

rost.gergely\_352\_25

Nemlineáris funkcionál-differenciálegyenletek  
globális dinamikája és biológiai alkalmazásai

**Röst Gergely**

SZTE Bolyai Intézet

MTA doktori értekezés tézisei

2026

## Tartalomjegyzék

<b>1. Tézispontok</b>	<b>2</b>
<b>2. Funkcionál-differenciálegyenletek történeti és matematikai háttere</b>	<b>4</b>
<b>3. Unimodális visszacsatolásra vonatkozó tézisek</b>	<b>7</b>
1. Tézis: Attraktív invariáns tartományok ahol a visszacsatolás monoton valamint heteroklinikus pálya konstruálása . . . . .	7
2. Tézis: A globális attraktor legélesebb becslése . . . . .	9
3. Tézis: Káosz-kontroll módszerek a Mackey-Glass egyenletre. . . . .	9
<b>4. Logisztikus egyenletekre vonatkozó tézisek</b>	<b>12</b>
4. Tézis: Biológiailag megalapozott logisztikus egyenlet globális attraktora diszkrét és elosztott késleltetésekkel . . . . .	12
5. Tézis: Pozitív visszacsatolásos taggal kiegészített késleltetett logisztikus egyenlet felrobbanó megoldásai . . . . .	13
6. Tézis: Késleltetett SIS modell globális stabilitási sejtésének bizonyítása . . .	14
7. Tézis: Késleltetett járványmodellek stabilitásváltásai és bifurkációi: az endemikus buborék . . . . .	15
<b>5. Alkalmazásokra vonatkozó tézisek</b>	<b>17</b>
8. Tézis: Funkcionál-differenciálegyenletek a biológiai modellezésben . . . . .	17
<b>Hivatkozások</b>	<b>18</b>

# 1. Tézispontok

A disszertáció az

$$x'(t) = \mathcal{F}(x_t) \quad (1)$$

alakú differenciálegyenletek globális dinamikájának vizsgálatával és biológiai alkalmazásaival foglalkozik. Adott  $\tau > 0$  mellett  $x_t$  az  $x(t)$  megoldás egy darabját, az állapotszegmenst jelöli, amelyet az

$$x_t(\theta) = x(t + \theta), \quad \theta \in [-\tau, 0] \quad (2)$$

összefüggés definiál.

Az egyenlet jobb oldalát meghatározó  $\mathcal{F}$  olyan leképezés, amely jellemzően a  $[-\tau, 0]$  intervallumon értelmezett,  $\mathbb{R}^n$ -értékű folytonos függvények teréből képez  $\mathbb{R}^n$ -be, ezért az ilyen egyenleteket funkcionál-differenciálegyenleteknek nevezzük. Ez a megfogalmazás rávilágít a közönséges differenciálegyenletekhez viszonyított alapvető különbségre: míg ott az állapot egy véges dimenziós vektor, addig itt egy teljes függvény, így az állapottér végtelen dimenziós.

Ennek megfelelően a kezdetiérték-probléma megfogalmazásához nem elegendő egyetlen pontbeli kezdeti érték, például  $x(0)$  megadása. Ehelyett egy előzményfüggvényt rögzítünk a  $[-\tau, 0]$  intervallumon:

$$x(s) = \varphi(s), \quad s \in [-\tau, 0]. \quad (3)$$

Az állapottér hagyományosan a folytonos függvények

$$C := C([-\tau, 0], \mathbb{R}^n)$$

terére, amely a szupremumnormával ellátva Banach-teret alkot:

$$\|\varphi\| = \sup_{\theta \in [-\tau, 0]} |\varphi(\theta)|, \quad (4)$$

ahol  $|\cdot|$  egy rögzített norma  $\mathbb{R}^n$ -en.

Az  $\mathcal{F}$  megfelelő tulajdonságai esetén a megoldások segítségével definiálható az alábbi (nem-invertálható) dinamikai rendszer:

$$\Phi : [0, \infty) \times C \ni (t, \varphi) \rightarrow x_t(\varphi) =: \Phi_t(\varphi) \in C, \quad (5)$$

vagyis

$$\Phi_t(\varphi)(\theta) = x(t + \theta; \varphi), \quad \theta \in [-\tau, 0], t \geq 0. \quad (6)$$

Itt  $x(\cdot; \varphi)$  az  $x_0 = \varphi$  kezdeti feltétel által meghatározott megoldás. A megoldás-operátorok teljesítik a félcsoport-tulajdonságokat:  $\Phi_0 = \text{Id}$ , és  $\Phi_{t+s} = \Phi_t \circ \Phi_s$  minden  $t, s \geq 0$  esetén.

Mivel az egyenlet által generált dinamika a  $C$  függvénytérben zajlik, ezek az egyenletek

a végtelen dimenziós dinamikai rendszerek egy fontos osztályát alkotják. Nemlineáris funkcionál-differenciálegyenletekre viszonylag kevés globális dinamikai eredmény ismert. Disszertációmban ezekből mutatok be többet is két jelentős egyenletosztály, a késleltetett unimodális visszacsatolások és a logisztikus típusú egyenletek esetére. Ez a terület gazdag, mély matematikai struktúrákat rejt, ugyanakkor számos nyitott és aktuális problémát kínál. Az alkalmazások jelentőségét is bemutatom számos biológiai probléma példáján keresztül.

Ezekhez kapcsolódóan a disszertációban az alábbi fő tudományos téziseket fogalmaztam meg.

1. Unimodális késleltetett visszacsatolásra megmutattam olyan attraktív invariáns tartományok létezését a fázistérben, amelyekben belül a visszacsatolás monoton, valamint heteroklinikus pályát konstruáltam.
2. Nemlinearitások egy széles osztályára megadtam a lehető legélesebb abszolút (késleltetéstől független) becslést a globális attraktor méretére.
3. Káosz-kontroll módszereket dolgoztam ki a Mackey-Glass egyenletre.
4. Bevezettem egy új, biológiailag megalapozott logisztikus egyenletet, amely diszkrét és elosztott késleltetést is tartalmaz. Leírtam a globális attraktor szerkezetét és metastabil oszcillációkat azonosítottam.
5. Leírtam exponenciálisan növekedő, illetve véges idő alatt felrobbanó megoldások egy osztályát a pozitív visszacsatolással taggal kiegészített késleltetett logisztikus egyenlet esetén.
6. Igazoltam a késleltetési SIS-modellek 23 éven át nyitott globális stabilitási sejtését.
7. Késleltetett társadalmi válasszal bővített járványmodellek lokális és globális stabilitási tulajdonságait igazoltam. Leírtam egy új bifurkációs diagramot, az endemikus buborékot.
8. Demonstráltam a késleltetett differenciálegyenletek jelentőségét és hasznosságát számos biológiai probléma modellezésében.

## 2. Funkcionál-differenciálegyenletek történeti és matematikai háttere

Már 1806-ban felbukkant egy funkcionál-differenciálegyenlet Poisson munkásságában egy geometriai kérdés kapcsán. Az általa vizsgált egyenlet az  $x'(t) = g(\partial x_t, x_t)$  alakú egyenletosztályba sorolható, és modern nézőpontból Walther elemezte részletesen 2012-ben [52]. Émile Picard az 1908-as római nemzetközi matematikai kongresszuson tartott előadást a matematika és a fizika kapcsolatáról, amelynek leirata a *Mathematikai és Physikai Lapokban* is megjelent Kelemen Ignác fordításában. Picard hangsúlyozta, hogy a fizikai modellekben feltételezett azonnali hatás túlzottan leegyszerűsítő lehet. Kiemelte, hogy a biológiai folyamatok matematikai egyenleteiben a rendszer múltjának is meg kellene lennie (ezt öröklődő hatásnak nevezi). Kissé szabad fordításommal élve, így fogalmazott [44]: "nem kell előre megszorítanunk a világról alkotott matematikai képünket, és álmodhatunk olyan, a fentieknél bonyolultabb funkcionális egyenletekről is, amelyekben olyan integrálok szerepelnek majd, amelyek a távoli régmúltat és a jelent kötik össze, s amelyek a késleltetett hatások részét hordozzák."

