρατήρηση που ο Hodgkin–Huxley (1952) έκανε

$$\begin{aligned} I_i &= I_{Na} + I_K + I_L, \\ &= g_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + g_K n^4 (V - V_K) + g_L (V - V_L), \end{aligned} \quad (7.36)$$

όπου V είναι πιθανόν και I_{Na} , I_K και I_L είναι αντίστοιχα το σόδιον, ποτάσιον και ρεύματα διαρροής. Το I_L είναι η συνεισφορά από όλα τα άλλα ιόντα που συνεισφέρουν στο ρεύμα. Τα g 's είναι σταθεροί αγωγοί με π.χ. $g_{Na}m^3h$ ο αγωγός σοδίου, και V_{Na} , V_K και V_L είναι πιθανόν ισορροπημένες σταθερές. Το m , n και h είναι μεταβλητά, συνδεδεμένα από 0 και 1 τα οποία προσδιορίζονται από τις διαφορικές εξισώσεις

$$\begin{aligned}\frac{dm}{dt} &= \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m, \\ \frac{dn}{dt} &= \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n, \\ \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h,\end{aligned}\tag{7.37}$$

όπου το α και το β είναι δεδομένες λειτουργίες του V (πάλι εμπειρικός προσδιορισμένα ταιριάζοντας τα αποτελέσματα των δεδομένων) βλέπε π.χ. Keener and Sneyd (1998). α_n και α_m είναι ποιοτικώς όπως $(1+\tanh V)/2$ ενώ $\alpha_h(V)$ είναι ποιοτικώς όπως $(1-\tanh V)/2$, το οποίο είναι ένα κλειστός διακόπτης εάν V είναι μέτρια μεγάλος. Hodgkin και Huxley (1952) ταίριαξε τα δεδομένα με εκθετικές συνθέσεις.

Εάν ένα εφαρμοσμένο ρεύμα $I_a(t)$ είναι επιβεβλημένο η κύρια εξίσωση, χρησιμοποιώντας την (7.35) γίνεται

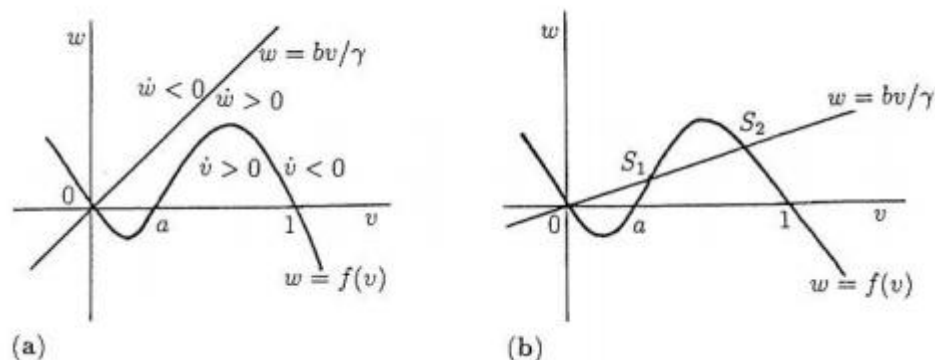
$$C \frac{dV}{dt} = -g_{Na}m^3h(V - V_{Na}) - g_Kn^4(V - V_K) - g_L(V - V_L) + I_a.\tag{7.38}$$

Το σύστημα (7.38) με την (7.37) αποτελούν των 4-μεταβλητών μοντέλο το οποίο λύθηκε αριθμητικώς από τους Hodgkin και Huxley (1952).

Εάν $I_a = 0$, η υπόλοιπη κατάσταση του μοντέλου (7.37) και (7.38) είναι γραμμικώς σταθερή αλλά ευαίσθητη με τη λογική που συζητήθηκε στο κεφάλαιο 6. Δηλαδή εάν η διαταραχή από τη σταθερή κατάσταση είναι επαρκώς μεγάλη, υπάρχει μια μεγάλη κίνηση των μεταβλητών στη φάση χώρου τους πριν επιστρέψουν στη σταθερή κατάσταση. Εάν $I_a \neq 0$, υπάρχει μια κλίμακα αξιών

όπου η κανονική επαναλαμβανόμενη πυροδότηση συμβαίνει, δηλαδή ο μηχανισμός δείχνει χαρακτηριστικά περιορισμένο κύκλο. Και οι δυο τύποι του φαινομένου έχουν παρατηρηθεί πειραματικώς. Λόγω της δυσκολίας του συστήματος εξίσωσης, διαφορα πιο απλά μαθηματικά μοντέλα, τα οποία κατέχουν το κλειδί του πλήρους συστήματος, έχουν προταθεί, τα πιο γνωστά και ιδιαίτερα χρήσιμα είναι του FitzHugh–Nagumo μοντέλο (FitzHugh 1961, Nagumo κ.α 1962) τα οποία τώρα παράγουμε.

Οι κλίμακες χρόνου για m , n και h στην (7.37), δεν είναι όλες τις ίδιες τάσεως. Η κλίμακα χρόνου για το m είναι περισσότερο γρήγορη από τις άλλες, έτσι είναι λογικό να υποθέσουμε ότι είναι επαρκώς γρήγορη που χαλαρώνει αμέσως στην αξία της προσδιορισμένης, θέτοντας $d_m/d_t = 0$ in (7.37). Εάν επίσης θέσουμε $h = h_0$, μια σταθερά, το σύστημα κρατάει ακόμη πολλά χαρακτηριστικά που παρατηρήθηκαν πειραματικώς.



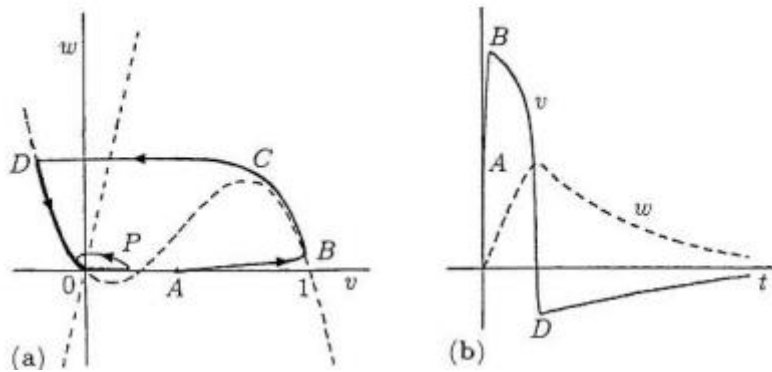
ΣΧΗΜΑ 7.11 Η φάση επιπέδου για το σύστημα μοντέλου (7.39) με το $I_a = 0$. Καθώς οι παράμετροι διαφέρουν μπορεί να προκύψει **(α)** σταθερό, αλλά η ευαίσθητη κατάσταση ή **(β)** πιθανές σταθερές καταστάσεις μια ασταθής ονομαστική S_1 και δυο σταθερές, αλλά ευαίσθητες, ονομαστικά, $(0,0)$ και S_2 .

Το εκ του αποτελέσματος μοντέλο 2-μεταβλητών στο V και n μπορεί τότε να προσεγγισθεί ποιοτικώς από το αδιάστατο σύστημα

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} &= f(v) - w + I_a, & \frac{dw}{dt} &= bv - \gamma w, \\ f(v) &= v(a - v)(v - 1), \end{aligned} \quad (7.39)$$

όπου $0 < \alpha < 1$ και β και γ είναι θετικές σταθερές. Εδώ το v είναι όπως η δυναμική μεμβράνης V και w παίζει το ρόλο όλων των τριών μεταβλητών m , n και h στην (7.37).

Με $I_a = 0$ ή μόνο ένα σταθερό, το σύστημα (7.39) είναι απλά δυο μεταβλητών φάσεων επιπέδου σύστημα, τα άκρα που απεικονίζονται στο σχήμα 7.11. Σημειώστε πως το



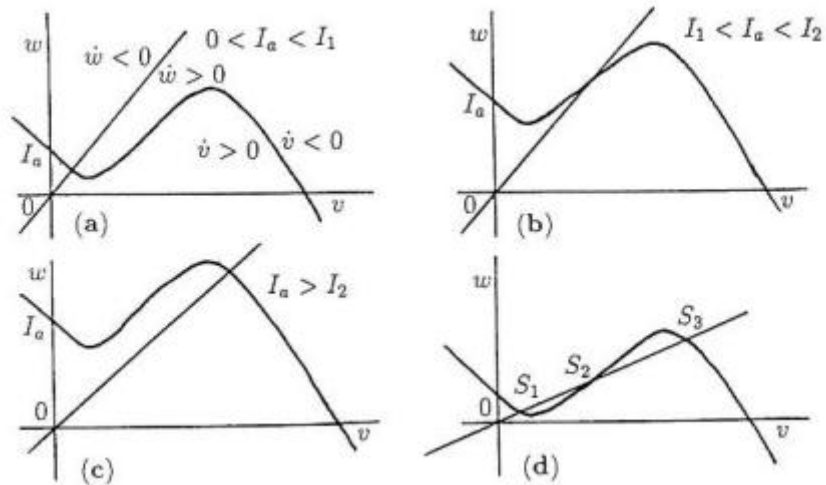
ΣΧΗΜΑ 7.12 (α) Το πορτραίτο φάσης (7.39) με $I_a = 0$, $a = 0.25$, $b = \gamma = 2 \times 10^{-3}$ το οποίο δείχνει την αρχική συμπεριφορά. Με μια διαταραχή από την σταθερή κατάσταση $v = w = 0$ σε ένα σημείο, P όπου $w = 0$, $v < a$. Η τροχιά απλά επιστρέφει στην αρχή με v και w που παραμένουν μικρά. Μια διαταραχή στο A εισάγει μια μεγάλη κίνηση στο $ABCD$ και μετά πίσω στο $(0,0)$. Αποτελεσματικά στο άκρο εφόσον β και γ είναι μικρά. (β) Η διαφορά χρόνου v και w που αντιστοιχούν στην ευαίσθητη τροχιά $ABCD0$ στο (α) (Ανασχεδιασμένο από τον Rinzel 1981).

Το πορτραίτο φάσης διαφέρει με διαφορετικές αξίες των παραμέτρων α , β και γ . Μπορεί να είναι π.χ. μία ή τρεις σταθερές καταστάσεις. Όπως δείχνεται στα σχήματα 7.11 (α) και (β) αντίστοιχα. Η κατάσταση αντιστοιχεί σε αυτήν που απεικονίζεται στο σχήμα 7.5, μόνο που είναι δυνατόν για το V να είναι αρνητικό – είναι ένα ηλεκτρικό ενδεχόμενο. Το χαρακτηριστικό ευαισθησίας είναι κλειδί στο σύστημα Hodgkin και Huxley, είναι τώρα αρκετά εμφανές. Δηλαδή μια διαταραχή, π.χ. από 0 σε ένα σημείο στο v -AXIS με $v > \alpha$, υφίσταται μια μεγάλη φάση κίνησης τροχιάς πριν επιστρέψει στο 0. Το σχήμα 7.12 δείχνει ένα συγκεκριμένο παράδειγμα.

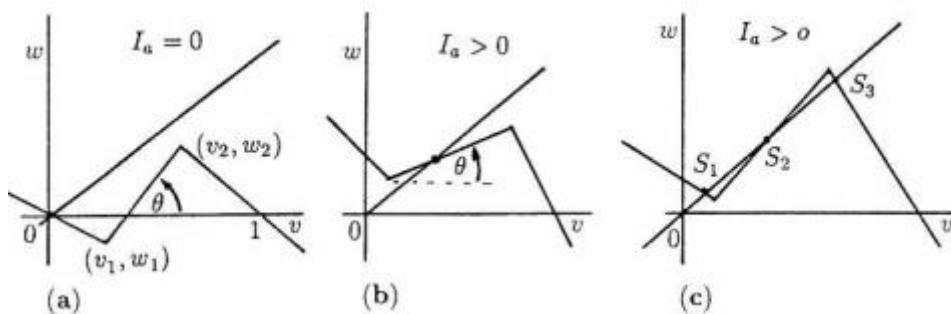
Περιοδική Πυροδότηση Νευρώνων

Το $I_a=0$ τα πιθανά πορτραίτα φάσης όπως απεικονίζεται στο σχήμα 7.11, δείχνουν ότι δε μπορεί να υπάρχουν περιοδικές λύσεις. Ας υποθέσουμε τώρα ότι υπάρχει ένα εφαρμοσμένο ρεύμα I_a . Τα αντίστοιχα άκυρα για το 7.39 απεικονίζονται στα σχήματα 7.13 μέχρι (γ) για διαφορά $I_a > 0$. Τα αποτελέσματα στα άκυρα είναι απλά για να μετακινήσουν το άκυρο v , με $I_a = 0$, πάνω στον άξονα- w με παραμετρικές αξίες τέτοιες που τα άκυρα είναι όπως στο σχήμα 7.13 (α) μπορούμε να δούμε ότι διαφοροποιώντας μόνο το I_a υπάρχει ένα παράθυρο εφαρμοσμένων ρευμάτων (I_1, I_2) όπου η σταθερά κατάσταση μπορεί να είναι ασταθής και πιθανές οριακές κυκλικές ταλαντώσεις να συντρέχουν, δηλαδή μία άκυρη κατάσταση όπως αυτή στο σχήμα 7.13 (β). Η άλγεβρα είναι σαφής στο να προσδιορίζει τις διάφορες παραμετρικές κλίμακες για α, β, γ και I_a για κάθε μία από αυτές τις διάφορες πιθανότητες να ισχύουν. Είναι μόνο μία άσκηση στη βασική αναλυτική γεωμετρία και την αφήνουμε σαν άσκηση (άσκηση 7). Με την κατάσταση που δείχνεται στο σχήμα 7.13 (δ) λύσεις κυκλικών ορίων δεν είναι δυνατές. Από την άλλη πλευρά αυτή η σύνθεση μπορεί να δείξει ιδιότητες διακοπών.

Το FitzHugh–Nagumo μοντέλο (7.39) είναι ένα μοντέλο παρόμοιο με αυτό του Hodgkin και Huxley. Έτσι μία περαιτέρω απλοποίηση του μηχανισμού (7.39) δεν είναι μη λογική εάν απλοποιεί την ανάλυση ή κάνει τις πιθανότητες λύσεις απλούστερες. Βέβαια, μια τέτοια απλοποίηση πρέπει να κρατήσει τα κύρια στοιχεία του αρχικού, έτσι πρέπει να προσέξουμε.



ΣΧΗΜΑ 7.13 Τα άκρα FitzHugh–Nagumo μοντέλο (7.39) με διαφορετικά εφαρμοσμένα ρεύματα I_a , περίπτωση **(α)**, όπου $I_a > I_2$ έχουν γραμμικά σταθερά αλλά ευαίσθητες σταθερές καταστάσεις, ενώ το **(β)** όπου $I_1 < I_a < I_2$, η σταθερή κατάσταση μπορεί να είναι ασταθής και οι οριακές κυκλικές λύσεις να είναι δυνατές με το σχήμα **(δ)**. Οι σταθερές καταστάσεις S_1 ή S_3 μπορεί να επηρεάσουν τους διακόπτες αντίστοιχα.



ΣΧΗΜΑ 7.14 (α) Τα άκρα των φάσεων επιπέδου για μια γραμμική προσέγγιση ανά τεμάχιο στο άκρο v του μοντέλου FitzHugh–Nagumo (7.30) με $I_a = 0$ όπου (v_1, w_1) και (v_2, w_2) δίνονται από (7.40). **(β)** Οι γεωμετρικές καταστάσεις για τις πιθανές γεωμετρικές λύσεις που απαιτούν $I_a > 0$ δείχνονται σε όρους της γωνίας $\theta = \tan^{-1}[(w_2 - w_1)/(v_2 - v_1)]$. **(γ)** Γεωμετρικές καταστάσεις για πολλαπλές ρίζες και αρχικές πιθανότητες διακόπτη από μία σταθερή κατάσταση S_1 στην S_3 και αντίθετα.

Από το σχήμα 7.11 λογικά μπορούμε να προσεγγίσουμε το άκυρο του v με μία γραμμική προσέγγιση τμηματικώς όπως στο σχήμα 7.14 όπου στο σχήμα 7.14 (α) έχει μηδενικά στο $v=0, \alpha, 1$. Οι θέσεις του ελαχίστου και του μεγίστου (v_1, w_1) και (v_2, w_2) αποκτώνται από (7.39) ως

$$v_2, v_1 = \frac{1}{3} \left[a + 1 \pm \left\{ (a + 1)^2 - 3a \right\}^{1/2} \right], \quad (7.40)$$

$$w_i = -v_i(a - v_i)(1 - v_i) + I_a, \quad i = 1, 2.$$

Η γραμμή από (v_1, w_1) στο (v_2, w_2) περνάει μέσω $v=\alpha$ εάν το $\alpha=1/2$. Η μεγάλη γωνία θ που το άκυρο σχηματίζει με τον v -άξονα στο σχήμα 7.14 δίνεται από

$$\theta = \tan^{-1} \left[\frac{w_2 - w_1}{v_2 - v_1} \right]. \quad (7.41)$$

Τώρα μπορούμε να καταγράψουμε πολύ απλά μία αναγκαία κατάσταση για ταλαντώσεις οριακού κύκλου, για το τμηματικό μοντέλο, δηλαδή καταστάσεις για τα άκυρα να εμφανίζονται όπως στο σχήμα 7.14 (β). Η κλίση του άκυρου v στη σταθερή κατάσταση πρέπει να είναι λιγότερη από την κλίση β/γ , του άκυρου w δηλαδή,

$$\tan \theta = \frac{w_2 - w_1}{v_2 - v_1} < \frac{\beta}{\gamma}. \quad (7.42)$$

Επαρκείς καταστάσεις για μία οριακή κυκλική λύση να υπάρξει, αποκτώνται εφαρμόζοντας τα αποτελέσματα του μέρους 7.3 και δείχνοντας ότι μία περιορισμένη ενέργεια υπάρχει. Αναλυτικές εκφράσεις για τα όρια του εφαρμοσμένου ρεύματος I_a για οριακούς κύκλους μπορεί επίσης να βρεθεί στην άσκηση 7.

Μια μεγάλη ιδιότητα αυτού του μοντέλου για τη άκυρη συνδεδεμένη μεμβράνη άξονα είναι ότι μπορεί να πράξει κανονική μείωση της φύσης του οριακού κύκλου όταν το εφαρμοσμένο ρεύμα I_a είναι στην κατάλληλη κλίμακα $I_1 < I_a < I_2$. Η διακλάδωση για μια λύση οριακού κύκλου όταν I_a αυξάνεται πέραν του I_1 είναι βασικά μια διακλάδωση Hopf και έτσι η περίοδος του οριακού

κύκλου δίνεται από μία εφαρμογή του θεωρήματος διακλάδωσης Hopf. Αυτό το μοντέλο με τις περιοδικές μειώσεις λύσεων θα αναφερθούν πάλι στο κεφάλαιο 9 όταν θεωρήσουμε το αποτέλεσμα των διαταραχών στις ταλαντώσεις. Όλη η λύση συμπεριφοράς που βρέθηκε με το μοντέλο (7.39) επίσης βρέθηκε στο πλήρες μοντέλο Hodgkin- Huxley, αριθμητικώς βέβαια. Διάφορες ιδιότητες λύσεων έχουν επίσης δειχθεί πειραματικώς.

Μερικά κύτταρα νευρώνων πυροδοτούνται στα σχήματα 7.7 (β) και (δ). Θα αναμέναμε τέτοια συμπεριφορά αν θεωρούσαμε διπλά νευρωνικά κύτταρα τα οποία ανεξάρτητα υφίστανται συνεχή πυροδότηση. Αλλάζοντας το παραπάνω μοντέλο για να ενσωματώσουμε άλλα ιόντα, όπως ένα ρεύμα καλσίου (Ca^{++}) περιοδική έκρηξη λαμβάνει χώρα, βλέπε Plant (1978, 1981). Τώρα υπάρχουν αρκετά φαινόμενα νευρώνων όπου περιοδικές εκρήξεις παρατηρούνται πειραματικώς. Με τη γνώση που έχουμε τώρα της ποιοτικής φύσης των όρων και συμπεριφορά λύσης στα παραπάνω μοντέλα και μερικές από τις πιθανές αλλαγές τους, τώρα μπορούμε να τις ενσωματώσουμε σε άλλα μοντέλα έτσι ώστε να αντικατοπτρίσουμε διάφορες παρατηρήσεις που δείχνουν όμοια φαινόμενα. Ο κλάδος σηματοδότησης νευρώνων, προσωρινώς και διαστηματικώς, είναι συναρπαστικός και σημαντικός που θα είναι ένα χώρος έρευνας για πολλά χρόνια.

7.6 Σχηματισμός Ελέγχου Έκκρισης Τεστοστερόνης και Χημικού Ευνουχισμού

Η ορμόνη τεστοστερόνη ακόμα αν και είναι παρούσα σε μικρές ποσότητες στο αίμα είναι μία πολύ σημαντική ορμόνη. Οποιαδήποτε κανονική ανισορροπία μπορεί να προξενήσει δραματικές αλλαγές. Στον άνθρωπο, τα αιμοφόρα αγγεία διακυμαίνονται περιοδικώς με περιόδους της τάξεως 2 και 3 ωρών. Σε αυτό το μέρος συζητούμε τη φυσιολογία παραγωγής τεστοστερόνης και σχηματίζουμε και αναλύουμε ένα μοντέλο, μάλλον διαφορετικά από αυτά που έχουμε συζητήσει μέχρι τώρα σε αυτό το κεφάλαιο, προσπαθώντας να εξηγήσουμε τα περιοδικά επίπεδα της τεστοστερόνης που παρατηρήθηκαν. Αν και το

φαινόμενο είναι ενδιαφέρον από μόνο του ένας άλλος λόγος για να το συζητήσουμε είναι να δείξουμε τη διαδικασία που χρησιμοποιείται για να αναλύσουμε αυτόν τον τύπο μοντέλου. Ισως περισσότερο σημαντικό, πάντως είναι να προσπαθήσουμε να καταλάβουμε τον μηχανισμό παραγωγής με την έννοια να βοηθήσουμε πρόσφατη έρευνα για τον έλεγχο παραγωγής τεστοστερόνης. Στη χρήση της για την (χημική) αντρική αντισύλληψη και έλεγχο καρκίνου του προστάτη.

Πριν περιγράψουμε τα σημαντικά φυσιολογικά στοιχεία στη διαδικασία παραγωγής τεστοστερόνης υπάρχουν κάποια ενδιαφέροντα αποτελέσματα και ιδέες συνδεδεμένες με αυτή την σημαντική ορμόνη. Οι άντρες έχουν ένα επίπεδο τεστοστερόνης μεταξύ 10-35 μικρόμολους ανά λίτρο αίματος, ενώ οι γυναίκες έχουν μεταξύ 0.7-2.7 μικρόμολους ανά λίτρο. Μειωμένα επίπεδα τεστοστερόνης ή μάλλον το επίπεδο μιας ορμόνης του σεξ, δεσμευμένη [σφαιρίνη](#) (SHBG) απευθείας σχετιζόμενη με ελεύθερη τεστοστερόνη, συνοδεύονται συχνά από αλλαγές προσωπικότητας - οι ατομικές τάσεις να γίνεται κάποιος λιγότερος βίαιος και προστακτικός. Από την άλλη πλευρά αυξημένα επίπεδα τεστοστερόνης εισάγουν το αντίθετο. Αν και οι πραγματικές διαφορές των επιπέδων τεστοστερόνης είναι μικρές, τα αποτελέσματα είναι μεγάλα. Στους άντρες το υψηλό επίπεδο τεστοστερόνης – κυρίως προέρχεται από τους όρχεις, οι οποίοι παράγουν περίπου το 90%, με το υπόλοιπο από άλλα μέρη του ενδοκρινικού συστήματος και γι' αυτό παράγεται και από γυναίκες. Το φάρμακο Goserelin π.χ. το οποίο εισήχθη για τη θεραπεία καρκίνου του προστάτη, μπορεί να επιτύχει χημικό ευνουχισμό μέσα σε λίγες εβδομάδες μετά την έναρξη της θεραπείας. Το επίπεδο τεστοστερόνης του ασθενή μειώνεται σε αυτό που θα είχε επιτευχθεί από την αφαίρεση των όρχεων. Το σώμα δε φαίνεται να προσαρμόζεται στο φάρμακο, έτσι ο πραγματικός ευνουχισμός συνεχίζεται μόνο εφόσον και η θεραπεία συνεχίζεται. Το πώς το φάρμακο λειτουργεί στο να εμποδίζει την παραγωγή τεστοστερόνης δίνεται παρακάτω όταν συζητήσουμε τη φυσιολογική διαδικασία παραγωγής. Ενθουσιασμός για σεξ ή ορμή για σεξ, εξαρτάται από πολλούς παράγοντες και όχι μόνο από το επίπεδο τεστοστερόνης το οποίο

σίγουρα παίζει ένα πολύ σημαντικό ρόλο. Εάν θεωρήσουμε το πρόβλημα μιας υπερβολικής ορμής, δεν είναι ασυνήθιστο για άντρες που καταδικάζονται για βιασμό, να ζητήσουν να θεραπευθούν με φάρμακα που προξενούν ευνουχισμό. Τώρα υπάρχουν διάφορα φάρμακα τα οποία προξενούν ευνουχισμό: αναφέραμε ήδη το Goserelin υπάρχουν και άλλα όπως Lurpron και Depo-provera, που διαρκούν περισσότερο χρόνο. Η χρήση των φαρμάκων για να καταπιέσουν την παραγωγή της τεστοστερόνης έχει χρησιμοποιηθεί στην Ευρώπη για περισσότερο από 10 χρόνια. Μάλιστα, είναι ένας όρος για την απελευθέρωση εγκληματιών που καταδικάστηκαν για εγκλήματα σχετιζόμενα με σεξ. Στην Ευρώπη το Depo-provera έχει μειώσει την τάση επανάληψης της κακοποίησης παιδιών στο 2% ενώ στις ΗΠΑ όπου τα φάρμακα δεν χρησιμοποιούνται γενικά είναι της τάσεως του 50%. Ο ρόλος μείωσης της τεστοστερόνης των φαρμάκων ή γενικά χημικού ευνουχισμού, είναι ένα αμφιλεγόμενο θέμα για τη θεραπεία εγκληματιών που σχετίζονται με σεξ.

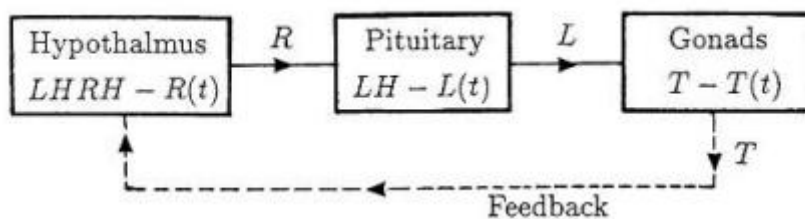
Η πλήρης φυσιολογική διαδικασία δεν έχει πλήρως κατανοηθεί ακόμη αν και υπάρχει μια γενική συμφωνία σε ορισμένα στοιχεία κλειδιά. Τα παρακάτω δείχνουν πως ένα πρώτο μοντέλο έπρεπε να αλλαχθεί για να ενσωματώσει φυσιολογικά γεγονότα κλειδιά και δείχνουν τον τρόπο σε περισσότερο πρόσφατα και σύνθετα μοντέλα. Πρώτα παράγουμε ένα μοντέλο παραγωγής τεστοστερόνης, παραγωγής (T) στον άντρα προτεινόμενο από τον Smith (1980). Είναι βασισμένο σε αποδεκτά βασικά πειραματικά γεγονότα. Μετά συζητούμε μία αλλαγή η οποία έχει αποτελέσματα σε καθυστερήσεις μοντέλου που ενσωματώνει περισσότερη πραγματική φυσιολογία συνδεδεμένη με τον χωρικό χωρισμό των διαφόρων περιοχών ελέγχου. Ένα πιο σύνθετο μοντέλο καθυστέρησης που είναι σταθερό με μία ευρύτερη κλίμακα πειραμάτων προτάθηκε από τον Cartwright και Husain (1986): ενσωματώνει περισσότερη φυσιολογική διαδικασία. Το συζητούμε σύντομα παρακάτω.

