

Методы
синтеза
динамических
моделей
биологических
систем

METHODS
OF SYNTHESIS
OF DYNAMIC
MODELS
OF BIOLOGICAL
SYSTEMS

МЕТОДЫ
СИНТЕЗА
ДИНАМИЧЕСКИХ
МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
СИСТЕМ



**МЕТОДЫ
МАТЕМАТИЧЕСКОЙ
БИОЛОГИИ**

(в восьми книгах)

1

ОБЩИЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

2

МЕТОДЫ СИНТЕЗА
АЛГЕБРАИЧЕСКИХ
И ВЕРОЯТНОСТНЫХ
МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

3

МЕТОДЫ СИНТЕЗА
ДИНАМИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

4

МЕТОДЫ ИДЕНТИФИКАЦИИ
МАТЕМАТИЧЕСКИХ
МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

5

ИНФОРМАЦИОННЫЕ
МЕТОДЫ
СИНТЕЗА МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

6

МЕТОДЫ СИНТЕЗА
ДИСКРЕТНЫХ МОДЕЛЕЙ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

7

МЕТОДЫ АНАЛИЗА
И СИНТЕЗА
БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
УПРАВЛЕНИЯ

8

МЕТОДЫ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ
БИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЫ
НА ЭВМ

**РЕДАКЦИОННАЯ
КОЛЛЕГИЯ:**

академик

В. М. ГЛУШКОВ
(ответственный редактор),

академик АН УССР

Н. М. АМОСОВ,

доктор биол. наук

Ю. Г. АНТОМОНОВ
(зам. ответственного

редактора),

кандидат мед. наук

А. М. КЛОЧКОВ,

доктор биол. наук

А. Б. КОГАН,

кандидат биол. наук

А. Б. КОТОВА

(ответственный секретарь),

доктор биол. наук

Н. Н. ЛЮБИМОВ,

доктор физ.-мат. наук

А. М. МОЛЧАНОВ,

член-кор. АН УССР

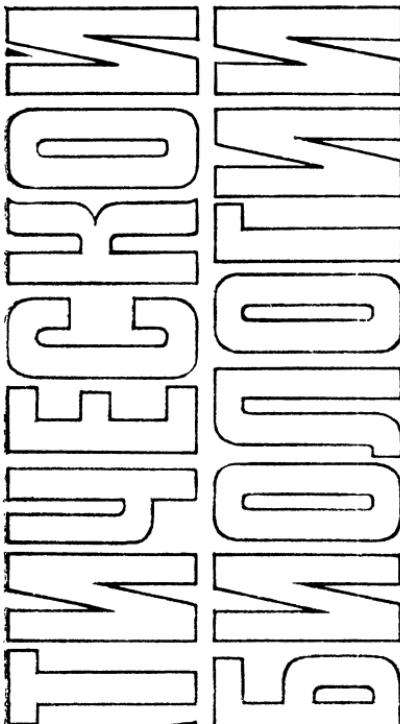
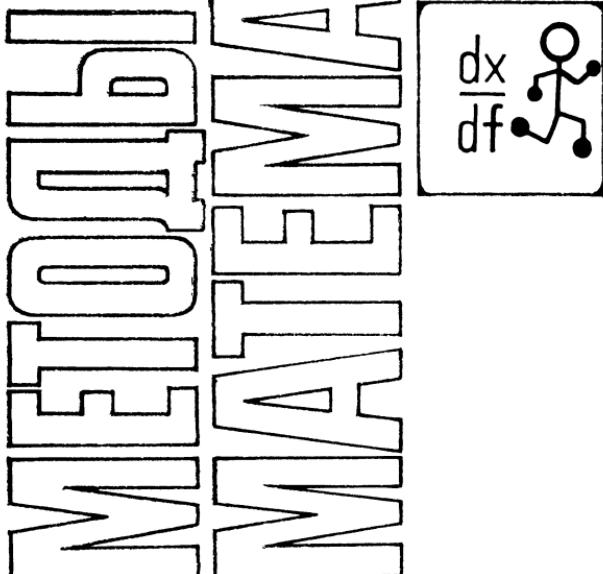
А. А. СТОГНИЙ,

доктор техн. наук

М. А. ХАНИН,

доктор биол. наук

О. Г. ЧОРАЯН



**книга 3 Методы
синтеза
динамических
моделей
биологических
систем**

Под редакцией доктора
технических наук

М. А. Ханина

*Допущено Министерством
высшего и среднего
специального образования УССР
в качестве учебного пособия
для студентов биологических
специальностей вузов*

КИЕВ
ГОЛОВНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ИЗДАТЕЛЬСКОГО ОБЪЕДИНЕНИЯ
«ВІДЧА ШКОЛА»
1981

ББК 28я 73+32. 81я73
57+6Ф0.1
M54

УДК (577.4 + 577.1)
001.5(07)

Методы математической биологии.
Книга 3. Методы синтеза динамических моделей биологических систем:
Учеб. пособие для вузов.— Киев :
Вища школа. Головное изд-во, 1981.—
328 с. 21004. 1502000000.

Изложены методы теории дифференциальных уравнений, позволяющие синтезировать математические модели динамики биологических систем. Рассмотрены линейные уравнения с постоянными и переменными коэффициентами, типовые нелинейные уравнения, уравнения первого и второго порядков в частных производных. Большое внимание уделено качественному исследованию уравнений на фазовых и структурных портретах. Изложены методы составления дифференциальных уравнений для биологических систем с постепенным усложнением физиологических предпосылок, позволяющих в модели отобразить различные свойства биологических систем.

Книга является учебным пособием по курсам «Биологическая кибернетика», «Бионика», «Медицинская кибернетика», «Математическое моделирование биологических систем», «Биофизика» для студентов университетов, медицинских и педагогических институтов и институтов физической культуры; может быть полезной научным работникам, изучающим проблемы математической биологии.

Ил. 136. Табл. 2. Список лит.: 46 назв.

Рецензенты:
канд. физ.-мат наук **A. И. Кардаш**
(Львовский государственный университет),
канд. сель.-хоз. наук **L. K. Кривошея**
(Черновицкий государственный университет)

Редакция литературы по кибернетике,
электронике, энергетике

M 21004-125
M211(04)-81 1502000000

© Издательское объединение
«Вища школа», 1981

Введение	9
Глава 1	
ЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ	11
1.1. Понятие производной и дифференциала (11).	
Определение производной функции (12). Определение дифференциала (13). Производная второго порядка (14). Частные производные и частные дифференциалы (14). Понятие о дифференциальном уравнении (17).	
1.2. Линейные дифференциальные уравнения первого порядка с постоянными коэффициентами (18).	
Общий вид (18). Уравнения с $P(x) = 0$ (19). Уравнения с $P(x) = \text{const}$ (22).	
1.3. Линейные дифференциальные уравнения второго порядка с постоянными коэффициентами (26).	
Общий вид (26). Однородное уравнение (27). Неполное однородное уравнение (30). Неоднородное уравнение второго порядка (31).	
1.4. Уравнения высших порядков	
Дифференциальное уравнение n -го порядка (39). Система линейных уравнений первого порядка (40).	

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 2	5
ЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ С ПЕРЕМЕННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ	42
2.1. Общие понятия (42).	
Нормальные системы. Координатный и векторный способы записи (42). Производная вдоль решения (43). Автономные системы. Понятие первого интеграла (45). Задача Коши. Эквивалентное интегральное уравнение (46).	
2.2. О теореме существования и единственности решения задачи Коши. Непрерывная зависимость решений от начальных данных (49).	
Метод Пикара (49). О теореме существования и единственности (51). Характер сходимости (53). Метод ломаных Эйлера (54). К понятию неединственности (55). Непрерывная зависимость решения от начальных данных (58). Локальная непрерывность (59). Априорная оценка (61). Локальная теорема о непрерывной зависимости решения от начальных данных (63). Ло-	

кальная теорема единственности (64). О теореме единственности в целом (65).

2.3. Окрестность регулярного решения (67).

Системы, содержащие параметр (67). Варьирование параметра (68). Уравнение в вариациях (69). Варьирование начальных данных (71).

2.4. Линейные системы с переменными коэффициентами

Определения. Теорема существования и единственности (72). Однородные системы. Простейшие свойства (73). Определитель Бронского (74). Свойства фундаментальной матрицы (76). Формула Лиувилля (78). Определение фундаментальной системы решений (79). Строение общего решения линейной однородной системы (80). Неоднородные системы. Метод вариации произвольных постоянных (81).