Pontosan ilyen, a múltat a jelennel összekötő integrálokat tartalmazó egyenletet vizsgáltam a 3. fejezetben, és a 4. fejezetben több ilyen alkalmazásra is mutattam példát.

A késleltetett hatások jelenségét a populációdinamikában a 20. század elején vizsgálta Volterra. Sőt, Lotka és Sharpe már 1923-ban explicit időkéssel bővítette Ross maláriaterjedési modelljét, figyelembe véve az inkubációs periódust az emberekben és a szúnyogokban egyaránt [33], de ekkor még se az analízis, se az alkalmazás szempontjából nem indítottak további szisztematikus vizsgálatokat. Ennek a modellnek egy komplexebb, realiztikusabb alakjára végeztünk globális analízist Nah és Nakata szerzőtársaimmal 2014-ben [41].

A terület számára nagy jelentőségű volt Hutchinson 1948-as munkája [24]. Hutchinson, akit az ökológia atyjaként is aposztrofáltak, a Verhulst-féle klasszikus logisztikus növekedési modell ökológiai korlátait vizsgálva, feltette a kérdést: mi történik, ha a populáció szabályozása nem azonnali, hanem egy  $\tau$  időkéssel történik? A kérdés motivációja, hogy bizonyos élőlények aktuális szaporodóképessége attól is függ, hogy a múltban mekkora populációsűrűségben fejlődtek. Ennek eredményeként megalkotta a nevezetes késleltetett logisztikus egyenletet:

$$N'(t) = rN(t) (1 - N(t - \tau)/K).$$

Hutchinson ugyan nem volt matematikus, de észrevette, hogy míg a klasszikus logisztikus modell megoldásai mindig a stabil egyensúlyi állapothoz tartanak, addig a késleltetett változatban a populáció túlnőhet a  $K$  eltartóképességen, hiszen a visszatérítő hatás is késéssel jelentkezik. Hasonlóan, a populáció mérete innen visszacsökkenhet  $K$  alá, majd ez

ismétlődik és a populáció mérete fluktuál. Ez egy kulcsfontosságú felismerés volt, amely a késleltetést a komplex dinamika egyik fő forrásaként azonosította. Sőt, egy lábjegyzetben a kémiai Nobel-díjas Onsager ki is számolta a  $\pi/2$ -es stabilitási küszöböt: megfelelő idő- és állapotnormalizálás mellett ez az a kritikus késleltetési érték, amely felett az egyensúly instabillá válik.

Az ötvenes években Nicholson ausztrál entomológus egy kísérletsorozatban furcsa fluktuációkat figyelt meg légy populációkban állandó környezeti körülmények között, ami akkoriban meglepetést okozott az ökológusok számára. Az időközben okozta oszcilláció nagyon csábító magyarázatnak tűnt, és Sir Robert May megpróbálta Nicholson adatsorára illeszteni a késleltetett logisztikus egyenlet periodikus megoldásait [37]. Bár az illesztés bizonyos mértékig sikeres volt, ez az egyenlet nem tud magyarázatot adni arra a megfigyelt jelenségre, hogy egy cikluson belül két maximuma is lehet a populációnak, valamint az illesztésben a késleltetés nem kapcsolódott valós biológiai paraméterekhez, és a késleltetett – késleltetés nélküli tagok összeszorzása is kétségeket vetett fel. Gurney és társai a Nature-ben megjelent cikkükben [16] ezen megfontolások nyomán az

$$N'(t) = -\gamma N(t) + pN(t - \tau)e^{-aN(t-\tau)}$$

egyenletet javasolták, ami kielégítően reprodukálta a biológiai megfigyeléseket, és amit azóta Nicholson-egyenletként ismerünk. Ezzel közel egyidőben alkották meg kanadai tudósok az ehhez hasonló, de más nemlinearitással operáló Mackey-Glass egyenletet a vérképződés szabályozó mechanizmusának leírására, amit a Science folyóiratban közöltek 1977-ben [34], és ami kaotikusnak tűnő megoldásairól lett ismeretes. Ezen egyenletek viselkedésének megértése máig a végtelen dimenziós nemlineáris dinamikai rendszerek egyik központi problémája.

Időközben érdekes módon a számelméletben is felbukkantak késleltetési differenciálegyenletek. Az analitikus számelméletben használt, 1930-ban definiált  $\rho(u)$  Dickman – de Bruijn függvény kielégíti az  $u\rho'(u) + \rho(u - 1) = 0$  differenciálegyenletet. Ez a függvény a sima számok arányának becslésére szolgál, amelyek újabban a kriptográfiában fontos szerepet játszanak. A nem-autonóm egyenletek egy osztályának - mely a Dickman – de Bruijn egyenletet speciális esetként magába foglalja - aszimptotikus viselkedéséről mutatunk be új eredményeket Pituk Mihállyal 2014-ben [45].

A prímszámtétel egy valószínűségszámítási elven történő heurisztikus levezetése során a neves brit matematikus, E. M. Wright az 1940-es években kezdte el vizsgálni a később róla elnevezett egyenletet:

$$x'(t) = -\alpha x(t - 1)[1 + x(t)].$$

Wright számos alapvető eredményre jutott [55], például  $\alpha > \pi/2$  esetére bebizonyította olyan korlátos megoldások létezését, amelyek nem tartanak nullához. Igazolta, hogy minden megoldás a nullához konvergál ha  $\alpha \leq 3/2$ , és azt sejtette, hogy a globális stabilitás teljesül  $\alpha \leq \pi/2$ -re is, ami pontosan a nulla egyensúly lokális stabilitásnak feltétele. Ez az 1955-ben megfogalmazott sejtés végül 2018-ban nyert igazolást van den Berg és Jaquette

által [11]. A végső bizonyításnak egy fontos komponense volt Bánhelyi, Csendes, Krisztin és Neumaier megbízható numerikus számításokat is használó módszere, amellyel a  $3/2$ -es eredményt  $\alpha \leq 1.5706$ -re tudták élesíteni 2014-ben [6]. A matematika különös univerzalitását mutatja, hogy bár teljesen más motivációval születtek, Wright és Hutchinson egyenletei ekvivalensek: a prímszámokat és a populációkat is ugyanazzal az egyenlettel lehet vizsgálni!

A szisztematikus matematikai elmélet kidolgozása csak a múlt század közepén indult meg, gyakorlati irányítási problémák által erősen motiválva, mint például Minorszkij munkája hajók stabilizálása és automatizált kormányzása terén, ahol a késleltetés a visszacsatolásban fontos szereppel bír [20]. Az elmélet olyan matematikusok úttörő munkásságának köszönhetően alakult ki, mint például Kraszovszkij, Miskisz, Bellman, Cooke, majd a kutatások keretrendszerét évtizedeken át meghatározó monográfia szerzője, J. K. Hale. Később Verduyn-Lunel, Diekmann, Arino, Nussbaum, Mallet-Paret, Sell, Hal Smith, Walther, és Wu munkái járultak hozzá meghatározó módon az elmélet további fejlődéséhez [3, 10, 13, 14, 21, 22, 29, 51]. Az 1980-as évektől a kutatás exponenciálisan felgyorsult. A MathSciNet adatbázisa szerint míg a hetvenes években évi pár tucat, a nyolcvanas évektől évi több száz, az elmúlt években pedig kb. évi 1500 publikáció jelent meg 34K (Functional-differential equations) klasszifikációval, ami összesen 44 000 cikket jelent. Ez még messze nem a teljes szakirodalom, hiszen az alkalmazások jelentős része az adott alkalmazási terület szakfolyóirataiban jelenik meg, és ezeket a fenti adatbázis nem figyeli.

Magyarországon több, nemzetközileg is jelentős iskola alakult ki ezen a területen. Szegeden Krisztin Tibor és tanítványai a globális kvalitatív dinamika, Veszprémben a 2022-ben elhunyt Győri István és kollégái (Hartung Ferenc és Pituk Mihály) az oszcillációk és aszimptotikus viselkedés, míg Budapesten a gépészmérnöki alkalmazások, rezgések és stabilitásvizsgálatok területén Stépán Gábor csoportja ért el kiemelkedő eredményeket az elmúlt évtizedekben.