Ας θεωρήσουμε τώρα τη βασική φυσιολογία. Η έκκριση τεστοστερόνης από τους σπερματικούς αδένες διεγείρεται από τη βλεννογόνο ορμόνη ονομαζόμενη λουτεϊνισική ορμόνη (LH). Η έκκριση της LH από τον ενδοκρινή αδένά διεγείρεται από την LH

ορμόνη απελευθερώνοντας την ορμόνη LHRH. Αυτή η LHRH κανονικά εκκρίνεται από τον υποθάλαμο (μέρους του τρίτου κόλπου στον εγκέφαλο) και μεταφέρεται στον ενδοκρινή αδένα από το αίμα. Η τεστοστερόνη πιστεύεται ότι έχει αποτέλεσμα πληροφορίας στην έκκριση του LH και του LHRH. Βασισμένος σε αυτά ο Smith (1980) πρότεινε ένα απλό αρνητικό μοντέλο θαλάμου πληροφορίας, όπως έχουμε συζητήσει στο μέρος 7.2 που εμπλέκει τρεις ορμόνες T, LH και LHRH και αντιπροσωπεύεται σχηματικός στο σχήμα 7.15.

Υποδηλώνει τις συγκεντρώσεις του LHRH, LH και T αντίστοιχα από το $R(t)$, $L(t)$ και $T(t)$. Στο πιο απλό επίπεδο μοντέλου θεωρούμε κάθε ορμόνη να απελευθερώνεται από το αίμα σύμφωνα με την κινητική πρώτης τάξης με την LH και T που παράγει τους προδρόμους τους σύμφωνα με την κινητική πρώτης τάξης. Υπάρχει μια μη γραμμική αρνητική πληροφορία από το $T(t)$ στο $R(t)$. Το διοικητικό σύστημα που αντιπροσωπεύει αυτό το σχήμα είναι βασικά το μοντέλο πληροφορίας συστήματος (7.3) που εδώ γράφεται ως

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= f(T) - b_1 R, \\ \frac{dL}{dt} &= g_1 R - b_2 L, \\ \frac{dT}{dt} &= g_2 L - b_3 T, \end{aligned} \tag{7.43}$$



ΣΧΗΜΑ 7.15 Θάλαμος μοντέλου για τον έλεγχο της παραγωγής τεστοστερόνης στον άντρα. Ο υποθάλαμος εκκρίνει λουτεϊνισική ορμόνη, απελευθερώνει ορμόνη (LHRH), που δηλώνεται από $R(t)$, η οποία ελέγχει την ορμόνη (LH), που δηλώνεται από $L(t)$ από το βλεννογόνο που ελέγχει την παραγωγή της τεστοστερόνης, και $T(t)$ από τους σπερματικούς αδένες. Η εσπευσμένη γραμμή σημαίνει τον έλεγχο πληροφορίας στον υποθάλαμο από τους όρχεις.

Όπου b_1, b_2, b_3, g_1 και g_2 είναι θετικές παράμετροι και η αρνητική λειτουργία πληροφόρησης $f(T)$ είναι μία θετική μονοτονική μειωμένη λειτουργία του T . Σε αυτήν τη φάση δε χρειαζόμαστε ένα ειδικό σχήμα για το $f(T)$ αν και μπορεί λογικά να το πάρουμε να είναι τυπικά της μορφής $A/(K + T^m)$ όπως στο πρωτότυπο μοντέλο αναπληροφόρησης (7.3).

Όπως αναφέραμε το επίπεδο αίματος της τεστοστερόνης στους άντρες ταλαντεύεται στο χρόνο. Πειράματα στα οποία η φυσική κατάσταση ενοχλείται, έχουν ήδη διεξαχθεί, βλέπε τις σύντομες στατιστικές που δίνονται από τους Smith (1980) και Cartwright και Husain (1986). Το ενδιαφέρον μας εδώ είναι κυρίως συνδεδεμένο στις παρατηρημένες περιοδικές διακυμάνσεις.

Από την ανάλυση στο μέρος 7.2 ή απλά από επιθεώρηση, ξέρουμε ότι μία θετική σταθερή κατάσταση R_0, L_0 και T_0 υπάρχει για το μοντέλο 7.3 με την ειδική σύνθεση 7.3 για τις $f(T)$ ταλαντώσεις υπάρχει ο συντελεστής Hill $m \geq 8$. Αρα υποθέτουμε ότι η λειτουργία πληροφορίας $f(T)$ είναι τέτοια όπου η σταθερή κατάσταση είναι πάντα σταθερή. Έτσι, πρέπει να αλλάξουμε το μοντέλο ώστε να συμπεριλαμβάνει περισσότερη φυσιολογία. Εάν θεωρήσουμε την πραγματική διαδικασία που λαμβάνει χώρα, πρέπει να υπάρχει μία καθυστέρηση μεταξύ παραγωγής της ορμόνης σε ένα επίπεδο και το αποτέλεσμα της στην παραγωγή της ορμόνης που διεγείρει, απλά γιατί ο χωροταξικός χωρισμός και το γεγονός ότι οι ορμόνες μεταφέρονται από την κυκλοφορία του αίματος. Σύμφωνα με αυτό, οι W. R. Smith και J. D. Murray νωρίς τη δεκαετία του 1980 πρότειναν μια απλή καθυστέρηση μοντέλου βασισμένη στην αλλαγή του συστήματος 7.3 με $m=1$ όμοια με την καθυστέρηση του μοντέλου ελέγχου προτεινόμενη από τον Murray (1977), στην οποία η παραγωγή τεστοστερόνης καθυστερείται. Αν και είναι λογικό να θεωρήσουμε μια καθυστέρηση σε κάθε παραγωγή ορμόνης που τις ενσωμάτωσαν όλες στην εξίσωση T , έτσι ώστε να μπορεί να εξερευνηθεί το σύστημα αναλυτικώς και έτσι να πάρει το διαισθητικό αίσθημα για το αποτέλεσμα της καθυστέρησης στο σύστημα. Πήραν, στο μέρος του (7.43)

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= f(T) - b_1 R, \\ \frac{dL}{dt} &= g_1 R - b_2 L, \\ \frac{dT}{dt} &= g_2 L(t - \tau) - b_3 T,\end{aligned}\tag{7.44}$$

όπου τ είναι μία καθυστέρηση συνδεδεμένη με την κυκλοφορία χρόνου του αίματος στο σώμα. Η σταθερή κατάσταση είναι πάλι (R_0, L_0, T_0) προσδιορισμένη από

$$L_0 = \frac{b_3 T_0}{g_2}, \quad R_0 = \frac{b_3 b_2 T_0}{g_1 g_2}, \quad f(T_0) - \frac{b_1 b_2 b_3 T_0}{g_1 g_2} = 0,\tag{7.45}$$

η οποία πάντα υπάρχει εάν $f'(0) > 0$ και $f(T)$ είναι μία μονοτονική μειωμένη λειτουργία. Εάν τώρα ερευνήσουμε τη σταθερότητα της σταθερής κατάστασης, γράφοντας

$$x = R - R_0, \quad y = L - L_0, \quad z = T - T_0\tag{7.46}$$

το γραμμικό σύστημα (7.44) είναι

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f'(T_0)z - b_1 x, \\ \frac{dy}{dt} &= g_1 x - b_2 y, \\ \frac{dz}{dt} &= g_2 y(t - \tau) - b_3 z.\end{aligned}\tag{7.47}$$

τώρα ψάξτε για λύσεις στη σύνθεση

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \Lambda \exp[\lambda t],\tag{7.48}$$

όπου \mathbf{A} είναι σταθερό άνυσμα. Με αντικατάσταση σε (7.47) έχουμε

$$\begin{aligned} \lambda^3 + a\lambda^2 + b\lambda + c + de^{-\lambda\tau} &= 0, \\ a &= b_1 + b_2 + b_3, \quad b = b_1b_2 + b_2b_3 + b_3b_1, \\ c &= b_1b_2b_3, \quad d = -f'(T_0)g_1g_2 > 0. \end{aligned} \quad (7.49)$$

τώρα θέλουμε να προσδιορίσουμε τις καταστάσεις για τη σταθερή κατάσταση να είναι γραμμικά ασταθής. Δηλαδή, απαιτούμε τις καταστάσεις στο a, b, c, d τέτοιες που να υπάρχουν λύσεις του 7.49 με $\text{Re } \lambda > 0$. Ξέρουμε ότι με $\tau=0$ η σταθερή κατάσταση, (R_0, L_0, T_0) είναι σταθερή. Δηλαδή, εάν $\tau=0$ στο (7.49) $\text{Re } \lambda < 0$. Χρησιμοποιώντας Routh–Hurwitz καταστάσεις στο κυβικό του λ δεδομένου από 7.49 με $\tau=0$, αυτό σημαίνει ότι a, b, c, d αναγκαστικά ικανοποιούν το

$$a > 0, \quad c + d > 0, \quad ab - c - d > 0. \quad (7.50)$$

ξέρουμε ότι η καθυστέρηση μπορεί να είναι αποσταθεροποιητική, έτσι τώρα προσπαθούμε να προσδιορίσουμε την κρίσιμη καθυστέρηση $\tau_c > 0$ με όρους του a, b, c, d ώστε μία λύση με $\text{Re } \lambda > 0$ υπάρχει για $\tau > \tau_c$, προσδιορίζουμε τις καταστάσεις θεωρώντας την (7.49) σαν ένα σύνθετο χαρτογραφικό μεταβλητό πρόβλημα.

Από την ανάλυση μεταφυσικών εξισώσεων στο κεφάλαιο 1 ξέρουμε ότι όλες οι λύσεις της (7.49) έχουν $\text{Re } \lambda$ συνδεδεμένο προς τα επάνω. Το κρίσιμο τ_c είναι αυτή η αξία του τ τέτοια που

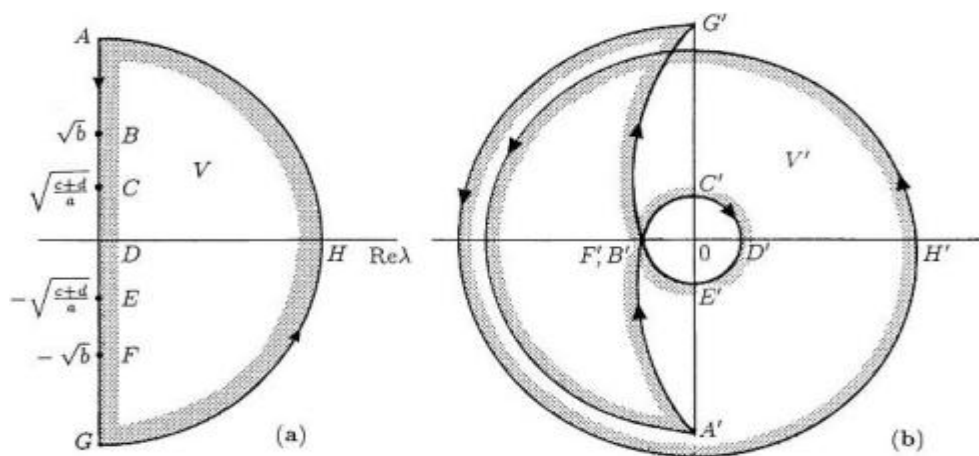


Figure 7.16. (a) λ -plane. (b) w -plane.

ΣΧΗΜΑ 7.16 $\text{Re } \lambda = 0$, δηλαδή διακλάδωση μεταξύ σταθερότητας και αστάθειας στις λύσεις (7.48) θεωρείστε την αλλαγή από το λ - επίπεδο στο w - επίπεδο ορισμένο από

$$w = \lambda^3 + a\lambda^2 + b\lambda + c + de^{-\lambda\tau}, \quad \tau > 0. \quad (7.51)$$

κατάσταση $\lambda = \mu + i\nu$, αυτό δίνει

$$w = [\mu^3 - 3\mu\nu^2 + a(\mu^2 - \nu^2) + b\mu + c + de^{-\mu\tau} \cos \nu\tau] + i[-\nu^3 + 3\mu^2\nu + 2a\mu\nu + b\nu - de^{-\mu\tau} \sin \nu\tau]. \quad (7.52)$$

επιθυμούμε να βρούμε τις καταστάσεις στο a, b, c, d και τ , έτσι ώστε $w=0$ έχει λύσεις $\mu > 0$, η κατάσταση διακλάδωσης είναι $\mu=0$.

Θεωρείστε την περιφέρεια στο λ - επίπεδο που αποτελείται από το φανταστικό άξονα και ένα ημικύκλιο από άπειρες ακτίνες, όπως δείχνεται σχηματικώς στο σχήμα 7.16 (α). Χωρίς καμία καθυστέρηση $\tau=0$ και ξέρουμε ότι σε αυτήν την περίπτωση $\text{Re } \lambda < 0$ έτσι το w σαν λειτουργία του λ στο 7.51 δεν περνάει διαμέσου της αρχής στο επίπεδο ν , δηλαδή ο χάρτης στο w - επίπεδο του $AGHA$ στο σχήμα 7.16 (α) δεν περνάει διαμέσου $w=0$. Θεωρείστε πρώτα $\tau=0$ και την χαρτογράφηση 7.52. AG στο σχήμα 7.16 (α) και στο οποίο $\mu=0$ χαρτογραφείται από

$$w = [(c - a\nu^2) + d] + i[b\nu - \nu^3] \quad (7.53)$$

Μέσα σε $A'G'$ στο σχήμα με $D' (= c + d + i0)$ στο επίπεδο- w που αντιστοιχεί στο $D (= 0 + i0)$ στο επίπεδο- λ . Ο χώρος V χαρτογραφείται μέσα στο V' , τα ανοίγματα στο σχήμα δείχνουν τους αντίστοιχους χώρους. Τα σημεία A, B, C, D, E, F και G , χαρτογραφούνται στα κύρια ισότιμα τους ως

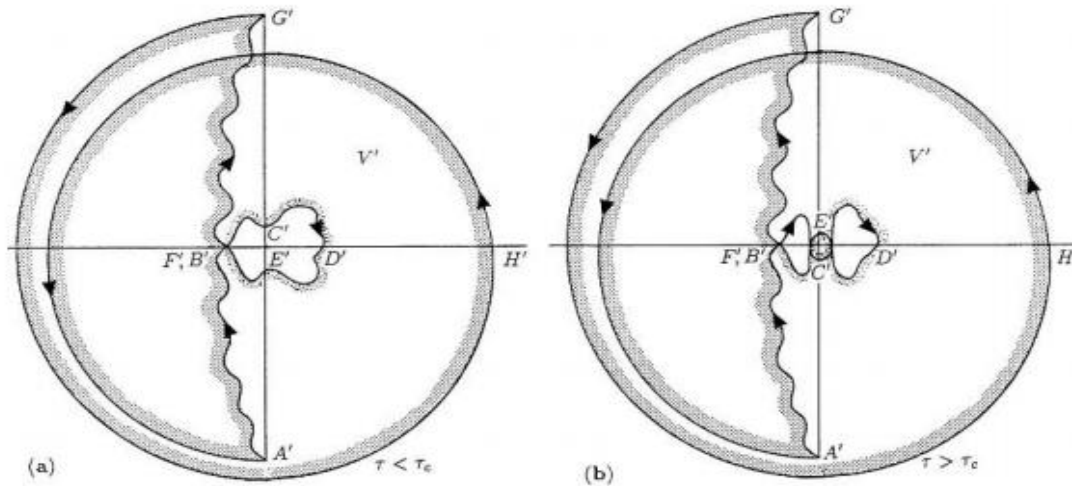
$$\begin{array}{ll}
A & (\infty e^{i\pi/2}) & A' & (\infty e^{3i\pi/2}) \\
B & (\sqrt{b}e^{i\pi/2}) & B' & ((ab - c - d)e^{i\pi}) \\
C & \left(\left[\frac{c+d}{a} \right]^{1/2} e^{i\pi/2} \right) & C' & \left(\left[\frac{c+d}{a} \right]^{1/2} \left(b - \frac{c+d}{a} \right) e^{i\pi/2} \right) \\
D & (0) & D' & (c+d) \\
E & \left(\left[\frac{c+d}{a} \right]^{1/2} e^{-i\pi/2} \right) & E' & \left(\left[\frac{c+d}{a} \right]^{1/2} \left(b - \frac{c+d}{a} \right) e^{-i\pi/2} \right) \\
F & (\sqrt{b}e^{-i\pi/2}) & F' & ((ab - c - d)e^{-i\pi}) \\
G & (\infty e^{-i\pi/2}) & G' & (\infty e^{-3i\pi/2}).
\end{array} \tag{7.54}$$

Καθώς το ημικύκλιο GHA διασταυρώνεται με το λ , κινείται από $\infty e^{-i\pi/2}$ σε $\infty e^{i\pi/2}$ και έτσι $w(\sim\lambda^3)$ κινείται από $\infty e^{-3i\pi/2}$, δηλαδή, G' στο ∞ , δηλαδή H' και μετά στο $\infty e^{3i\pi/2}$, δηλαδή A' όπως δείχνεται στο σχήμα 7.16(β).

Τώρα θεωρήστε την χαρτογράφηση στο σχήμα (7.52) με $\tau > 0$. Η γραμμή AG στο σχήμα 7.16(α) έχει $\mu=0$ όπως πριν, έτσι τώρα μπαίνει στον χάρτη μέσα στο

$$w = [(c - av^2) + d \cos v\tau] + i[bv - v^3 - d \sin v\tau]. \tag{7.55}$$

Το αποτέλεσμα των τριγωνομετρικών όρων είναι απλά να προστεθούν ταλαντώσεις στην γραμμή $A'B'C'D'E'F'G'$ όπως δείχνεται σχηματικός στο σχήμα 7.17(α) το οποίο τώρα είναι ο χάρτης του



ΣΧΗΜΑ 7.17 Ο χάρτης στο επίπεδο- w της περιφέρειας του 7.16(α) στο επίπεδο- λ , κάτω από την μεταλλαγή (7.55): **(α)** $\tau < \tau_c$ **(β)** $\tau > \tau_c$. Στη τελευταία περίπτωση, ο χάρτης περικλείει την αρχή.

$ABCDEFGHGA$ είναι κάτω από (7.55). Τώρα αφήνουμε το τ να αυξηθεί. Μόλις η αλλαγμένη καμπύλη περάσει μέσω της αρχής στο επίπεδο- w αυτό δίνει το κρίσιμο τ_c . Για $\tau > \tau_c$, η χαρτογράφηση είναι σχηματικός όπως δείχνεται στο σχήμα 7.17(β) και η αρχή στο επίπεδο- w τώρα εσωκλείεται στο V' , η αλλαγή στο V κάτω από (7.55).

Εάν τώρα διασταυρώσουμε το όριο V' και υπολογίσουμε την αλλαγή στο $\arg w$ αμέσως παίρνουμε τον αριθμό των ριζών του $w(\lambda)$ ορισμένο από το (7.51). Βοηθάει να αναφερθούμε και στα δυο σχήματα 7.17(α) και (β). Ας αρχίσουμε από το A' όπου $\arg w = 3\pi/2$. Φτάνοντας στο B' $\arg w = \pi$ έτσι δίνοντας,

Point	A'	B'	C'	D'	E'	F'	G'	A' (via H')
$\arg w$	$\frac{3\pi}{2}$	π	$\frac{3\pi}{2}$	2π	$\frac{5\pi}{2}$	3π	$\frac{5\pi}{2}$	$\frac{5\pi}{2} + 3\pi \left(= \frac{11\pi}{2} \right)$.

Έτσι η αλλαγή στο \arg είναι 4π η οποία υπαινίσσεται δυο ρίζες $\text{Re} \lambda > 0$ στο χώρο V , οι ρίζες είναι σύνθετες κλήσεις.

Ας πάρουμε τώρα εκφράσεις για το κρίσιμο τ τέτοιες που οι καμπύλες $A'B'C'D'EFG'HA'$ μόλις περνάει από την αρχή στο επίπεδο w .

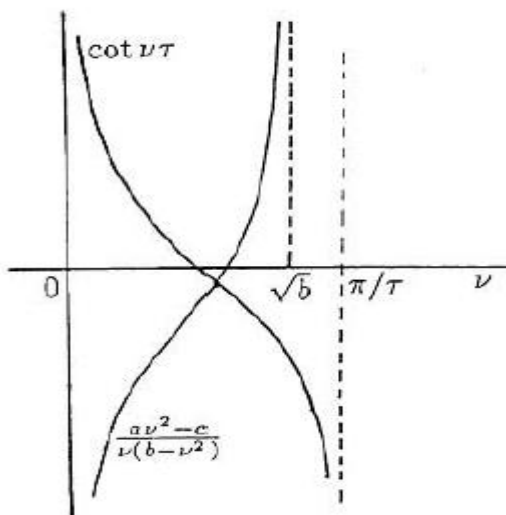
Η αξία της διακλάδωσης που μας ενδιαφέρει για το $Re\lambda$ είναι βέβαια $\mu=0$ έτσι χρειαζόμαστε την αξία(τιμή) του τ έτσι ώστε $w=0$ στο (7.55), ονομαστικά,

$$c - av^2 + d \cos v\tau = 0, \quad bv - v^3 - d \sin v\tau = 0, \quad (7.56)$$

Από το οποίο παίρνουμε

$$\cot v\tau = \frac{av^2 - c}{v(b - v^2)} \Rightarrow v = v(\tau). \quad (7.57)$$

Αν μετρήσουμε την κάθε πλευρά του (7.57) σαν λειτουργία του v όπως δείχνεται σχηματικώς στο σχήμα 7.18 όπου για εικονογράφηση έχουμε πάρει $\sqrt{b} < \pi/\tau$, βλέπουμε ότι υπάρχει πάντα μια λύση.



ΣΧΗΜΑ 7.18 Σχηματική γραφική λύση v του 7.57 στην περίπτωση όπου $\sqrt{b} < \pi/\tau$.

Δίνεται από την διασταύρωση των καμπυλών, τέτοια σαν το

$$0 < v(\tau) < \frac{\pi}{\tau}, \quad 0 < v(\tau) < \sqrt{b}. \quad (7.58)$$

Περαιτέρω η λύση $v(\tau)$ σαν λειτουργία του τ

$$v(\tau_1) < v(\tau_2) \quad \text{if} \quad \tau_1 > \tau_2.$$

Εάν, $\sqrt{b} < \pi/\tau$ τότε (7.58) ακόμη κρατάει, αλλά κάποια άλλη λύση υπάρχει με $\pi/\tau < v(\tau) < \sqrt{b}$.

Θεωρήστε τώρα $v(\tau)$ που ικανοποιεί το (7.58). Μια λύση των ταυτόχρονων εξισώσεων (7.56) που πρέπει να ικανοποιήσει το (7.57) και ένα εκ των (7.56) και να είμαστε συγκεκριμένοι παίρνουμε την δεύτερη. Με $v(\tau)$ η λύση του (7.57) ικανοποιεί το (7.58) τη δεύτερη του (7.56) δίνει

$$d = \frac{[b - v^2(\tau)]v(\tau)}{\sin(v(\tau)\tau)}. \quad (7.59)$$

Εάν το τ είναι τέτοιο που αυτή η εξίσωση δεν μπορεί να ικανοποιηθεί με το αντίστοιχο $v(\tau)$ τότε καμία λύση δεν μπορεί να υπάρξει $\text{Re} \ell > 0$. Δεν μπορούμε να λάβουμε μια αναλυτική λύση του (7.57) για το $v(\tau)$ άμα μια ένδειξη του το πώς η λύση συμπεριφέρεται αποκτάται απλά για τ μεγάλο και μικρό. Για την περίπτωση στο (7.58) έχουμε από το (7.57),

$$v(\tau) = \sqrt{b} - (ab - c)\frac{\tau}{2\sqrt{b}} + O(\tau^2) \quad \text{for} \quad 0 < \tau \ll 1 \quad (7.60)$$

Και η δεύτερη του (7.56) γίνεται

$$\begin{aligned} bv(\tau) - v^3(\tau) - d \sin[v(\tau)\tau] &\approx (ab - c)\tau\sqrt{b} - d\tau\sqrt{b} + \dots \\ &= \tau(ab - c - d)\sqrt{b} + O(\tau^2) \\ &> 0 \end{aligned}$$

από καταστάσεις (7.50). Έτσι για το αρκετά μικρό τα καμία λύση δεν υπάρχει $\text{Re} \lambda > 0$. Τώρα ας αυξήσουμε το τ μέχρι μια λύση στο (7.59) μπορεί να ικανοποιηθεί: αυτό προσδιορίζει το κρίσιμο τ_c σαν λύση του (7.58) του (7.57) το οποίο επίσης ικανοποιεί το (7.59). Η πορεία είναι να αποκτήσει το $v(\tau)$ από (7.57) και μετά η τιμή τ_c η οποία ικανοποιεί την (7.59).

Τώρα υποθέτουμε ότι $\tau \gg 1$. Από (7.57) παίρνουμε

$$v(\tau) \sim \frac{\pi}{\tau} - \frac{\pi b}{c\tau^2} + O\left(\frac{1}{\tau^3}\right) \quad \text{for } \tau \gg 1,$$

Και η δεύτερη του (7.56) γίνεται

$$bv - v^3 - d \sin[v(\tau)\tau] \sim \frac{b\pi}{\tau} - \frac{bd\pi}{c\tau} + O\left(\frac{1}{\tau^2}\right) \\ < 0 \quad \text{if } d > c.$$

Έτσι υπάρχει μια κλίμακα του $\tau > \tau_c > 0$, τέτοια που η λύση λ υπάρχει με $\text{Re} \lambda > 0$, εάν $d > c$. Μια κλίμακα περίπου για το $v(\tau)$ μπορεί να βρεθεί σημειώνοντας ότι με $v < \sqrt{b} < \pi/\tau$, η ειδική περίπτωση που θεωρούμε και η οποία σχεδιάζεται στο σχήμα 7.18,

$$g(v) = c - av^2 + d \cos v\tau$$

Είναι μονοτονική μειωμένη στο $0 \leq v\tau < \pi$. Περαιτέρω,

$$g\left(\left[\frac{c+d}{a}\right]^{1/2}\right) = -d + d \cos\left(\tau \left[\frac{c+d}{a}\right]^{1/2}\right) < 0, \quad g(0) = c + d > 0$$

Που υπαινίσσεται ότι

$$0 < \nu < \left[\frac{c+d}{a} \right]^{1/2} < \sqrt{b} < \frac{\pi}{\tau}.$$

Έχουμε δείξει, ότι υπάρχει, μια κρίσιμη καθυστέρηση τ_c τέτοια που η σταθερή κατάσταση (R_0, L_0, T_0) είναι γραμμικώς ασταθής από αναπτυσσόμενους ταλαντωτές. Εφόσον το σύστημα μοντέλου (7.44) έχει μια περιορισμένη ενέργεια μπορούμε έτσι να αναμένουμε περιορισμένες περιοδικές κυκλικές λύσεις. Αυτό είναι πράγματι που συμβαίνει όταν οι παράμετροι επιλέγονται ώστε η σταθερή κατάσταση να είναι γραμμικώς ασταθής.

Το μοντέλο που προτάθηκε από τον Cartwright and Husain (1986) είναι βασισμένο σε περαιτέρω πειραματικά αποτελέσματα και περιλαμβάνει περαιτέρω πειραματικά αποτελέσματα και περιλαμβάνει περαιτέρω καθυστερήσεις στην παραγωγή του καθένα από τα R, L και T . Ενσωματώνουν επίσης πληροφορίες από LH καθώς και από T . Το μοντέλο τους είναι υποχρεωτικά πιο σύνθετο. Αναλυτικά αποτελέσματα όπως τα παραπάνω, ακόμη και αν είναι πιθανά, θα είναι υποχρεωτικά, πολύ περισσότερο σύνθετα. Αριθμητικές εξομοιώσεις του συστήματος μοντέλου τους με λογικές αξίες παραμέτρου δείχνουν σταθερές περιοδικές λύσεις σε όλα τα R, L και T . Επίσης, εκτελούν μαθηματικά 'πειράματα' τα οποία μιμούνται κάποια εργαστηριακά πειράματα, με ενθαρρυντικά αποτελέσματα.