Глава 3

НЕЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ 83

3.1. Гамильтоновы системы (83).

Гамильтонова форма системы (84). Первый интеграл гамильтоновой системы (85). Исследование геометрии ньютоновского движения при заданном потенциале $U(x)$ (86). Кинетика системы (88). Интегрирование ньютоновского движения при $U(x) = \alpha x^2$ (89). Гамильтоновы системы на плоскости. Необходимое и достаточное условие гамильтоновости системы (91). Периодические движения (общий случай) (93). Общий вид системы с заданным первым интегралом (96).

3.2. Частные приемы интегрирования (99).

Понижение порядка системы (99). Уравнение в полных дифференциалах (100). Уравнение с разделяющимися переменными (101). Уравнение Ферхольста — Перла (103). Особенности прямых частей системы (3.60) (105). О предельных циклах (106). Однородные уравнения (108). Линейные уравнения (109).

3.3. Уравнения, неразрешенные относительно производной

Постановка вопроса (111). Введение параметра (112). Интегрирование уравнения Лагранжа (115). Уравнение Клеро (116). Геометрический аспект задачи (118).

3.4. Устойчивость (118).

Постановка вопроса (118). Окрестность стационарного решения (стационарные точки) (120). Определения устойчивости (124). Техника исследования на устойчивость Функция Ляпунова (125). Функция Ляпунова линейной системы (128). Дифференциальное неравенство. Априорная оценка (129). Нелинейные системы (131). Функция Четаева (133). Функция Четаева для линейной системы (135). Функция Четаева для нелинейной системы (137). Алгоритм исследования на устойчивость (138).

Глава 4

ЭЛЕМЕНТЫ КАЧЕСТВЕННОЙ ТЕОРИИ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ 142

4.1. Фазовый портрет системы (142).

Фазовое пространство (142). Фазовый портрет гамильтоновой системы на плоскости (144). Алгебраический гамильтониан (146). Фазовый портрет линейной системы. Седло, узел, фокус (147). Случай дей-

ствительных корней (149). Случай комплексных корней. Фокус (151). Соотношение геометрии и кинетики (152). Алгоритм построения фазового портрета линейной системы (153). Фазовый портрет системы Вольтерра (154). «Холодные пламена» (161). Упрощенная модель гликолиза (162). Устойчивость стационарного режима (164). Анализ особых точек (170). Локальные характеристики фазового портрета (176). Критическое значение параметра (176). Рождение предельного цикла (179). Разрушение предельного цикла (179).

4.2. Структурный портрет (180)

Структурный портрет линейной системы (180). Структурный портрет модели иммунной системы (186). Локальный фазовый портрет (190). Фазовый портрет в целом (192). Структурный портрет. Иммунный портрет популяции (193). Однобарьерный иммунитет («ступенька») (195). Структурный портрет одноступенчатого иммунитета (200). Окрестность тройной точки (202). Многобарьерный иммунитет. Механическая аналогия (205).

Глава 5

УРАВНЕНИЯ В ЧАСТНЫХ ПРОИЗВОДНЫХ 209

5.1. Квазилинейные уравнения в частных производных (209). Линейное уравнение. Задача Коши (210). Квазилинейное уравнение. Метод Римана (214). Лагранжева система координат (218). Уравнение Эйлера (220). «Трубка тока». Задача Коши (222). Динамические системы (223). Криволинейные координаты (224). Линейные уравнения в частных производных. Теоретический анализ (227). Практические методы. Понижение порядка (230). Общее квазилинейное уравнение. Метод погружения (233).

5.2. Уравнения в частных производных второго порядка (236). Классификация уравнений (236). Канонический вид уравнений (238). Краевые задачи (239).

5.3. Применение уравнений параболического типа для решений задач математической биологии (243).

Математическая модель воспалительного процесса в начальной стадии (243). Модель транспорта кислорода (249). Математическая модель вялотекущего воспалительного процесса при наличии зоны некроза (252). Математическая модель воспалительного процесса в гетерогенной области с учетом распространения зоны некроза (258).

5.4. Асимптотическое решение нелинейного и квазилинейного уравнения параболического типа (264).

Математическая модель кавернозного туберкулезного воспаления, учитывающая влияние парциального давления кислорода как лимитирующего фактора (264). Распространение доминантного гена, обладающего селективным преимуществом (с учетом миграции) (277).

5.5. Асимптотические и периодические решения системы нелинейных уравнений параболического типа (281).

Динамика двух популяций (хищник — жертва) с учетом миграции (281). Динамика двух популяций без миграции жертв (286).

5.6. Решение уравнения эллиптического типа (289).

Стационарное распределение биологически активных веществ в клетке (289). Транспорт кислорода в системе микроциркуляции (292).

Глава 6

МЕТОДЫ СОСТАВЛЕНИЯ УРАВНЕНИЙ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ 298

6.1. Моделирование динамики нервных процессов на элементарном уровне (298).

Возможности дифференциальных уравнений как аппарата моделирования (298). Описание формы потенциала действия (299). Модель динамики возбуждения аксона (301). Модель динамики проводимости (304). Модель динамики синаптических процессов (307).

6.2. Моделирование динамики биоценозов (311).

Модель простейших взаимосвязей (311). Моделирование динамики популяций и биоценозов с учетом структурно-функциональных параметров особей и экологических условий (313).

Список литературы (325).

В математической биологии при синтезе математических моделей динамических режимов биологических систем широко используются методы теории дифференциальных уравнений.

Так, при описании функционирования биологических систем применяется теория линейных дифференциальных уравнений, при описании работы биологических систем по одному показателю — дифференциальные уравнения первого или второго порядка, при синтезе математических моделей, описывающих динамику многих параметров, составляются и используются системы линейных дифференциальных уравнений, при конкретном моделировании используется весь спектр формальных математических методов решения дифференциальных уравнений, в том числе и методы вычислительной математики.

Известно, что поведение биологических систем в динамике является весьма сложным и настолько многогранным, что математические модели, основанные на линейных дифференциальных уравнениях могут считаться лишь первым приближением моделирования.

В настоящем пособии биологические примеры почти везде включаются в изложение методов составления и решения соответствующих дифференциальных уравнений, часто являются адекватным описанием динамики переменных и соответствуют целям и задачам моделирования.

Особенностью изложения является также то, что наиболее легкие для понимания и наиболее распространенные при решении задач биологии и медицины разделы теории дифференциальных уравнений приведены очень сжато. Более сложные разделы — нелинейные уравнения, уравнения с переменными коэффициентами — излагаются более подробно.

Для функционирования биологических систем характерным является единство структуры и функции. И тогда, когда в математических моделях необходимо это отразить, часто (а в дальнейшем все чаще) приходится использовать способы описания формы различных структур (орган, сосуды)

ВВЕДЕНИЕ

и распределения по структурам тех переменных (концентрация, потенциал, давление), которые определяют функциональные состояния. Поэтому мы уделили большое внимание изложению теории уравнений в частных производных на примерах.

Известно, что дифференциальные уравнения в частных производных нашли широкое применение в физике как эффективный аппарат, позволяющий описывать различные физические явления, к которым, в частности, относятся теплопроводность, диффузия, электрические и магнитные поля, распространение волн различной природы, квантованные поля. Интенсивное развитие математической биологии в последние десятилетия привело к расширению области применения дифференциальных уравнений в частных производных второго порядка. Можно условно выделить два основных направления. Первое из них связано с созданием математической теории биологических явлений, в основе которых лежат физические процессы (диффузия, теплопроводность и др.), описываемые уравнениями в частных производных второго порядка. Иллюстрацией этого направления является применение уравнений в частных производных второго порядка для описания распространения пульсовых волн в кровеносных сосудах, диффузии кислорода и других веществ в клетках, в системе микроциркуляции и в других явлениях.

Второй путь применения уравнений в частных производных второго порядка связан с их использованием для количественного описания биологических процессов, которые хотя и имеют некоторую аналогию с определенными физическими процессами, однако являются по существу биологическими. Это направление можно иллюстрировать примерами теории воспалительных процессов.

Изложению биологических приложений уравнений в частных производных второго порядка посвящен небольшой раздел, в котором кратко излагаются классификация уравнений в частных производных второго порядка и наиболее часто встречающиеся краевые задачи.

Методы решения уравнений в частных производных излагаются в разделах, посвященных конкретным биологическим задачам. Разумеется, приведенный ниже материал не исчерпывает всех развитых к настоящему времени разделов математической биологии, оперирующих с аппаратом уравнений в частных производных второго порядка. Примеры здесь приведены так, чтобы по возможности широко иллюстрировать различные методы решения задач в области биологии, к которым эти задачи относятся.