A késleltetett argumentumú differenciálegyenletek elmélete bár mélyen a 19. és 20. század klasszikus analízisében és alkalmazásaiban gyökerezik, egy modern és ma is intenzíven fejlődő ága a matematikának, ami egyre fontosabb az alkalmazásokat tekintve is. Története a számelmélet absztrakt kérdéseitől a műszaki tudományok és az élettudomány konkrét problémáin át a végtelen dimenziós dinamikai rendszerek elméletének csúcsáig vezet. Ebben a fejlődésben számos magyar tudós is meghatározó szerepet játszott.

### 3. Unimodális visszacsatolásra vonatkozó tézisek

Tekintjük az alábbi egyenletet:

$$x'(t) = -\mu x(t) + f(x(t - \tau)), \quad \tau, \mu > 0, \quad (7)$$

ahol az  $f : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}_0^+$  késleltetett visszacsatolási függvény unimodális, vagyis

$$\begin{aligned} f(\xi) \geq 0 \text{ minden } \xi \geq 0 \text{ esetén, } f(0) = 0, \text{ és létezik egy egyértelmű } \xi_0 > 0 \\ \text{úgy, hogy } f'(\xi) > 0 \text{ ha } 0 \leq \xi < \xi_0, \quad f'(\xi_0) = 0, \text{ és } f'(\xi) < 0 \text{ ha } \xi > \xi_0, \quad (U) \\ \text{továbbá } f''(\xi) < 0 \text{ ha } 0 \leq \xi \leq \xi_0, \text{ és } \lim_{\xi \rightarrow \infty} f(\xi) = 0. \end{aligned}$$

A  $C$  Banach-tér tartalmazza a

$$C_+ = \{\phi \in C : \phi(s) \geq 0, -\tau \leq s \leq 0\}$$

kúpot, amely különböző rendezési relációkat generál a  $C$  téren, a szokásos jelölésekkel, mint  $<, \leq, \ll$ . Konkrétan,  $\phi \leq \psi$  a  $C$ -ben akkor és csak akkor, ha  $\phi(s) \leq \psi(s)$  minden  $s \in [-\tau, 0]$  esetén;  $\phi < \psi$  akkor és csak akkor, ha  $\phi \leq \psi$  és  $\phi \neq \psi$ ;  $\phi \ll \psi$  akkor és csak akkor, ha  $\phi(s) < \psi(s)$  minden  $s \in [-\tau, 0]$  esetén. Így definiálhatjuk a rendezési intervallumokat:  $[\phi, \psi] := \{\zeta \in C : \phi \leq \zeta \leq \psi\}$  ha  $\phi \leq \psi$  és  $(\phi, \psi) := \{\zeta \in C : \phi \ll \zeta \ll \psi\}$  ha  $\phi \ll \psi$ .

Minden  $\phi \in C_+$  meghatároz egy egyértelmű folytonos  $x = x^\phi : [-\tau, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$  függvényt, amely differenciálható a  $(0, \infty)$  intervallumon, kielégíti az (7) egyenletet minden  $t > 0$  esetén, és  $x(s) = \phi(s)$  minden  $s \in [-\tau, 0]$  esetén. Könnyen látható, hogy ha (U) teljesül, akkor a  $C_+$  kúp pozitívan invariáns, azaz egy nem-negatív  $\phi$  kezdeti függvénnyel rendelkező  $x^\phi(t)$  megoldás nem-negatív marad minden  $t \geq 0$  esetén. A továbbiakban az (7) megoldásán mindig nem-negatív megoldást értünk, és  $\Phi : [0, \infty) \times C_+ \ni (t, \phi) \rightarrow x_t(\phi) := \Phi_t(\phi) \in C_+$ .

#### 1. Tézis: Attraktív invariáns tartományok ahol a visszacsatolás monoton valamint heteroklinikus pálya konstruálása

Az 1. Tézis a [47] publikáció eredményeit összegzi. Egy  $c$  szám esetén  $c_* \in C$  a  $c$  értékű konstans függvényt jelöli. Amikor  $f'(0) > \mu$ , létezik egy  $K_*$  pozitív egyensúly amit  $f(K) = \mu K$  ad meg. Az érdekes eset, amikor  $K > \xi_0$ . Ekkor definiálunk két konstanst:

$$\beta := \frac{f(\xi_0)}{\mu} \in \mathbb{R}, \quad \alpha := \frac{f(\beta)}{\mu} = \frac{f\left(\frac{f(\xi_0)}{\mu}\right)}{\mu} \in \mathbb{R}.$$

Ennek megfelelően,  $\alpha_*$  és  $\beta_*$  megad egy  $J := [\alpha_*, \beta_*] \subset C_+$  rendezési intervallumot.

**3.1. Tétel.**  $J$  pozitív invariáns és minden pozitív megoldást vonz: ha  $x(t) > 0$  egy megoldás, akkor  $\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \alpha$  és  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \beta$ .

Mivel  $\Phi$  pont-disszipatív, és az Arzelà-Ascoli tétel miatt a  $\Phi_t$  operátorok teljesen folytonosak minden  $t \geq \tau$  esetén, a globális attraktor létezik. Az előző tétel miatt pedig  $J$ -nek részhalmaza.

**3.2. Tétel.** Létezik az  $\mathcal{A}$  globális attraktor a  $\Phi$  nem-invertálható dinamikai rendszerre, azaz egy nemüres kompakt  $\mathcal{A} \subset C_+$  halmaz, amely invariáns abban az értelemben, hogy  $\Phi_t(\mathcal{A}) = \mathcal{A}$  minden  $t \geq 0$  esetén és a korlátos halmazokat vonzza. Továbbá,  $\mathcal{A} \subset J$ .

Ha teljesül az alábbi feltétel

$$\alpha = \frac{f\left(\frac{f(\xi_0)}{\mu}\right)}{\mu} > \xi_0, \quad (L)$$

akkor  $[\alpha, \beta] \subset [\xi_0, \infty]$ , ahol  $f'(\xi) < 0$  és minden megoldás,  $\tau$ -tól függetlenül, végül belép ebbe a tartományba, ahol  $f$  monoton csökkenő. A monoton késleltetett visszacsatolás elméletének átfogó eredményei így alkalmazhatóak a dinamika leírására. Ekkor egy Poincaré-Bendixson típusú tétel érvényes [36], és az  $\omega$ -limeszhalmazok csak egyensúlyi helyzetek vagy periodikus pályák lehetnek, a bonyolultabb aszimptotikus viselkedés (pl. káosz) kizárt. Az (L) feltétel a paraméterek széles tartományára teljesül: bármely (U)-t kielégítő  $f$  esetén létezik egy nemüres  $H \subset \mathbb{R}$  intervallum, úgy, hogy az (L) feltétel teljesül minden  $\mu \in H$  esetén. A következő eredmény azt mutatja, hogy az (L) feltétel hiányában legalább kis késleltetések esetén hasonló eredményeket kaphatunk. Definiáljuk a  $\Pi : (0, K] \rightarrow [K, \infty)$  leképezést a következőképpen:

$$\Pi(\xi) := f^{-1}(\mu\xi),$$

ahol  $f^{-1}$  jól definiált, ha  $f$ -et a  $[K, \infty)$ -re megszorítjuk. Nyilván  $\Pi(K) = K$ ,  $\Pi$  folytonos és  $\Pi(\xi) - \xi$  monoton csökkenő a  $(0, K]$  intervallumon.

**3.3. Tétel.** Ha

$$\tau < \tau^* := \frac{\Pi(\xi_0) - \xi_0}{f(\xi_0) - f\left(\frac{f(\xi_0)}{\mu}\right)}, \quad (L\tau)$$

akkor minden megoldás belép abba a tartományba, ahol  $f'$  negatív.

A  $0_*$  egyensúlyban linearizálva találunk egy domináns valós sajátértéket. Megmutatható, hogy az ehhez tartozó lokális invariáns sokaság (lásd [29]) belemetsz a pozitív kúpba, így egy pozitív heteroklinikus megoldás konstruálható.

**3.4. Tétel.** Feltéve, hogy (L) vagy (L $\tau$ ) teljesül, létezik egy  $x_t$  heteroklinikus pálya, amely összeköti a  $0_*$ -t a  $K_*$ -gal vagy egy  $K$  körül oszcilláló periodikus pályával.