Χημικός Ευνουχισμός

Επιστρέφοντας στο αποτέλεσμα των φαρμάκων, όπως το Lupron, που αναφέρθηκε πριν, έχουν σαν αποτέλεσμα χημικό ευνουχισμό. Εμποδίζοντας την παραγωγή της ορμόνης LH που παράγεται από τον ενδοκρινή αδένα. Δηλαδή στο σύστημα μοντέλου (7.44) $g_1 = 0$. Σε αυτήν την περίπτωση, η κύρια εξίσωση για $L(t)$, δηλαδή η συγκέντρωση του LH, δεν ταιριάζει από τις άλλες εξισώσεις και $L \rightarrow 0$ η οποία με τη σειρά του συνεπάγεται από την T-εξίσωση στην (7.44), ότι η $T \rightarrow 0$ με χρόνο που είναι αντίστοιχο του

ευνουχισμού. Αυτή η διαδικασία του ευνουχισμού μπορούσε να χρησιμοποιηθεί για να αντικαταστήσει τις ευρέως χρησιμοποιούμενες χειρουργικές μεθόδους που τώρα χρησιμοποιούν κτηνίατροι σε κατοικίδια ή σε άγρια ζώα. Τέτοιο εμβόλιο έχει αναπτυχθεί από τον Carelli κ.α. (1982).

Πιο πρόσφατη εργασία εν σχέση με τον χημικό ευνουχισμό (στείρωση) από τον Ferro και Stimson (1996) και Ferro κ.α. (1995) βασίζεται σε απελευθέρωση της ορμόνης (GnRH) στην μορφή του GnRH εμβολίου που εμποδίζει την παραγωγή της λεουτινικής ορμόνης LH. Έχει μια πιθανή εφαρμογή σε ανθρώπινες ανωμαλίες που εξαρτώνται από σεξουαλικές ορμόνες. Είναι επίσης, μια πιθανή θεραπεία για καρκίνο του μαστού εξαρτώμενο από ιστρογόνο (Ferro και Stimson 1998).

Πριν αφήσουμε το θέμα της ανάμιξης στην παραγωγή τεστοστερόνης, είναι σχετικό να αναφέρουμε ότι έχει γίνει πολύ έρευνα στην προσπάθεια της ανάπτυξης ενός αντισυλληπτικού 'χαπιού' για του άντρες. Μια οδός ήταν να χρησιμοποιηθούν ψεύτικες ορμόνες προσπαθώντας να ξεγελάσουν το σύστημα του σώματος για να σταματήσει να παράγει τεστοστερόνη. Στο παρελθόν, π.χ. φορτώνοντας το σώμα με τεστοστερόνη σταμάτησε την παραγωγή του LH του ενδοκρινικού αδένα της τεστοστερόνης. Ο αδένας επίσης, παράγει μια απλή ορμόνη (που δεν περιλαμβάνεται στο απλό μας μοντέλο), την ορμόνη που διεγείρει τον αδένα, FSH και προάγει σύνθεση σπέρματος προκαλώντας τους να πολλαπλασιαστούν. Η LH επίσης βοηθάει σε αυτή την διαδικασία. Εάν δεν υπάρχει LH και με χαμηλά επίπεδα τεστοστερόνης στους όρχεις δεν μπορεί να παραχθεί σπέρμα. Το πρόβλημα είναι ότι ένα υπάρχει υψηλό επίπεδο τεστοστερόνης στο αίμα, υπάρχουν μερικές δυσάρεστες παρενέργειες όπως, νευρικότητα, ακμή και αύξηση βάρους. Πρόσφατα ο Anderson κ.α (1997) ανέπτυξε έναν συνδυασμό ψεύτικης σύνθεσης **progesterone** (ένα κύριο συστατικό στο γυναικείο χάπι αντισύλληψης) και ένα χάπι αργής απελευθέρωσης τεστοστερόνης, το οποίο έχει λιγότερες παρενέργειες. Το χάπι τεστοστερόνης τοποθετείται κάτω από το δέρμα και παρέχει μια επαρκή προμήθεια τεστοστερόνης για τις ανάγκες του σώματος για μερικούς μήνες, χωρίς να αναγκάσει τους όρχεις να παράγουν

τεστοστερόνη. Προφανώς οι εμπλεκόμενοι άντρες στις κλινικές δοκιμές έχουν απολαύσει την συμμετοχή τους.

Μια απλή προσέγγιση αναπτύσσεται από τους (Ferro και Stimson 1998) που είναι εντελώς διαφορετική, ονομαστικά, να καταργήσει το FSH εντελώς. Είναι ένα εμβόλιο το οποίο παράγει αντισώματα τα οποία συνδέονται με το FSH και το καθιστούν ανενεργό. Αυτό δεν έχει ακόμη φθάσει σε δοκιμές σε ανθρώπους -μόνο σε ποντίκια- αλλά εάν λειτουργεί, θα χρειάζεται περίπου μια θεραπεία τον χρόνο. Παρ' όλα τα προφανή οφέλη και τα πιθανά τεράστια κέρδη για τις εταιρίες που αναπτύσσουν τέτοιες αντισυλληπτικές διαδικασίες για άντρες, λίγοι έχουν ασχοληθεί, εν μέρει προφανώς, λόγω φόβου νομικών διαδικασιών στην Η.Π.Α.

9. ΔΙΑΤΑΡΑΓΜΕΝΟΙ ΚΑΙ ΣΥΝΔΕΔΕΜΕΝΟΙ ΤΑΛΑΝΤΩΤΕΣ ΚΑΙ ΜΑΥΡΕΣ ΤΡΥΠΕΣ

9.1 Επανατοποθέτηση Φάσης Ταλαντωτών

Με την πληθώρα γνωστών βιολογικών ταλαντωτών και την γενικά αποδεκτή σημαντικότητα τους, είναι φυσικό να ρωτάμε ποια εξωτερικά αποτέλεσμα μπορεί να έχουν οι διαταράξεις στις ταλαντώσεις που ακολουθούν. Στην πρωτοποριακή εργασία στους ρυθμούς περιόδων 24ώρου στη δεκαετία του 1960, ο A.T. Winfree έκανε αυτή την βασική και παραπλανητική ερώτηση σε ένα βιολογικό περιεχόμενο εν σχέση με την πειραματική του εργασία για την περιοδική εμφάνιση της μύγας των φρούτων, *Drosophila melanogaster* από την χρυσαλίδα τους. Από τότε μια σειρά θεαματικών ανακαλύψεων που μέχρι τότε ήταν άγνωστες ιδιότητες διαταραγμένων ταλαντωτών, διαστηματικά συνδεδεμένων ταλαντωτών, ταλαντωτών συνδεδεμένων σε διάχυτες διαδικασίες κ.ο.κ(βλ. κεφάλαιο 12 και 1 μέρος II), έχουν γίνει ως αποτελέσματα αυτής της απλής αλλά εις βάθος ερώτησης. Ο Winfree έχει αναπτύξει μια καινούργια γεωμετρική θεωρία αντίληψης βιολογικού

χρόνου, η οποία προβάλλει πολλά προκλητικά και ενδιαφέροντα προβλήματα. Το δημιουργικό λογιστικό βιβλίο του Winfree (2000), που έχει πλήρη βιβλιογραφία συζητάει τον χώρο με λεπτομέρεια. Δίνει επίσης πολλά σημαντικά παραδείγματα βιολογικών καταστάσεων όπου η γνώση τέτοιων αποτελεσμάτων είναι κρίσιμη για να κατανοήσουμε κάποια φαινόμενα που παρατηρούνται.

Ο περιοδικός ρυθμιστής στην καρδιά είναι ένας σημαντικός ταλαντωτής και ένας που μελετάται ευρέως, ιδιαίτερα για τα αποτελέσματα επιβεβλημένων διαταραχών. Π.χ. Jalife και Antzelevitch (1979), των οποίων τα αποτελέσματα συζητούμε στο μέρος 9.4 ασχολούνται δραστηριότητα με βηματοδότη στον καρδιακό ιστό. Ο Krinsky (1978) συζητάει καρδιακά κύματα αρρυθμιών. Ο Winfree (1983a,b) συζητάει, μεταξύ άλλων τις τοπολογικές πλευρές του απότομου καρδιακού θανάτου. Υπάρχει επίσης ενδιαφέρουσα εργασία στο προχωρημένο έλεγχο νεύρων συγχρονισμού αναπνοής για δρομείς και άλογα (βλ. π.χ. Hoppensteadt 1985 και στις άλλες αναφορές εκεί).

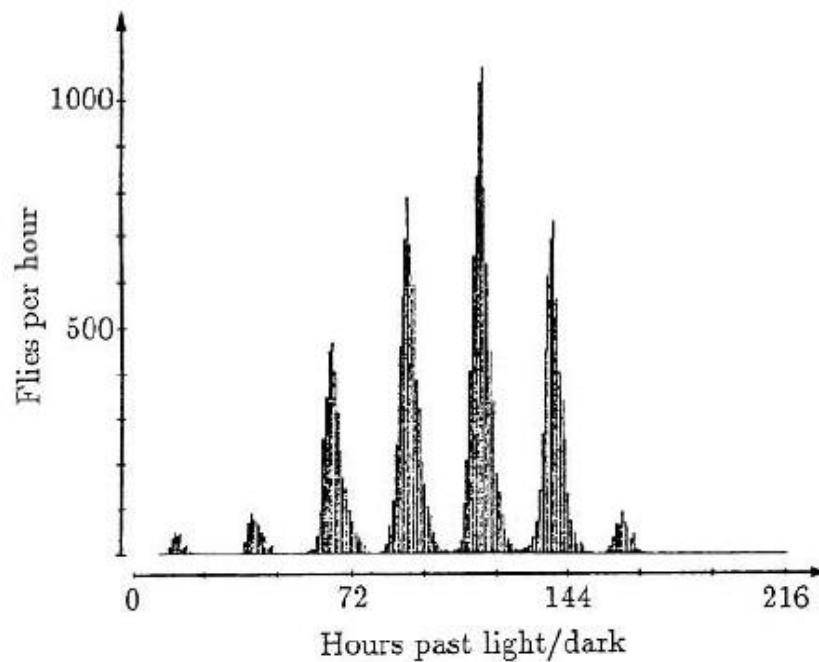
Είδαμε στο μέρος 7.5 παραπάνω ότι κάτω από συγκεκριμένες καταστάσεις τα κύτταρα νεύρων μπορεί να δείξουν κανονική περιοδική πυροδότηση. Ενόψει της κρίσιμης σημαντικότητας του σήματος νευρώνων, έχει αρκετό ενδιαφέρον να μελετήσουμε το αποτέλεσμα εσωτερικών διεγέρσεων σε τέτοιες ταλαντώσεις. Η εργασία του Best (1979) έχει ιδιαίτερη σχέση με αυτό και τα ακόλουθα τρία μέρη. Εξέθεσε ένα από τα αποδεκτά μοντέλα για τον πολλαπλασιασμό της δυναμικής των δράσεων νευρών, ονομαστικά, το FitzHugh–Nagumo μοντέλο (βλ. μέρος 7.5, εξισώσεις (7.39)), σε περιοδικές ωθήσεις και έδειξε μερικά από τα σημαντικά φαινόμενα που συζητούμε σε αυτό το κεφάλαιο.

Όπως θα δείξουμε στο κεφάλαιο 1, τόμος II, η χωρική διάδοση των ερεθισμάτων στους νευρώνες που φυσιολογικά βασίζονται σε μια αρχική διέγερση που εφαρμόζεται και είναι ένα σημαντικό πρακτικό παράδειγμα ενός συναρπαστικού μέσου. Το πρόβλημα του βηματοδότη καρδιάς και μερικών ειδών καρδιακής ανεπάρκειας είναι πιθανόν να σχετίζονται με κυματικά φαινόμενα που σχετίζονται με διαταραγμένους ταλαντωτές, βλ. π.χ. το γενικό επιστημονικό άρθρο από τον Winfree (1983b). Αυτός ο χώρος έχει μελετηθεί σε μια περίοδο ετών, ειδικά με την σχέση της καρδιακής

ανεπάρκειας και είναι ένα από τα κίνητρα για το υλικό που περιγράφεται σε αυτό το μέρος. Τα αποτελέσματα και τα συμπεράσματα σε αυτό το μέρος, είναι αρκετά γενικές και είναι πράγματι ανεξάρτητα-μοντέλα, αν και χρησιμοποιούμε ειδικά μοντέλα για παιδαγωγικούς ρόλους.

Σαν εισαγωγή περιγράφουμε, σύντομα μερικές πειραματικές παρατηρήσεις που έγιναν περίπου με 24-ωρη ρυθμική εμφάνιση από τις μύγες των φρούτων από τις νύμφες τους. Κατά την διάρκεια της φάσης της ανάπτυξης από τις μύγες, μια μεταμόρφωση λαμβάνει χώρα η οποία κορυφώνεται με την εμφάνιση μιας μεγάλης μύγας των φρούτων. Εάν μεταμορφώνοντας την χρυσαλίδα, είναι απλά μόνο του σε ένα ημερήσιο κύκλο φωτός και σκότους, οι μύγες εμφανίζονται σε ποσότητες σε μια περίοδο 6-8 ωρών, περίπου κάθε 24 ώρες. Εάν τέτοιες χρυσαλίδες τώρα τοποθετούνται σε πλήρες σκοτάδι, οι μύγες συνεχίζουν να εμφανίζονται με σχεδόν τον ίδιο τρόπο, το σχήμα 9.1 απεικονίζει τα συνολικά αποτελέσματα πολλών πειραμάτων.

Εάν οι χρυσαλίδες, στο σκοτεινό περιβάλλον, εκτίθενται σε ένα σύντομο παλμό φωτός, ο χρόνος ή η φάση της περιοδικής εμφάνισης της μύγας αλλάζει. Με άλλα λόγια υπάρχει μια *αλλαγή φάσης* στο υποκρυπτόμενο βιολογικό ρολόι. Η αλλαγή της φάσης εξαρτάται και από τα δυο, το χρόνο T του παλμού του φωτός και την διάρκεια του ή μάλλον του αριθμού D σε ergs/cm^2 που μεταφέρεται από το φως. Μας ενδιαφέρει στο χρόνο εμφάνισης το T_E μετά τον παλμό του φωτός, το T_E να εξαρτάται από το T και το D . Εάν η δόση $D=0$ δίνεται στο T τότε είναι σαφές ότι η μετατόπιση φάσης είναι μηδέν, $T_E = 24 - T$ ώρες. Ο Winfree (1975) δίνει τα αποτελέσματα πολλών πειραμάτων στα οποία το T και το D διαφέρουν και το T_E καταγράφεται. Το σημαντικό σημείο που σημειώνεται σε αυτή τη φάση για αυτά τα πειράματα είναι ότι υπάρχει μια κρίσιμη δόση D , εάν δίνεται σε ένα ορισμένο χρόνο T . Έχει σαν αποτέλεσμα τις μη-περεταίρω περιοδικές εμφανίσεις αλλά μάλλον σε συνεχόμενη εμφάνιση.



ΣΧΗΜΑ 9.1 Οι χρυσαλίδες από τις μύγες των φρούτων, τοποθετήθηκαν σε ένα εντελώς σκοτεινό περιβάλλον. Η εμφάνιση της μύγας (eclosion) λαμβάνει χώρα περίπου κάθε 24 ώρες για μια περίοδο περίπου 7 ωρών μέχρι που όλες οι χρυσαλίδες να έχουν ωριμάσει. Εδώ μας απασχολεί ο περιοδικός μέγιστος χρόνος, όχι ο αριθμός που εμφανίζεται σε μεγιστοποίηση. (ανασχεδιασμένο από Winfree (1980), κατόπιν άδειας.)

Με άλλα λόγια η περιοδική συμπεριφορά έχει καταστραφεί. Αυτό που επίσης προξενεί έκπληξη από τα δεδομένα είναι ακριβώς πόσο μικρή ήταν η δόση που το προξένησε, βλ. Winfree (1975). Βασικά, αυτά τα πειραματικά αποτελέσματα προτείνουν ότι υπάρχει μια κρίσιμη φάση και διέγερση που καταστρέφει την υποκρυπτόμενη περιοδική συμπεριφορά ή το βιολογικό ρολόι. Αυτό έχει σημαντικές επιπλοκές για τους ταλαντωτές γενικώς.

Αυτό το μέρος και τα επόμενα τρία, είναι κυρίως που ασχολούνται με τους βιολογικούς ταλαντωτές, το αποτέλεσμα διέγερσης και χρόνου στην περιοδική συμπεριφορά και τα πειραματικά στοιχεία και επιπλοκές. Με τα πειράματα της μύγας των φρούτων, υπάρχει μια μοναδικότητα ή μοναδικότητες στην διέγερση του χρόνου-ανταπόκρισης χώρου του ταλαντωτή στο σημείο που ο ταλαντωτής απλά σταματάει ή κάνει απρόσμενα πράγματα. Πέρα από αυτή την μοναδικότητα, η επακόλουθη

συμπεριφορά είναι πολύ ή λίγο προβλέψιμη. Αργότερα στο μέρος 9.4, περιγράφουμε απλά πειράματα διέγερσης, ονομαστικά, σε καρδιακό ιστό, που δείχνουν όμοια συμπεριφορά φάσης μοναδικότητας.

Πριν γίνει η ανάλυση, η οποία είναι πολύ εύκολη για το απεικονιζόμενο παράδειγμα που θεωρούμε, βοηθάει να θεωρήσουμε το απλό εκκρεμές για να δείξουμε τα φαινόμενα της επανατοποθέτησης της φάσης και διέγερση-χρόνου-φάσης μοναδικότητας, που μόλις περιγράψαμε. Εάν υποθέσουμε, ότι το εκκρεμές κινείται σε περίοδο ω και μετρήσουμε τη φάση μηδέν ή χρόνο $t=0$ από το χρόνο που το βαρίδι του εκκρεμές είναι στο S , το υψηλότερο σημείο του, ας πούμε προς τα δεξιά. Τότε κάθε φορά το $t = n\omega$ για όλα τα n , το βαρίδι είναι πάλι στο S . Εάν, κατά την διάρκεια της κανονικής ταλάντωσης, δώσουμε ένα παλμό στο βαρίδι, μπορούμε να ταραξουμε την κανονική περιοδική ταλάντωση. Μετά από παλμό ή διέγερση, τελικά το βαρίδι δείχνει πάλι απλή αρμονική κίνηση, αλλά τώρα το βαρίδι δεν φθάνει στο S σε κάθε $t = n\omega$ αλλά σε κάποιο άλλο $t = t_s + n\omega$, όπου το t_s είναι μια σταθερά. Με άλλα λόγια η φάση έχει μηδενιστεί. Εάν τώρα δώσουμε μια διέγερση στο βαρίδι, όταν είναι ακριβώς στο τέλος της ταλάντωσης του μπορούμε, αν η διέγερση του είναι ακριβώς σωστή, να σταματήσουμε το εκκρεμές τελείως. Δηλαδή, εάν δώσουμε μια διέγερση σωστού μεγέθους στην σωστή φάση ή χρόνο μπορούμε να σταματήσουμε την ταλάντωση εντελώς. Αυτό είναι το μοναδικό σημείο στην διέγερση-φάση-απάντηση του διαστήματος που αναφερθήκαμε παραπάνω στα πειράματα της μύγας των φρούτων.

Εάν υποθέσουμε, ότι ο ταλαντωτής περιγράφεται από κάποια-κατάσταση ανύσματος μεταβλητού \mathbf{u} το οποίο ικανοποιεί το σύστημα διαφορικής εξίσωσης

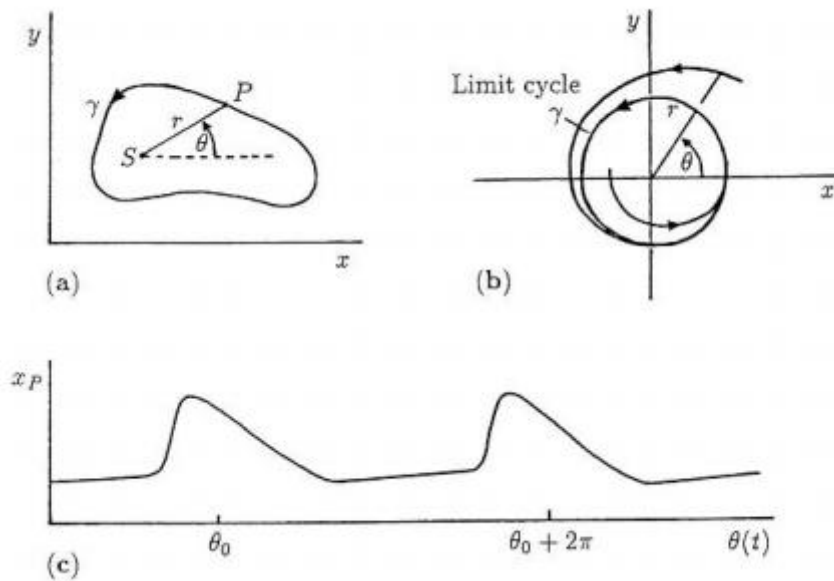
$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \mathbf{f}(\mathbf{u}, \lambda), \quad (9.1)$$

όπου το \mathbf{f} είναι το ποσοστό της μη γραμμικής λειτουργίας και το λ δείχνει τις παραμέτρους του ταλαντωτή. Για οπτική σαφήνεια και αλγεβρική απλότητα, ας υποθέσουμε (9.1) περιγράφει ένα

ταλαντωτή οριακού κύκλου που εμπλέκει μόνο δύο είδη, x & y . Τότε τυπικά η τροχιά του οριακού κύκλου είναι ένα απλό επίπεδο κλειστής καμπύλης, γ π.χ. στο επίπεδο ειδών δυο διαστάσεων όπως στο σχήμα 9.2(α). Από μια κατάλληλη αλλαγή μεταβλητής, μπορούμε να αλλάξουμε αυτόν τον οριακό κύκλο σε ένα, του οποίου η κλειστή τροχιά είναι ένας κύκλος και η κατάσταση του ταλαντωτή, περιγράφεται από μια γωνία θ , η 'φάση', με την αρχή της σε κάποιο αυθαίρετο σημείο του κύκλου. Ο οριακός κύκλος διασταυρώνεται με ταχύτητα $v = d\theta/dt$. Σε μια ολόκληρη διασταύρωση της τροχιάς, το θ αυξάνεται κατά 2π .

Ένα απλό παράδειγμα ενός τέτοιου οριακού κύκλου συστήματος είναι

$$\frac{dr}{dt} = R(r), \quad \frac{d\theta}{dt} = \Phi(r), \quad (9.2)$$



ΣΧΗΜΑ 9.2 (α) Μια τυπική λύσης τροχιάς οριακού κύκλου γ στη φάση επιπέδου. **(β)** τυπικές λύσεις στο σύστημα (9.2) με καταστάσεις (9.3). Με όποιες αρχικές καταστάσεις η λύση εξελίσσεται στο οριακό κύκλο που δίνεται από $r = 1, d\theta/dt = 1$. **(γ)** τυπική περιοδική συμπεριφορά χρόνου του σημείου P στο **(α)**. Προσέξτε ότι η ταχύτητα του σημείου P γενικώς δεν είναι συνεχόμενη όπως στην περίπτωση του **(β)**.

Όπου

$$R(r) \begin{cases} > 0 \\ < 0 \end{cases} \text{ for } \begin{cases} 0 < r < r_0 \\ r > r_0 \end{cases}, \quad R(r_0) = 0, \quad \Phi(r_0) = 1. \quad (9.3)$$

Αυτές οι καταστάσεις σημαίνουν ότι η (9.2) έχει ένα μοναδικό προσελκυσίμο οριακό κύκλο $r = r_0$, $d\theta/dt = 1$. (Μια ιδιαίτερα απλή περίπτωση, που αναφέραμε πριν στο κεφάλαιο , έχει $R(r) = r(1 - r)$, $\Phi(r) = 1$, για το οποίο η λύση μπορεί να δοθεί μηδαμινά). Εάν, ομαλοποιήσουμε στον κύκλο σε σχέση με το r_0 μπορούμε τότε να πάρουμε τον οριακό κύκλο ως $r=1$.

Το σχήμα (9.2)β δείχνει ένα επίπεδο τυπικής φάσης λύσης οριακού κύκλου. Το σχήμα 9.2(γ) δείχνει π.χ. πως το σημείο $x_P = x_S + \cos \theta(t)$, όπου x_S είναι σταθερή κατάσταση στο σχήμα 9.2(α) και μπορεί να διαφέρει ως λειτουργία του t , με ίσες αξίες του θ σημειωμένες σε δυο σημεία.

Το γεγονός ότι οι λύσεις του οριακού κύκλου μπορούν να φανούν ως μια κίνηση γύρω από ένα κύκλο, έχει αναπτυχθεί με ένα διαισθητικό τρόπο από τον Winfree (2000) κάτω από το γενικό θέμα της δυναμικής των δαχτυλιδιών. Οι τοπολογικές πλευρές έχουν ενδιαφέρον και παράγουν κάποια μη αναμενόμενα αποτελέσματα και καινούργιες αντιλήψεις.

Με την παρουσίαση των φυσιολογικών ταλαντωτών στο μυαλό οραματιζόμαστε κάποιο γεγονός, ένα χτύπο της καρδιάς, π.χ. να εμφανιστούν σε κάποια συγκεκριμένη τιμή της φάσης, το οποίο μπορούμε να ομαλοποιήσουμε στο $\theta=0$. Ο βηματοδότης πηγαίνει σε ένα επαναλαμβανόμενο κύκλο κατά την διάρκεια του οποίου αρχίζει σε αυτή την ειδική φάση (δηλ. χρόνο), μετά γίνεται διαθλαστικός για ένα μέρος του κύκλου για ένα ταλαντωτή, μπορούμε να θεωρήσουμε τον βηματοδότη σαν ένα σημείο που κινείται σε ένα δαχτυλίδι με μια συνεχή ταχύτητα με την πυροδότηση να λαμβάνει χώρα κάθε φορά που το σημείο περνάει από την θέση του κύκλου με τη φάση $\theta=0$. Αν και από την προοπτική του χρόνου, το t αυξάνεται γραμμικώς, σε ειδικούς χρόνους (πολλαπλασιαστές της περιόδου) ο βηματοδότης εκπέμπει ενέργεια (δραστηριοποιείται). Για να εκτιμήσουμε την

βασική έννοια της επαναφοράς ενός ταλαντωτή από μια διέγερση, σαν ένα γραφικό παράδειγμα, το πιο απλό μη σημαντικό οριακό κύκλο ενός συστήματος ταλαντωτή

$$\frac{dr}{dt} = r(1 - r), \quad \frac{d\theta}{dt} = 1, \quad (9.4)$$

Για το οποίο η φάση $\theta(t) = \theta_0 + t$, μετρήσιμο με 2π . Βλέπε σχήμα 9.2(β). Μαζί με αυτό συζητούμε τους δυο βασικούς τύπους της επαναφοράς φάσης, ονομαστικά, Τύπου 1 και Τύπου 0.