При изложении конкретных разделов значительное внимание уделяется биологическому обоснованию применяемого математического аппарата.

В основу дифференциального исчисления первоначально легли решения задач определения скорости движения при произвольном законе движения объекта по касательной к произвольной линии. Понятно, что для биологических систем решение задачи определения скорости является весьма важным при описании динамики их переменных. И задача определения скорости и задача определения касательной приводят к одной и той же вычислительной задаче, которая состоит в следующем. По данной функции $f(t)$ отыскать другую функцию $f'(t)$ или $\frac{df(t)}{dt}$, получившую позднее название *производной* и представляющую скорость изменения функции $f(t)$, относительно изменения аргумента t .

В таком общем виде задача была поставлена Ньютона и в сходной форме Лейбницем в 70—80-х годах XVII в. Но ранее Ферма, Паскаль и другие дали правила определения производных для многих функций. Ньютон и Лейбниц ввели общие понятия производной и дифференциала и применили дифференциальное исчисление к решению задач геометрии и механики. С конца XIX в. дифференциальное исчисление является полноправным математическим аппаратом исследования биологических систем и решения многих задач биологии и медицины. Начало этому было положено еще в XVIII в. Эйлером, далее было

Глава 1 ЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ

1.1. ПОНЯТИЕ ПРОИЗВОДНОЙ И ДИФФЕРЕНЦИАЛА

продолжено Кирхгофом, Лазаревым, Ращевским и другими учеными.

Перейдем к определению производной через скорость. Чтобы определить среднюю скорость движения, например автомобиля, необходимо отметить, в какой точке пути он находится в момент $t = t_1$, а затем в момент $t = t_2$. Пусть это будет $S = S_1$ при $t = t_1$ и $S = S_2$ при $t = t_2$. Далее, разделив приращение пути $\Delta S = S_2 - S_1$ на приращение времени $\Delta t = t_2 - t_1$, получим величину $\frac{\Delta S}{\Delta t}$, которая дает среднюю скорость автомобиля за промежуток времени $(t_1; t_2)$. Известно, что при неравномерном движении средняя скорость недостаточно полно характеризует быстроту движения в момент $t = t_1$. Но чем меньше Δt , тем точнее характеризуется эта быстрота. Поэтому скорость в момент $t = t_1$ является пределом, к которому стремится отношение $\frac{\Delta S}{\Delta t}$ при $\Delta t \rightarrow 0$, т. е.

$$v = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta S}{\Delta t}. \quad (1.1)$$

Определение производной функции. Пусть $y = f(x)$ есть непрерывная функция аргумента x , определенная в промежутке (a, b) , и пусть x — какая-либо точка этого промежутка. Дадим аргументу x приращение Δx , тогда функция $y = f(x)$ также получит соответствующее приращение

$$\Delta y = f(x + \Delta x) - f(x). \quad (1.2)$$

При бесконечно малом приращении аргумента Δx приращение функции Δy также бесконечно мало.

Поэтому предел (если он существует), к которому стремится отношение $\frac{\Delta y}{\Delta x}$ при $\Delta x \rightarrow 0$, т. е.

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(x + \Delta x) - f(x)}{\Delta x}, \quad (1.3)$$

сам является функцией аргумента x . Эта функция называется производной от функции $f(x)$ и обозначается $f'(x)$ или y' , или $\frac{df(x)}{dx}$.

Таким образом, производной функции называется предел, к которому стремится отношение бесконечно малого приращения к соответствующему бесконечно малому приращению аргумента.

Определение дифференциала. Пусть приращение функции $f(x)$ (1.2) разбито на сумму двух членов в виде

$$\Delta y = A\Delta x + \alpha, \quad (1.4)$$

где A — постоянная при данном значении аргумента x (независящая от значений приращения Δx); α — бесконечно малая величина высшего порядка относительно Δx (при $\Delta x \rightarrow 0$).

Тогда первый член, пропорциональный Δx , называется дифференциалом функции $f(x)$ и обозначается через dy , или $df(x)$. В выражении (1.4) коэффициент A равен производной $f'(x)$.

Таким образом, дифференциал функции равен произведению производной на приращение аргумента, т. е.

$$dy = f'(x) \Delta x.$$

Для независимой переменной

$$dx = \Delta x.$$

Поэтому дифференциал функции равен произведению производной на дифференциал аргумента, т. е.

$$dy = f'(x) dx.$$

Сущность дифференциала поясним на следующем примере. Пусть $y = f(t)$ — расстояние прямолинейно движущейся точки от начального положения (t — время пребывания в пути). Приращение Δy — это путь, пройденный точкой за промежуток времени Δt , а дифференциал $dy = f'(t) \Delta t$ — путь, который точка прошла бы за тоже время Δt , если бы она сохранила скорость $f'(t)$, достигнутую к моменту t . При бесконечно малом Δt воображаемый путь dy отличается от истинного Δy на бесконечно малую высшего порядка относительно Δt . Если скорость в момент t не равна нулю, то dy дает приближенную величину малого смещения точки.

Производная функции $y = f(x)$ по аргументу x равна отношению дифференциала переменной y к дифференциальному переменной x , т. е.

$$y'_x = \frac{dy}{dx},$$

где индекс x при символе y'_x подчеркивает, что при отыскании производной аргументом является x .

В справочной литературе изложены правила определения производных для функций разного вида (явных,

неявных, простых, сложных). Переменные биологических систем могут описываться различными алгебраическими функциями, в качестве аргументов которых могут выступать время, входные воздействия или другие переменные [8]. Приведем выражения производных для некоторых наиболее часто встречающихся при описании биологических систем алгебраических функций.

Прямо пропорциональная функция $y = kx + b$; скорость изменения этой функции $y' = k$.

Степенная функция $y = x^n$, соответственно $y' = nx^{n-1}$.

Показательная функция $y = a^x$, соответственно $y' = a^x \ln a$.

Экспоненциальная функция $y = A(1 - e^{-ax})$, соответственно $y' = +A \cdot ae^{-ax}$.

Логарифмическая функция $y = \ln x$, соответственно $y' = \frac{1}{x}$.

Некоторые тригонометрические функции: $y = A \sin \beta x$; $y = A \cos \beta x$, соответственно $y' = A\beta \cos x$, $y' = -A\beta \sin \beta x$.

Производная второго порядка. Пусть $f'(x)$ есть производная функции $f(x)$. Тогда производная функции $f'(x)$ называется второй производной функции $f(x)$ и обозначается $f''(x)$, или $\frac{d^2f(x)}{dx^2}$. Вторая производная называется также производной второго порядка. Поэтому функцию $f'(x)$ называют производной первого порядка или первой производной. Вторая производная характеризует скорость изменения скорости какого-либо процесса, т. е. его ускорение.

Различают производные более высокого порядка. Например, производная от второй производной называется третьей производной функции $f(x)$ или производной третьего порядка и т. д.

Частные производные и частные дифференциалы. В биологических системах исследуемая переменная часто может зависеть от нескольких других переменных, которые в этом случае могут быть приняты за независимые. Для таких сложных функциональных зависимостей в дифференциальном исчислении введены понятия частных производных и частных дифференциалов.

Рассмотрим, например, некоторую функцию трех переменных

$$U = f(x, y, z).$$

Частными производными функции $U = f(x, y, z)$ по аргументам x, y, z называются пределы отношений:

$$\frac{f(x + \Delta x, y, z) - f(x, y, z)}{\Delta x} \text{ при } \Delta x \rightarrow 0;$$

$$\frac{f(x, y + \Delta y, z) - f(x, y, z)}{\Delta y} \text{ при } \Delta y \rightarrow 0;$$

$$\frac{f(x, y, z + \Delta z) - f(x, y, z)}{\Delta z} \text{ при } \Delta z \rightarrow 0.$$

Соответственно обозначения:

$$\left. \begin{aligned} U'_x &= \frac{\partial U}{\partial x} = \frac{\partial f(x, y, z)}{\partial x} = f'_x(x, y, z) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \times \\ &\times \frac{f(x + \Delta x, y, z) - f(x, y, z)}{\Delta x}; \\ U'_y &= \frac{\partial U}{\partial y} = \frac{\partial f(x, y, z)}{\partial y} = f'_y(x, y, z) = \lim_{\Delta y \rightarrow 0} \times \\ &\times \frac{f(x, y + \Delta y, z) - f(x, y, z)}{\Delta y}; \\ U'_z &= \frac{\partial U}{\partial z} = \frac{\partial f(x, y, z)}{\partial z} = f'_z(x, y, z) = \lim_{\Delta z \rightarrow 0} \times \\ &\times \frac{f(x, y, z + \Delta z) - f(x, y, z)}{\Delta z}. \end{aligned} \right\} \quad (1.5)$$

15

Аргументы x, y, z в процессе отыскания предела считаются фиксированными. Полученная частная производная является функцией x, y, z .