## 2. Tézis: A globális attraktor legélesebb becslése

Az 2. Tézis a [32] publikáció eredményeit összegzi. Továbbra is feltételezzük, hogy az (U) feltétel teljesül, valamint  $g'(0) > 1$  és  $K > x_0$ , ahol  $g = \mu^{-1}f$ . Legyen

$$\bar{\alpha} = \inf\{A > 0 : g^2(A) = A\} \quad ; \quad \bar{\beta} = \sup\{B > 0 : g^2(B) = B\}. \quad (8)$$

Mivel  $g'(0) > 1$ ,  $\bar{\alpha}$  és  $\bar{\beta}$  jól definiált valós számok. Feltételezve, hogy (L) teljesül, világos, hogy  $\bar{\alpha} > x_0$ , és így  $g$  csökkenő a  $\bar{J} := [\bar{\alpha}, \bar{\beta}]$  intervallumon. Továbbá,  $g(\bar{\alpha}) = \bar{\beta}$  és  $g(\bar{\beta}) = \bar{\alpha}$ . Következésképpen  $\bar{J}$  invariáns a  $g$  leképezésre. Az  $f$  nemlinearitás az (7) egyenlet legtöbb fontos példájában (beleértve a Mackey-Glass és Nicholson-féle modelleket) teljesíti a következő további feltételt:

(S)  $f$  háromszor differenciálható, és  $(Sf)(x) < 0$ , amikor  $f'(x) \neq 0$ , ahol  $Sf$  az  $f$  Schwarz-deriváltját jelöli, amelyet a következőképpen definiálunk:

$$(Sf)(x) = \frac{f'''(x)}{f'(x)} - \frac{3}{2} \left( \frac{f''(x)}{f'(x)} \right)^2.$$

A fő eredmény eléréséhez az analitikus becsléseken túl három technikát kell kombinálni: Ivanov és Sarkovszkij eredményeit a folytonos rendszer és a  $g$  generálta diszkrét dinamika kapcsolatáról [25], Singer dichotómia-eredményeit az  $S$ -leképezésekről [50], valamint Mallet-Paret és Nussbaum tételeit nagy késleltetésekről [35].

**3.5. Tétel.** *Tegyük fel, hogy (L) és (S) teljesül az  $[\alpha, \beta]$  intervallumon. Ekkor pontosan az alábbiak egyike áll fenn:*

- (1)  $|g'(K)| \leq 1$  és az (7) egyenlet globális attraktora a  $\tau$  késleltetés minden értékére  $\{K\}$ .
- (2)  $|g'(K)| > 1$  és  $[\bar{\alpha}, \bar{\beta}]$  a legszűkebb invariáns és vonzó intervallum, amely tartalmazza az (7) egyenlet globális attraktorát a  $\tau$  késleltetés minden értékére, ahol  $\{\bar{\alpha}, \bar{\beta}\}$  a  $g$  egyetlen 2-ciklusa  $[\alpha, \beta]$ -n.

## 3. Tézis: Káosz-kontroll módszerek a Mackey-Glass egyenletre.

A 3. Tézis a [26] publikáció eredményeit összegzi. Ebben a fejezetben az

$$x'(t) = -\mu x(t) + \frac{px(t-\tau)}{1+x(t-\tau)^n}, \quad \mu, p, \tau > 0, n > 2, \quad (9)$$

Mackey-Glass egyenletre fókuszálunk. Az elmúlt évtizedekben növekvő érdeklődés mutatkozott a káosz kontrollja iránt, és számos módszert javasoltak és alkalmaztak [49]. Itt egy másik stratégiát alkalmazunk, amely újszerű a káosz kontroll kontextusában: ahelyett,

hogy egy adott instabil periodikus pályát kontrollálnánk, szabályozás révén minden megoldást egy olyan tartományba vezetünk, ahol a rendszert monoton visszacsatolás jellemzi.

Három tipikus esetet tekintek, ahol a szabályozást egy additív  $u(t)$  tag jelenti, nevezetesen a konstans perturbációt,  $u(t) = k$ , a proporcionális visszacsatolást,  $u(t) = kx(t)$ , és a késleltetett visszacsatolást,  $u(t) = k[x(t) - x(t - \tau)]$ . Azt mondom, hogy a káosz kontrollált, ha a rendszer bonyolult viselkedést mutat  $k = 0$  esetén, de minden megoldás végül belép és egy monoton tartományában marad  $f$ -nek valamely  $k \neq 0$  esetén, amely esetben a konvergencia egy egyensúlyi helyzethez vagy egy periodikus pályához garantált. Végül egy másik megközelítést is alkalmazok: additív tag helyett egy állapotfüggő  $\tau = \tau(x(t))$  késleltetést konstruálok megfelelő módon, hogy a tartományfelbontási módszerem még mindig alkalmazható legyen.

### Konstans perturbációs kontroll

Bármely  $k \in \mathbb{R}$  esetén vizsgáljuk az

$$x'(t) = -\mu x(t) + \frac{px(t - \tau)}{1 + x(t - \tau)^n} + k. \quad (10)$$

egyenletet.

**3.6. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $K > \xi$ , de az (L) nem teljesül, azaz  $g^2(\xi_0) \leq \xi_0$  a (9) egyenletben. Ekkor a következő állítások teljesülnek:*

(i) *létezik egy  $k_* < \mu\xi_0$  úgy, hogy minden  $k \geq k_*$  esetén a (10) egyenletnek nincs bonyolult megoldása;*

(ii) *létezik egy expliciten kiszámítható  $k_1$ , úgy, hogy  $k < k_1$  esetén a (10) egyenletnek nincs egyensúlyi helyzete, és a megoldások nem-elfogadhatók lesznek;*

(iii)  *$k_1 < k < k_2 := \mu\xi_0 - f(\xi_0)$  esetén két pozitív egyensúlyi helyzet van,  $K_1$  és  $K_2$ , és a  $\phi \in [(K_1 + k/\mu)_*, \xi_{0*}]$  kezdeti függvényvel rendelkező megoldások  $K_2$ -höz konvergálnak;*

(iv) *létezik egy  $k_3$  úgy, hogy  $k_2 < k < k_3$  esetén a (10) egyenletnek nincs bonyolult megoldása.*

### Arányos visszacsatolási kontroll

Most az  $u(t) = kx(t)$  esetet vizsgáljuk. Az

$$x'(t) = -(\mu - k)x(t) + \frac{px(t - \tau)}{1 + x(t - \tau)^n} \quad (11)$$

átrendezés azt mutatja, hogy a kontrollnak nincs hatása a (9) nemlinearitásának kulcsfontosságú tulajdonságaira.

**3.7. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $\alpha < \xi_0 < K$ . Ekkor a következő teljesül: (i) létezik egy  $k_* < 0$ , úgy, hogy  $k \in (\mu - f(\xi_0)/\xi_0, k_*)$  esetén a (11) egyenletnek nincs bonyolult megoldása;*

(ii) ha  $\mu - p < k < \mu - f(\xi_0)/\xi_0$ , akkor minden megoldás  $(p/(\mu - k) - 1)^{1/n}$ -hez konvergál;

(iii) ha  $k \leq \mu - p$ , akkor minden megoldás 0-hoz konvergál;

(iv) ha  $k > \mu$ , minden megoldás a végtelenbe tart.

### Pyragas-szabályozás

Egy népszerű szabályozási mód az  $u(t) = k(x(t - \tau)) - x(t)$ , és ezzel a taggal a (9) a következővé alakul:

$$x'(t) = -(\mu + k)x(t) + \frac{px(t - \tau)}{1 + x(t - \tau)^n} + kx(t - \tau),$$

azaz

$$x'(t) = -(\mu + k)x(t) + F_k(x(t - \tau)), \quad (12)$$

$F_k(\xi) = f(\xi) + k\xi$  mellett. Vegyük észre, hogy míg a Pyragas-szabályozás megváltoztatja a nemlinearitás alakját, a rendszer egyensúlyi helyzeteket nem módosítja.