9.2 Φάση Επαναφοράς Καμπυλών

Τύπος 1 Φάση Επαναφοράς Καμπυλών

Ας υποθέσουμε ότι πρώτα διαταράσσουμε μόνο τη φάση, έτσι ώστε η πρωταρχική εξίσωση γίνεται

$$r = 1, \quad \frac{d\theta}{dt} = 1 + v(\theta, I), \quad (9.5)$$

όπου $v(\theta, I)$ αντιπροσωπεύει την επιβεβλημένη αλλαγή ταχύτητας, δηλαδή, τη διέγερση, στην γωνιακή ταχύτητα $d\theta/dt$. Το I είναι η παράμετρος η οποία αντιπροσωπεύει το μέγεθος του παλμού που επιβάλλεται στον ταλαντωτή. Πάλι για παιδαγωγικούς λόγους ας πάρουμε ένα απλό, αλλά μη σημαντικό v το οποίο εξαρτάται από θ και I και το οποίο χρησιμοποιήθηκε από τον Winfree (1980), ονομαστικά,

$$\frac{d\theta}{dt} = 1 + I \cos 2\theta, \quad (9.6)$$

Όπου το I μπορεί να είναι θετικό ή αρνητικό, εάν η διέγερση I επιβάλλεται στο $t=0$ και διατηρείται για ένα χρόνο T τότε ενσωματώνοντας την (9.6) δίνει την νέα φάση ϕ σε όρους της παλιάς θ όταν η διέγερση είχε αρχίσει. Από το (9.6)

$$\int_{\theta}^{\phi} (1 + I \cos 2s)^{-1} ds = \int_0^T dt = T, \quad (9.7)$$

Το οποίο ενσωματώνοντας μας δίνει

$$\begin{aligned} |I| < 1: \quad \tan \phi &= A \tan[TB + \tan^{-1}(A^{-1} \tan \theta)], \\ I = 1: \quad \tan \phi &= 2T + \tan \theta \\ I = -1: \quad \tan \phi &= \frac{\tan \theta}{1 - 2T \tan \theta} \\ |I| > 1: \quad \tan \phi &= A \frac{|K| + 1}{|K| - 1} \quad \text{if } |\tan \phi| > A \\ \tan \phi &= A \frac{|K| - 1}{|K| + 1} \quad \text{if } |\tan \phi| < A \\ K &= \left[\frac{A + \tan \theta}{A - \tan \theta} \right] \exp(2TB), \end{aligned} \quad (9.8)$$

Όπου

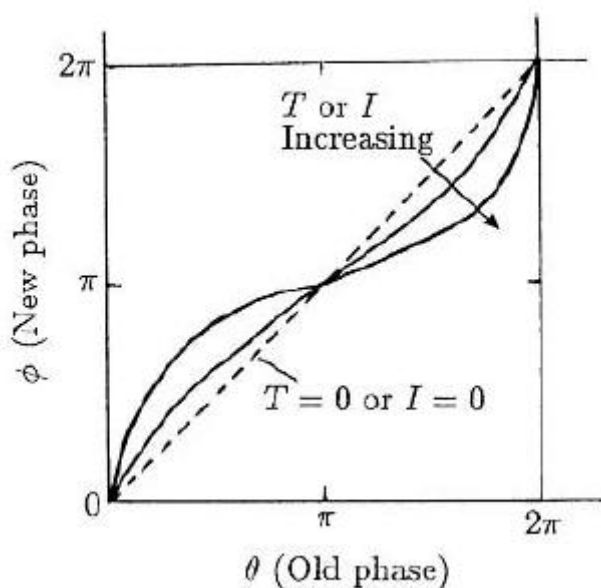
$$A = \left[\frac{|1 + I|}{|1 - I|} \right]^{1/2}, \quad B = [|1 - I^2|]^{1/2}. \quad (9.9)$$

Αυτά δίνουν σαφέστατα, την νέα φάση ϕ σαν λειτουργία της παλιάς φάσης θ και την δύναμη I , διάρκεια T της διέγερσης. Έτσι, εφαρμόζοντας μια διέγερση προξενεί μια φάση αλλαγής στον ταλαντωτή, με άλλα λόγια επαναφέρει τη φάση. Για $t > T$ ο ταλαντωτής απλά οπισθοχωρεί στο $d\theta/dt = 1$ αλλά τώρα υπάρχει μια αλλαγή φάσης. Αυτό σημαίνει ότι ο ταλαντωτής θα ξεκινήσει σε διαφορετικούς χρόνους αλλά στην ίδια αξία της φάσης όπως

πριν, η προηγούμενη περίοδος, βέβαια, είναι επίσης η ίδια όπως ήταν πριν την διέγερση. Δηλαδή το περιοδικό 'κύμα' σχηματίζεται όπως στο σχήμα 9.2(γ), απλά θα μετακινηθεί λίγο.

Μας ενδιαφέρει η επαναφορά της φάσης στην καμπύλη του φ ως λειτουργία του θ για διάφορα μεγέθη της διέγερσης, η οποία εξαρτάται από το I και τη διάρκεια του T . Ένα σημαντικό σημείο με διέγερση, όπως αυτή στο (9.5) είναι αυτή του $d\varphi/d\theta > 0$ για όλα τα I , T και θ . Αυτό λέει ότι έχουμε σαν αποτέλεσμα αργότερα μια καινούργια φάση φ εάν ο παλιός εφαρμόζεται σε μια παλιά φάση αργότερα. Αυτό φαίνεται αμέσως με το ν στο (9.6) διαφοροποιώντας την (9.8) σε σχέση με το θ και σημειώνοντας ότι δίνει μια έκφραση για το $d\varphi/d\theta$ η οποία είναι αυστηρά θετική. Εάν τώρα σχεδιάσουμε την νέα φάση φ , απέναντι στην παλιά φάση θ όταν εφαρμοσθεί ο παλμός, παίρνουμε την καμπύλη επαναφοράς της φάσης, η οποία δείχνεται τυπικά στο σχήμα 9.3. Σημειώστε ότι οποιαδήποτε και να είναι η διέγερση I , οι αξίες της νέας φάσης φ , καλύπτουν ολόκληρη την φάση κύκλου, εδώ το στο 2π . Με άλλα λόγια όποια νέα φάση $0 < \varphi \leq 2\pi$ μπορεί να προκύψει από μια κατάλληλη επιλογή μιας παλιάς φάσης $0 < \theta \leq 2\pi$ και τη διέγερση I . Για ένα δεδομένο I και T η νέα φάση φ είναι μοναδικά προσδιορισμένη από την παλιά φάση θ . Αυτό είναι γνωστό ως Τύπος 1 φάσης επαναφοράς καμπύλης και χαρακτηρίζεται από το γεγονός ότι $d\varphi/d\theta > 0$ για όλα τα $0 < \theta \leq 2\pi$: ο μέσος όρος κλίσης σε ένα κύκλο είναι 1-οπότε και το όνομα. Αν και στο σχήμα 9.3 υπάρχει μια αύξηση για το I στο $0 < \theta < \pi$, ένας απλός ταλαντωτής μπορεί να δείξει μια καθυστέρηση. Το κύριο σημείο είναι το $d\varphi/d\theta > 0$ στον Τύπο 1 επαναφοράς.

Αυτά δίνουν ξεκάθαρα τη νέα φάση φ σαν λειτουργία της παλιάς φάσης θ και τη δύναμη I , διάρκεια του T της διέγερσης. Έτσι, εφαρμόζοντας μια διέγερση προξενεί μια αλλαγή φάσης στον ταλαντωτή, με άλλα λόγια επαναποθετεί την φάση.



ΣΧΗΜΑ 9.3 Τυπικές καμπύλες φάσης επαναφοράς Τύπου 1, δίνουν την νέα φάση σε σχέση με την παλιά φάση ταχύτητας διέγερσης που δίνεται από την (9.6) για $I \geq 0$ και $T \geq 0$. Αυτή η περίπτωση μας δείχνει μια αύξηση της φάσης για ένα παλμό στο $0 < \theta < \pi$ και μια καθυστέρηση για $\pi < \theta < 2\pi$.

Εάν το I είναι επαρκώς δυνατό $|I| > 1$ πράγματι η φάση ταχύτητας $d\theta/dt = 1 + v(\theta, I)$ μπορεί να γίνει αρνητικό για κάποιες φάσεις: στην περίπτωση του (9.6) για θ ικανοποιεί το $|I| \cos 2\pi\theta < 0$. Αυτό σημαίνει ότι κατά τη διάρκεια του χρόνου διέγερσης υπάρχει προσέλκυση φάσης και απώθηση φάσης όπου, $d\theta/dt = 0$ όπου το $d[d\theta/dt]/d\theta$ είναι θετικό και αρνητικό αντιστοίχως (θυμηθείτε την ανάλυση σταθερότητας των μεμονωμένων μοντέλων πληθυσμού στο κεφάλαιο 1). Η διέγερση δεν διατηρείται για πάντα, έτσι ο ταλαντωτής ξανά αρχίζει τον περιοδικό του κύκλο αφού αφαιρεθεί η διέγερση-αλλά βέβαια με διαφορετική φάση όπως προσδιορίστηκε από το (9.8).

Φάση Επαναφοράς Καμπύλων Τύπου 0.

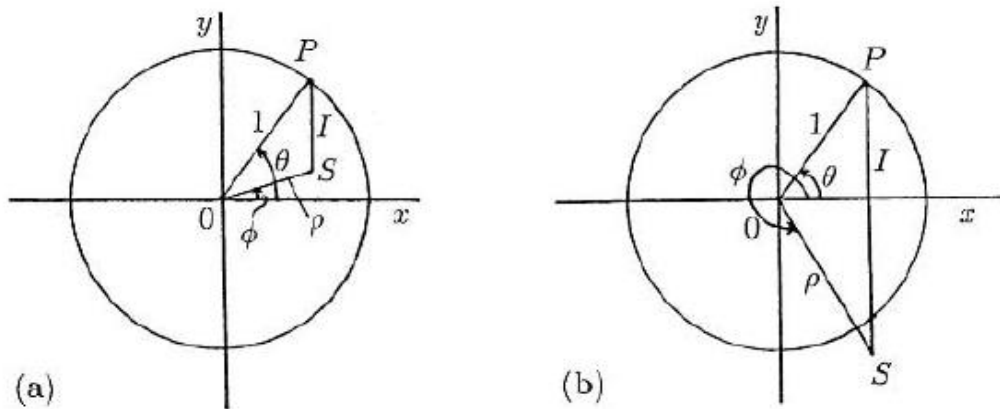
Θεωρήστε τον ίδιο οριακό κύκλο (9.4), αλλά τώρα ας το εκθέσουμε σε μια διέγερση I η οποία μετακινεί την λύση εκτός του οριακού κύκλου $r=1$. Για να είμαστε συγκεκριμένοι ας πάρουμε I σαν ένα παλμό παράλληλο στον y -άξονα όπως δείχνεται στ σχήμα 9.4. Η ανάλυση περνάει μέσω όποιιας διαταραχής, αλλά η άλγεβρα είναι περισσότερο δύσκολη και απλά τείνει να παρεμποδίζει το κύριο θέμα. Ας αποφασίσουμε ότι η παρατήρηση του $I>0$ είναι η κατάσταση που απεικονίζεται στο σχήμα 9.4, δηλαδή με $0<\theta<\pi/2$ η νέα φάση ϕ είναι λιγότερη από την παλιά φάση θ και η νέα θέση γενικά έχει $r = \rho = 1$. Τώρα θέλουμε την νέα φάση ϕ σε σχέση με την παλιά φάση θ και την διέγερση I . Από το σχήμα

$$\rho \cos \phi = \cos \theta, \quad \rho \sin \phi + I = \sin \theta \quad (9.10)$$

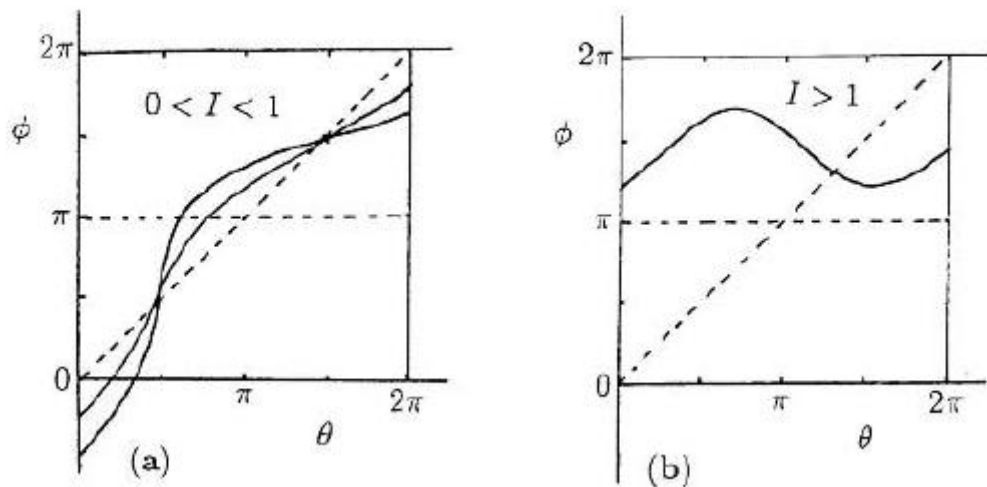
Το οποίο καταργώντας το ρ δίνει $\phi=\phi(\theta,I)$ απεριόριστα. Αυτή είναι μια τριών διαστάσεων επιφάνεια στο $\phi=\phi(\theta,I)$ διαστήματος. Όπως θα δούμε, είναι η προέκταση αυτής της επιφάνειας μέσα στο (I,θ) επίπεδο το οποίο έχει ιδιαίτερο ενδιαφέρον. Πριν θεωρήσουμε αυτό, πάντως, ας κατασκευάσουμε καμπύλες φάσης επαναφοράς ίσες με αυτές στο σχήμα 9.3 ονομαστικά, η νέα φάση ϕ σαν λειτουργία της παλιάς φάσης θ για διάφορες διεγέρσεις I : αυτές είναι προεκτάσεις της επιφάνειας $\phi=\phi(\theta,I)$ μέσα στο (ϕ,θ) επίπεδο για διάφορα I .

Από (9.10),

$$\tan \phi = \tan \theta - \frac{I}{\cos \theta}, \quad (9.11)$$



ΣΧΗΜΑ 9.4 Ο παλμός l παίρνει το σημείο $P(r=1, \text{ παλιά φάση} = \theta)$ στιγμιαία στο $S (r = \rho, \text{ καινούργια φάση} = \phi)$. (α) $0 < l < 1$. (β) $l > 1$.



ΣΧΗΜΑ 9.5 (α) Καμπύλες φάσης επαναφοράς από (9.11) για $0 < l < 1$. Από (9.12) παρατηρήστε ότι $d\phi/d\theta > 0$ για όλα τα l . (β) καμπύλες φάσης επαναφοράς από (9.11) για $l > 1$. Εδώ για μια κλίμακα του θ , $d\phi/d\theta < 0$ και όχι για όλες τις νέες φάσεις ϕ που μπορούν να προκύψουν.

Αυτά δίνουν ϕ , με όρους του θ για ένα δεδομένο l . Ας υποθέσουμε πρώτα ότι $0 < l < 1$. Τότε είναι σαφές ποιοτικός από το σχήμα 9.4 όπου για $0 < \theta < 2\pi$ και $3\pi/2 < \theta < 2\pi$, $\phi < \theta$, ενώ για $\pi/2 < \theta < 3\pi/2$, $\phi > \theta$. Έτσι, η ποιοτική φάση επαναφοράς καμπύλης ϕ έναντι του θ είναι

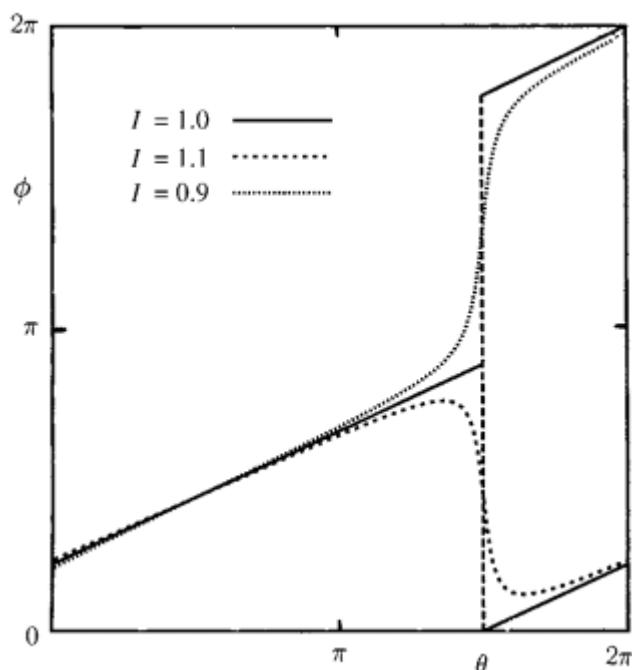
όπως δείχνεται στο σχήμα 9.5(α): περνάει τη μηδέν διέγερση διαγωνίως στο $\theta=\pi/2, 3\pi/2$. Οι ποσοτικές λεπτομέρειες δεν είναι σημαντικές εδώ. Από το 9.11, διαφοροποιώντας σε σχέση με το θ δίνει,

$$\begin{aligned} (1 + \tan^2 \phi) \frac{d\phi}{d\theta} &= 1 + \tan^2 \theta - \frac{I \sin \theta}{\cos^2 \theta} \\ &= \frac{1 - I \sin \theta}{\cos^2 \theta} \end{aligned} \quad (9.12)$$

$$\begin{cases} > 0 & \text{for all } 0 < \theta < 2\pi, \text{ if } |I| < 1. \\ < 0 & \text{for } \theta \text{ such that } \sin \theta > \frac{1}{I}. \end{cases}$$

Έτσι, στις καμπύλες επαναφοράς φάσης, εάν $0 < I < 1$, $d\phi/d\theta > 0$ για όλα τα θ όπως απεικονίζεται στο σχήμα 9.5(α). Συγκρίνοντας αυτά με τις καμπύλες στο σχήμα 9.3 είναι τοπολογικώς ίσες, έτσι το σχήμα 9.5(α) είναι Τύπος 1 καμπύλη επαναφοράς φάσης. Οι ίδιες παρατηρήσεις ισχύουν εάν $-1 < I < 0$.

Ας θεωρήσουμε τώρα, $I > 1$. Από (9.12) υπάρχει μια κλίμακα του θ όπου $d\phi/d\theta < 0$. Αναφερθείτε τώρα στο σχήμα 9.4(β) και αφήστε το P να μετακινηθεί γύρω από το κύκλο. Βλέπουμε ότι το S ποτέ δεν κινείται στο άνω ήμισυ του επιπέδου. Δηλαδή καθώς το θ διαφέρει σε ολόκληρη την περίοδο του 2π , τουλάχιστον το ϕ ποτέ δεν μπαίνει σε φάση, στην κλίμακα $(0, \pi)$, πράγματι η ακριβής κλίμακα μπορεί εύκολα να υπολογιστεί από το (9.11) ή το (9.12). Η καμπύλη επαναφοράς φάσης σε αυτή την περίπτωση ποιοτικώς είναι όπως δείχνεται στο σχήμα 9.5(β). Αυτή η καμπύλη δεν είναι τοπολογικά ίση με αυτές στο σχήμα 9.5(α). Όλες οι καμπύλες επαναφοράς φάσης με $I > 1$ είναι τοπολογικά διαφορετικές από τις καμπύλες επαναφοράς Τύπου 1. Καμπύλες επαναφοράς φάσης σαν αυτές στο σχήμα 9.5(β), ονομαστικά, καμπύλες στις οποίες καθώς η παλιά φάση θ παίρνει όλες τις αξίες φάσης στο $(0, 2\pi)$ η νέα φάση ϕ παίρνει μόνο μια υποτοποθέτηση στην πλήρη κλίμακα κύκλου και αυτές οι καμπύλες ονομάζονται καμπύλες επανατοποθέτησης Τύπου 0. Σημειώστε ότι σε τέτοιες καμπύλες η κλίση είναι $d\phi/d\theta < 0$ για κάποια κλίμακα του θ : ο μέσος όρος κλίσης



ΣΧΗΜΑ 9.6 Αλλαγή στις καμπύλες επαναφοράς φάσης της νέας φάσης ϕ σαν η λειτουργία της παλιάς φάσης θ από (9.11) για αξίες του $0 < I < 1$, $I = 1$ και $I > 1$ σημειώστε την διακλάδωση στο $I=1$

Σε αυτήν την καμπύλη είναι 0, που είναι υπεύθυνος για την ονομασία αυτού του Τύπου καμπύλης επαναφοράς. Σημειώστε επίσης, ότι καμπύλες επαναφοράς Τύπου 0 δεν μπορούν να προκύψουν μόνο από μια διέγερση φάσης. Του ίδιου τύπου καμπύλες επαναφοράς, δηλαδή, Τύπου 0 προκύπτουν για την διέγερση $I < -1$.

Ένας άλλος τρόπος για να δείξουμε ξεκάθαρα την ταλάντωση καμπύλης επαναφοράς Τύπου 0 σε Τύπο 1 καθώς το I περνάει μέσω του $I = 1$, προκύπτει, σχεδιάζοντας την νέα φάση ϕ έναντι της παλιάς φάσης θ από το (9.11). Ένα παράδειγμα που δείχνεται στο σχήμα 9.6 για αντιπροσωπευτικές αξίες του $0 < I < 1$, $I = 1$ και $I > 1$.

Για να επανατοποθετήσει κάποιος το βιολογικό ρολόι όσο το δυνατό γρηγορότερα είναι κάτι που όλοι θέλουν να κάνουν όταν υποφέρουν από jet lag. Αυτό που Winfree έχει δείξει αναμφισβήτητα είναι ότι ρυθμοί κύκλων 24ώρου είναι πολύ ευαίσθητη στο φως. Έχει εισάγει μια ολόκληρη νέα προσέγγιση στο χώρο των εσωτερικών ρολογιών. Σε σχέση με την

επανατοποθέτηση του βιολογικού ρολογιού οι άνθρωποι δε είναι βασικά διαφορετικοί από τις μύγες των φρούτων, και το ρολόι ενός ανθρώπου μπορεί να επανατοποθετηθεί με την σωστή ελαφριά διέγερση που δίνεται στο σωστό χρόνο. Από το άρθρο του Winfree (1975) είναι δυνατόν να προσδιορίσουμε πότε να δώσουμε μια δυνατή δόση φωτός ηλίου στον εαυτό μας, για να επαναφέρουμε το βιολογικό μας ρολόι μετά από μια πτήση που περνάει μέσω πολλών ζωνών χρόνου. Ο Winfree (1982, 2000) συζητάει για τα ανθρώπινα ρολόγια σώματος και τον χρόνο ύπνου και προτείνει ότι η κατανόηση τους μπορεί να έχει πρακτικές ιατρικές και ψυχιατρικές επιπτώσεις.

9.3 Μαύρες Τρύπες

Από την ανάλυση στο προηγούμενο μέρος βλέπουμε ότι καθώς η διέγερση I αυξάνεται από 0 περνάει μέσω $I=1$. Δηλαδή, υπάρχει μια μοναδικότητα στην φάση επαναφοράς για το $I=1$. Για να δούμε ξεκάθαρα τι συμβαίνει υλικά, πρέπει να θεωρήσουμε την προέκταση του $\varphi = \varphi(\theta, I)$ επιφάνειας που δίνεται από (9.11), στο (I, θ) επίπεδο για διάφορα φ , δηλαδή κατασκευάζουμε καμπύλες

$$I = \sin \theta - \cos \theta \tan \varphi \quad (9.13)$$

Για διαφορετικά φ στην κλίμακα $0 \leq \varphi \leq 2\pi$. Αν και αυτό είναι μια άσκηση στο βασικό σχέδιο καμπύλης χρησιμοποιώντας απλό λογισμό που πρέπει να γίνει με αρκετή προσοχή. Τα αποτελέσματα δείχνονται σχηματικός στο σχήμα 9.7. Ας θεωρήσουμε πρώτα την παλιά φάση κλίμακας $0 \leq \theta \leq \pi$ και υποθέσουμε, για ένα λεπτό, $\varphi = \pi/2, 3\pi/2$. Άσχετα από την αξία του φ όλες οι καμπύλες περνάνε μέσω του σημείου $I=1, \theta=\pi/2$, εφόσον εκεί $\cos \theta \tan \varphi = 0$ και $I = \sin \pi/2 = 1$ για όλα τα φ . Όλες οι καμπύλες $\pi/2 > \varphi > 0, 2\pi > \varphi > 3\pi/2$ διασταυρώνουν το $\theta=0$ άξονα στο $I = -\tan \varphi$. Για $\pi/2 < \varphi < 3\pi/2$ λίγο λογισμός στο (9.13) δίνει τις

Υπάρχουν δύο μοναδικά σημεία S_1 & S_2 που μέσα στο καθένα εισέρχεται μια συνεχής φάσης καμπύλης, κάθε φάσης στο $(0, 2\pi)$. Στην μια περίπτωση οι καμπύλες του αυξανόμενου φ τακτοποιούνται με την κίνηση του ρολογιού και στην άλλη αντίθετα.

Ας θεωρήσουμε τώρα τις επιπτώσεις αυτού του σημαντικού σχήματος (9.7). Ας υποθέσουμε ότι έχουμε ένα τέτοιο ταλαντωτή και του δίνουμε μια διέγερση I , σε μια δεδομένη φάση θ . Εφόσον $|I| < 1$ μπορούμε απλά να διαβάσουμε την νέα φάση I που δίνεται και την παλιά φάση θ και ακόμη περισσότερο, το αποτέλεσμα είναι μοναδικό. Για όλα $|I| > 1$, δεδομένης της παλιάς φάσης θ , για άλλη μια φορά η νέα φάση προσδιορίζεται μοναδικά. Σε αυτή την περίπτωση, μπορούμε να πάρουμε την νέα φάση φ για ένα δεδομένο I για δυο διαφορετικές παλιές φάσης θ . Στην προηγούμενη έχουμε αναφερόμενοι στο σχήμα 7.5, μια επανατοποθέτηση φάσης Τύπου 1, ενώ στην τελευταία είναι μια επαναφορά φάσης Τύπου 0.

Τώρα ας υποθέσουμε ότι παίρνουμε την διέγερση $I=1$ και την επιβάλλουμε στην φάση ταλαντωτή $\theta=\pi/2$. Το αποτέλεσμα στο σχήμα 9.7 είναι το μοναδικό σημείο S_1 , το οποίο δεν έχει ιδιαίτερη φάση φ που συνδέεται με αυτό, αλλά μάλλον ολόκληρη την κλίμακα $0 \leq \varphi \leq 2\pi$. Με άλλα λόγια το αποτέλεσμα αυτής της διέγερσης σε αυτή τη φάση δίνει το ενδιάμεσο αποτέλεσμα. Αυτά τα μοναδικά σημεία S_1 και S_2 είναι οι *μαύρες τρύπες* στο διάστημα διέγερσης της φάσης και είναι σημεία όπου το αποτέλεσμα της διέγερσης είναι άγνωστο. Εάν δεν είναι ακριβώς ίσον του 1, αλλά κοντά του, το αποτέλεσμα είναι σαφώς ένα ευαίσθητο θέμα, εφόσον όλες οι φάσεις φ περνούν μέσω μιας μοναδικότητας. Από πρακτικής πλευράς το αποτέλεσμα τέτοια διέγερσης στο βιολογικό ταλαντωτή είναι απρόβλεπτο. Μαθηματικώς, πάντως, εάν η ακριβής διέγερση $I=1$ επιβάλλεται ακριβώς στο $\theta=\pi/2$ δεν υπάρχει νέο αποτέλεσμα φάσης φ . Αυτό συμβαίνει στην απλή κατάσταση του εκκρεμούς όταν δίνεται ακριβώς ο σωστός παλμός όταν το εκκρεμές περνάει ακριβώς μέσω της καθέτου θέσης. Στην πρακτική, για να σταματήσουμε τελείως το πραγματικό εκκρεμές είναι σαφώς αρκετά δύσκολο, ακόμη και εάν έρθουμε πολύ κοντά στις μαθηματικά υπολογίσιμες καταστάσεις το αποτέλεσμα της φάσης θα ήταν κατά πολύ μη διακριτό.

Είναι σαφές ότι οι παραπάνω αντιλήψεις λόγω του Winfree (1970, βλέπε επίσης 2000) είναι εφαρμόσιμες σε οποιοδήποτε ενδογενή ταλαντωτή, έτσι τα αποτελέσματα και οι επιπλοκές είναι γενικές. “Ένα χαρακτηριστικό κλειδί, των βιολογικών ταλαντωτών που μπορεί να δείξει επανατοποθέτηση Τύπου 1 και Τύπου 0 φάσης είναι ότι υπάρχουν παλμοί και φάσεις στο παλιό διάστημα φάσης διέγερσης το οποίο αντιστοιχεί με τις μαύρες τρύπες. Η πιο σημαντική εφαρμογή ίσως είναι ότι υπάρχει στους ταλαντωτές μία διέγερση η οποία εάν εφαρμοστεί με μία ειδική φάση θα μηδενίσει την ταλάντωση τελείως. Η συνέχεια της διαφωνίας για την ύπαρξη των μαύρων τρυπών είναι ότι όπως η διέγερση αυξάνεται συνέχεια, η μετάβαση από τον Τύπο 1 στον Τύπο 0 στην επαναφορά συμβαίνει σε μία συγκεκριμένη αξία, τότε η μαύρη τρύπα υπάρχει στις αξίες μετάβασης επαναφοράς της φάσης και διέγερσης.

Ας θεωρήσουμε τώρα μερικά από τα πειραματικά στοιχεία των μαύρων τρυπών και μηδενισμού στους πραγματικούς ταλαντωτές.