Если возьмем какие-либо значения x_0, y_0, z_0 аргумента x, y, z и дадим им любые приращения $\Delta x, \Delta y, \Delta z$, то при этом функция $U = f(x, y, z)$ получит полное приращение $\Delta U = \Delta f(x, y, z) = f(x_0 + \Delta x, y_0 + \Delta y, z_0 + \Delta z) - f(x_0, y_0, z_0)$. Встречаются случаи, в которых приращения $\Delta y, \Delta z$ равны нулю, т. е. y и z остаются неизменными, тогда функция $f(x, y, z)$ получает частное приращение

$$\Delta_x U = \Delta_x f(x, y, z) = f(x_0 + \Delta x, y_0, z_0) - f(x_0, y_0, z_0).$$

Аналогично можно записать частные приращения для остальных переменных:

$$\Delta_y U = \Delta_y f(x, y, z) = f(x_0, y_0 + \Delta y, z_0) - f(x_0, y_0, z_0);$$

$$\Delta_z U = \Delta_z f(x, y, z) = f(x_0, y_0, z_0 + \Delta z) - f(x_0, y_0, z_0).$$

Понятия полных и частных приращений функции многих переменных используются для определения понятий полного и частных дифференциалов. Если частное приращение $\Delta_x U$ функции многих переменных

$$U = f(x, y, z)$$

можно разбить на сумму двух членов вида

$$\Delta_x U = A\Delta x + \alpha,$$

где A — не зависит от Δx , а α бесконечно малая величина высшего порядка относительно Δx , то первый член $A\Delta x$ называется частным дифференциалом функции $u = f(x, y, z)$ по аргументу x и обозначается в виде

$$d_x f(x, y, z), \text{ или } d_x u = d_x f(x, y, z) = A\Delta x.$$

Итак, частный дифференциал — это дифференциал функции $u = f(x, y, z)$, взятый в предположении, что величины y, z не изменяются, т. е. ($\Delta y = \Delta z = 0$).

В этом предположении x — единственный аргумент, поэтому вместо Δx можно записать dx так:

$$d_x u = d_x f(x, y, z) = Adx.$$

Аналогично определяются частные дифференциалы $d_y u, d_z u$ по аргументам y, z :

$$d_y u = d_y f(x, y, z) = Bdy;$$

$$d_z u = d_z f(x, y, z) = Cdz.$$

Коэффициенты A, B, C равны соответственно частным производным u_x, u_y, u_z , т. е. частные дифференциалы равны произведению соответствующих производных на приращения аргументов:

$$\left. \begin{aligned} d_x u &= d_x f(x, y, z) = u'_x dx; \\ d_y u &= d_y f(x, y, z) = u'_y dy; \\ d_z u &= d_z f(x, y, z) = u'_z dz. \end{aligned} \right\} \quad (1.6)$$

Из определения (1.6) следует, что частные производные u_x, u_y, u_z функции $u = f(x, y, z)$ равны отношениям частных дифференциалов $d_x u, d_y u, d_z u$ к соответствующим дифференциалам аргументов dx, dy, dz , т. е.

$$u'_x = \frac{d_x u}{dx}; \quad u'_y = \frac{d_y u}{dy}; \quad u'_z = \frac{d_z u}{dz},$$

или

$$\frac{d_x u}{dx} = \frac{\partial u}{\partial x}; \quad \frac{d_y u}{dy} = \frac{\partial u}{\partial y}; \quad \frac{d_z u}{dz} = \frac{\partial u}{\partial z}.$$

Здесь символ ∂u нецелесообразно понимать как частный дифференциал $d_x u$, $d_y u$ по аргументам x , y . Выражения $\frac{\partial u}{\partial x}$, $\frac{\partial u}{\partial y}$, $\frac{\partial u}{\partial z}$ следует рассматривать как нераздельные символы частных производных, а не как отношения дифференциалов.

Полный дифференциал равен сумме частных дифференциалов:

$$df(x, y, z) = d_x f(x, y, z) + d_y f(x, y, z) + d_z f(x, y, z),$$

или

$$df(x, y, z) = f'_x(x, y, z) dx + f'_y(x, y, z) dy + f'_z(x, y, z) dz.$$

Понятие о дифференциальном уравнении. Дифференциальным уравнением называется уравнение, содержащее производные неизвестной функции, функцию и ее аргумент (или нескольких неизвестных функций). Вместо производных в него могут входить дифференциалы.

Общий вид дифференциального уравнения с одной неизвестной функцией можно представить в виде

17

$$\Phi(x, y, y', y'', \dots, y^{(n)}) = 0.$$

Если неизвестные функции зависят от одного аргумента, то дифференциальное уравнение называется обыкновенным, если от многих аргументов, то — дифференциальным уравнением с частными производными.

Порядком дифференциального уравнения называется порядок наивысшей из производных, входящих в него.

Дифференциальные уравнения можно использовать тогда, когда изучаемые биологические и медицинские явления и процессы описываются гладкими функциями, когда при моделировании этих явлений и процессов необходимо учитывать такие величины, как скорость, ускорение, и другие.

1.2. ЛИНЕЙНЫЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ ПЕРВОГО ПОРЯДКА С ПОСТОЯННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ

Общий вид дифференциального уравнения первого порядка таков:

$$F(x, y, y') = 0.$$

Уравнение, разрешенное относительно первой производной:

$$y' = f(x, y).$$

Функция $y = \phi(x)$ называется *решением дифференциального уравнения*, если последнее обращается в тождество после подстановки в него этой функции.

Как известно, основной задачей теории дифференциальных уравнений является отыскание всех решений данного дифференциального уравнения. Решение дифференциального уравнения называется его *интегралом*, а линия, изображающая интеграл графически, называется *интегральной линией* этого уравнения.

Применение дифференциальных уравнений в биологии и медицине имеет свои характерные особенности. Прежде всего исследователь имеет дело с экспериментальной кривой, которая может быть интегральной линией какого-либо дифференциального уравнения или представлять совокупность интегральных линий нескольких уравнений. Таким образом, в математической биологии в отличие от теории дифференциальных уравнений главную трудность представляет не поиск решения известного дифференциального уравнения, а поиск дифференциального уравнения, решение которого соответствует виду экспериментальной кривой. При этом очевидно, что при решении задач математической биологии необходимо использовать способы отыскания решений, разработанные в теории дифференциальных уравнений. Уже на применении дифференциального уравнения первого порядка к решению теоретических и прикладных задач биологии и медицины можно проследить влияние отмеченных выше особенностей.

Рассмотрим линейные дифференциальные уравнения первого порядка, способы их решения и некоторую биологическую интерпретацию.

Дифференциальное уравнение первого порядка

$$Mdx + Ndy = 0$$

называется *линейным*, если отношение $\frac{M}{N}$ содержит вели-

чину y лишь в первой степени. Его принято записывать в виде

$$y' + P(x)y = Q(x), \quad (1.7)$$

где $P(x)$ и $Q(x)$ — некоторые непрерывные функции x .

Если функция $Q(x) \neq 0$, то уравнение (1.7) называется неоднородным или уравнением с правой частью. Если $Q(x) = 0$, то уравнение (1.7) называется однородным или уравнением без правой части.

В этом последнем случае переменные можно разделить и записать в виде

$$\frac{dy}{y} = -P(x)dx, \quad (1.8)$$

общее решение (1.8)

$$y = ce^{-\int P(x)dx}, \quad (1.9)$$

где c — постоянная интегрирования, которую можно определить по начальному значению переменной $y_0 = y(x=0)$.

Общее решение неоднородного уравнения (1.7) может быть записано так:

$$y = \left[\int dx Q(x) e^{\int P(x)dx} + c_1 \right] e^{-\int P(x)dx}, \quad (1.10) \quad 19$$

где c_1 — постоянная интегрирования.

Вообще говоря, дифференциальное уравнение первого порядка имеет бесчисленное множество решений. Как пройдет конкретная интегральная линия, зависит от выбора постоянной интегрирования. Обычно постоянную интегрирования выбирают таким образом, чтобы решение прошло через известное значение функции y при нулевом значении аргумента x .