**3.8. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $K > \xi_0$  és  $g^2(\xi_0) < \xi_0$ . Ekkor  $k > \frac{p(n-1)^2}{4n}$  esetén a (12) minden megoldása  $K$ -hoz konvergál.*

### Állapotfüggő késleltetés-szabályozás

A korábbiakból világos, hogy a káosz szabályozható a késleltetés kis értékre való csökkentésével. Azonban praktikusán lehetetlen vagy nagyon költséges lehet a  $\tau$  állandóan alacsonyan tartása, ezért itt azt vizsgáljuk, hogyan valósíthatjuk meg úgy a káosz-szabályozást, hogy a késleltetést csak ideiglenesen módosítjuk, az aktuális állapottól függően. Így a következő egyenletet vizsgáljuk:

$$x'(t) = -\mu x(t) + \frac{px(t - r(x(t)))}{1 + x(t - r(x(t)))^n}, \quad (13)$$

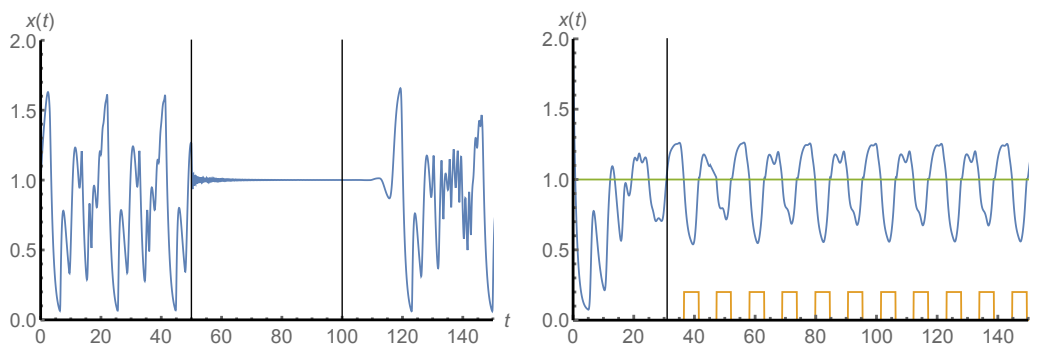
állapotfüggő  $r(x(t))$  késleltetéssel, ahol az  $r(x(t)) = \tau - k(x(t))$  úgy értelmezhető, mint egy  $\tau$  alapkésleltetés és egy  $k(x(t))$  késleltetés-szabályozás. Észszerű feltételezni, hogy  $k(x(t)) \geq 0$  és  $k(x(t)) < \tau$ , ekkor  $r(x(t)) \in (0, \tau]$ . Azt mondjuk, hogy egy megoldás lassan oszcilláló, ha  $x(t) - K$ -nak legfeljebb egy előjelváltása van minden  $\tau$  hosszúságú időintervallumon.

**3.9. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $K > \xi_0$  és legyen  $\hat{K} < \xi_0$  az  $f(\hat{K}) = f(K)$  által definiálva. Legyen  $\tau_* := \min\{\tau, \frac{K-\xi_0}{f(\xi_0)}, \frac{\xi_0-\hat{K}}{f(\xi_0)}\}$ , és  $\zeta = (\tau - \tau_*)(f(\xi_0) - \mu\xi_0)$ .*

*Definiáljuk a következő állapotfüggő késleltetési függvényt:*

$r(x) = \tau$  ha  $x \geq \xi_0 + \zeta$ ;

$r(x) = \tau_*$  ha  $x \leq \xi_0$ ;



1. ábra. A baloldalon a Mackey-Glass egyenlet egy proporcionális visszacsatolásos szabályozása  $t = 50$  és  $t = 100$  között. A kontroll kikapcsolása után a megoldások újra bonyolult viselkedést mutatnak. A jobboldalon az állapotfüggő késleltetési szabályozás, alul látható mikor van a kontroll bekapcsolva.

$r(x)$  egy  $C^2$ -sima és monoton függvény a  $[\xi_0, \xi_0 + \zeta]$  intervallumon,  $r'(x) \leq (f(\xi_0) - \mu\xi_0)^{-1}$  mellett.

Ekkor a (13) megoldásai idővel belépnek abba a tartományba, ahol  $f'$  negatív, és bonyolult, lassan oszcilláló megoldások nem létezhetnek.

Ehhez a tételhez Krisztin és Arino eredményeire is szükség volt az állapotfüggő késleltetésekről [28].

## 4. Logisztikus egyenletekre vonatkozó tézisek

### 4. Tézis: Biológiailag megalapozott logisztikus egyenlet globális attraktora diszkrét és elosztott késleltetésekkel

A 4. Tézis a [4] publikáció eredményeit összegzi. Sejtbiológiai megfontolásokból (mobilitás, osztódás és sejt-sejt interakció) levezettem az

$$x'(t) = -\rho x(t) + \rho x(t-1) \left( 2 - \rho \int_{t-1}^t x(s) ds - x(t) \right) \quad (14)$$

egyenletet, ahol  $x(t)$  egy sejtpopuláció sűrűsége. A sejtosztódás hossza explicit figyelembe van véve egységnyi időre normalizálva,  $\rho > 0$  paraméter. Biológiai megfontolások miatt csak a nemnegatív megoldásokat tekintjük, azaz  $x_0(s) \geq 0$ ,  $s \in [-1, 0]$ . Pontosabban, olyan megoldásokat vizsgálunk, amelyekre  $x_0 \in \Omega$ , ahol

$$\Omega := \left\{ \phi \in C : \phi(s) \geq 0 \text{ ha } s \in [-1, 0] \text{ és } \phi(0) + \rho \int_{-1}^0 \phi(s) ds \leq 1 \right\}. \quad (15)$$

Meggondolható, hogy  $\Omega$  éppen a biológiailag értelmezhető állapotok halmaza. A (14) egyenletnek két egyensúlyi helyzete van,  $x_0 = 0$ , amely mindig instabil, és  $x_* = 1/(\rho + 1)$ ,

amely mindig lokálisan aszimptotikusan stabil, amint az egy karakterisztikus egyenletből levezethető. Fontos konvergenciatulajdonság, hogy minden pozitív megoldásra

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( x(t) + \rho \int_{t-1}^t x(s) ds \right) = 1. \quad (16)$$

Miután ezt igazoltuk, Győri és Pituk [19]  $L^2$  perturbációs eredményeit alkalmazva tudjuk bizonyítani a következőt.

**4.1. Tétel.** *A (14) egyenlet minden pozitív megoldása  $\Omega$ -ban a pozitív egyensúlyi helyzethez konvergál.*

A triviális egyensúly körüli invariáns sokaságok vizsgálatával találunk egy egy egyértelmű heteroklinikus pályát.

**4.2. Tétel.** *Az  $\mathcal{A}$  globális attraktor a két egyensúlyi helyzetből és egy, a kettőt összekötő heteroklinikus pályából áll.*

Megjegyzem, hogy biológiai modellekben a triviális 0 egyensúlyt, amikor nincs hozzá konvergáló pálya, nem szoktuk a globális attraktor részének tekinteni, mint az előző fejezetben sem tettük, hanem csak a pozitív megoldásokra szűkítjük a vizsgálatot. Most azért vettem hozzá, mert a konstruált heteroklinikus pálya egy nagyon hosszú tranziens. Egy rövidebb időablakban szemlélve szabályos periodikus megoldásnak tűnik, de nagyon lassan konvergál a pozitív egyensúlyhoz. Mivel a dinamikát hosszabb ideig jellemzik ezek a metastabil oszcillációk, ezekre külön kitértem.