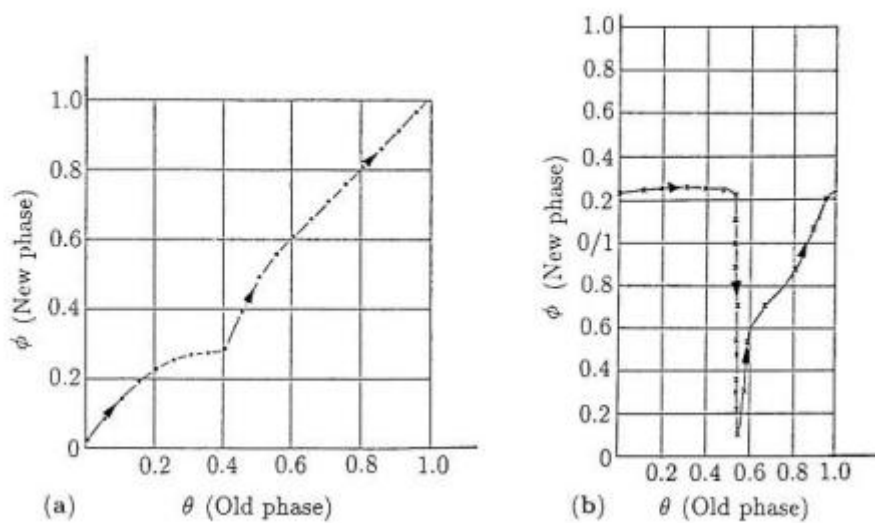
9.4 Μαύρες Τρύπες στους Πραγματικούς Ταλαντωτές

Τώρα υπάρχουν αρκετές καταγεγραμμένες πειραματικές περιπτώσεις του Τύπου 0 φάσης επαναφοράς και μηδενισμού βασικής ταλάντωσης από κατάλληλη διέγερση στη σωστή φάση-όλα όπως προβλήθηκαν παραπάνω. Εκτός από τις περιπτώσεις που συζητούμε σε αυτό το μέρος υπάρχει, π.χ. ο Τύπος 0 στην αντίδραση φάσης καμπύλης υπολογισμένη στην *Hydra attenuata* από Taddei-Ferretti και Cordella (1976), η εργασία του Pinsker (1977) για τους νευρώνες που εκρήγνυνται της *Aplysia* και διαταράσσονται από αποτελέσματα σημείου επαφής – πάλι μία περίπτωση Τύπου 0 - και η εργασία του Guttman και άλλων (1980). Η οποία δείχνει μηδενισμό στον άξονα μεμβράνης νευρώνα ταλαντωτή καλαμαριού. Πριν περιγράψουμε με λεπτομέρεια μια πειραματικά περίπτωση, δίνουμε την άμεση επαλήθευση του Best (1979) η ύπαρξη των μαύρων τρυπών στο

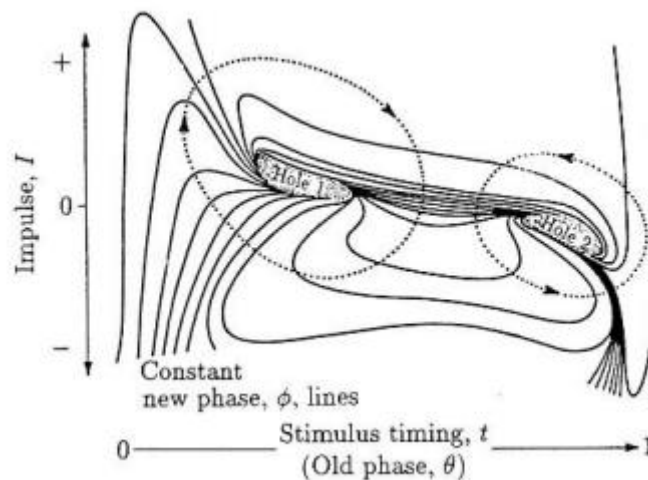
μοντέλο Hodgkin–Huxley που συζητήθηκε στο κεφάλαιο 7 μέρος 7.5 που δίνει ταλαντώσεις μοντέλων στην χωρική στερεωμένη μεμβράνη του άξονα γιγάντιου καλαμαριού.

Το μοντέλο του Hodgkin–Huxley (1952) για την χωρική στερεωμένη πυροδότηση του νευρώνα του άξονα καλαμαριού από το σύστημα εξίσωσης (7.37) και (7.38) δείχνει ταλαντώσεις οριακού κύκλου. Στο μέρος 7.5 δείξαμε ότι το μοντέλο FitzHugh–Nagumo είχε συμπεριφορά περιοδικού οριακού κύκλου. Ο Best (1979) ερεύνησε αριθμητικώς το πλήρες Hodgkin–Huxley μοντέλο (7.37) και (7.38) με ένα εφαρμοσμένο ρεύμα στην κλίμακα όπου οι ταλαντώσεις οριακού κύκλου έλαβαν χώρα. Μετά διατάραξε τον ταλαντωτή εκθέτοντάς τον σε αλλαγές volt (αυτές είναι η διέγερση), με την άποψη της πειραματικής συμπλήρωσης των αποτελεσμάτων. Ως αναμενόταν βρήκε Τύπου 1 και Τύπου 0 καμπύλες επαναφοράς της φάσης. Το σχήμα 9.8 ένα παράδειγμα για κάθε μία.

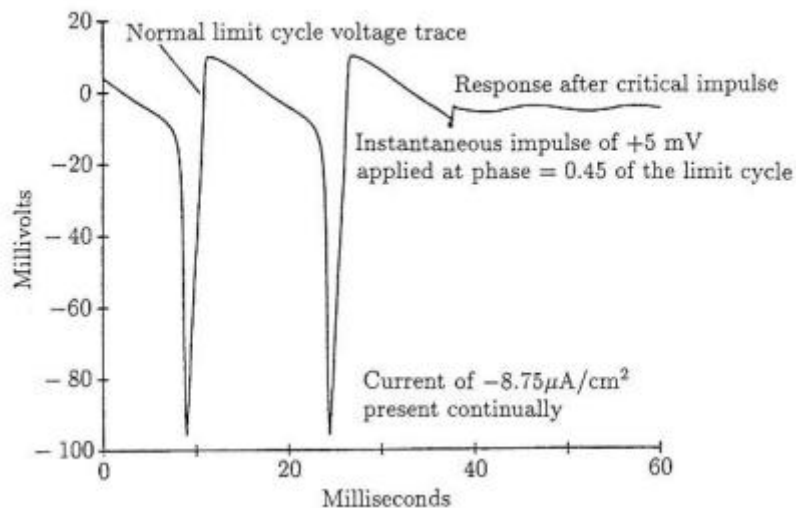
Η ύπαρξη μιας μαύρης τρύπας ή άκυρου διαστήματος προέκυψε στις εξομοιώσεις του Best (1979) από μία μετάβαση από ένα Τύπου 1 σε ένα Τύπου 0 καμπύλες επαναφοράς, καθώς αύξησε την διέγερση με volt. Αυτό είναι όπως μπορεί να περιμέναμε από το σχήμα 9.8, όπου τα σχήματα 9.8 (α) και (β) είναι τοπολογικά διαφορετικά και έτσι διαχωρίζεται από κάποια κατάσταση διακλάδωσης. Λόγω των εκ των προτέρων υπολογισμών σε όποια αριθμητική εξομοίωση, δεν είναι δυνατόν να προσδιορίσουμε ένα μοναδικό σημείο όπως στο σχήμα 9.7. Αντί αυτού υπάρχει μια περιοχή γύρω από τη μοναδικότητα, μαύρες τρύπες ή άκυρο διάστημα, όπου, μετά από κατάλληλη διαταραχή στην κατάλληλη κλίμακα της παλιάς φάσης. Η καινούργια φάση είναι απροσδιόριστη. Το σχήμα 9.9 δείχνει τα αποτελέσματα που βρέθηκαν από τον Best (1979). Εκτός από τις περιοχές με σκιά υπάρχει μοναδική επανατοποθέτηση φάσης φ για μια δεδομένη παλιά φάση θ , και διέγερση I , σημειώστε πάντως ότι υπάρχει ένα (I, θ) υποδιάστημα όπου είναι δυνατόν να έχουμε το ίδιο φ για δύο θ s και ένα μοναδικό I . Σημειώστε επίσης τη νέα φάση.



ΣΧΗΜΑ 9.8 (α) Ο τύπος καμπύλης φάσης επαναφοράς για το Hodgkin και Huxley (1952) όταν ο ενδογενής ταλαντωτής εκτέθηκε σε διαταράξεις volt του 2mV. Η περίοδος του κύκλου έχει ομαλοποιηθεί στο 1. Ο μέσος όρος κλίσης στο γράφημα είναι 1. **(β)** Η καμπύλη φάσης επαναφοράς Τύπου 0 με διαταράξεις volt 60mV με κλίση μέσου όρου 0. (Redrawn από Best 1979).



ΣΧΗΜΑ 9.9 Ταλαντώσεις volt στο Hodgkin και Huxley σύστημα μοντέλου (7.37) και (7.38) και η ανταπόκριση όταν εκτίθενται σε μια κρίσιμη διέγερση (εδώ 5mV) στο 0.45 μέσω της φάσης ομαλοποιούμενη στο 1. Best (1959). Το ίδιο εφαρμοσμένο ρεύμα χρησιμοποιήθηκε όπως στα σχήματα 9.8 και 9.9.



ΣΧΗΜΑ 9.10 Η τάση ταλάντωσης στο σύστημα μοντέλο Hodgkin-Huxley (7.37) και (7.38) και η ανταπόκριση όταν υποβάλλονται σε κρίσιμα ερεθίσματα (εδώ 5 mV) σε 0,45 μέσα από τη φάση, να εξομαλύνονται προς 1. (Μετά τον Best 1979). Το ίδιο ισχύει στην τρέχουσα φάση που χρησιμοποιήθηκε στις εικόνες 9.8 και 9.9.

Αξίες διαφέρουν μέσω ενός ολοκληρωμένου κύκλου τρόπου κίνησης ρολογιού, γύρω από την Τρύπα 1 και με τρόπο αντίθετο της κίνησης ρολογιού γύρω από την Τρύπα 2 όπως δείχνεται στο σχήμα. Ένα χαρακτηριστικό κλειδί να θυμόμαστε για την διέγερση γραμμών σχήματος χαρτών όπως στο σχήμα 9.9 είναι η σύγκλιση των γραμμών σχήματος στη μαύρη τρύπα, μια για θετική διέγερση και μια για αρνητική διέγερση.

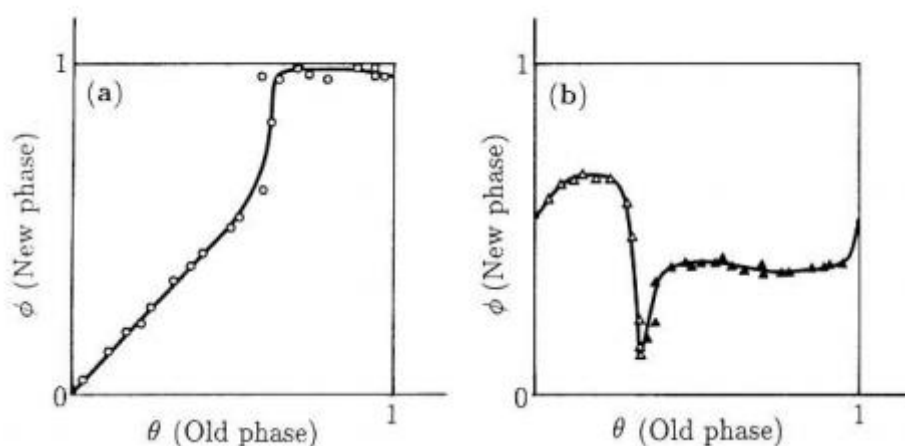
Μια άλλη κρίσιμη ιδιότητα των μαύρων τρυπών είναι ότι εάν ο ενδογενής ταλαντωτής εκτίθεται σε μια κρίσιμη διέγερση στην κατάλληλη φάση, η ταλάντωση εξαφανίζεται. Ο Best (1979) το έδειξε με το σύστημα μοντέλου Hodgkin και Huxley, το αποτέλεσμα δείχνεται στο σχήμα 9.10. Σημειώστε τον μηδενισμό της ενδογενούς ταλάντωσης. Ο Guttman κ.ά (1980) έδειξαν πειραματικώς ότι επαναλαμβανόμενη πυροδότηση σε χωρικά στερεωμένους άξονες, βυθισμένους σε μια αδύναμη διάλυση ασβεστίου, σταμάτησε από μια διέγερση σωστού μεγέθους εφαρμοσμένου σε ένα ειδικό χρόνο του κύκλου.

Ο Jalife και Antzelevitch (1979) διεξήγαγε όμοια εργασία για τους κανονικούς χτύπους καρδιακού βηματοδότη κυττάρων, η οποία είναι, βεβαίως άμεσα σχετιζόμενη με τον βηματοδότη

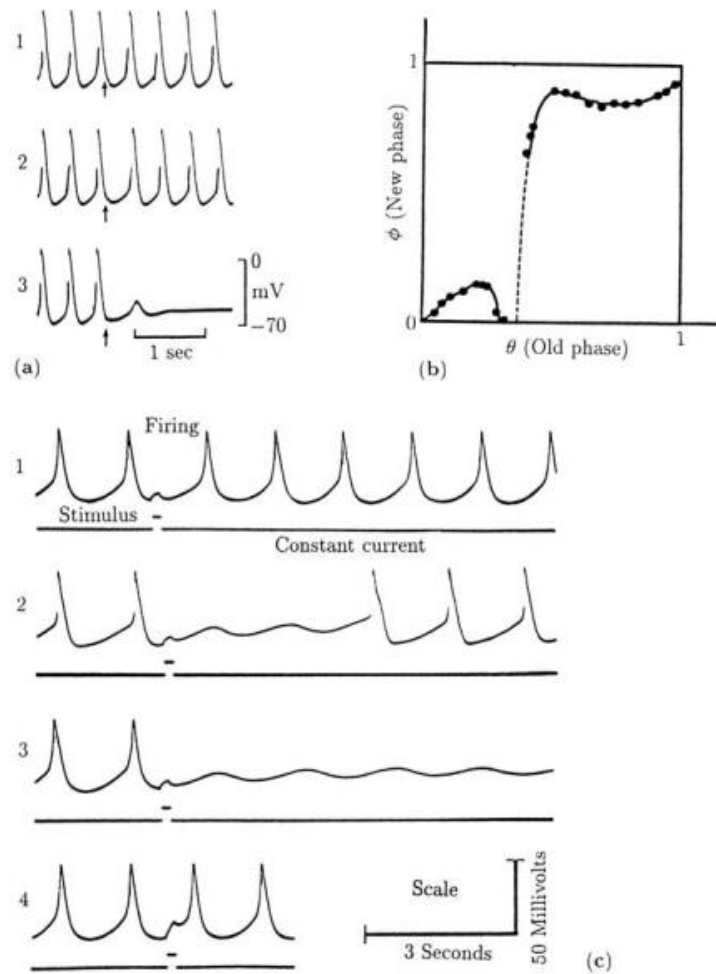
καρδιάς. Χρησιμοποίησαν ιστούς από καρδιές σκύλων, γατιών και μοσχारीών και εξέθεσαν την βασική ταλάντωση σε ηλεκτρική διέγερση. Από τα πειράματά τους πήραν καμπύλες επαναφοράς φάσης οι οποίες έδειξαν καμπύλες επαναφοράς Τύπου 1 και Τύπου 2. Το σχήμα 9.11 δείχνει μερικά από τα αποτελέσματά τους.

Από τις καμπύλες επαναφοράς στο σχήμα 9.11 θα περιμέναμε μια μετάβαση τιμής αξιών για τη διάρκεια διέγερσης, η οποία καταστρέφει την ταλάντωση, ονομαστικά, στο άκυρο διάστημα ή η μαύρη τρύπα του ενδογενούς καρδιακού ταλαντωτή. Πράγματι είναι αυτό που βρέθηκε όπως δείχνει το σχήμα 9.12 (α). Το σχήμα 9.12 (β) δείχνει την καμπύλη επαναφοράς με τη διέγερση κοντά στη μετάβαση αξίας, ενδιάμεσα στις αξίες στα σχήμα 9.11 (α) και (β). Το σχήμα 9.12 (γ) δείχνει καταστροφή διέγερσης της κανονικής ταλάντωσης στους ιστούς καρδιάς σκύλου.

Ο A. T. Winfree για κάποια χρόνια ερευνά τις πιθανές αιτίες ξαφνικού καρδιακού θανάτου και τη σχέση τους με την τοπολογία ταλάντωσης του βηματοδότη.



ΣΧΗΜΑ 9.11 Φάση επαναφοράς καμπύλης, σε φυσιολογική κατάσταση και στη σειρά που χρησιμοποιείται παραπάνω που προέκυψε από τον Jalife και Antzelevitch (1979) εφαρμόζοντας μία σύντομη πρόσφατη διέγερση στα κύτταρα του βηματοδότη ο οποίος πυροδοτήθηκε αυθόρμητα περιοδικώς. (α) επαναφορά Τύπου 1 που προέκυψε όταν η διάρκεια διέγερσης ήταν επαρκώς σύντομη, εδώ 10 msec (β) επαναφορά Τύπου 0 με διέγερση χρόνου 50msec (φωτογραφίες του J. Jalife και με άδεια αναπαραγωγής)



ΣΧΗΜΑ 9.12 Πειραματικά αποτελέσματα που προέκυψαν από τον Jalife και Antzelevitch (1979): **(α)** τα ίχνη μικροηλεκτροδίου της δυναμικής υπερμεμβράνης του παλλόμενου καρδιακού ιστού (πάρθηκε από γατάκι) όταν εκτέθηκε σε μια αποπολική διέγερση ρεύματος 50msec διάρκειας, σε διαδοχικά αργότερους χρόνους στον κύκλο. Όταν ο χρόνος της διέγερσης εφαρμόστηκε στα 130msec στον κύκλο, όντως στο ίχνος 3, η ταλάντωση ήταν τελείως καταπιεσμένη. **(β)** η καμπύλη επαναφοράς για τη μεσαία διέγερση διάρκειας ήταν 30msec, δηλαδή μεταξύ αυτών στα σχήματα 9.1 (α) και (β): εδώ η περιοδική δραστηριότητα του βηματοδότη μπορεί να καταστραφεί όπως δείχνεται στο 3^ο ίχνος στο **(α)**. **(γ)** μηδενισμός ταλάντωσης από μια διέγερση στον ιστό καρδιάς του σκύλου. Η επιπλέον μικρή διέγερση ρεύματος διαρκεί για 200msec και εφαρμόζεται σε διαδοχικά αργότερες φάσεις στον κύκλο στο 1,2,3,4. Στο 1 η επόμενη πυροδότηση είναι λίγο καθυστερημένη, ενώ στο 4 είναι προχωρημένη. (φωτογραφίες J. Jalife και αναπαραγόμενες με άδεια).

Αν και συστολή της καρδιάς εμπλέκει τον βηματοδότη, αποχωρήσεις από το φυσιολογικό συχνά εμπλέκουν την εμφάνιση κυκλοφορίας ρευμάτων συστολής, αντί την διακοπή του

μηχανισμού πυροδότησης. Στην περίπτωση των ασυντόνιστων παλμών της καρδιάς όταν οι αρρυθμίες κάνουν την καρδιά να φαίνεται λίγο σαν μια χούφτα κινούμενων σκουληκιών, ίσως μπορεί ότι μια λεπτομερή κατανόηση της εμφάνισης μοναδικών σημείων ή μαύρων τρυπών, να βοηθήσει να ρίξει φως σε αυτό το πρόβλημα. Το άρθρο στο *Scientific American* του Winfree (1986 β) ασχολείται ειδικά με την τοπολογία της ξαφνικής καρδιακής ανακοπής. Στο κεφάλαιο 1, τόμος 2 συζητούμε τα ελικοειδή εναλλασσόμενα κύματα τα οποία έχουν άμεση σχέση με τέτοια προβλήματα καρδιάς. Τα μαθηματικά προβλήματα που σχετίζονται με διπλούς και με μεγάλο χώρο διανομής ταλαντωτές οι οποίοι εκτίθενται σε ετερογενείς μεγάλου χώρου εφαρμοσμένων διεγέρσεων είναι σαφώς προκλητικοί και συναρπαστικοί, και μεγάλης βιολογικής σημαντικότητας.

9.5 Διπλοί Ταλαντωτές: Κίνητρα και Συστήματα Μοντέλου

Η εμφάνιση των βιολογικών ταλαντωτών και περιοδικών διαδικασιών στην οικολογία, επιδημιολογία, αναπτυξιακή βιολογία κ.α. είναι ένα αποδεκτό γεγονός. Είναι αναπόφευκτο ότι ένας μεγάλος αριθμός καταστάσεων, οι ταλαντωτές είναι διπλασιασμένοι με κάποιο τρόπο για να αποκτήσουν το απαιτούμενο αποτέλεσμα. Μόλις έχουμε δει πόσο σημαντικό είναι να έχεις κάποια κατανόηση των αποτελεσμάτων των διαταραχών στους ταλαντωτές. Έτσι εδώ θεωρούμε μερικά από τα αποτελέσματα του διπλασιασμού ταλαντωτών και περιγράφουμε μία από τις αναλυτικές τεχνικές κλειδί που χρησιμοποιείται για να μελετηθούν τέτοια προβλήματα. Διπλασιασμένοι οριακοί κύκλοι ταλαντωτών έχουν μελετηθεί ευρέως για πολλά χρόνια και τα αναλυτικά προβλήματα δεν είναι καθόλου ασήμαντα. Δεν αποτελεί έκπληξη η κλίμακα των φαινομένων που μπορούν να δείξουν συλλογικότητα είναι πολύ μεγαλύτερη από οποιοδήποτε μεμονωμένο ταλαντωτή που είναι σε θέση να το πράξει (βλ. π.χ. Winfree 2000). Αυτό το θέμα ερευνάται πρόσφατα με μεγάλο και

αυξημένο ενδιαφέρον, όχι μόνο στη βιολογία αλλά επίσης κάτω από τον γενικό ορισμό της μη γραμμικής δυναμικής. Πολλές από τις διαδικασίες οι οποίες έχουν παρατηρηθεί είναι ακόμα μερικώς κατανοητές. Στο υπόλοιπο αυτού του κεφαλαίου θα ασχοληθούμε κυρίως με τον συγχρονισμό των διαδικασιών όταν δεν λειτουργούν. Αυτά τα φαινόμενα συγχρονισμού μπορεί να κλειδώνουν τη φάση, τη συχνότητα συντονισμού κ.α. και όλα πηγάζουν από τον διαδραστικό πολλαπλασιασμό των ταλαντωτών οριακού κύκλου. Εδώ περιορίζουμε τη μελέτη μας στον διπλασιασμό δύο ταλαντωτών και θα θεωρήσουμε μόνο τον αδύναμο διπλασιασμό. Βασικά ακολουθούμε την ανάλυση του Neu (1979). Αργότερα στο κεφάλαιο 12 θα θεωρήσουμε ένα σημαντικό φαινόμενο σχετιζόμενο με μια αλυσίδα διπλών ταλαντωτών όταν σχηματίζουμε την νευρική τακτοποίηση σε κάποια θαλάσσια αμφίβια που μπορεί να έχουν σπονδυλική στήλη.

Πριν θεωρήσουμε το μαθηματικό πρόβλημα, θα ήταν θεμιτό να περιγράψουμε σύντομα ένα από τα πειραματικά κίνητρα για το ιδιαίτερο σύστημα μοντέλου που βλέπουμε. Οι Marek και Stuchl (1975) ερεύνησαν το αποτέλεσμα διπλασιάζοντας δύο Belousov–Zhabotinskii συστήματα αντίδρασης με διαφορετικές παραμέτρους, και όποιες διαφορετικές περιοδικές ταλαντώσεις. Το έκαναν αυτό έχοντας κάθε αντίδραση σε μια ξεχωριστή δεξαμενή αντιδραστήρα και διπλασιασμένους μέσω μιας ανταλλαγής υλικού μεταξύ τους δια μέσω ενός τρυπημένου τοίχου.

Παρατήρησαν ότι εάν οι αυτόνομοι ταλαντωτές είχαν σχεδόν την ίδια συχνότητα τότε η διαφορά της φάσης έτεινε προς μια σταθερά αξία καθώς περνούσε ο χρόνος: αυτό είναι γνωστό ως κλείδωμα της φάσης (phase locking). Πάντως, εάν η διαφορά στις αυτόνομες συχνότητες ήταν πολύ μεγάλες τότε το κλείδωμα της φάσης δεν επέμεινε αλλά αντί αυτού το διπλασιασμένο σύστημα είχε μεγάλα διαστήματα αργής διαφοράς στη διαφορά φάσης διαχωρισμένη από ταχύτατες διακυμάνσεις σε μικρά διαστήματα. Η ανάλυση που δίνουμε τώρα θα εξηγήσει αυτά τα φαινόμενα.

Στην αναλυτική μας μελέτη σε διπλασιασμένους ταλαντωτές οριακού κύκλου, δεν είναι αναγκαίο να ξέρουμε με λεπτομέρεια το ειδικό σύστημα που προβάλλουν. Πάντως, εν όψει των παραπάνω

πειραμάτων, έχουμε το σύστημα αντίδρασης Belousov υπόψη. Αν υποθέσουμε ότι οι ταλαντωτές οριακού κύκλου είναι ομοιότυποι και ότι κάθε ένας, από μόνος του ελέγχεται από τις εξισώσεις

$$\frac{dx_i}{dt} = F(x_i, y_i), \quad \frac{dy_i}{dt} = G(x_i, y_i), \quad i = 1, 2, \quad (9.14)$$

Όπου οι μη γραμμικές λειτουργίες F και G αντιπροσωπεύουν τη δυναμική του ταλαντωτή. (Θα μπορούσαν να είναι π.χ. οι λειτουργίες προς τα δεξιά του (8.27), ενός από των δύο αντιδράσεων μοντέλα για την αντίδραση Belousov, που συζητήθηκε στα μέρη 8.4 και 8.5, ή στη διαδραστική δυναμική σε ένα θύμα – θύτης μοντέλο όπως αυτό που δίνεται από (3.18) στο κεφάλαιο 3, μέρος 3.3). Υποθέτουμε οι λύσεις του (9.14) δείχνουν μια σταθερή συμπεριφορά οριακού κύκλου με περίοδο T που δίνεται από

$$x_i = X(t + \psi_i), \quad y_i = Y(t + \psi_i), \quad i = 1, 2, \quad (9.15)$$

Όπου εδώ το ψ_i είναι αυθαίρετα σταθερά. Έτσι

$$X(t + \psi_i + T) = X(t + \psi_i), \quad Y(t + \psi_i + T) = Y(t + \psi_i), \quad i = 1, 2.$$

Έτσι για να συνθέσουν τον αδύναμο διπλασιασμό με ένα εύκολο (όπως θα δούμε) αλλά ακόμη γενικό τρόπο που θεωρούμε το μοντέλο συστήματος

$$\begin{aligned}
\frac{dx_1}{dt} &= F(x_1, y_1) + \varepsilon\{k(x_2 - x_1) + \lambda f(x_1, y_1)\}, \\
\frac{dy_1}{dt} &= G(x_1, y_1) + \varepsilon\{k(y_2 - y_1) + \lambda g(x_1, y_1)\}, \\
\frac{dx_2}{dt} &= F(x_2, y_2) + \varepsilon k(x_1 - x_2), \\
\frac{dy_2}{dt} &= G(x_2, y_2) + \varepsilon k(y_1 - y_2),
\end{aligned}
\tag{9.16}$$

Όπου $0 < \varepsilon \ll 1$ και $k > 0$ είναι μια διπλή σταθερά. Όταν $\varepsilon=0$ οι ταλαντωτές διπλασιάζονται και αυτές οι εξισώσεις μειώνουν το (9.14). Η γενικότητα στο σχήμα (9.16) πηγάζει από τους λ -όρους. Εάν, $\varepsilon=0$ και $\lambda=0$ οι δυο ταλαντωτές είναι ακριβώς ίδιοι με τις μη διπλές λύσεις όπως η (9.15). Εάν το $\varepsilon=0$ και $\lambda=0$, δυο διαφορετικοί ταλαντωτές διπλασιάζονται, με τους ε -όρους, στις πρώτες δυο εξισώσεις. Ο ειδικός διπλασιασμός που έχουμε επιλέξει, που αντιπροσωπεύεται από τους k -όρους, είναι ανάλογος στις διαφορές $x_1 - x_2$ και $y_1 - y_2$. Στην περίπτωση των Marek και Stuchl's (1975) πειραμάτων, αντανακλά το γεγονός ότι υπάρχει μια μαζική μεταφορά ειδών, ένα είδος προσέγγισης της ροής διάχυσης. Στην περίπτωση των αλληλεπιδρώντων πληθυσμών μπορεί να θεωρηθεί σαν μια μαζική μεταφορά των ειδών, ένα είδος προσέγγισης ροή διάχυσης. Στην πραγματικότητα, όταν θεωρούμε ενδοκατοιακή επιρροή στην δυναμική του πληθυσμού, ενσωματώνεται συχνά με αυτόν τον τρόπο: υπολογίζει ολικά διαστηματικά αποτελέσματα, χωρίς όρους διάχυσης, οι οποίοι βέβαια θα έφτιαχναν την μερική διαφορική εξίσωση συστημάτων του μοντέλου. Αυτά θα τα δούμε αργότερα.