Уравнения с $P(x) = 0$. Этот случай определяет наиболее простой вид линейного дифференциального уравнения первого порядка

$$y' = Q(x). \quad (1.11)$$

Решение этого уравнения имеет вид:

$$y = \int Q(x)dx + c. \quad (1.12)$$

Очевидно, характер изменения переменной y определяется постоянной интегрирования c и видом функ-

ции $Q(x)$. Для случая, когда $Q(x) = 0$ (однородное уравнение), решение (1.12) записывается так:

$$y = c. \quad (1.13)$$

В этом случае скорость изменения переменной y по аргументу x равна нулю ($y' = 0$), функция y не зависит от x и при любом его значении равна постоянной величине.

Биологическая интерпретация этого самого простого случая очевидна. Пусть в эксперименте измеряются несколько параметров биосистемы при различных входных воздействиях. Пусть среди наблюдаемых переменных одна остается постоянной. Ее постоянство на основе изложенного можно трактовать как независимость от других переменных, входных воздействий и времени. Следовательно, математической моделью динамики таких переменных биосистемы может служить линейное однородное уравнение (дифференциальное) первого порядка с $P(x) = 0$ и ненулевыми начальными условиями $y(x = 0) \neq 0$.

Аналогом переменных биосистемы, практически не зависящих от времени, могут являться средние значения нормы по любому показателю.

Пусть теперь правая часть уравнения (1.11) $Q(x) \neq 0$ (неоднородное уравнение). Рассмотрим поведение переменной y для некоторых видов функции $Q(x)$. При изменении переменной y с постоянной скоростью $Q(x) = \text{const}$.

Уравнение принимает вид

$$y' = Q, \quad (1.14)$$

где Q — постоянная величина.

Соответствующее решение

$$y = Qx + c \quad (1.15)$$

дает прямо пропорциональную зависимость между функцией и ее аргументом. Графически это решение представляет прямую линию в осях x , y , проходящую через начало координат, если $y(x = 0) = 0$, или пересекает ось ординат в точке $y = y_0$. В первом случае $c = 0$, во втором $c = y_0$. Отметим, что функция y возрастает, если $Q > 0$, и убывает, если $Q < 0$.

В биологических системах линейному закону обычно могут следовать многие переменные, динамическими моделями которых могут являться уравнения вида (1.14).

Отметим, что при построении математических моделей такого типа постоянное значение правой части довольно

часто является неизвестной и определяется по экспериментальной кривой. Для обоснованного использования такой модели достаточно быть уверенным в справедливости гипотезы о линейной зависимости между функцией и аргументом или знать, что исследуемый процесс в биосистеме протекает с постоянной скоростью. Аналогами таких процессов в организме может служить, например, секреция гормонов в норме или рассасывание веществ, введенных в организм внутримышечно.

Для биологических процессов линейная зависимость между функцией и аргументом обычно наблюдается не во всем диапазоне изменения аргумента. Эта зависимость, как правило, имеет более сложный нелинейный характер. Обычно при изменении аргумента в большом диапазоне переменная биологической системы, которая является

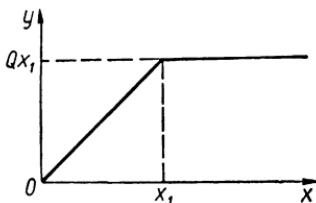


Рис. 1. График функции (1.17).

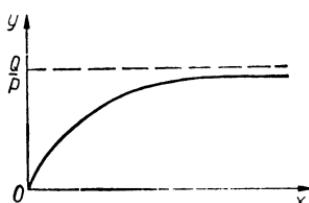


Рис. 2. График функции (1.20).

функцией этого аргумента, не может, например, возрастать беспрепятственно. Для достаточно больших значений аргумента переменная в большинстве случаев достигает некоторого максимального предела и далее остается на этом уровне. Одной из возможных математических моделей такого процесса может служить дифференциальное уравнение (1.14), но с правой частью, действующей на некотором интервале изменения аргумента:

$$y' = \begin{cases} Q, & 0 \leq x \leq x_1; \\ 0, & x \geq x_1. \end{cases} \quad (1.16)$$

В случае нулевых начальных условий решение уравнения (1.16) для разных интервалов изменения аргумента может быть записано в виде

$$y = \begin{cases} Qx, & 0 \leq x \leq x_1; \\ Qx_1, & x \geq x_1. \end{cases} \quad (1.17)$$

График (1.17) представлен на рис. 1.

Принято, что если функция $Q(x)$ зависит более сложным образом от аргумента x , то решение дифференциального уравнения (1.11) будет иметь более сложный вид, зависящий от вида функции $Q(x)$.

Уравнения с $P(x) = \text{const}$. Рассмотрим случай, когда правая часть уравнения (1.7) является постоянной, т. е. $Q(x) = Q$. Тогда (1.7) перепишется в виде

$$y' + Py = Q. \quad (1.18)$$

Используя общий вид решения (1.10), для постоянных P и Q , получаем

$$y = c_1 e^{-Px} + \frac{Q}{P}, \quad (1.19)$$

где c_1 — постоянная интегрирования, определяемая по начальному значению y .

Из условия $y(x=0) = 0$ находим

$$c_1 = -\frac{Q}{P}.$$

Окончательно решение (1.19) принимает вид

$$y = \frac{Q}{P} (1 - e^{-Px}). \quad (1.20)$$

График (1.20) для $P > 0$ и $Q > 0$ представлен на рис. 2.

22

Такой вид уравнения первого порядка широко используется при моделировании большого количества биологических процессов. К таким процессам, например, можно отнести допороговое изменение потенциала нервной мембранны, изменение концентрации глюкозы в крови воротной вены и другие. В этих случаях в качестве аргумента выступает время, а функция Q характеризует внешнее по отношению к этим биосистемам воздействие. Отметим, что предельная величина функции $\frac{Q}{P}$ характеризует предельные возможности биосистемы при данной величине входного воздействия.

Уравнение (1.20) широко используется при построении математических моделей биосистем для описания преобразования некоторой входной величины (например, дозы) в воздействие, адекватное для данной биосистемы. Процесс такого преобразования связан с тем, что хотя входной сигнал (доза) в эксперименте или реальных условиях может принимать сколь угодно большие значения, биологические переменные практически всегда имеют

ограничения. Это преобразование позволяет перевести неограниченно возрастающий входной сигнал в адекватное воздействие, ограниченное в нашем случае по дозе. В этом случае в качестве аргумента выступает входной сигнал (доза), а функция определяет адекватное воздействие.

Рассмотрим построение математической модели, связывающей дозу четыреххлористого углерода с величиною адекватного входного сигнала биосистем печени, с помощью дифференциального уравнения вида (1.18). Эксперимент с биосистемой состоял в ингаляторном воздействии различных концентраций CCl_4 и определении эффекта действия этого вещества на печень по изменению одного из ферментативных показателей функционирования печени во времени. Необходимость введения взаимосвязи между концентрацией D и адекватным входным воздействием y_d диктовалось тем обстоятельством, что в эксперименте максимальный эффект менялся пропорционально с возрастанием концентрации, но не превышал некоторого предельного для данной биосистемы значения. Обработка результатов эксперимента позволила получить исходные значения адекватного входного воздействия в зависимости от концентрации (табл. 1). Из таблицы видно, что скорость изменения y_d по концентрации является переменной; она тем меньше, чем большего значения достигла

 23

Таблица 1. Зависимость адекватного входного воздействия от концентрации

D , мг/м ³	30	260	2000	25 700
y_d	58,924	85,708	528,534	821,37

величина y_d . Выразить такую взаимосвязь между концентрацией и адекватным воздействием позволяет уравнение вида (1.18). В самом деле уравнение (1.18), разрешенное относительно y' ,

$$y' = Q - Py$$

можно трактовать следующим образом: скорость изменения функции пропорциональна входному воздействию и тем меньше, чем большего значения достигла сама функция. Для рассматриваемых в данном эксперименте

переменных формальная запись имеет вид

$$\frac{dy}{dD} = b(A - y), \quad (1.21)$$

где b — коэффициент размерности и пропорциональности; A — предельное значение адекватного воздействия.

Решение уравнения (1.21) при нулевых начальных условиях запишется так:

$$y = A(1 - e^{-bD}). \quad (1.22)$$

Нулевые начальные условия определяют тот очевидный факт, что при отсутствии концентрации ($D = 0$) можно говорить лишь о нулевом адекватном воздействии, т. е. отсутствии воздействия на биосистему ($y = 0$).