## 5. Tézis: Pozitív visszacsatolásos taggal kiegészített késleltetett logisztikus egyenlet felrobbanó megoldásai

Az 5. Tézis a [18] publikáció eredményeit összegzi. Győri István [17] érdekes példáját követve az alábbi logisztikus egyenletet tekintjük:

$$\frac{d}{dt}x(t) = rx(t) (1 + \alpha x(t) - x(t-1)), \quad (17)$$

ahol  $r > 0$ ,  $\alpha \in \mathbb{R}$ . A (17) egyenlet a [17] cikkben vizsgált egyenletek egy reprezentánsa, ami  $\alpha = 0$  esetben a Wright-egyenletre redukálódik. Megmutatom, hogy felrobbanó megoldás (azaz egy olyan megoldás, amely véges idő alatt a végtelenbe tart) akkor és csak akkor létezik, ha  $\alpha > 0$ . Egy  $x(t) = ce^{rt}$ ,  $c > 0$  exponenciális megoldás is létezik, ha  $\alpha = e^{-r}$ . Ez egy nem korlátos, de nem felrobbanó megoldás. Emellett egy olyan megoldáscsaládot is találok, amelyek véges idő alatt felrobbannak. A pozitív egyensúlyi helyzet  $x^* = \frac{1}{1-\alpha}$ , ha  $\alpha < 1$ . A következő tételben a megoldások globális és lokális dinamikáját jellemezzük.

**4.3. Tétel.** *A következő állítások teljesülnek.*

1. Ha

$$\alpha \leq -1, \quad (18)$$

*akkor a pozitív egyensúlyi helyzet globálisan aszimptotikusan stabil.*

2. Ha  $-1 < \alpha < 1$ , akkor a pozitív egyensúlyi helyzet lokálisan aszimptotikusan stabil, ha

$$r < \sqrt{\frac{1-\alpha}{1+\alpha}} \arccos(\alpha), \quad (19)$$

*és instabil, ha*

$$r > \sqrt{\frac{1-\alpha}{1+\alpha}} \arccos(\alpha). \quad (20)$$

*Továbbá,*

(a) Ha  $-1 < \alpha \leq 0$ , akkor minden megoldás korlátos.

(b) Ha  $0 < \alpha$ , akkor létezik véges idő alatt felrobbanó megoldás

3. Ha  $\alpha \geq 1$ , akkor minden globálisan létező megoldásra  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) = \infty$ .

Tegyük fel, hogy  $\alpha = e^{-r}$ . Ekkor a (17) pozitív egyensúlyi helyzete instabil. Ebben az esetben találunk újfajta felrobbanó megoldásokat.

**4.4. Tétel.** *Legyen  $\alpha = e^{-r}$ . Tekintsünk egy megoldást, amelynek kezdeti függvénye kielégíti a*

$$0 < \phi(s) \leq ce^{rs}, \quad s \in [-1, 0] \quad (21)$$

*feltételt,*

$$\phi(0) = c, \quad \phi(-1) < ce^{-r} \quad (22)$$

*mellett,  $c > 0$  esetén. Ekkor  $x(t) > x_c(t) = ce^{rt}$  ha  $t > 0$ , és a megoldás véges idő alatt felrobban.*

Ezen  $x$  megoldás felrobbanási idejére a következő becslés érvényes:  $\frac{1}{r} \ln\left(1 + \frac{e^r}{c}\right) \leq T$ .

## 6. Tézis: Késleltetett SIS modell globális stabilitási sejtésének bizonyítása

Hethcote és van den Driessche 1995-ben egy SIS típusú (fogékony-fertőzött-fogékony) járványmodellt elemeztek [23]. Az ilyen modellekben a fertőzöttek a betegségük után újra fogékonnyá válnak. A fertőző állapotokban töltött időt egy általános valószínűségi sűrűségfüggvénynek feltételezték. Nyitott sejtésként fogalmazták meg az endemikus egyensúlyi helyzet globális stabilitását.

A 6. Tézis a [43] publikáció eredményeit összegzi. A modell a következő logisztikus típusú késleltetett differenciálegyenlethez vezet:

$$\frac{d}{dt}I(t) = \beta(1 - I(t))I(t) + \beta \int_0^1 (1 - I(t - a))I(t - a)e^{-\mu a}d\mathcal{F}(a) - \mu I(t). \quad (23)$$

A kezdeti függvényt a folytonos függvények következő részhalmazából választjuk:

$$Y := \{ \phi \in C([-1, 0], [0, 1]) \mid \phi(0) = G(\phi) \},$$

ahol  $G : C([-1, 0], [0, 1]) \rightarrow \mathbb{R}$  a következőképpen van definiálva:

$$G(\phi) := \beta \int_0^1 (1 - \phi(-a)) \phi(-a) \mathcal{F}(a) e^{-\mu a} da.$$

Látható, hogy így  $Y$  pozitív invariáns. A bizonyítások egyes részeihez (23) integrálegyenlet alakját használjuk. Az alap reprodukciós szám adja meg az egy fertőzött által a betegsége teljes ideje alatt generált új fertőzések számát egy fogékony populációban, jelen esetben

$$R_0 = \beta \int_0^1 \mathcal{F}(a) e^{-\mu a} da.$$

**4.5. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $R_0 \leq 1$ . Ekkor a betegségmentes egyensúlyi helyzet globálisan aszimptotikusan stabil  $Y$ -ban. Ha  $R_0 > 1$  teljesül, akkor létezik az  $I^* = 1 - \frac{1}{R_0}$  endemikus egyensúlyi helyzet, ami aszimptotikusan stabil, és a betegség perzisztens.*

A Hethcote - van den Driessche sejtés bizonyításának lényegi eleme, hogy az  $R_0 \leq 2$  és az  $R_0 > 2$  esetek teljesen más megfontolásokat igényelnek: utóbbi esetben először azt kell belátni hogy az  $Y_2 = \{ \phi \in Y \mid \frac{1}{2} \leq \phi(\theta) \leq 1, \theta \in [-1, 0] \}$  halmaz minden pozitív megoldást vonz. Az  $R_0 > 1$  scenárió szétválasztása két alesetre a járványmodellek analízisében egy szokatlan ötlet.

**4.6. Tétel.** *Tegyük fel, hogy  $R_0 > 1$ . Az endemikus egyensúlyi helyzet globálisan aszimptotikusan stabil  $Y_+$ -ban.*

## 7. Tézis: Késleltetett járványmodellek stabilitásváltásai és bifurkációi: az endemikus buborék

A 7. Tézis a [30] publikáció eredményeit összegzi. Az alábbi egyenletet tekintjük:

$$\frac{dy(t)}{dt} = -y(t) + R_0 h(y(t - \tau)) y(t) (1 - y(t)), \quad (24)$$

Ez egy SIS járványmodell késleltetett viselkedési válasszal, ahol a fertőzési periódus hossza szerint normalizáltuk az időt. A  $h$  függvény fejezi ki, mennyivel csökken a transzmisszió a betegség terjedésének hatására növekvő óvatosság miatt, ez azonban  $\tau$  késéssel következik

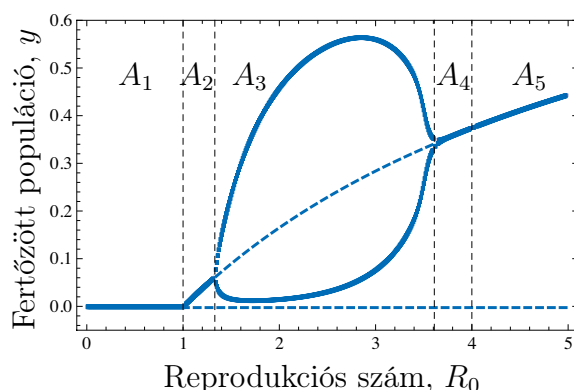
be. A disszertációban általános feltételeket is adunk az endemikus egyensúly létezésére, lokális és globális stabilitására és a perzisztenciára. Itt most csak egy speciális, az irodalomban viselkedési válaszként használt  $h$  függvényre vonatkozó eredményt mutatok be, amelyik még viszonylag egyszerű, de már mutatja azt a dinamikai jelenséget amit szeretnék kihangsúlyozni.

**4.7. Tétel.** Legyen  $h(y) = \frac{1}{1+py}$ ,  $p > 0$  és  $R_0 > 1$ .

(1) Ha  $0 < p < R_0$ , akkor a pozitív  $\bar{y}$  egyensúlyi helyzet globálisan aszimptotikusan stabil.