9.6 Κλείδωμα Φάσης Ταλαντωτών: Συγχρονισμός Πυγολαμπίδων

Όταν οι βιολογικοί ταλαντωτές διπλασιάζονται μπορεί να αυξηθούν σε μια εκπληκτική πλούσια σειρά φαινομένων όπως ρυθμός διαχωρισμού, κλείδωμα φάσεων κ.α. Τα μαθηματικά των συνδεδεμένων ταλαντωτών είναι πρόκληση και μπορεί να είναι σύνθετη και εμπλεγμένη. Υπάρχει μια τεράστια φιλολογία του θέματος από το πιο αφηρημένο στο πιο πρακτικό, όπως η συγχρονικότητα στη λειτουργία του ανθρώπινη κύκλου ύπνου-εγρήγορσης (Strogatz 1986). Το ωραίο (επιστημονικώς και οπτικώς) βιβλίο στα βιολογικά ρολόγια από τον Winfree (1987) συζητάει για βιολογικά ρολόγια σε μια ευρεία ποικιλία κλάδων με έμφαση στους ρυθμούς κίνησης ρολογιού φάσης επαναφοράς. Βλέπε επίσης, το βιβλίο *όταν ο χρόνος καταρρέει* (Winfree 1987) το οποίο ασχολείται κυρίως με καρδιακούς ρυθμούς. Το εισαγωγικό βιβλίο από τον Glass and Mackey (1988) έχει πολλά παραδείγματα ρυθμικών φαινομένων που συνδέονται με τα βιολογικά ρολόγια. Οι εφαρμογές είναι κυρίως στην φυσιολογία. Το μη τεχνικό άρθρο του Scientific American του Strogatz και Stewart (1993) περιγράφει μια ποικιλία φαινομένων συγχρονισμού που έχει ενδιαφέρον που περιλαμβάνει μια αξιόλογη φωτογραφία πυγολαμπίδων που λάμπουν συγχρονισμένα. Αυτό είναι ένα θέμα που συζητάμε παραπάνω.

Ένα ενδιαφέρον πρακτικό, παράδειγμα, όπου τα μαθηματικά και η βιολογία ποτ είναι πολύ στενά συνδεδεμένα, μελετήθηκε από τον Glass και τους συνεργάτες του (Guevara κ.α. 1981, Guevara και Glass 1982, Keener και Glass 1984). Το μοντέλο είναι στενά συνδεδεμένο με αυτό που συζητάμε παραπάνω, αλλά το δικό τους δίνει αύξηση σε μια μη γραμμική διαφορά εξίσωσης του τύπου που συζητήσαμε στο κεφάλαιο 2. Δηλώνουν από το φ_i την φάση λίγο πριν μια λειτουργία δέλτα διέγερσης, δίνεται στο σύστημα. Δηλαδή φ_{i+1} ένα ξεχωριστό μοντέλο, που δίνεται από

$$\phi_{i+1} = g(\phi_i) + 2\pi \tau \pmod{2\pi},$$

Όπου g είναι μια λειτουργία του ϕ_i , μια λειτουργία που ήταν μετέπειτα προσδιορισμένη από πείραμα σε ένα ειδικό σύστημα, και τ είναι η φυσιολογική διέγερση περιόδου σε σχέση με το μήκος του κύκλου. Σταθερές καταστάσεις αυτής της εξίσωσης, αντιστοιχούν σε κλειδωμά φάσης. Η προκαταρκτική ανάλυση είναι η ίδια με αυτή στο κεφάλαιο 2. Οι Guevera και Glass (1982) χρησιμοποίησαν αυτή την εξίσωση ώστε να μελετήσουν την είσοδο της βασικής εξίσωσης (9.4) παραπάνω εκτεθειμένη σε μια περιοδική λειτουργία δέλτα διέγερσης. Για μια κλίμακα παραμέτρων επίσης βρήκαν χαοτική συμπεριφορά. Ακόμη και τέτοιες απλές εξίσωσης μπορούν να δώσουν αύξηση, όπως έχουμε δει σε μια πληθώρα σύνθετων και απρόσμενων λύσεων. Αυτό που είναι ιδιαίτερα ενδιαφέρον για αυτή την εργασία είναι ότι μετά την ανάλυση Guevera κ.α. (1981), μέτρησε πραγματικά την επαναφορά καμπύλης πειραματικώς, για μια προετοιμασία αυθόρμητων παλμών εμβρυονικών κυττάρων καρδιάς. Σε μια φαρδιά κλίμακα πλάτους και συχνοτήτων μπόρεσαν να προβλέψουν τους ρυθμούς που παρατηρήθηκαν, περιλαμβανομένων κλειδωμάτων φάσης και χαοτικών ρυθμών. Αυτό είναι ένα άριστο παράδειγμα πώς το μαθηματικό μοντέλο και ανάλυση βοήθησε να επεκτείνουν την αντίληψή μας ενός σημαντικού και σύνθετου βιολογικού φαινομένου. Φαίνεται ότι δεν υπάρχει τέλος στις προκλήσεις του μοντέλου που συνδέονται με διπλασιασμένους ταλαντωτές στις βιοιατρικές επιστήμες. Εδώ μόνον αγγίζουμε το θέμα.

Παρακάτω συζητούμε με λίγο περισσότερη λεπτομέρεια ένα ιδιαίτερα γνωστό βιολογικό παράδειγμα. Στους τομείς 9.7 και 9.9 συζητούμε με τον αδύναμο διπλασιασμό δύο ταλαντωτών τους οποίους αναλύσουμε χρησιμοποιώντας μοναδικές διαταράξεις τεχνικής. Ένα άλλο παράδειγμα, που εμπλέκει πολλούς ταλαντωτές, συζητείται αργότερα στο κεφάλαιο 12.

Ένα εντυπωσιακό και καλά γνωστό οπτικό παράδειγμα διπλασιασμένων βιολογικών ταλαντωτών είναι μια συγχρονία της περιοδικής λάμψης φωτός από μεγάλες ομάδες σταθερών πυγολαμπίδων. (*Pteroptyx malaccae*). Ήταν τα αρσενικά που

έλαμπαν για να προσελκύσουν τα θηλυκά που πετούν γύρω φάχνοντας για αρσενικά με ιδιαίτερη ελκυστική λάμψη. Πολλές πειραματικές μελέτες έχουν πιστοποιήσει την ικανότητα της ατομικής πυγολαμπίδας (και άλλων εντόμων) να ποικίλουν την περίοδο των λάμψεων του φωτός. Το Scientific American με άρθρο του, από τον Buck & Buck (1976) είναι μια πολύ καλή εισαγωγή στο θέμα του συγχρονισμού της πυγολαμπίδας. Ο Buck (1988) ανασκοπεί την βιολογική φιλολογία στη σύγχρονη ρυθμική λάμψη αυτών των πυγολαμπίδων. Αρχική εργασία από τον Hanson (1978) έδειξε ότι μια ατομική πυγολαμπίδα μπορεί να αλλάξει τη φάση της εκπομπής φωτός του ταλαντωτή, η οποία ελέγχεται από ενδογενή βηματοδότη νεύρων, και να συγχρονίζεται, ή να εισέρχεται σε μια λάμψη φωτός εφόσον η περιόδός του ήταν στην γειτονιά της φυσικής περιόδου της πυγολαμπίδας για περίπου 0.9 δευτερόλεπτα. Εάν η περίοδος της διέγερσης του ψεύτικου φωτός ήταν πολύ μακριά από τη φυσική περίοδο η είσοδος ήταν δυνατή. Μερικές πυγολαμπίδες είναι καλύτερες στην είσοδο από άλλες. *Pteroptyx malaccae* φαίνεται να είναι κυρίαρχοι, μπορώντας να αλλάξουν τη συχνότητά τους σχεδόν 15%. Υπάρχουν διάφορα μαθηματικά μοντέλα συγχρονισμένων πυγολαμπίδων συγκεκριμένα από τον Rinzel και Ermentrout (1983), ο Ermentrout (1991) και ο Mirollo και ο Strogatz (1990). Εδώ συζητούμε μόνο το απλό αλλά αποτελεσματικό, μοντέλο του Rinzel και Ermentrout (1983).

Όπως στο μέρος 9.1 ας σημειώσουμε τη φάση του ταλαντωτή πυγολαμπίδας σε χρόνο t από $\theta(t)$ και ας αφήσουμε τη φυσική τους συχνότητα να είναι ω , δηλ. εν απουσία εξωτερικής διέγερσης, η φάσης ικανοποιεί

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega. \quad (9.17)$$

Για να είμαστε συγκεκριμένοι, υποθέτουμε ότι ο ταλαντωτής πυροδοτεί και το φως λάμπει στο $\theta=0$. Ας σημειώσουμε την εξωτερική φάση από $\theta_e(t)$, το οποίο έχει μια συχνότητα ω_e και έτσι ικανοποιεί

$$\frac{d\theta_e}{dt} = \omega_e. \quad (9.18)$$

Η πυγολαμπίδα προσπαθεί να συγχρονίσει την συχνότητα της, σε αυτή της εξωτερικής διέγερσης, αποκτώντας ταχύτητα, εάν αργεί πολύ και καθυστερεί εάν είναι πολύ γρήγορη. Ένα απλό μοντέλο το οποίο καλεί αυτό είναι

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega + I \sin(\theta_e - \theta), \quad (9.19)$$

όπου η παράμετρος $I > 0$. Το μέγεθος της διέγερσης, I , είναι ένα μέτρο του πόσου αποτελεσματική είναι η πυγολαμπίδα στο να αλλάζει την συχνότητα της. Εάν θ_e , είναι μπροστά από το θ ($0 < \omega_e - \omega < \pi$) τότε $\theta > \omega$ και η πυγολαμπίδα προσπαθεί να αυξήσει την ταχύτητα της. Εάν $\theta < \omega$ η πυγολαμπίδα προσπαθεί να μειώσει ταχύτητα. Αυτή η σύνθεση (9.19) είναι μια ειδική περίπτωση της εξίσωσης για επαναφορά φάσης, εξίσωση (9.5). Ένας όμοιος τύπος της υπόθεσης, βασισμένος σε μια λειτουργία του $\theta - \theta_e(t)$ αλλά σε μια πιο σύνθετη κατάσταση, χρησιμοποιείται παρακάτω στο κεφάλαιο 12, μέρος 12.3.

Όταν το ενδιαφέρον μας είναι να προσδιορίσουμε πότε θα προκύψει η συγχρονία, είναι ενημερωτικό, όπως δείχνουμε παρακάτω και ιδιαίτερα στο κεφάλαιο 12, μέρος 12.3 να θεωρήσουμε την εξίσωση για την διαφορά, ϕ σε φάσεις, δηλαδή $\phi = \theta - \theta_e$. Από (9.18) έχουμε

$$\frac{d\phi}{dt} = \frac{d\theta_e}{dt} - \frac{d\theta}{dt} = \omega_e - \omega - I \sin \phi, \quad \phi(t) = \theta_e(t) - \theta(t). \quad (9.20)$$

Εάν εισάγουμε νέες μεταβλητές

$$\tau = It, \quad \delta = \frac{(\omega_e - \omega)}{I} \quad (9.21)$$

Η εξίσωση για ϕ γίνεται

$$\phi' = \frac{d\phi}{d\tau} = \delta - \sin\phi. \quad (9.22)$$

Η αδιάστατη παράμετρος δ έχει μια φυσική ερμηνεία: είναι ένα μέτρο διαφοράς μεταξύ της εσωτερικής συχνότητας και της φυσικής στη δύναμη της διέγερσης, I . Όπως είδαμε στους τομείς 9.2 και 9.3, το μέγεθος του I είναι κρίσιμο.

Ενδιαφερόμαστε για την σταθερή κατάσταση λύσεων του (9.22) και την σταθερότητα τους. Εάν έχουμε μια σταθερή κατάσταση λύσης, $\phi_s > 0$ π.χ. αυτό σημαίνει από (9.20) ότι η εξωτερική διέγερση φάσης, θ_e θα είναι πάντα μπροστά από τη φάση της πυγολαμπίδας, θ , από ένα συνεχές ποσό. Άρα, ο ταλαντωτής πυγολαμπίδας, είναι κλειδωμένος στην φάση της διέγερσης αλλά λάμπει αμέσως μετά. Αν $\delta=0$, $\phi=0$ είναι μια λύση της (9.22) και σε αυτήν την περίπτωση. Εάν, $\phi=0$ είναι σταθερό, οι ταλαντωτές λάμπουν με διαφορά φάσης μηδέν και έτσι είναι συγχρονισμένοι. Το θέμα της εισόδου βασίζεται στις σταθερές καταστάσεις της (9.22) και τη σταθερότητα τους.

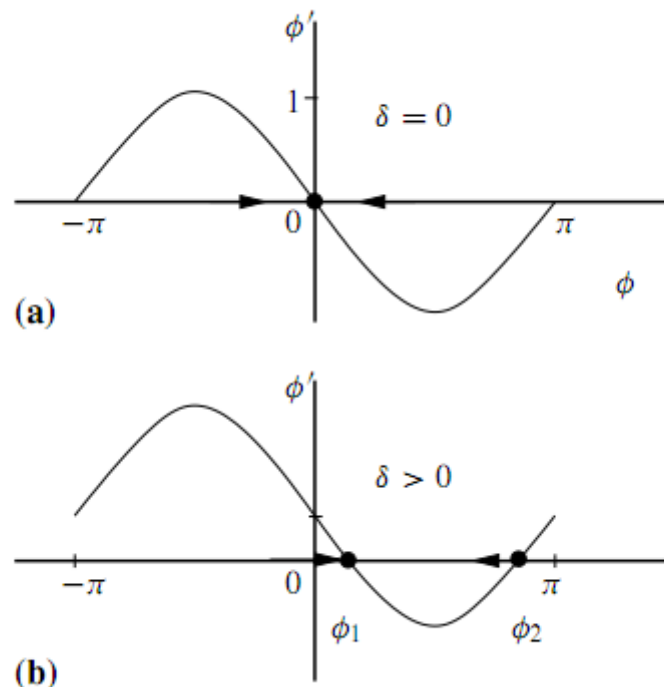
Στο κεφάλαιο 1, είδαμε ότι αυτό που χρειάστηκε να κάνουμε ήταν, εκ του αποτελέσματος, να σχηματίσουμε την δεξιά πλευρά της (9.22), να διαβάσουμε τις σταθερές καταστάσεις και να σημειώσουμε εάν η κλίση ήταν θετική ή αρνητική. Το σχήμα 9.13 δείχνει τις πιθανότητες της κύριας λύσης για $\delta \geq 0$.

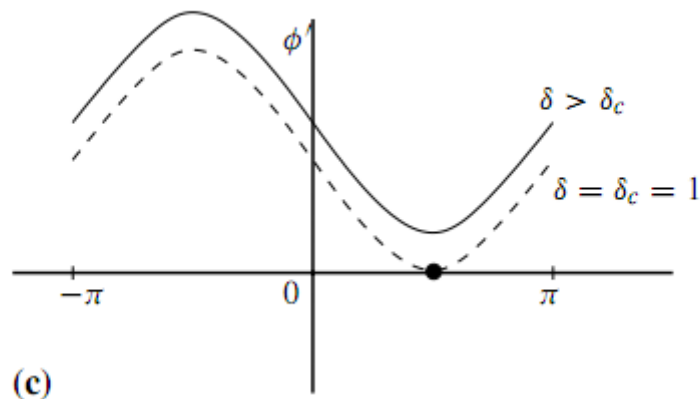
Η σταθερότητα των καταστάσεων προσδιορίζεται από την κλίση της σταθερής κατάστασης-σταθερή εάν η κλίση είναι αρνητική και ασταθής εάν είναι θετική. Με αυτό το μοντέλο υπάρχει μόνο μια σταθερή κατάσταση όταν η πυγολαμπίδα και η διέγερση φάσης είναι κλειδωμένες εάν $-1 < \delta < 1$. Η κατάσταση $-1 < \delta < 0$ είναι ίδια με αυτή στο σχήμα 9.13 αλλά με $\delta < 0$.

Στο σχήμα 9.13(β), η σταθερή κατάσταση είναι $0 < \phi_1 < \pi$ και έτσι η πυγολαμπίδα πρέπει να αυξήσει τη συχνότητα της στο κλείδωμα της φάσης. Εάν, $\delta > \delta_c = 1$, όπως στο σχήμα 9.13(γ), απλά δεν μπορεί να διαρκέσει και η διαφορά φάσης ϕ απλά αυξάνεται μέχρι να αρχίσει πάλι ο κύκλος όταν το ϕ φθάσει το 2π . Αυτή η τελευταία περίπτωση είναι η περιφερόμενη φάση. Εφόσον $\phi' > 0$ στο σχήμα 9.13(γ) και δεν είναι συνεχόμενο. Αυτό υπαινίσσεται ότι η περιφερόμενη φάση αυξάνεται αλλά σε ένα μη ομοιόμορφο ποσοστό. Αυτό συμβαδίζει με τα πειραματικά αποτελέσματα του Hanson (1978).

Μπορούμε να κάνουμε διάφορες προβλέψεις με αυτό το μοντέλο, η μη ομοιόμορφη περιφερόμενη φάση εάν $\delta > 1$ είναι μόνο μια. Η πρόβλεψη κλειδί είναι ότι το κλείδωμα φάσης από τη διέγερση είναι δυνατό εάν η εσωτερική συχνότητα, ω_e ικανοποιεί

$$\omega - I \leq \omega_e \leq \omega + I \quad (9.23)$$





ΣΧΗΜΑ 9.13 Οι σταθερές λύσεις κατάστασης της διαφοράς φάσης της εξίσωσης (9.22) για διάφορα δ . Εάν, $\delta < \delta_c (= 1)$ υπάρχουν δυο λύσεις, ενώ εάν $\delta > \delta_c$ δεν υπάρχουν σταθερές λύσεις.

Που δίνει την κλίμακα της συχνότητας διέγερσης για είσοδο. Όπως, παραπάνω, η ένταση συχνότητας I είναι σημαντική. Εάν, ξέρουμε, από πειράματα, την κλίμακα της συχνότητας διέγερσης, μπορούμε να υπολογίσουμε το I και μετά να προβλέψουμε τη διαφορά κλειδώματος φάσης από (9.20) και (9.22) ως

$$\phi_s = \theta_e - \theta_s = \sin^{-1} \left[\frac{\omega_e - \omega}{I} \right], \quad -\frac{\pi}{2} \leq \phi_s \leq \frac{\pi}{2}. \quad (9.24)$$

όταν $-1 \leq \delta \leq 1$, η διαστατική περίοδος T , της κλειδωμένης φάσης ταλαντωτή πυγολαμπίδας, παίρνεται από την (9.22) σαν χρόνος για το ϕ που αλλάζει από το 2π , ονομαστικά,

$$T = \frac{1}{I} \int d\tau = \frac{1}{I} \int_0^{2\pi} \frac{d\phi}{d\phi/d\tau} = \frac{1}{I} \int_0^{2\pi} \frac{d\phi}{\delta - \sin\phi}$$

το οποίο δίνει την εισερχόμενη περίοδο ως

$$T = \frac{2\pi}{I(\delta^2 - 1)^{1/2}} = \frac{2\pi}{[(\omega_e - \omega)^2 - I^2]^{1/2}}. \quad (9.25)$$

Καθώς $\delta \rightarrow \pm 1$, η περίοδος γίνεται άπειρα μεγάλη, με άλλα λόγια δεν υπάρχει είσοδος καθώς, βέβαια, δείχνεται στο σχήμα 9.13(γ). Τώρα μπορούμε να δούμε πως οι πυγολαμπίδες μπορούν να συγχρονιστούν τους περιοδικούς παλμούς φωτός: καθώς μια πυγολαμπίδα, π.χ. με ένα δυνατότερο I , εισέρχεται σε μια άλλη, η ομαδική διέγερση με μια μοναδική συχνότητα αναπτύσσεται, μέχρι που εισέρχονται όλες, Ένα πιο δυνατό I υπαινίσσεται ένα μικρότερο δ και έτσι μια μικρή διαφορά σε συχνότητα μεταξύ του 'βηματοδότη' και αυτών με συχνότητες κοντά του. Εάν όλη η ομάδα τώρα λάμπει με την ίδια συχνότητα πρέπει να είναι κάπως δύσκολο για το θηλυκό που κάνει κύκλους για να λάμπει στον αρχηγό!

Η πυγολαμπίδα *Pteroptyx malaccae* δεν είναι το μοναδικό είδος πυγολαμπίδας, αλλά φαίνεται να είναι το πιο ελαστικό στο να μπορεί να κλειδώσει την φάση στην εξωτερική διέγερση. Τώρα που έχουμε δει πως ένα απλό μοντέλο μπορεί να δώσει μερικά από τα πειραματικά αποτελέσματα, πρέπει να εξετάσουμε μοντέλα που αντανακλούν περισσότερο τη βιολογία. Η υπόθεση ότι η προσαρμογή ελέγχεται από μία ημιτονική λειτουργία όπως το (9.19) είναι πολύ απλή. Στο κεφάλαιο 12 χρησιμοποιούμε πάλι μία τέτοια υπόθεση όταν ασχολούμαστε με N ταλαντωτές. Μία περισσότερο σωστή εξίσωση επιρροής του (9.19) θα ίσχυε

$$\frac{d\phi}{dt} = \omega + h(\phi), \quad (9.26)$$

όπου $h(\phi)$ είναι μια περιοδική λειτουργία του θέματος αλλά όχι συμμετρική. Ένα πιο έξυπνο μοντέλο το οποίο ενσωματώνει περισσότερα προσαρμοστικά χαρακτηριστικά της πυγολαμπίδας

Pteroptyx malaccaae και η οποία χρησιμοποιεί μία πιο γενική λειτουργία επιρροής, όπως στην τελευταία εξίσωση, δίνεται από τον Ermentrout (1991). Επίσης, εξομοιώνει αριθμητικώς πώς μία ομάδα πυγολαμπίδων προσεγγίζει σύγχρονα σε ένα δέντρο πυγολαμπίδων. Το παραπάνω μοντέλο δείχνει συγχρονία εκτός από το $\delta=0$, με μια καθυστερημένη φάση. Είναι ένα μειονέκτημα καθώς το μοντέλο για ένα δένδρο πυγολαμπίδων όπου υπάρχει συγχρονία χωρίς σχεδόν καθυστέρηση φάσης. Αυτή η πλευρά συζητείται και πιθανώς ένας μηχανισμός που επηρεάζει, σύμφωνα με τον Ermentrout (1991).

9.7 Μοναδική Ανάλυση Διατάραξης: Προκαταρκτική Μεταμόρφωση

Οι εξισώσεις (9.16) είναι γενικώς δύσκολα να τις αναλύσεις. Ακόμη και αριθμητικώς δεν είναι εύκολο να δούμε πως η συμπεριφορά λύσης εξαρτάται από τις διάφορες παραμέτρους, ιδιαίτερα στην μη όμοια περίπτωση αυτόνομου ταλαντωτή. Αφού σε πολλές καταστάσεις ενδιαφέροντος ο πολλαπλασιασμός είναι αδύναμος και καθώς το αναμέναμε να είναι η περίπτωση σε πολλές βιολογικές εφαρμογές, εκμεταλλευόμαστε το γεγονός ότι $0 < \varepsilon \ll 1$ και χρησιμοποιεί μία μοναδική θεωρία διατάραξης (βλέπε π.χ. Murray 1984 για μία σύντομη παιδαγωγική συζήτηση βασικών τεχνικών).

Κάθε ταλαντωτής έχει τη δική του λύση οριακού κύκλου η οποία μπορεί να αντιπροσωπεύει από μία κλειστή τροχιά γ στο $x - y$ φάση πεδίου. Μπορούμε να εισάγουμε ένα νέο σύστημα συντονισμού χρησιμοποιώντας αυτήν την καμπύλη σαν τη βάση του τοπικού συστήματος συντονισμού. Μπορούμε να χαρακτηρίσουμε τον περιοδικό οριακό κύκλο από μία φάση θ η οποία πηγαίνει από 0 στο T καθώς κάνουμε ένα ολόκληρο ρεύμα γύρου και κάθε διατάραξη από αυτό από την κάθετη απόσταση A που μετράται από το γ στο γ , $A=0$. Αποδεικνύεται να είναι ιδιαίτερα κατάλληλο γενικώς ώστε να χρησιμοποιήσει αυτόν τον

χαρακτηρισμό στη διπλή ανάλυση ταλαντωτή. Έτσι αντί του (9.15) σαν τις λύσεις αυτόνομου οριακού κύκλου έχουμε

$$x_i = X(\theta_i), \quad y_i = Y(\theta_i), \quad i = 1, 2, \quad (9.27)$$

όπου $X(\theta_i)$ και $Y(\theta_i)$ είναι T -περιοδικές λειτουργίες του θ_i . Σημειώστε ότι θ_i και T σχετίζονται με $d\theta_i/dt = 1$.

Η ιδέα αντιπροσώπευσης της λύσης του συστήματος επιπέδου βάσης, η οποία εισάγει μία λύση περιοδικού οριακού κύκλου, σε σχέση με τη φάση και μία κάθετη διατάραξη του οριακού κύκλου μπορεί να εικονογραφηθεί από το ακόλουθο παράδειγμα, το οποίο, αν και κατά παραδοχή επινοημένο, είναι ακόμη καθοδηγητικό.

Θεωρείστε το σύστημα διαφορικής εξίσωσης

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(1-r) - \omega y_1, \quad \frac{dy_1}{dt} = y_1(1-r) + \omega x_1, \quad r = (x_1^2 + y_1^2)^{1/2}, \quad (9.28)$$

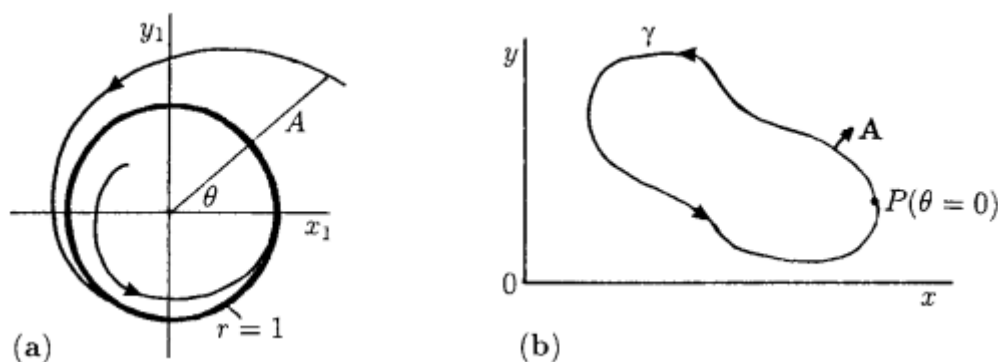
όπου ω είναι θετικό σταθερό. Μία ανάλυση επιπέδου φάσης (βλέπε περιεχόμενο A) δείχνει ότι $(0, 0)$ είναι το μόνο μοναδικό σημείο και ένα ασταθές ελικοειδές, που ελίσσεται αντίθετα από την κίνηση ρολογιού. Μία περιορισμένη περίπτωση μπορεί να βρεθεί (απλά ως παράμετρο r σαν μεγάλο και παρατηρούμε ότι σε αυτό το μεγάλο κύκλο το άνυσμα των τροχιών $(dx_1/dt, dy_1/dt)$, δείχνει προς τα μέσα), έτσι από το θεώρημα Poincaré–Bendixson μία λύση περιοδικού οριακού κύκλου υπάρχει και αντιπροσωπεύεται από μία κλειστή τροχιά γ , στο (x_1, y_1) επίπεδο. Εάν τώρα αλλάξουμε σε πολικές μετρήσεις (r, θ) με

$$x_1 = r \cos \theta, \quad y_1 = r \sin \theta \quad (9.29)$$

στο σύστημα (9.28) γίνεται

$$\frac{dr}{dt} = r(1 - r), \quad \frac{d\theta}{dt} = \omega. \quad (9.30)$$

Τον οριακό κύκλο, την τροχιά γ , βλέπουμε να είναι $r = 1$. Η λύση δείχνεται στο σχήμα 9.14 (α). Ο οριακός κύκλος είναι ασυμπτωματικά σταθερός εφόσον από (9.30) οποιαδήποτε



ΣΧΗΜΑ 9.14 (α) Η λύση φάσης επιπέδου του συστήματος διαφορικής εξίσωσης (9.30), ο ασυμπτωματικός οριακός σταθερός κύκλος είναι $r = 1$ με τη φάση $\theta = \omega t$ παίρνοντας $\theta = 0$ στο $t = 0$. **(β)** σχηματικό παράδειγμα που δείχνει τις τοπικές μετρήσεις του οριακού κύκλου. Το σημείο P έχει φάση $\theta = 0$ και η φάση αυξάνεται από το 2π στην επιστροφή στο P μετά την κίνηση γύρω από το γ μία φορά.