Таким образом, первая задача математической биологии, состоящая в использовании методов дифференциальных уравнений, решена — по экспериментальной зависимости обоснован выбор конкретного вида дифференциального уравнения. Далее проблема состоит в выборе таких значений параметров b и A , при которых конкретная интегральная линия уравнения (1.21) наилучшим образом проходит через экспериментальные точки. При решении этой задачи можно воспользоваться формальными методами, разработанными в вычислительной математике.

24

В данном случае предельное значение адекватного воздействия было принято соответствующим максимальной концентрации $D = 25\ 700 \text{ мг}/\text{м}^3$: $A \simeq y_s = 822,0$. Коэффициент пропорциональности b определяется по формуле

$$b = \frac{\ln \frac{A}{A - y_s}}{D}$$

и для концентраций 260 и 2000 $\text{мг}/\text{м}^3$ усреднялся. Концентрация 30 $\text{мг}/\text{м}^3$ не учитывается, так как это привело бы к исчезновению разницы в адекватном воздействии для концентраций 2000 и 25 700 $\text{мг}/\text{м}^3$, отличающихся более чем на порядок.

Окончательно преобразование концентрации в адекватное входное воздействие имеет вид

$$y = 822(1 - e^{-0,0005D}). \quad (1.23)$$

Таким образом, методы дифференциальных уравнений позволяют не только описать наблюдаемую в эксперимен-

те взаимосвязь между переменными, но и вложить в эту взаимосвязь содержание, отражающее основные биологические закономерности.

Пусть в уравнении (1.18) правая часть $Q = 0$. В этом случае решение имеет вид

$$y = c_1 e^{-Px}. \quad (1.24)$$

Очевидно, для нулевых начальных условий это решение не имеет смысла, так как $y = 0$. Имеет смысл рассматривать это решение для $y(x=0) = y_0$. Тогда решение запишется

$$y = y_0 e^{-Px}. \quad (1.25)$$

Иллюстрация случая $P > 0$ приведена на рис. 3, где экспоненциальное уменьшение функции характерно, на-

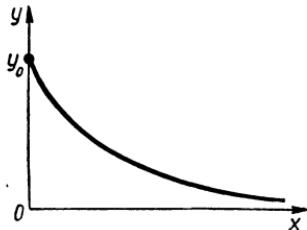


Рис. 3. График функции (1.25).

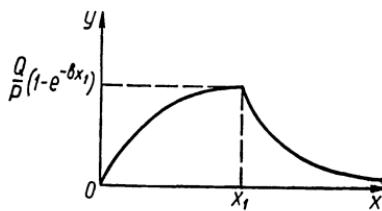


Рис. 4. График функции (1.27).

пример, для возврата к исходному уровню биологических переменных, после окончания действия возмущающего фактора.

Естественным совмещением рассмотренных выше двух случаев является уравнение вида (1.18) с «импульсной» правой частью:

$$y' + Py = \begin{cases} Q, & 0 \leq x \leq x_1; \\ 0, & x \geq x_1. \end{cases} \quad (1.26)$$

Решение уравнения (1.26) для нулевых начальных условий состоит из двух ветвей — нарастающей и убывающей экспонент (рис. 4):

$$\left. \begin{aligned} y &= \frac{Q}{P}(1 - e^{-Px}), & 0 \leq x \leq x_1; \\ y &= \frac{Q}{P}(1 - e^{-Px_1})e^{-Px}, & x \geq x_1. \end{aligned} \right\} \quad (1.27)$$

При построении математических моделей биосистем исследователь наиболее часто сталкивается именно с таким изменением биологических переменных. Это определяется тем, что в эксперименте обычно входное воздействие является импульсным. Так, рис. 4 определяет допоровое изменение потенциала мембранны нервной клетки при внешнем раздражении, длящемся до момента времени x_1 . Очевидно, в этом случае аргумент x соответствует времени, правая часть Q — внешнему раздражению, а коэффициент P характеризует инерционные свойства мембранны в отношении электрического тока.

Таким образом показано, что даже наиболее простой вид дифференциальных уравнений первого порядка может широко использоваться в математической биологии.

1.3. ЛИНЕЙНЫЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ ВТОРОГО ПОРЯДКА С ПОСТОЯННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ

Общий вид дифференциального уравнения второго порядка таков:

$$\Phi(x, y, y', y'') = 0.$$

26 Это уравнение можно разрешить относительно старшей производной

$$y'' = f(x, y, y'). \quad (1.28)$$

Обычно задание начальных значений $x = x_0$, $y = y_0$ и $y' = y'_0$ определяет единственное решение уравнения (1.28). Это решение называется частным решением, а совокупность всех частных решений называется общим. Общее решение представляется в виде некоторой функции

$$y = \varphi(x, C_1, C_2),$$

где C_1 , C_2 — постоянные интегрирования, соответствующий выбор которых дает конкретную интегральную линию.

Линейным уравнением второго порядка называется уравнение вида

$$y'' + P(x)y' + Q(x)y = R(x). \quad (1.29)$$

Если $R(x) = 0$, то уравнение (1.29) называется уравнением без правой части, или *однородным*.

Если $R(x) \neq 0$, то это уравнение называется *неоднородным*, или *уравнением с правой частью*.

Общее решение неоднородного линейного уравнения есть сумма какого-либо частного его решения и общего решения соответствующего однородного уравнения.

Если в уравнении (1.29) $P(x) = p = \text{const}$, $Q(x) = q = \text{const}$, а $R(x)$ зависит только от x или является постоянной величиной, то уравнение

$$y'' + py' + qy = R(x) \quad (1.30)$$

называется *линейным уравнением второго порядка с постоянными коэффициентами*.

Однородное уравнение. При $R(x) = 0$ получаем уравнение следующего вида:

$$y'' + py' + qy = 0, \quad (1.31)$$

решение которого обычно ищется в виде

$$y = e^{rx}, \quad (1.32)$$

где r — постоянная, подлежащая определению.

Для определения этой постоянной необходимо дважды продифференцировать (1.32) и в уравнение (1.31) подставить y, y', y'' . В результате после сокращения на $e^{rx} \neq 0$ получим следующее алгебраическое уравнение:

$$r^2 + pr + q = 0, \quad (1.33) \quad 27$$

которое называется *характеристическим* и из которого определяется постоянная r . Известно, что при решении уравнения (1.33) могут быть корни трех видов: действительные и разные; действительные и равные; комплексно сопряженные.

Решение (1.33)

$$r_{1,2} = -\frac{p}{2} \pm \sqrt{\frac{p^2}{4} - q}, \quad (1.34)$$

где вид корней определяется значением подкоренного выражения.

Пусть $\frac{p^2}{4} - q > 0$. Тогда корни уравнения (1.33) действительные и разные, а общее решение дифференциального уравнения (1.31) имеет вид

$$y = C_1 e^{r_1 x} + C_2 e^{r_2 x}, \quad (1.35)$$

где C_1, C_2 — постоянные интегрирования, определяемые по начальным значениям y_0 и y'_0 .

Для определения этих постоянных необходимо про-
дифференцировать решение (1.35):

$$y' = r_1 C_1 e^{r_1 x} + r_2 C_2 e^{r_2 x} \quad (1.36)$$

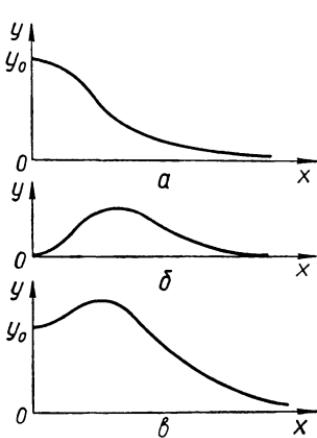


Рис. 5. График функции (1.38),
для различных сочетаний на-
чальных условий: $a - y_0 > 0$,
 $y'_0 = 0$; $b - y_0 = 0$, $y'_0 > 0$; $c -$
 $- y_0 > 0$, $y'_0 > 0$.

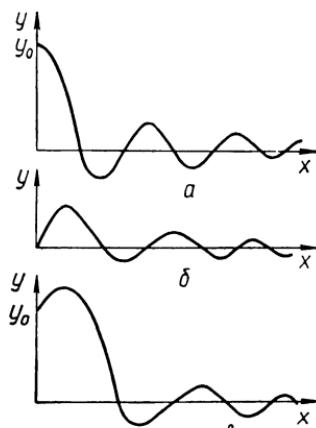


Рис. 6. Графики функции (1.42)
для различных сочетаний на-
чальных условий: $a - y_0 > 0$,
 $y'_0 = 0$; $b - y_0 = 0$, $y'_0 > 0$; $c -$
 $- y_0 > 0$, $y'_0 > 0$.