(2) Ha  $p > R_0$ , akkor létezik  $\tau^* > 0$  úgy, hogy az  $\bar{y}$  pozitív egyensúlyi helyzet aszimptotikusan stabil  $0 < \tau < \tau^*$  esetén és instabil  $\tau > \tau^*$  esetén, ahol

$$\tau^* = \frac{R_0(p+1)}{(R_0-1)\sqrt{p^2-R_0^2}} \arccos\left(\frac{-R_0}{p}\right). \quad (25)$$



2. ábra. Endemikus buborékot mutató bifurkációs diagram. A különböző tartományok különböző dinamikákra utalnak.  $A_1$  a betegségmentes 0 egyensúlyi helyzet globális stabilitására;  $A_2$  és  $A_4$  az endemikus  $\bar{y}$  egyensúlyi helyzet lokális stabilitására;  $A_3$  a fenntartott oszcillációkra; és  $A_5$  az  $\bar{y}$  globális stabilitására.  $A_3$  két határán az egyensúly Hopf-bifurkáción megy át. A vastag szaggatott vonalak a 0 és  $\bar{y}$  egyensúlyi helyzeteknek felelnek meg, amikor instabilak.

A tétel kellően nagy  $p$  esetén egy Hopf-bifurkáció általi stabilitásvesztést mutat amint a késleltetés nő. Egy fontos észrevétel azonban, hogy a stabilitási feltétel  $R_0$ -ban nem monoton. Ha a reakcióidő helyett a terjedési képességet vesszük bifurkációs paraméternek, akkor a pozitív egyensúly egy újabb Hopf-bifurkáció során visszanyerheti a stabilitását nagy  $R_0$ -ra, és egy érdekes bifurkációs diagramot kapunk, ahol a járvány periodikusan oszcillál  $R_0$  egy köztes tartományában. Az ábrán is látható alakzatot endemikus buboréknak neveztem el. Azóta több tucat publikációban szerepel az "endemic bubble", amelyek már gyakran nem is hivatkoznak az eredeti cikkünkre, úgyhogy ez a kifejezés mára önálló életre kelt.

## 5. Alkalmazásokra vonatkozó tézisek

### 8. Tézis: Funkcionál-differenciálegyenletek és biológiai modellezés

A biológiai rendszerek egyik alapvető sajátossága, hogy a bennük zajló folyamatok ritkán mennek végbe azonnal. Az anyagcserétől a sejtszintű szabályozáson át a populációk és közösségek kölcsönhatásaiig számos olyan mechanizmus működik, amely szükségszerűen időigényes, és ezáltal késleltetést visz a rendszer dinamikájába. Időbe telik, amíg egy szignál, molekula vagy immunsejt eljut a céljához, amíg egy szervezet előállít egy szükséges komponenst, lezajlik egy sejtosztódás vagy biokémiai reakciólánc, illetve amíg egy élőlény végighalad fejlődésének valamely szakaszán. Ezek a késleltetések nem kivételesek, hanem a biológiai működés természetes velejárói.

A matematikai biológiai modellezés egyik alapvető tanulsága, hogy az időkésleltetések nem pusztán technikai részletek vagy másodlagos finomítások. Sok esetben éppen ezek a rendszer működésének meghatározó mozgatórugói: képesek minőségileg megváltoztatni a dinamika jellegét, stabil egyensúlyi állapotok helyett oszcillációkat, komplex tranziensek vagy akár kaotikus viselkedés megjelenését eredményezve. A késleltetés explicit beépítése a modellekbe ezért nemcsak valósághűbb leírást tesz lehetővé, hanem pontosabb előrejelzésekhez is vezet, és gyakran magyarázatot ad olyan empirikusan megfigyelt jelenségek eredetére, mint a populációs ciklusok, a biológiai oszcillátorok működése vagy a visszatérő járványhullámok.

A disszertációban tárgyalt modellek ezt a szemléletet különböző biológiai kontextusokban illusztrálják. A populációdinamikai példák között szerepelnek rövid, szezonálisan korlátozott reprodukciós időszakok [12] és a lárvák közötti versengés hatásai [31]; az ökológiai alkalmazások között megjelenik a kullancsok madarak általi terjedéséhez kapcsolódó késleltetés [56]. Sejtbiológiai szinten az őssejtek szabályozásának mechanizmusai kerülnek előtérbe [5], míg epidemiológiai alkalmazásokban a hosszú utazások [27], a transzportációs hálózatok [42], a kéknyelv-betegség terjedése [15], az antivirális stratégiák [1, 2, 38, 39, 46], a késleltetett beavatkozások [9, 40], a vakcinálási programok [53, 54], valamint az immunitás populációszintű dinamikája [7, 8, 48] szolgálnak alkalmazásként.

Matematikai szempontból ezek a modellek a késleltetés különböző formáit ölelik fel: diszkrét és elosztott késleltetéseket, véges és végtelen késleltetési tartományokat, valamint implicit és állapotfüggő késleltetéseket. Ezek a struktúrák gazdag, erősen nemlineáris dinamikát eredményeznek, amely új kvalitatív jelenségek megjelenéséhez vezet, és egyúttal komoly elméleti kihívásokat is támaszt.

Tágabb összefüggésben a disszertáció eredményei ahhoz a hosszú távú matematikai törekvéshez kapcsolódnak, amelyet már Émile Picard megfogalmazott 1908-ban. Elképzelései, amelyek ilyen irányú elmélet szükségességét vetették fel a biológiai rendszerek jobb leírása érdekében, egy évszázaddal később váltak széles körben kidolgozottá. A disszertációban igyekeztem bemutatni, hogy a késleltetés egyrészt érdekes és mély matematikához vezet, másrészt a biológiai komplexitás megértésének egyik kulcsfontosságú forrása.

## Hivatkozások

- [1] M. E. Alexander, C. S. Bowman, Z. Feng, M. Gardam, S. M. Moghadas, G. Röst, J. Wu és P. Yan. “Emergence of drug resistance: implications for antiviral control of pandemic influenza”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274.1619 (2007), 1675. old.
- [2] M. E. Alexander, S. M. Moghadas, G. Röst és J. Wu. “A delay differential model for pandemic influenza with antiviral treatment”. *Bulletin of Mathematical Biology* 70.2 (2008), 382–397. old.
- [3] O. Arino, M. L. Hbid és E. Ait Dads, szerk. *Delay Differential Equations and Applications*. 205. köt. NATO Science Series II: Mathematics, Physics and Chemistry. Springer, 2006. ISBN: 978-1-4020-3645-3.
- [4] R. E. Baker és G. Röst. “Global dynamics of a novel delayed logistic equation arising from cell biology”. *Journal of Nonlinear Science* 30.1 (2020), 397–418. old.
- [5] I. Balázs, P. Getto és G. Röst. “A continuous semiflow on a space of Lipschitz functions for a differential equation with state-dependent delay from cell biology”. *Journal of Differential Equations* 304 (2021), 73–101. old.
- [6] B. Bánhelyi, T. Csendes, T. Krisztin és A. Neumaier. “Global attractivity of the zero solution for Wright’s equation”. *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems* 13.1 (2014), 537–563. old.
- [7] M. V. Barbarossa, M. Polner és G. Röst. “Stability switches induced by immune system boosting in an SIRS model with discrete and distributed delays”. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 77.3 (2017), 905–923. old.
- [8] M. V. Barbarossa és G. Röst. “Immuno-epidemiology of a population structured by immune status: a mathematical study of waning immunity and immune system boosting”. *Journal of Mathematical Biology* 71.6 (2015), 1737–1770. old.
- [9] F. A. Bartha és G. Röst. “Dynamics by control strategies targeting the effective reproduction number”. *Chaos, Solitons & Fractals* 191 (2025), 115906. old.
- [10] R. Bellman és K. L. Cooke. *Differential-Difference Equations*. Academic Press, New York, 1963.
- [11] J. B. van den Berg és J. Jaquette. “A proof of Wright’s conjecture”. *Journal of Differential Equations* 264.12 (2018), 7412–7462. old.
- [12] A. Dénes és G. Röst. “Single species population dynamics in seasonal environment with short reproduction period”. *Communications on Pure & Applied Analysis* 20.2 (2021), 755. old.