διατάραξη από το $r=1$ θα τερματιστεί με το r απλά γυρίζοντας με το $r=1$, με ένα τρόπο αντίθετο με την κίνηση του ρολογιού γιατί $d\theta/dt > 0$. Σε αυτό το παράδειγμα εάν η διατάραξη από τον οριακό κύκλο είναι στο σημείο $r < 1$ που μειώνεται καθώς τείνει προς την τροχιά $r=1$. Σε αυτή την περίπτωση με $r = 1$ είναι ισότιμο της τροχιάς γ και A , η κάθετη απόσταση από αυτό είναι απλά $r - 1$. Το σύστημα διαφορικής εξίσωσης σε όρους του $A (= r - 1)$ και θ είναι από (9.30)

$$\frac{dA}{dt} = -A(1 + A), \quad \frac{d\theta}{dt} = \omega. \quad (9.31)$$

Μπορούμε βέβαια, να ενσωματώσουμε (9.30) ακριβώς για να πάρουμε

$$r(t) = \frac{r_0 e^t}{(1 - r_0) + r_0 e^t}, \quad \theta(t) = \omega t + \theta_0, \quad (9.32)$$

όπου $r(0) = r_0$, $\theta(0) = \theta_0$ και από (9.29)

$$x_1(t) = r(t) \cos \theta(t), \quad y_1(t) = r(t) \sin \theta(t). \quad (9.33)$$

καθώς $t \rightarrow \infty$, $r(t) \rightarrow 1$ (έτσι $A(t) \rightarrow 0$) και $x_1 \rightarrow \cos \theta$, $y_1 \rightarrow \sin \theta$, που είναι τα ισότιμα του $X(\theta)$ και $Y(\theta)$ στην (9.27): είναι 2π-περιοδικές λειτουργίες του θ . Εδώ το ποσοστό της διασχίζοντας γ (δηλαδή $r = 1$) είναι $d\theta/dt = \omega$ από (9.31). Το σχήμα 9.14(β) σχηματικά δείχνει την γενική κατάσταση. Εκεί $\theta = 0$ λαμβάνεται για να είναι σε κάποιο σημείο P και η φάση αυξάνεται από 2π καθώς η τροχιά γ διασχίζεται μια φορά σε μια λογική αντίθετη στην κίνηση του ρολογιού.

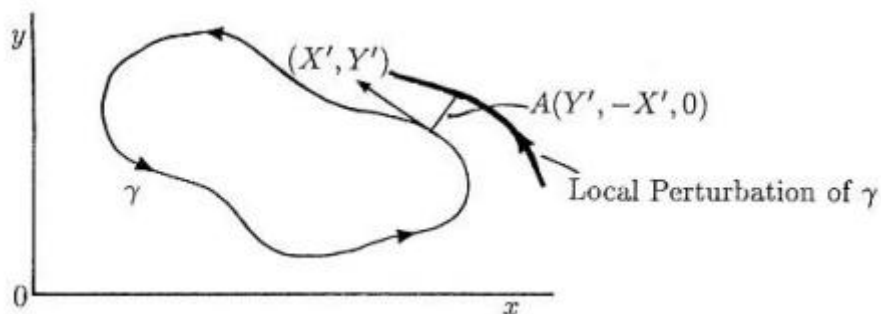
Εάν θεωρήσουμε τώρα, τους δυο ταλαντωτές, κάθε ένα με αυτόνομο κλειστό οριακό κύκλο η τροχιά γ_i , $i = 1, 2$ το αποτέλεσμα διπλασιασμού θα είναι να αλλάξει τις τροχιές και την φάση της κάθε μιας. Μπορούμε να χαρακτηρίσουμε το αποτέλεσμα στους τοπικούς όρους μέτρησης από την φάση θ_i η οποία έχει σαν παράμετρο τα σημεία στο γ_i και μια διατάραξη A_i κάθετη στον αρχικό οριακό κύκλο. Θυμηθείτε για το σύστημα διπλού ταλαντωτή (9.16) ενδιαφερόμαστε στον αδύναμο διπλασιασμό και έτσι $0 < \varepsilon \ll 1$. Με $\varepsilon = 0$ κάθε ταλαντωτής έχει την λύση οριακού κύκλου την οποία με όρους της φάσης μπορούμε να καταγράψουμε όπως την (9.27), δηλαδή

$$x_i = X(\theta_i), \quad y_i = Y(\theta_i), \quad i = 1, 2. \quad (9.34)$$

$$\theta_i = t + \psi_i \quad \Rightarrow \quad \frac{d\theta_i}{dt} = 1. \quad (9.35)$$

Αναμένουμε ότι το αποτέλεσμα του $O(\varepsilon)$ διπλασιασμού είναι η αιτία που οι τροχιές γ_i που δίνονται από (9.27) να αντικατασταθεί από $O(\varepsilon)$. Έτσι, μπορούμε να δούμε ότι μια κατάλληλη αλλαγή μεταβλητών είναι από (x_i, y_i) για $i = 1, 2$ στις τοπικές μεταβλητές A_i και την νέα φάση θ_i για $i=1,2$, όπου A_i είναι η απόσταση κάθετη στην τροχιά γ_i .

Για να δώσουμε κίνητρα στην ειδική μεταμόρφωση μεταβλητών θα χρησιμοποιήσουμε, αναφερθείτε τώρα στο σχήμα 9.15. Ελλείψει συνδέσμου, η τροχιά γ διασχίζεται με ταχύτητα $(dx/dt, dy/dt)$, παράλληλα στο γ . Με όρους της φάσης θ , η οποία αυξάνεται μονοτονικά καθώς η τροχιά διασχίζεται, η ταχύτητα από (9.34) και (9.35) είναι ίση $(X'(\theta), Y'(\theta))$ όπου οι αρχές δείχνουν διαφοροποίηση σε σχέση με το θ . Αυτό το άνυσμα ταχύτητας διαταράσσεται, λόγω του διπλασιασμού, και της τροχιάς γ που θα εκτοπισθούν.



ΣΧΗΜΑ 9.15. Οπτικό σχηματικό του αποτελέσματος διπλασιασμού στον οριακό κύκλο τροχιάς γ . Το κάθετο εκτόπισμα \mathbf{A} του ανύσματος ταχύτητας δίνεται από το κατάλληλο προϊόν ανύσματος, δηλαδή $A(X', Y', 0) \times (0, 0, 1)$, δηλαδή, $A(Y', -X', 0)$.

Αυτός ο εκτοπισμός μπορεί να περιγραφεί σε κάθε σημείο από την κάθετη απόσταση που εκτοπίζεται, προσδιορισμένη από το άνυσμα \mathbf{A} στο σχήμα. Εφόσον, \mathbf{A} είναι το άνυσμα προϊόντος της

ταχύτητας $(X'(\theta), Y'(\theta), 0)$ και η μονάδα ανύσματος κάθετη στο (x, y) επίπεδο, δηλαδή, $(0,0,1)$, αυτό δίνει

$$\mathbf{A} = A(X'(\theta), Y'(\theta), 0) \times (0, 0, 1) = (AY'(\theta), -AX'(\theta), 0). \quad (9.36)$$

Τώρα θεωρήστε, το σύστημα (9.16) με $0 < \varepsilon \ll 1$ με την υπόθεση μας ότι οι αυτόνομες τροχιές διαταράσσονται με $O(\varepsilon)$. Μια κατάλληλη αλλαγή του μεταβλητού από (x_i, y_i) στο (A_i, θ_i) τότε είναι χρησιμοποιώντας (9.34) και (9.36),

$$x_i = X(\theta_i) + \varepsilon A_i Y'(\theta_i), \quad y_i = Y(\theta_i) - \varepsilon A_i X'(\theta_i), \quad i = 1, 2. \quad (9.37)$$

Εδώ έχουμε χρησιμοποιήσει εA στη θέση του A για να δώσουμε έμφαση στο γεγονός, ότι εφόσον το ε είναι μικρό στην ανάλυση μας, έτσι είναι και η διατάραξη στην τροχιά.

9.8 Μοναδική Ανάλυση Διαταραχών: Μεταμορφωμένο Σύστημα

Ας χρησιμοποιήσουμε τώρα την αλλαγή μεταβλητού (9.37) στο διπλό σύστημα (9.16) με $0 < \varepsilon \ll 1$. Δηλαδή, χρησιμοποιούμε την (9.37) από τις δεξιές πλευρές και επεκτείνουμε σε μια σειρά Taylor στο ε : η άλγεβρα είναι σύνθετη και λεπτή, αλλά το ακριβές ενδιαφέρον και σημαντικό αποτέλεσμα που δείχνουμε σε αυτό το κεφάλαιο, αλλά επίσης, για τα δύο άλλα δραματικά φαινόμενα που θα συζητήσουμε στα κεφάλαια 12 και 13. Εκτελούμε αρκετή άλγεβρα για να δείξουμε πως θα πάρουμε τις εξισώσεις (9.16) με όρους των μεταβλητών θ_i και A_i . Πάντως η χρήση ενός διαφορετικού στυλού και χαρτιού συστήνεται για αυτούς που θέλουν να ακολουθήσουν τις λεπτομέρειες της άλγεβρας. (Αυτοί οι αναγνώστες που επιθυμούν να παραλείψουν αυτή την άλγεβρα μπορούν να προχωρήσουν στις εξισώσεις (9.45) αν και θα γίνει αναφορά αργότερα σε μερικούς ορισμούς που περιλαμβάνονται εδώ).

Στα ακόλουθα, η διαφωνία των διαφόρων λειτουργιών, κυρίως X & Y , είναι θ_i εκτός εάν δηλώνεται αλλιώς ή περιλαμβάνεται για έμφαση. Το πρώτο των (9.16), χρησιμοποιώντας την (9.37) γίνεται

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= X' \frac{d\theta_1}{dt} + \varepsilon Y' \frac{dA_1}{dt} + \varepsilon A_1 Y'' \frac{d\theta_1}{dt} \\ &= F(X, Y) + \varepsilon A_1 [Y' F_X(X, Y) - X' F_Y(X, Y)] + \varepsilon k [X(\theta_2) - X(\theta_1)] \quad (9.38) \\ &\quad + \varepsilon \lambda f(X, Y) + \varepsilon^2 k [A_2 Y'(\theta_2) - A_1 Y'(\theta_1)] \\ &\quad + \varepsilon^2 \lambda A_1 [Y' f_X(X, Y) - X' f_Y(X, Y)] + O(\varepsilon^3), \end{aligned}$$

Ενώ το δεύτερο γίνεται

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} &= Y' \frac{d\theta_1}{dt} - \varepsilon X' \frac{dA_1}{dt} - \varepsilon A_1 X'' \frac{d\theta_1}{dt} \\ &= G(X, Y) + \varepsilon A_1 [Y' G_X(X, Y) - X' G_Y(X, Y)] + \varepsilon k [Y(\theta_2) - Y(\theta_1)] \quad (9.39) \\ &\quad + \varepsilon \lambda g(X, Y) + \varepsilon^2 k [A_1 X'(\theta_1) - A_2 X'(\theta_2)] \\ &\quad + \varepsilon^2 \lambda A_1 [Y' g_X(X, Y) - X' g_Y(X, Y)] + O(\varepsilon^3). \end{aligned}$$

Όταν $\varepsilon=0$ έχουμε από (9.14)

$$X'(\theta_1) = F(X, Y), \quad Y'(\theta_1) = G(X, Y). \quad (9.40)$$

Τώρα πολλαπλασιάζουμε την (9.38) επί $X'(\theta_i)$ και την προσθέτουμε στην $Y'(\theta_i)$ επί (9.39) για να πάρουμε

$$\begin{aligned} (X'^2 + Y'^2) \frac{d\theta_1}{dt} + \varepsilon A_1 (X' Y'' - Y' X'') \frac{d\theta_1}{dt} \\ &= [X' F(X, Y) + Y' G(X, Y)] + \varepsilon A_1 \{X' Y' [F_X(X, Y) - G_Y(X, Y)] \\ &\quad - X'^2 F_Y(X, Y) + Y'^2 G_X(X, Y)\} + \varepsilon k \{X' [X(\theta_2) - X(\theta_1)] \\ &\quad + Y' [Y(\theta_2) - Y(\theta_1)]\} + \varepsilon^2 k A_2 [Y'(\theta_2) X'(\theta_1) \\ &\quad - X'(\theta_2) Y'(\theta_1)] + \varepsilon \lambda [X' f(X, Y) + Y' g(X, Y)] \\ &\quad + \varepsilon^2 \lambda A_1 \{X' Y' [f_X(X, Y) - g_Y(X, Y)] - X'^2 f_Y(X, Y) \\ &\quad + Y'^2 g_X(X, Y)\} + O(\varepsilon^3). \end{aligned}$$

Από (9.40) $X'F(X, Y) = X^2$ και $Y'G(X, Y) = Y^2$ έτσι η τελευταία εξίσωση γίνεται

$$R^2(1 + \varepsilon \Gamma A_1) \frac{d\theta_1}{dt} = R^2 + \varepsilon[R^2 \Omega A_1 + R^2 kr + R^2 kV + R^2 \gamma \lambda] + O(\varepsilon^2),$$

Όπου $R^2 = X'^2 + Y'^2 \neq 0$

$$\begin{aligned} R^2 \Gamma &= X'Y'' - Y'X'', \\ R^2 \gamma &= X'f(X, Y) + Y'g(X, Y), \quad R^2 r = -XX' - YY', \\ R^2 \Omega &= X'Y'[F_X(X, Y) - G_Y(X, Y)] - X^2 F_Y(X, Y) + Y^2 G_X(X, Y), \\ R^2 V &= X'(\theta_1)X(\theta_2) + Y'(\theta_1)Y(\theta_2). \end{aligned} \quad (9.41)$$

Εάν τώρα διαιρέσουμε και τις δυο πλευρές με $R^2(1 + \varepsilon \Gamma A_1)$ και επεκτείνουμε την δεξιά πλευρά σαν σειρά για $0 < \varepsilon \ll 1$, παίρνουμε

$$\frac{d\theta_1}{dt} = 1 + \varepsilon[\{\Omega(\theta_1) - \Gamma(\theta_1)\}A_1 + \lambda\gamma(\theta_1) + kr(\theta_1) + kV(\theta_1, \theta_2)] + O(\varepsilon^2). \quad (9.42)$$

Με όμοιο τρόπο παίρνουμε την εξίσωση για A_i πολλαπλασιάζοντας την (9.38) με $Y'(\theta_i)$ και αφαιρώντας το από, $X'(\theta_i)$ επί την (9.39). Χρησιμοποιώντας την (9.40) και την (9.42) για $d\theta_i/dt$, έχοντας κατά νου ότι $\varepsilon \ll 1$, παίρνουμε

$$\frac{dA_1}{dt} = \Phi(\theta_1)A_1 + kU(\theta_1, \theta_2) + \lambda\phi(\theta_1) + \varepsilon\Psi(\mathbf{A}, \boldsymbol{\theta}) + O(\varepsilon^2), \quad (9.43)$$

Όπου

$$R^2 U(\theta_1, \theta_2) = X(\theta_2)Y'(\theta_1) - Y(\theta_2)X'(\theta_1) \quad (9.44)$$

Και Φ , φ και Ψ όλα προσδιορίζονται: \mathbf{A} και $\boldsymbol{\theta}$ είναι τα ανύσματα (A_1, A_2) και (θ_1, θ_2) . Οι μόνες λειτουργίες των οποίων απαιτούμε την ακριβή σύνθεση είναι $U(\theta_1, \theta_2)$ & $V(\theta_1, \theta_2)$, που δίνονται από (9.44) και (9.41) αντιστοίχως.

Εάν τώρα κάνουμε το ίδιο με τις τρίτες και τέταρτες εξισώσεις του (9.16) βρίσκουμε ότι το αποτέλεσμα της μεταμόρφωσης στο (A_i, θ_i) εξαρτημένων μεταβλητών, είναι να αντικαταστήσουμε το διπλό σύστημα μοντέλου ταλαντωτή 9.16 με

$$\begin{aligned} \frac{dA_1}{dt} &= \Phi(\theta_1)A_1 + kU(\theta_1, \theta_2) + \lambda\phi(\theta_1) + \varepsilon\Psi_1(\mathbf{A}, \boldsymbol{\theta}) + O(\varepsilon^2), \\ \frac{d\theta_1}{dt} &= 1 + \varepsilon[\{\Omega(\theta_1) - \Gamma(\theta_1)\}A_1 + \lambda\gamma(\theta_1) + kr(\theta_1) + kV(\theta_1, \theta_2)] + O(\varepsilon^2) \end{aligned} \quad (9.45)$$

$$\begin{aligned} \frac{dA_2}{dt} &= \Phi(\theta_2)A_2 + kU(\theta_2, \theta_1) + \varepsilon\Psi_2(\mathbf{A}, \boldsymbol{\theta}) + O(\varepsilon^2) \\ \frac{d\theta_2}{dt} &= 1 + \varepsilon[\{\Omega(\theta_2) - \Gamma(\theta_2)\}A_2 + kr(\theta_2) + kV(\theta_2, \theta_1)] + O(\varepsilon^2). \end{aligned} \quad (9.46)$$

Οι λειτουργίες U και V , που δίνονται από (9.41) και (9.44) θα αναφερθούν αργότερα. Οι ακριβείς συνθέσεις των λειτουργιών Φ , φ , Γ , γ , Ω , Ψ_1 , Ψ_2 και r είναι βασικοί για την ακόλουθη ανάλυση, αλλά το σημαντικό είναι ότι όλες τους είναι T-περιοδικοί στο θ_1 και θ_2 και ότι το Φ ικανοποιεί την σχέση

$$\int_0^T \Phi(\sigma) d\sigma < 0. \quad (9.47)$$

Αυτή η τελευταία σχέση έρχεται από το γεγονός ότι οι αρχικές λύσεις οριακού κύκλου των μη διπλασιασμένων ταλαντωτών είναι σταθερές, οπισθοχωρούμε λίγο για να το αποδείξουμε.

Κατάσταση Σταθερότητας Οριακού Κύκλου για τους Αποζευκτικούς Ταλαντωτές

Οι ταλαντωτές είναι αποσυνδεδεμένοι όταν κ και λ είναι μηδέν. Θέλουμε να κρατήσουμε $\varepsilon=0$ εφόσον πρόκειται να μελετήσουμε τον ταλαντωτή διατάραξης οριακού κύκλου χρησιμοποιώντας την

μεταμόρφωση του (9.37). Με όρους των μεταβλητών A και θ να διευθύνουν το σύστημα από (9.45) και (9.46), με $\kappa=\lambda=0$ τότε είναι

$$\frac{dA}{dt} = \Phi(\theta)A + O(\varepsilon), \quad \frac{d\theta}{dt} = 1 + O(\varepsilon), \quad (9.48)$$

Όπου Φ είναι η T -περιοδική λειτουργία του θ . Για χρόνους $O(1)$ η δεύτερη εξίσωση δίνει $\theta \cong t$ και η πρώτη γίνεται

$$\frac{dA}{dt} = \Phi(t)A + O(\varepsilon),$$

Η οποία ενσωματώνοντας από t σε $t + T$, δίνει

$$\begin{aligned} \frac{A(t+T)}{A(t)} &= [1 + O(\varepsilon)] \exp \left[\int_t^{t+T} \Phi(\sigma) d\sigma \right] \\ &= [1 + O(\varepsilon)] \exp \left[\int_0^T \Phi(\sigma) d\sigma \right], \end{aligned} \quad (9.49)$$

Όπου τα όρια ενσωμάτωσης έχουν αλλάξει γιατί η Φ είναι T -περιοδική λειτουργία. Ο μη διαταραγμένος οριακός κύκλος είναι $A \equiv 0$, $\theta = t + \psi$. Έτσι, ο οριακός κύκλος είναι σταθερός εάν όλες οι λύσεις του (9.48) έχουν $A(t) \rightarrow 0$ όπως $t \rightarrow \infty$. Από 9.49 βλέπουμε ότι εάν

$$\int_0^T \Phi(\sigma) d\sigma < 0$$

Τότε, $A(t+T) < A(t)$ για όλα τα t και έτσι $A(t) \rightarrow 0$ όπως $t \rightarrow \infty$.

9.9 Μοναδική Ανάλυση Διατάραξης: Δυο Χρόνων Επέκταση

Οι $O(\varepsilon)$ όροι στις εξισώσεις (9.45) και (9.46) θα έχουν αποτέλεσμα μετά από πολύ χρόνο, $O(1/\varepsilon)$ στην πραγματικότητα. Αυτό προτείνει να ψάξουμε για μια ασυπτωματική λύση καθώς $\varepsilon \rightarrow 0$ για το A_i και το θ_i στο (9.45) και στο (9.46) στην ακόλουθη σύνθεση

$$A_i \sim {}^0A_i + \varepsilon^1 A_i, \quad \theta_i \sim {}^0\theta_i + \varepsilon^1 \theta_i, \quad (9.50)$$

Όπου τα A_s και τα θ_s είναι λειτουργίες για το χρόνο t , το γρήγορο χρόνο και $\tau = \varepsilon t$, τον μεγάλο ή τον μικρό χρόνο. Με άλλα λόγια μόνο μετά τους χρόνους $T=O(1)$, δηλαδή $t = O(1/\varepsilon)$, κάνουν τα ε -αποτελέσματα να δείχνουν. (Βλέπε π.χ. Murray 1984 για μια προκαταρκτική έκθεση για αυτήν την επεκτατική εργασία δυο χρόνων. Τώρα όλα τα παράγωγα χρόνων

$$\frac{d}{dt} = \frac{\partial}{\partial t} + \left(\frac{d\tau}{dt} \right) \frac{\partial}{\partial \tau} = \frac{\partial}{\partial t} + \varepsilon \frac{\partial}{\partial \tau}, \quad (9.51)$$

Και το σύστημα εξισώσεων, (9.45) και (9.46), γίνεται ένα μερικό σύστημα διαφορικών εξισώσεων.

Η άλγεβρα στο υπόλοιπο αυτού του μέρους είναι επίσης σύνθετη. Το τελικό αποτέλεσμα, δηλαδή, η εξίσωση (9.69) απαιτείται στο ακόλουθο μέρος (9.10), όπου ένα σημαντικό αποτέλεσμα διπλών ταλαντωτών παράγεται.

Εάν τώρα αντικαταστήσουμε την (9.50) με την (9.51) μέσα στο (9.45) και (9.46) και να εξισώσουμε τις δυνάμεις του ε , παίρνουμε την ακόλουθη ιεραρχία εξισώσεων

$$\begin{aligned}
O(1) : \quad & \frac{\partial {}^0 A_1}{\partial t} - \Phi({}^0 \theta_1) {}^0 A_1 = kU({}^0 \theta_1, {}^0 \theta_2) + \lambda \Phi({}^0 \theta_1), \\
& \frac{\partial {}^0 \theta_1}{\partial t} = 1, \\
& \frac{\partial {}^0 A_2}{\partial t} - \Phi({}^0 \theta_2) {}^0 A_2 = kU({}^0 \theta_2, {}^0 \theta_1), \\
& \frac{\partial {}^0 \theta_2}{\partial t} = 1.
\end{aligned} \tag{9.52}$$

$$\begin{aligned}
O(\varepsilon) : \quad & \frac{\partial {}^1 A_1}{\partial t} - \Phi({}^0 \theta_1) {}^1 A_1 = \{\Phi'({}^0 \theta_1) {}^0 A_1 \\
& + k \frac{\partial U}{\partial \theta_1}({}^0 \theta_1, {}^0 \theta_2) + \lambda \phi'({}^0 \theta_1)\} {}^1 \theta_1 \\
& + k \frac{\partial U}{\partial \theta_2}({}^0 \theta_1, {}^0 \theta_2) {}^1 \theta_2 + \Psi_1({}^0 \mathbf{A}, {}^0 \boldsymbol{\theta}) - \frac{\partial {}^0 A_1}{\partial \tau}, \\
& \frac{\partial {}^1 \theta_1}{\partial t} = [\Omega({}^0 \theta_1) - \Gamma({}^0 \theta_1)] {}^0 A_1 + \lambda \gamma({}^0 \theta_1) + kr({}^0 \theta_1) \\
& + kV({}^0 \theta_1, {}^0 \theta_2) - \frac{\partial {}^0 \theta_1}{\partial \tau}, \\
& \frac{\partial {}^1 A_2}{\partial t} - \Phi({}^0 \theta_2) {}^1 A_2 = \{\Phi'({}^0 \theta_2) {}^0 A_2 + k \frac{\partial U}{\partial \theta_2}({}^0 \theta_2, {}^0 \theta_1)\} {}^1 \theta_2 \\
& + k \frac{\partial U}{\partial \theta_1}({}^0 \theta_2, {}^0 \theta_1) {}^1 \theta_1 + \Psi_2({}^0 \mathbf{A}, {}^0 \boldsymbol{\theta}) - \frac{\partial {}^0 A_2}{\partial \tau}, \\
& \frac{\partial {}^1 \theta_2}{\partial t} = [\Omega({}^0 \theta_2) - \Gamma({}^0 \theta_2)] {}^0 A_2 + kr({}^0 \theta_2) + kV({}^0 \theta_2, {}^0 \theta_1) - \frac{\partial {}^0 \theta_2}{\partial \tau}.
\end{aligned} \tag{9.53}$$

Εάν ενσωματώσουμε την δεύτερη και την τέταρτη του (9.52) παίρνουμε

$${}^0 \theta_i = t + \psi_i(\tau), \quad i = 1, 2, \tag{9.54}$$

Όπου, σε αυτή την φάση το $\psi_i(t)$ είναι αυθαίρετες λειτουργίες του τ . Εάν τώρα αντικαταστήσουμε αυτές, μέσα στις πρώτες και τρίτες εξισώσεις του (9.52) παίρνουμε

$$\begin{aligned}\frac{\partial {}^0 A_1}{\partial t} - \Phi(t + \psi_1) {}^0 A_1 &= kU(t + \psi_1, t + \psi_2) + \lambda\phi(t + \psi_1), \\ \frac{\partial {}^0 A_2}{\partial t} - \Phi(t + \psi_2) {}^0 A_2 &= kU(t + \psi_2, t + \psi_1).\end{aligned}\quad (9.55)$$

Για να πάρουμε τις απαιτούμενες λύσεις γυρνάμε πίσω πάλι και θεωρούμε τις λιγότερο σύνθετες εξισώσεις

$$\begin{aligned}\frac{dx}{ds} - \Phi(s)x &= f(s), \\ \frac{dy}{ds} - \Phi(s)y &= U(s, s + \chi),\end{aligned}\quad (9.56)$$

Όπου $\chi \equiv \psi_2 - \psi_1$. Θυμηθείτε ότι οι λειτουργίες Φ , φ και U είναι όλες T -περιοδικές. Η ευνοϊκή ή ομογενής λύση για κάθε μια είναι

$$\exp[v(s)], \quad v(s) = \int_0^s \Phi(\sigma) d\sigma.$$

Από (9.47) έχουμε $v(s) < 0$, που είναι αναγκαίο για την σταθερότητα του χωριστού οριακού κύκλου ταλαντωτών. Τώρα οι ευνοϊκές λύσεις θα έχουν φθορά, τελικός, στο μηδέν. Μπορούμε τώρα να δείξουμε ότι κάθε μια από την (9.56) έχει μια μοναδική T -περιοδική λύση. Για να γίνει αυτό θεωρούμε, π.χ. το πρώτο της (9.56). Η ακριβής λύση είναι

$$x(s) = x(0) \exp \left[\int_0^s \Phi(\sigma) d\sigma \right] + \int_0^s \exp \left[\int_\alpha^s \Phi(\sigma) d\sigma \right] \phi(\alpha) d\alpha. \quad (9.57)$$