28

Далее при $x = 0$ приравниваем левые части (1.35) и (1.36) соответственно y_0 и y_0 . Получаем следующую систему алгебраических уравнений для нахождения C_1 и C_2 :

$$\begin{aligned} y_0 &= C_1 + C_2; \\ y'_0 &= r_1 C_1 + r_2 C_2. \end{aligned} \quad (1.37)$$

Решая эту систему, получаем:

$$C_1 = \frac{-y'_0 + r_2 y_0}{r_2 - r_1} = -\frac{y'_0 - r_2 y_0}{r_2 - r_1}; \quad C_2 = \frac{y'_0 - r_1 y_0}{r_2 - r_1}.$$

Окончательное решение (1.35) запишется в виде

$$y = -\frac{y'_0 - r_2 y_0}{r_2 - r_1} e^{r_1 x} + \frac{y'_0 - r_1 y_0}{r_2 - r_1} e^{r_2 x}. \quad (1.38)$$

В зависимости от значений y_0 и y'_0 вид решения при изменении x будет различным. Так, на рис. 5 приведены изменения y для различных сочетаний начальных усло-

вий. Рис. 5, а может характеризовать приход биологической переменной y к исходному значению, если в качестве независимой переменной выступает время (при $x = t$), после первоначального возмущения переменной, вызванного, например, некоторыми внешними причинами. Рис. 5, б характеризует динамику переменной при первоначальном возмущении ее скорости, 5, в — при $y_0 > 0$ и $y'_0 > 0$.

В отличие от графиков решений уравнения первого порядка графики рис. 5 более плавные и всегда содержат хотя бы одну точку перегиба.

Пусть теперь $\frac{p^2}{4} - q = 0$. В этом случае имеем действительные и равные корни

$$r_1 = r_2 = -\frac{p}{2}.$$

Общее решение уравнения (1.31) принимает вид

$$y = (C_1 + C_2 x) e^{-\frac{p}{2} x}. \quad (1.39)$$

Постоянные интегрирования определяются решением следующей системы уравнений:

$$\begin{aligned} y_0 &= C_1; \\ y'_0 &= C_2 - \frac{p}{2} C_1, \end{aligned} \quad \text{— 29}$$

откуда

$$C_1 = y_0; \quad C_2 = y'_0 + \frac{p}{2} y_0.$$

Подставив значения постоянных интегрирования в (1.39), получим

$$y = \left[y_0 + \left(y'_0 + \frac{p}{2} y_0 \right) x \right] e^{-\frac{p}{2} x}. \quad (1.40)$$

Для этого случая графический вид решений для разных сочетаний значений начальных условий практически не будет отличаться от рис. 5.

Пусть $\frac{p^2}{4} - q < 0$. В этом случае характеристическое уравнение (1.33) имеет два комплексно сопряженных корня

$$r_{1,2} = -\frac{p}{2} \pm \beta i,$$

где

$$\beta = \sqrt{q - \frac{p^2}{4}}.$$

Общее решение дифференциального уравнения (1.31)

$$y = e^{-\frac{p}{2}x} (C_1 \sin \beta x + C_2 \cos \beta x). \quad (1.41)$$

Постоянные интегрирования C_1 и C_2 находятся решением следующей системы:

$$\left. \begin{array}{l} y_0 = C_2; \\ y'_0 = -\frac{p}{2} C_2 + \beta C_1, \end{array} \right\}$$

откуда

$$C_1 = \frac{y'_0 + \frac{p}{2} y_0}{\beta}; \quad C_2 = y_0.$$

С учетом постоянных интегрирования решение (1.41) перепишется так:

$$y = e^{-\frac{p}{2}x} \left(\frac{y'_0 + \frac{p}{2} y_0}{\beta} \sin \beta x + y_0 \cos \beta x \right). \quad (1.42)$$

30

Графический вид изменения переменной y при различных сочетаниях значений начальных условий приведен на рис. 6. Следует отметить, что изменение переменной является колебательным для всех случаев и с увеличением x затухает. Затухание определяется величиной коэффициента p уравнения (1.31), который для этих случаев больше нуля. Процесс обладает периодичностью по независимой переменной x , причем период T определяется параметром β , т. е. $T = \frac{2\pi}{\beta}$.

Понятно, что кривые рис. 6 также могут характеризовать возвращение некоторой биологической переменной к исходному уровню после первоначальных возмущений.

Неполное однородное уравнение. Пусть $p = 0$. Тогда уравнение (1.31) принимает вид

$$y'' + qy = 0. \quad (1.43)$$

Характеристическое уравнение (1.33) будет иметь в этом случае только мнимые корни:

$$r_{1,2} = \pm \beta i, \quad \beta = \sqrt{-q},$$

а общее решение в этом случае будет определяться колебательным законом без затухания:

$$y = C_1 \sin \beta x + C_2 \cos \beta x.$$

При ненулевых начальных условиях решение записывается в виде

$$y = \frac{y'_0}{\beta} \sin \beta x + y_0 \cos \beta x. \quad (1.44)$$

Отметим, что биологические переменные могут иметь незатухающий колебательный характер во времени (например, периодические суточные колебания значений нормы различных параметров или периодические процессы в нервной клетке, сопровождающиеся спонтанной ритмикой).

Пусть теперь $q = 0$. Тогда

$$y'' + py' = 0. \quad (1.45)$$

Корни характеристического уравнения:

$$r_1 = 0, \quad r_2 = -p.$$

Общее решение уравнения (1.45)

$$y = C_1 e^{-px} + C_2.$$

При нулевых начальных условиях это решение пере—31пишется так:

$$y = \frac{y'_0}{p} (1 - e^{-px}) + y_0. \quad (1.46)$$

Этот частный случай характеризуется экспоненциальным изменением переменной, соответствующим решению уравнения первого порядка.

Неоднородное уравнение второго порядка. Решение неоднородного уравнения (1.30) состоит из общего решения однородного уравнения (1.31) и частного решения неоднородного уравнения. Частное решение неоднородного уравнения ищется по виду правой части с учетом значений корней характеристического уравнения. Поэтому рассмотрим решение неоднородного уравнения для различных видов правых частей.

Пусть правая часть уравнения (1.31) постоянна, т. е. $R(x) = \text{const}$. Пусть также корни характеристического уравнения действительные и разные ($r_1 \neq r_2$). В этом

случае решение уравнения (1.31)

$$y = C_1 e^{r_1 x} + C_2 e^{r_2 x} + \frac{R}{q}. \quad (1.47)$$

Для неоднородного дифференциального уравнения начальные условия по y и y' могут быть как ненулевыми, так и нулевыми, а постоянные интегрирования C_1 и C_2 зависят от начальных условий. Найдем вид решения (1.47) для нулевых начальных условий. Исходная система для определения C_1 и C_2 :

$$\left. \begin{array}{l} C_1 + C_2 + \frac{R}{q} = 0; \\ r_1 C_1 + r_2 C_2 = 0. \end{array} \right\} \quad (1.48)$$

Решая эту систему, находим:

$$C_1 = \frac{r_2}{r_1 - r_2} \frac{R}{q}; \quad C_2 = -\frac{r_1}{r_1 - r_2} \frac{R}{q}.$$

Окончательно решение (1.47)

$$y = \frac{R}{q} \left(\frac{r_2}{r_1 - r_2} e^{r_1 x} - \frac{r_1}{r_1 - r_2} e^{r_2 x} + 1 \right). \quad (1.49)$$

Для ненулевых начальных условий исходная система для определения C_1 и C_2 записывается так:

$$\left. \begin{array}{l} y_0 = C_1 + C_2 + \frac{R}{q}; \\ y'_0 = r_1 C_1 + r_2 C_2. \end{array} \right\} \quad (1.50)$$

Решение этой системы:

$$\begin{aligned} C_1 &= -\frac{r_2}{r_1 - r_2} \left(y_0 - \frac{R}{q} - \frac{y'_0}{r_2} \right); \\ C_2 &= \frac{r_2}{r_1 - r_2} \left(y_0 - \frac{R}{q} - \frac{y'_0}{r_1} \right). \end{aligned}$$

Общее решение (1.47)

$$\begin{aligned} y &= -\frac{r_2}{r_1 - r_2} \left(y_0 - \frac{R}{q} - \frac{y'_0}{r_2} \right) e^{r_1 x} + \\ &+ \frac{r_2}{r_1 - r_2} \left(y_0 - \frac{R}{q} - \frac{y'_0}{r_1} \right) e^{r_2 x} + \frac{R}{q}. \end{aligned} \quad (1.51)$$

Если r_1 и r_2 отрицательные, то как для нулевых, так и для ненулевых начальных условий с увеличением неза-

висимой переменной x в общем решении экспоненциальные члены будут уменьшаться, а само решение будет стремиться к величине $\frac{R}{q}$.