- [13] O. Diekmann, S. A. van Gils, S. M. Verduyn Lunel és H.-O. Walther. *Delay Equations: Functional-, Complex-, and Nonlinear Analysis*. 110. köt. Applied Mathematical Sciences. Springer-Verlag New York, 1995. ISBN: 978-1-4612-8696-7.
- [14] T. Erneux. *Applied delay differential equations*. Springer, 2009.
- [15] S. A. Gourley, G. Röst és H. R. Thieme. “Uniform Persistence in a Model for Bluetongue Dynamics”. *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 46.2 (2014), 1160–1184. old.
- [16] W. S. C. Gurney, S. P. Blythe és R. M. Nisbet. “Nicholson’s blowflies revisited”. *Nature* 287.5777 (1980), 17–21. old.
- [17] I. Gyóri. “A new approach to the global asymptotic stability problem in a delay Lotka-Volterra differential equation”. *Mathematical and Computer Modelling* 31.6 (2000), 9–28. old.
- [18] I. Gyóri, Y. Nakata és G. Röst. “Unbounded and blow-up solutions for a delayed logistic equation with positive feedback”. *Communications on Pure and Applied Analysis* 17.6 (2018), 2845–2854. old.
- [19] I. Gyóri és M. Pituk. “ $L^2$ -perturbation of a linear delay differential equation”. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 195 (1995), 415–427. old.
- [20] J. K. Hale. “History of delay equations”. *Delay differential equations and applications*. 205. köt. Springer, 2006, 1–28. old.
- [21] J. K. Hale. *Theory of Functional Differential Equations*. 2nd ed. 3. köt. Applied Mathematical Sciences. Springer-Verlag, New York, 1977.
- [22] J. K. Hale és S. M. Verduyn Lunel. *Introduction to Functional Differential Equations*. 99. köt. Applied Mathematical Sciences. Springer-Verlag New York, 1993.
- [23] H. W. Hethcote és P. van den Driessche. “An SIS epidemic model with variable population size and a delay”. *Journal of Mathematical Biology* 34 (1995), 177–194. old.
- [24] G. E. Hutchinson és tsai. “Circular causal systems in ecology”. *Ann. NY Acad. Sci* 50.4 (1948), 221–246. old.
- [25] A. F. Ivanov és A. N. Sharkovsky. “Oscillations in singularly perturbed delay equations”. *Dynamics Reported (New Series)* 1 (1992), 164–224. old.
- [26] G. Kiss és G. Röst. “Controlling Mackey–Glass chaos”. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* 27.11 (2017), 114321. old.
- [27] D. H. Knipl, G. Röst és J. Wu. “Epidemic Spread and Variation of Peak Times in Connected Regions Due to Travel-Related Infections—Dynamics of an Antigravity-Type Delay Differential Model”. *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems* 12.4 (2013), 1722–1762. old.

- [28] T. Krisztin és O. Arino. “The two-dimensional attractor of a differential equation with state-dependent delay”. *Journal of dynamics and differential equations* 13.3 (2001), 453–522. old.
- [29] T. Krisztin, H.-O. Walther és J. Wu. *Shape, smoothness and invariant stratification of an attracting set for delayed monotone positive feedback*. 11. köt. Fields Institute Monographs. Providence, RI: American Mathematical Society, 1999.
- [30] M. Liu, E. Liz és G. Röst. “Endemic Bubbles Generated by Delayed Behavioral Response: Global Stability and Bifurcation Switches in an SIS Model”. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 75.1 (2015), 75–91. old.
- [31] R. Liu, G. Röst és S. A. Gourley. “Age-dependent intra-specific competition in pre-adult life stages and its effects on adult population dynamics”. *European Journal of Applied Mathematics* (2016), 1–26. old.
- [32] E. Liz és G. Röst. “On global attractors for delay differential equations with unimodal feedback”. *Discrete and Continuous Dynamical Systems* 24 (2009), 1215–1224. old.
- [33] A. J. Lotka és F. R. Sharpe. “Contribution to the analysis of malaria epidemiology IV. incubation lag”. *American Journal of Epidemiology* 3.suppl (1923. jan.), 96–112. old.
- [34] M. C. Mackey és L. Glass. “Oscillation and chaos in physiological control systems”. *Science* 197.4300 (1977), 287–289. old.
- [35] J. Mallet-Paret és R. Nussbaum. “A differential-delay equation arising in optics and physiology”. *SIAM J. Math. Anal.* 20 (1989), 249–292. old.
- [36] J. Mallet-Paret és G. R. Sell. “The Poincaré-Bendixson theorem for monotone cyclic feedback systems with delay”. *J. Differential Equations* 125.2 (1996), 441–489. old.
- [37] R. M. May. *Models for single populations*. In: May, RM (ed.), *Theoretical ecology. Principles and applications*. 1976.
- [38] S. Moghadas, C. Bowman, G. Röst, D. Fisman és J. Wu. “Post-exposure prophylaxis during pandemic outbreaks”. *BMC Medicine* 7.1 (2009), 73. old.
- [39] S. M. Moghadas, C. S. Bowman, G. Röst és J. Wu. “Population-Wide Emergence of Antiviral Resistance during Pandemic Influenza”. *PLoS ONE* 3.3 (2008), e1839.
- [40] K. Muqbel, G. Vas és G. Röst. “Periodic Orbits and Global Stability for a Discontinuous SIR Model with Delayed Control”. *Qualitative Theory of Dynamical Systems* 19 (2020), 59. old.
- [41] K. Nah, Y. Nakata és G. Röst. “Malaria dynamics with long incubation period in hosts”. *Computers & Mathematics with Applications* 68.9 (2014), 915–930. old.

- [42] Y. Nakata és G. Röst. “Global analysis for spread of infectious diseases via transportation networks”. *Journal of Mathematical Biology* 70.6 (2015), 1411–1456. old.
- [43] Y. Nakata és G. Röst. “Global stability of an SIS epidemic model with a finite infectious period”. *Differential and Integral Equations* 31.3-4 (2018), 161–172. old.
- [44] E. Picard. “La mathématique dans ses rapports avec la physique.” French. *Nuovo Cimento (5)* 16 (1908), 165–183. old.
- [45] M. Pituk és G. Röst. “Large time behavior of a linear delay differential equation with asymptotically small coefficient”. *Boundary Value Problems* 2014.1 (2014), 114. old.
- [46] G. Röst, T. Kuniya, S. M. Moghadas és J. Wu. “Global dynamics of an epidemiological model with age-of-infection dependent treatment rate”. *Ricerche di Matematica* 67.1 (2018), 125–140. old.
- [47] G. Röst és J. Wu. “Domain-decomposition method for the global dynamics of delay differential equations with unimodal feedback”. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 463 (2007), 2655–2669. old.
- [48] F. Scarabel, M. Polner, D. Wylde, M. Barbarossa és G. Röst. “Bistability and complex bifurcation diagrams generated by waning and boosting of immunity”. *J. Math. Biol.* 91 (2025), 30. old.
- [49] E. Schöll és H. G. Schuster, szerk. *Handbook of chaos control*. John Wiley & Sons, 2008.
- [50] D. Singer. “Stable orbits and bifurcation of maps of the interval”. *SIAM J. Appl. Math.* 35 (1978), 260–297. old.
- [51] H. Smith. *An Introduction to Delay Differential Equations with Applications to the Life Sciences*. 57. köt. Texts in Applied Mathematics. Springer, 2011.
- [52] H.-O. Walther. “On Poisson’s state-dependent delay”. *Discrete and Continuous Dynamical Systems* 33.1 (2012), 365–379. old.
- [53] Z. Wang, G. Röst és S. M. Moghadas. “Delay in booster schedule as a control parameter in vaccination dynamics”. *Journal of Mathematical Biology* 79.6-7 (2019), 2157–2182. old.
- [54] Z. Wang, G. Röst és S. M. Moghadas. “Deviation from the recommended schedule: optimal dosing interval for a two-dose vaccination programme”. *Royal Society Open Science* 11.7 (2024), 231971. old.
- [55] E. M. Wright. “A non-linear difference-differential equation.” *J. für die Reine und Angewandte Mathematik* 194 (1955), 66–84. old.
- [56] X. Wu, G. Röst és X. Zou. “Impact of Spring Bird Migration on the Range Expansion of *Ixodes scapularis* Tick Population”. *Bulletin of Mathematical Biology* (2016), 1–31. old.