Η εξίσωση για x δεν έχει υποστεί αλλαγή εάν αντικαταστήσουμε s με $s + T$. Εφόσον, η παραπάνω λύση για $x(s)$ είναι περιοδική

$$x(0) = x(T) = x(0) \exp \left[\int_0^T \Phi(\sigma) d\sigma \right] + \int_0^T \exp \left[\int_\alpha^T \Phi(\sigma) d\sigma \right] \phi(\alpha) d\alpha,$$

Η οποία είναι μια εξίσωση για την αρχική αξία $x(0)$, αντικατάσταση από την οποία μέσα στο (9.57) δίνει την μοναδική T -περιοδική λύση της πρώτης του (9.56). Ομοίως, η δεύτερη του (9.56) έχει

μια μοναδική T -περιοδική λύση. Δηλώνουμε αυτές τις περιοδικές λύσεις από

$$x = p(s), \quad y = \rho(s, \chi). \quad (9.58)$$

Με όρους αυτών των λύσεων (9.58) οι γενικές λύσεις του (9.55) είναι

$$\begin{aligned} {}^0A_1 &= k\rho(t + \psi_1, \chi) + \lambda p(t + \psi_1) + h_1(\tau) \exp[v(t + \psi_1)], \\ {}^0A_2 &= k\rho(t + \psi_2, -\chi) + h_2(\tau) \exp[v(t + \psi_2)], \end{aligned} \quad (9.59)$$

Όπου το h_1 και h_2 είναι αυθαίρετες λειτουργίες του τ . Εάν τώρα αντικαταστήσουμε αυτές μέσα στις θ -εξισώσεις στο (9.53) παίρνουμε

$$\begin{aligned} \frac{\partial^1 \theta_1}{\partial t} &= \{k\rho(t + \psi_1, \chi) + \lambda p(t + \psi_1)\} \{\Omega(t + \psi_1) - \Gamma(t + \psi_1)\} + \lambda \gamma(t + \psi_1) \\ &\quad + kr(t + \psi_1) + kV(t + \psi_1, t + \psi_2) - \frac{d\psi_1}{d\tau} \\ &\quad + h_1(\tau) \exp[v(t + \psi_1)] \{\Omega(t + \psi_1) - \Gamma(t + \psi_1)\}, \\ \frac{\partial^1 \theta_2}{\partial t} &= k\rho(t + \psi_2, -\chi) \{\Omega(t + \psi_2) - \Gamma(t + \psi_2)\} \\ &\quad + kr(t + \psi_2) + kV(t + \psi_2, t + \psi_1) \\ &\quad - \frac{d\psi_2}{d\tau} + h_2(\tau) \exp[v(t + \psi_2)] \{\Omega(t + \psi_2) - \Gamma(t + \psi_2)\}. \end{aligned} \quad (9.60)$$

Εάν $f(t)$ είναι μια T -περιοδική λειτουργία μπορούμε να γράψουμε

$$f(t) = \mu + \omega(t), \quad \mu = \frac{1}{T} \int_0^T f(s) ds, \quad (9.61)$$

Όπου $\omega(t)$ είναι μια T -περιοδική έχει μηδενική έννοια. Εάν τώρα χρησιμοποιήσουμε αυτό το γεγονός στο (9.60) παίρνουμε

$$\begin{aligned}\frac{\partial^1 \theta_1}{\partial t} &= \mu_1(\chi) + \omega_1(t, \tau), \\ \frac{\partial^1 \theta_2}{\partial t} &= \mu_2(\chi) + \omega_2(t, \tau),\end{aligned}\tag{9.62}$$

Όπου

$$\begin{aligned}\mu_1 &= H(\chi) + \lambda\beta - \frac{d\psi_1}{d\tau}, \\ \mu_2 &= H(-\chi) - \frac{d\psi_2}{d\tau},\end{aligned}\tag{9.63}$$

Με

$$\begin{aligned}\beta &= \frac{1}{T} \int_0^T \{p(s)[\Omega(s) - \Gamma(s)] + \gamma(s)\} ds, \\ H(\chi) &= \frac{1}{T} \int_0^T \{k\rho(s, \chi)[\Omega(s) - \Gamma(s)] + kr(s) + kV(s, s + \chi)\} ds.\end{aligned}\tag{9.64}$$

Οι λειτουργίες $\omega_1(t, \tau)$ και $\omega_2(t, \tau)$ είναι φτιαγμένες εκθετικά από φθαρμένους όρους και περιοδικούς όρους της μηδενικής έννοιας, έτσι ενσωματώνοντας το (9.62) παίρνουμε

$$\begin{aligned}{}^1\theta_1 &= \mu_1(\chi)t + W_1(t, \tau), \\ {}^1\theta_2 &= \mu_2(\chi)t + W_2(t, \tau),\end{aligned}\tag{9.65}$$

Όπου W_1 και W_2 είναι δεσμευμένες λειτουργίες. Αν τώρα αντικαταστήσουμε αυτές τις λύσεις μέσα στην τρίτη του (9.53) και χρησιμοποιούμε την (9.54) και (9.57), η εξίσωση για A_2

$$\begin{aligned}\frac{\partial^1 A_2}{\partial t} - \Phi(t + \psi_2)^1 A_2 &= \{S_1(t, \tau)\mu_1 + S_2(t, \tau)\mu_2\}t + B(t, \tau), \\ S_1 &= k \frac{\partial U}{\partial \theta_1}(t + \psi_2, t + \psi_1), \\ S_2 &= k \frac{\partial U}{\partial \theta_2}(t + \psi_2, t + \psi_1) + k\rho(t + \psi_2, -\chi)\Phi'(t + \psi_2),\end{aligned}\tag{9.66}$$

Όπου $B(t, \tau)$ είναι μια άλλη λειτουργία η οποία αποτελείται από ένα εκθετικό φθαρμένο όρο και ένα T -περιοδικό μέρος.

Στο συνήθη τρόπο ασυμπτωματικής μοναδικής διατάραξης τώρα απαιτούμε το $O(\varepsilon)$ μέρος του έβρους, δηλαδή, A_2 και του χρόνου παραγώγου του. $\partial^1 A_2 / \partial t$, να είναι δεσμευμένο για όλο το χρόνο-αυτό διασφαλίζει ότι οι σειρές λύσης της (9.50) είναι ομοιόμορφα έγκυρη όλο το χρόνο. Από (9.66) αυτό απαιτεί ότι

$$\{S_1(t, \tau)\mu_1 + S_2(t, \tau)\mu_2\}t$$

Πρέπει να δεσμεύεται όλος ο χρόνος. Πάντως εφόσον S_1 και S_2 είναι T -περιοδικές λειτουργίες (και έτσι δεν τείνει στο μηδέν καθώς $t \rightarrow \infty$) ο μόνος τρόπος που μπορούμε να πάρουμε δέσμευση είναι εάν

$$S_1(t, \tau)\mu_1 + S_2(t, \tau)\mu_2 \equiv 0.\tag{9.67}$$

Γενικώς S_1 και S_2 είναι δυο διαφορετικές περιοδικές λειτουργίες, έτσι ο μόνος τρόπος να διασφαλίσουμε την (9.67) είναι εάν μ_1 και μ_2 είναι και τα δυο μηδέν, δηλαδή, από (9.63), απαιτούμε,

$$\mu_1 = H(\chi) + \lambda\beta - \frac{d\psi_1}{d\tau} = 0, \quad \mu_2 = H(-\chi) - \frac{d\psi_2}{d\tau} = 0$$

Και έτσι

$$\frac{d\psi_1}{d\tau} = H(\chi) + \lambda\beta, \quad \frac{d\psi_2}{d\tau} = H(-\chi).\tag{9.68}$$

Φέρνοντας στην μνήμη ότι $\chi = \psi_2 - \psi_1$, εάν αφαιρέσουμε τις δυο τελευταίες εξισώσεις παίρνουμε την ακόλουθη μοναδική εξίσωση για χ .

$$\frac{d\chi}{d\tau} = P(\chi) - \lambda\beta, \quad (9.69)$$

Όπου

$$P(\chi) = H(-\chi) - H(\chi), \quad \chi = \psi_2 - \psi_1.$$

Το εξαρτώμενο μεταβλητό χ είναι η αλλαγή φάσης λόγω του διπλασιασμού: Η κοινή διαφορική εξίσωση (9.69) διευθύνει το χρόνο εξέλιξης της αλλαγής φάσης. Η παραγωγή αυτής της εξίσωσης είναι ο κύριος σκοπός της μοναδικής ανάλυσης της διατάραξης στα μέρη 9.8 και 9.9. Επίσης, είναι η εξίσωση την οποία θα χρησιμοποιήσουμε προς όφελος, όχι μόνο εδώ, αλλά και στο κεφαλαίο 12.

9.10 Ανάλυση Εξίσωσης της Αλλαγής Φάσης και Εφαρμογής των Διπλών Belousov–Zhabotinskii Αντιδράσεων

Οι λειτουργίες $H(\chi)$ και $H(-\chi)$ είναι T-περιοδικές λειτουργίες από τον ορισμό της (9.64). Έτσι, η $P(\chi)$ στην εξίσωση αλλαγής φάσης της (9.69) είναι επίσης μια T-περιοδική περιοδική λειτουργία. Εάν $\chi = 0$, $P(0) = H(0) - H(0) = 0$. Από την σύνθεση του $H(\chi)$ στην (9.64) όσο το παράγωγο της στο $\chi = 0$ είναι

$$H'(0) = \frac{1}{T} \int_0^T k \left\{ \frac{\partial \rho}{\partial \chi}(s, 0)[\Omega(s) - \Gamma(s)] + \frac{\partial V}{\partial \theta_2}(s, s) \right\} ds. \quad (9.70)$$

Η λειτουργία $\rho(s, \chi)$ είναι η T-περιοδική λύση της δεύτερης της (9.56), ονομαστικά,

$$\frac{\partial \rho}{\partial s} - \Phi(s)\rho = U(s, s + \chi),$$

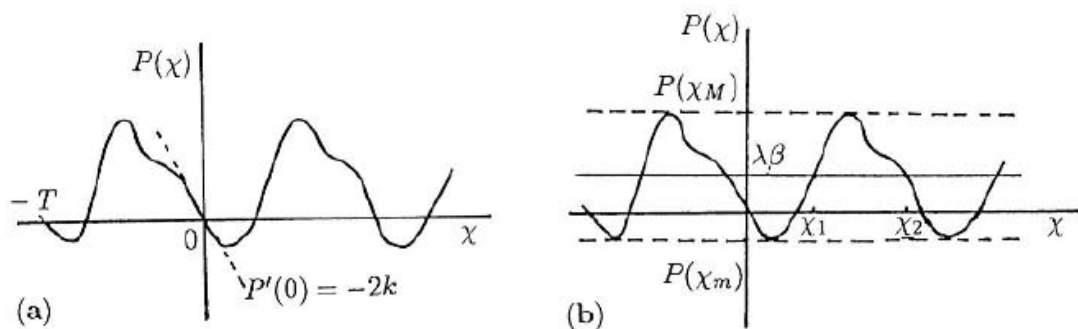
Η οποία διαφοροποιούμενη σε σχέση με το χ και τοποθετώντας το $\chi = 0$ δίνει

$$\frac{\partial}{\partial s} \left\{ \left[\frac{\partial \rho}{\partial \chi} \right]_{(s,0)} \right\} - \Phi(s) \left[\frac{\partial \rho}{\partial \chi} \right]_{(s,0)} = \left[\frac{\partial U}{\partial \theta_2} \right]_{(s,s)}.$$

Από τον ορισμό του U στην (9.44) βλέπουμε ότι $[\partial U / \partial \theta_2]_{(s,s)} = 0$ και έτσι η μόνη περιοδική λύση της τελευταίας εξίσωσης είναι $[\partial \rho / \partial \chi]_{(s,0)} = 0$. Χρησιμοποιώντας την (9.41) το οποίο δίνει τον ορισμό του V , παίρνουμε $[\partial V / \partial \theta_2]_{(s,s)} = 1$. Με αυτές τις αξίες της (9.70) δίνει

$$H'(0) = \frac{1}{T} \int_0^T k ds = k.$$

Έτσι, $P'(0) = -H'(0) - H(0) = -2k$. Το σχήμα 9.16(α) δείχνει ένα τυπικό $P(\chi)$. Ας θεωρήσουμε τώρα την εξίσωση εξέλιξης χρόνου της (9.69) για την αλλαγή φάσης $\chi = \psi_2 - \psi_1$. Το κλειδωμά φάσης προκύπτει όταν η διαφορά φάσης είναι συνεχόμενο όλο το χρόνο, δηλαδή όταν $\chi = \chi_0$ είναι συνεχές. Οι λύσεις κλειδώματος φάσης δίνονται από (9.69) τοποθετώντας $d\chi/dt = 0$, δηλαδή, λύσεις χ_0 της



ΣΧΗΜΑ 9.16. (α) Σχηματική σύνθεση της T- περιοδικής λειτουργίας $P(\chi)$ στην εξίσωση της αλλαγής φάσης, δίνονται από την (9.69). (β) Προσδιορισμός λύσεων σταθερής κατάστασης χ_0 από την διασταύρωση του $P(\chi) = \lambda\beta$.

Η γραμμική σταθερότητα του χ_0 δίνεται από την γραμμικότητα της (9.69), η οποία δίνει

$$\frac{d(\chi - \chi_0)}{d\tau} \approx P'(\chi_0)(\chi - \chi_0),$$

Ακόμα και την

$$\chi_0 \text{ is } \begin{cases} \text{stable} \\ \text{unstable} \end{cases} \text{ if } P'(\chi_0) \begin{cases} < 0 \\ > 0 \end{cases} . \quad (9.72)$$

Για παράδειγμα, αν οι διπλοί ταλαντωτές είναι ακριβώς όμοιοι, $\lambda=0$ από (9.16) και από το σχήμα 9.16(α) $\chi=0$ είναι μια λύση του $P(\chi)=0$ και του παραγώγου της $P'(0) < 0$. Έτσι, $\chi=0$ είναι σταθερό. Αυτό σημαίνει ότι, ο διπλασιασμός συγχρονίζει τους ταλαντωτές.

Ας υποθέσουμε τώρα, ότι οι διπλοί ταλαντωτές δεν είναι όμοιοι, δηλαδή $\lambda \neq 0$ και $\varepsilon \neq 0$ στην (9.16). Σε αυτήν την περίπτωση οι σταθερές καταστάσεις χ_0 της (9.71) θα εξαρτηθούν στο εάν η οριζόντια γραμμή $\lambda\beta$ διασταυρώνεται με την καμπύλη του $P(\chi)$ στο σχήμα 9.16(α). Έτσι, υπάρχουν τουλάχιστον δυο λύσεις σταθερών καταστάσεων στο $0 \leq \chi_0 \leq T$, εάν

$$\min P(\chi) = P(\chi_m) < \lambda\beta < P(\chi_M) = \max P(\chi). \quad (9.73)$$

Αναφερόμενοι, στο σχήμα 9.16(β) βλέπουμε ότι οι δυο τυπικές λύσεις χ_1 και χ_2 είναι αντίστοιχα ασταθείς και σταθερές από την (9.72), εφόσον από επιθεώρηση $P'(\chi_1) > 0$ και $P'(\chi_2) < 0$. Σε αυτήν την κατάσταση, ο διπλός ταλαντωτής του συστήματος θα εξελιχθεί σε ταλαντωτή οριακού κύκλου με αλλαγή συνεχούς φάσης χ_2 μεταξύ δυο ταλαντωτών μετά από πολύ χρόνο, και εννοούμε τ μεγάλο, που στη συνέχεια εννοεί εt μεγάλο. Εάν, υπάρχουν ή όχι οι λύσεις σταθερών καταστάσεων για την αλλαγή της φάσης χ εξαρτάται από την σύνθεση του $P(\chi)$, το παράδειγμα στο σχήμα 9.16 είναι ενδεικτικό της πιο απλής κατάστασης.

Εφόσον, το $\lambda\beta$ βρίσκεται μεταξύ του μεγίστου ελάχιστου $P(\chi)$ της (9.73) είναι ικανοποιημένο, οι λύσεις σταθερής κατάστασης χ_0 της (9.71) εξαρτώνται συνεχώς από το $\lambda\beta$. Αυτό είναι ξεκάθαρο

από το σχήμα 9.16(β) εάν η γραμμή $P = \lambda\beta$ μετακινείται συνεχώς μεταξύ των υψηλότερων και χαμηλότερων ορίων $P(\chi_m)$ και $P(\chi_M)$. Για παράδειγμα, καθώς το $\lambda\beta$ αυξάνεται η σταθερή κατάσταση αλλαγής της φάσης μεταξύ των ταλαντωτών μειώνεται.

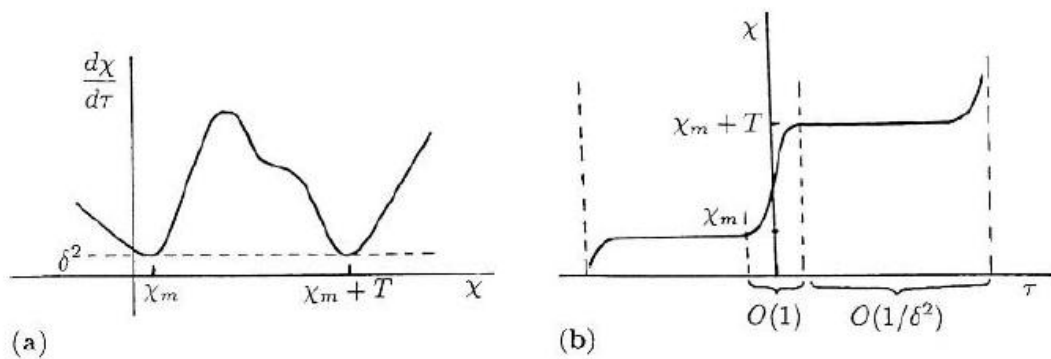
Ας υποθέσουμε τώρα, ότι $\lambda\beta$ είναι τέτοιο που οι δυο λύσεις συναυξάνονται, είτε στο $P(\chi_m)$ ή στο $P(\chi_M)$ και ρωτάμε τι συμβαίνει όταν το $\lambda\beta$ είναι τέτοιο που οι λύσεις δεν υπάρχουν πλέον. Για να εξετάσουμε αυτήν την κατάσταση ας είμαστε συγκεκριμένοι και να θεωρήσουμε την περίπτωση όπου $\lambda\beta$ είναι ελαφρώς λιγότερη από την κρίσιμη αξία $\lambda\beta_c = P(\chi_m)$. Με $\lambda\beta$ ακριβώς λιγότερο από $P(\chi_m)$ δεν υπάρχει διασταύρωση του $P(\chi)$ και την γραμμή.

$$\lambda\beta = (\lambda\beta)_c - \delta^2 = P(\chi_m) - \delta^2, \quad 0 < \delta^2 \ll 1. \quad (9.74)$$

Τώρα γράφουμε την εξίσωση διαφοράς φάσης (9.69) στην σύνθεση

$$\begin{aligned} \frac{d\chi}{d\tau} &= \{P(\chi) - P(\chi_m)\} + \{P(\chi_m) - \lambda\beta\} \\ &= \{P(\chi) - P(\chi_m)\} + \delta^2. \end{aligned} \quad (9.75)$$

ο



ΣΧΗΜΑ 9.17 (α) Η κατάσταση για την χ -εξίσωση (9.75) όπου δεν υπάρχει λύση σταθερής κατάστασης. Εδώ $0 < \delta^2 \ll 1$. **(β)** Η σχηματική λύση, κατά την διάρκεια της οποίας υπάρχουν μεγάλοι περίοδοι πολύ μικρής αλλαγής στο χ διασπώμενο με διάφορες ταχύτητες.

Το σχήμα 9.17(α) δείχνει $d\chi/d\tau$ σαν λειτουργία του χ για $\delta^2 > 0$. Αυτή είναι η ίδια καμπύλη όπως στο σχήμα 9.16(α) απλά

μετακίνησε μια απόσταση $-P(\chi_m) + \delta^2$, η οποία στην κατάσταση μας είναι επαρκής να κάνει την (9.75) να μην έχει λύσεις σταθερών καταστάσεων για το χ δηλαδή, η καμπύλη του d_χ/d_τ σαν λειτουργία του χ δεν διασταυρώνει το $d_\chi/d_\tau=0$ άξονα.

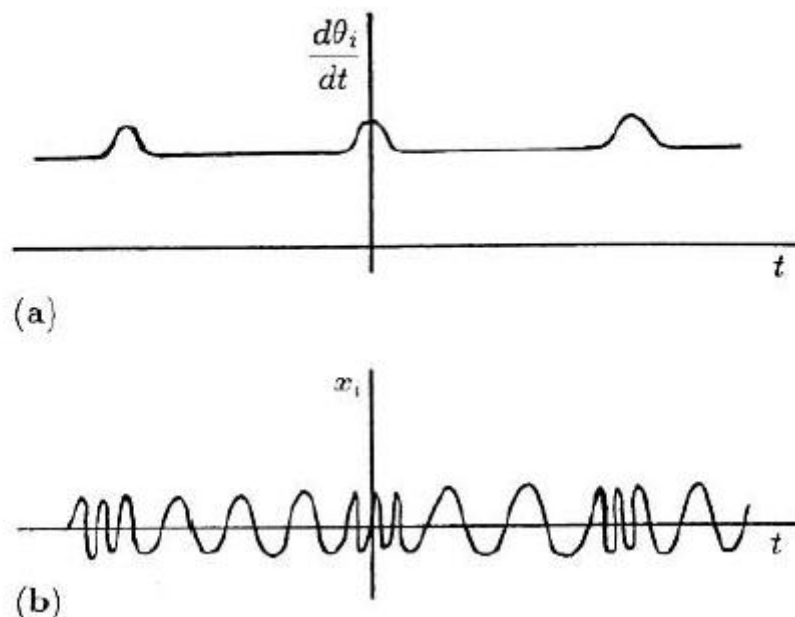
Η λύση του προβλήματος που προέκυψε από (9.75) είναι μια άλλη μοναδική διατάραξη που όταν $0 < \delta \ll 1$ και μπορεί να διαπραγματευθεί από μοναδικές τυπικές τεχνικές διαταράξεις (βλ. Murray 1984). Πάντως δεν είναι αναγκαίο να εκτελέσουμε την ασυμπτωματική ανάλυση για να δούμε τι συμβαίνει με τις λύσεις. Πρώτα σημειώστε, ότι όταν $\delta = 0$ (δηλαδή $\lambda\beta = P(\chi_m)$) υπάρχουν οι λύσεις της $\chi = \chi_m + nT$ για $n = 0, 1, 2, \dots$ εφόσον $P(\chi)$ είναι στην T-περιοδική λειτουργία. Για να είμαστε συγκεκριμένοι, ας αρχίσουμε με $\chi \approx \chi_m$ στο σχήμα 9.17(α). Από (9.75) και από το γράφημα στο σχήμα 9.17, $d_\chi/d_\tau = O(\delta^2) > 0$ το οποίο υπαινίσσεται ότι $\chi \approx \chi_m + \delta^2\tau$ και έτσι για χρόνους $\tau = O(1)$, χ δεν διαφέρει πολύ από το χ_m . Πάντως, για όλα τα $\tau > 0$, $d_\chi/d_\tau > 0$ και έτσι το χ σίγα σιγά αυξάνεται. Με τ επαρκώς μεγάλο, έτσι ώστε το χ αρχίζει να δίσταται σημαντικώς από χ_m , $P(\chi) - P(\chi_m)$ δεν είναι πλέον μηδέν, που σε αυτή την περίπτωση d_χ/d_τ είναι $O(1)$ και το χ αλλάζει μετρήσιμα τους χρόνους $\tau = O(1)$ και $\chi \rightarrow \chi_m + T$. Όταν το χ είναι κοντά στο $\chi_m + T$, για άλλη μια φορά $P(\chi) - P(\chi_m) \approx 0$ και $d_\chi/d_\tau = O(\delta^2)$ πάλι. Η ποιοτική εικόνα τώρα είναι σαφής. Η λύση παραμένει στην περιοχή των λύσεων $\chi = \chi_m + nT$ για πολύ χρόνο $\tau = O(1/\delta^2)$, μετά αλλάζει στους χρόνους $\tau = O(1)$, στην επόμενη λύση με $\delta=0$, όπου πάλι παραμένει για πολύ χρόνο. Αυτή η διαδικασία επαναλαμβάνεται σε μια σχεδόν περιοδική αλλά αρκετά διαφορετικού τρόπου T-περιοδικής συμπεριφοράς οριακού κύκλου που πήραμε πριν. Η λύση δείχνεται στο σχήμα 9.17(β). Οι ταχύτατες αλλαγές περιοχών είναι μοναδικές περιοχές σταθερές περιοχές είναι μη μοναδικά μέρη των λύσεων. Αυτή η συμπεριφορά είναι γνωστή ως *διαχωρισμός ρυθμού*. Έτσι, καθώς $\lambda\beta \rightarrow \lambda\beta_c = P(\chi_m)$ η λύση του χ *διακλαδώνεται* από τον συγχρονισμό στο διαχωρισμό ρυθμού.

Τώρα που γνωρίζουμε την ποιοτική συμπεριφορά του $\chi = \psi_2 - \psi_1$ μπορούμε να προσδιορίσουμε το ψ_1 και το ψ_2 από την (9.68),

$$\frac{d\psi_1}{d\tau} = H(\chi) + \lambda\beta, \quad \frac{d\psi_2}{d\tau} = H(-\chi). \quad (9.76)$$

Οι λύσεις x_i και y_i τότε δίνονται από

$$x_i = X(t + \psi_i(\tau)), \quad y_i = Y(t + \psi_i(\tau)), \quad i = 1, 2. \quad (9.77)$$



ΣΧΗΜΑ 9.18. (α) Η συχνότητα $d\theta/dt$ από έναν των ταλαντωτών όταν $\lambda\beta$ είναι ελαφρώς λιγότερο από το ελάχιστο $P(\chi_m)$ και προκύπτει ο διαχωρισμός ρυθμού. (β) Η διαφορά χρόνου στο x_i όταν το κλείδωμα φάσης που διακλαδώνει τον ρυθμό διαχωρισμού.

Η συχνότητα των ταλαντωτών που δίνεται στο $O(\varepsilon)$ από,

$$\frac{d\theta_i}{dt} = 1 + \varepsilon \frac{d\psi_i}{d\tau} = \begin{cases} 1 + \varepsilon[H(\chi) + \lambda\beta], & i = 1 \\ 1 + \varepsilon H(-\chi), & i = 2 \end{cases}. \quad (9.78)$$

Το σχήμα (9.18) δείχνει την λύση του ρυθμού διαχωρισμού. Τα μικρά εξογκώματα είναι οι ταχύτερες διαφορές στο χ επί $O(1)$ ενώ οι μεγάλες επίπεδες περιοχές αντιστοιχούν στις αργά διαφοροποιούμενες λύσεις όπου η διαφορά φάσης $\psi_2 - \psi_1 (= \chi)$ είναι περίπου συνεχής. Το σχήμα 9.18(β) δείχνει μια τυπική λύση

x_i σαν λειτουργία του t που αντιστοιχεί στον ρυθμό διαχωρισμού. Σημειώστε την απότομη αλλαγή, στην συχνότητα η οποία προκύπτει όταν η διαφορά φάσης χ περνάει από την περιοχή της ταχύτερης αλλαγής από μια λύση χ_m στην επόμενη $\chi_m + T$.

Αυτό το φαινόμενο διακλάδωσης που παρουσιάστηκε από διπλούς ταλαντωτές, όπου υπάρχει μια απότομη αλλαγή από κλείδωμα φάσης σε διαχωρισμό ρυθμού, είναι ακριβώς αυτό που επεδείχθη πειραματικώς από τον Marek και Stuchl (1975), όπως περιγράφηκε στο μέρος 9.5, δηλαδή παρατήρησαν πρώτα το κλείδωμα φάσης. Τότε όταν οι παράμετροι άλλαξαν έτσι ώστε οι συχνότητες αυτόνομων οριακών κύκλων ήταν επαρκώς διαφορετικές, παρατήρησαν ότι η φάση διαφοράς ήταν αργά διαφοροποιούμενη για μεγάλες περιόδους χρόνου, αλλά τονισμένη από μικρών περιοδικών ταχυτήτων διακυμάνσεων. Αυτό είναι το φαινόμενο *διαχωρισμού ρυθμού* που έχουμε συζητήσει παραπάνω.