При исследовании биологических систем возникают задачи, связанные с изучением отклонения биологической переменной от нормы под действием какого-либо внешнего фактора. Использование неоднородного дифференциального уравнения второго порядка позволяет описать постоянное внешнее воздействие правой его частью, а различную динамику биологической переменной — с помощью различных сочетаний начальных условий. Так, нулевые начальные условия позволяют в «чистом виде» отобразить отклонение биологической переменной от нормы. В этом случае экспериментальный материал, по которому определяются параметры дифференциального уравнения, должен быть представлен в виде разности изменения переменной под воздействием и нормы. При исследовании динамики биологической переменной в абсолютных единицах значение нормы необходимо вводить в начальные условия. В зависимости от конкретных значений r_1 и r_2 вид кривой $y(x)$ можно варьировать в зависимости от расположения точки перегиба по оси x .

Пусть теперь $r_1 = r_2 = -\frac{p}{2}$. Общее решение в этом случае

$$y = (C_1 + C_2 x) e^{-\frac{p}{2} x} + \frac{R}{q}. \quad (1.52)$$

Для нулевых начальных условий:

$$C_1 = -\frac{R}{q}; \quad C_2 = -\frac{p}{2} \cdot \frac{R}{q}.$$

Тогда

$$y = \frac{R}{q} \left[1 - \left(1 + \frac{p}{2} x \right) e^{-\frac{p}{2} x} \right]. \quad (1.53)$$

Графически решение (1.53) представляет собой S-образную кривую, крутизна которой определяется числовым значением r .

Рассмотрим случай, когда характеристическое уравнение имеет пару комплексно сопряженных корней. Вид решения определяется общим решением однородного уравнения (1.41) и частным решением неоднородного для

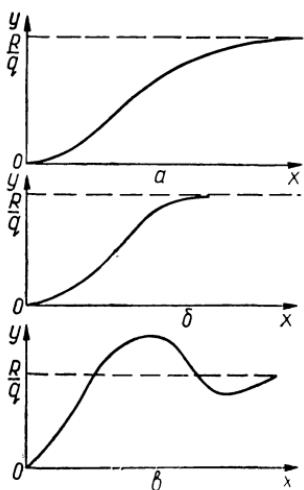


Рис. 7. Графики функции (1.55): а — действительные отрицательные разные корни; б — действительные отрицательные кратные корни; в — комплексно сопряженные корни с отрицательной действительной частью.

постоянной правой части, т. е.

$$y = e^{-\frac{p}{2}x} (C_1 \sin \beta x + C_2 \cos \beta x) + \frac{R}{q}. \quad (1.54)$$

Для ненулевых начальных условий:

$$C_1 = \frac{y'_0 + \frac{p}{2} \left(y_0 - \frac{R}{q} \right)}{\beta};$$

$$C_2 = y_0 - \frac{R}{q}.$$

Тогда

$$y = e^{-\frac{p}{2}x} \times$$

$$\times \left[\frac{y'_0 + \frac{p}{2} \left(y_0 - \frac{R}{q} \right)}{\beta} \sin \beta x + \left(y_0 - \frac{R}{q} \right) \cos \beta x \right] + \frac{R}{q}. \quad (1.55)$$

При $y_0 = y'_0 = 0$ из (1.55) получаем решение для нулевых начальных условий.

Для сравнения на рис. 7 при нулевых начальных условиях приведены графики изменения переменной для различных возможных корней характеристического уравнения.

Внешние воздействия на биологические системы могут быть различными. Рассмотренный выше случай постоянной правой части соответствует, если в качестве независимой переменной выступает время ($x = t$), постоянно действующему во времени внешнему сигналу. Для биосистем характерно также кратковременное действие постоянного по величине внешнего фактора. Этот случай может быть отображен дифференциальным уравнением при $x = t$:

$$y'' + py' + q = \begin{cases} R & \text{при } 0 \leq t \leq \tau; \\ 0 & \text{при } t \geq \tau, \end{cases} \quad (1.56)$$

где τ — время действия внешнего фактора R .

Для замкнутого интервала времени $0 \leq t \leq \tau$ имеем неоднородное дифференциальное уравнение второго порядка с постоянной правой частью, решения которого для различных корней характеристического уравнения рассмотрены выше. На интервале $t \geq \tau$ действует однородное дифференциальное уравнение с начальными условиями, соответствующими решению неоднородного дифференциального уравнения по y и y' в момент времени $t = \tau$. Прекращение действия внешнего фактора в момент времени $t = \tau$ не означает разрыва в изменении координаты и ее скорости y' . Это позволяет стыковать решения неоднородного и однородного уравнений и определить постоянные интегрирования для интервала $t > \tau$ через значения $y(\tau)$ и $y'(\tau)$ неоднородного уравнения.

Рассмотрим теперь случай, когда внешний фактор является величиной, переменной во времени, и изменяется по линейному закону. В этом случае общее решение данного неоднородного уравнения состоит из суммы общего решения однородного уравнения и частного решения неоднородного уравнения. Линейный закон изменения правой части влияет только на вид частного решения неоднородного уравнения, которое в этом случае ищется в виде линейного полинома. Покажем процедуру поиска решения такого неоднородного дифференциального уравнения второго порядка с линейно нарастающей правой частью, действующей на интервале $0 \leq t \leq \tau$, на конкретном биологическом примере.

Пусть в ответ на кратковременное действие химического вещества в организме возникает реакция, отражающаяся в изменении регистрируемого показателя. Если вещество при поступлении в организм воздействует не прямо на механизм изменения данного показателя, то при построении математической модели специфику пути поступления вещества необходимо учитывать специальным образом. Метод введения вещества в организм (например, быстрая инъекция — импульсная правая часть, введение в кровь с постоянной скоростью или длительное пребывание организма в атмосфере, содержащей вещество — линейно нарастающая правая часть), также отражается на построении математической модели. Доза вещества, поступающего в организм, трансформируется в нем в величину воздействия, адекватную данному веществу, пути его поступления в организм и способу введения.

Пусть организм находится в атмосфере, содержащей четыреххлористый углерод, в течение четырех часов, следовательно, вещество поступает в организм путем дыхания. Понятно, что в легких вещество накапливается на протяжении времени воздействия, так как концентрация CCl_4 в воздухе поддерживается постоянной. Упрощенно, без учета каждого вдоха — выдоха, текущее значение вещества в легких определяется произведением

$$Pt, \quad 0 \leq t \leq \tau,$$

где $\tau = 4$ ч.

Изменение биологической переменной подчиняется следующему дифференциальному уравнению второго порядка

$$\frac{d^2x}{dt^2} + b \frac{dx}{dt} + b_0 x = \begin{cases} Pt, & 0 \leq t \leq \tau; \\ 0, & t \geq \tau. \end{cases} \quad (1.57)$$

Уравнение (1.57) может быть применено к описанию реакции организма на однократное воздействие. Неизвестными коэффициентами модели являются b , b_0 и P . Для уменьшения числа неизвестных можно использовать уравнение (1.57) с кратными корнями. В этом случае

$$b^2 = 4b_0$$

36 Решение уравнения (1.57) для интервала $0 \leq t \leq \tau$ запишется в виде

$$x = e^{-0.5bt} (C_1 + C_2 t) + X, \quad (1.58)$$

где C_1 , C_2 — постоянные интегрирования; X — частное решение неоднородного уравнения.

Частное решение ищется по виду правой части:

$$X = A + Bt. \quad (1.59)$$

Коэффициенты A и B определяются следующим образом:

находят производную от (1.59)

$$X^{(1)} = B; \quad (1.60)$$

находят вторую производную от (1.59)

$$X^{(2)} = 0; \quad (1.61)$$

подставляют (1.59), (1.60) и (1.61) в уравнение (1.57) и приравнивают коэффициенты при равных степенях t :

$$0 + bB + b_0A + b_0Bt = Pt.$$

Отсюда

$$\left. \begin{aligned} bB + b_0 A &= 0; \\ b_0 B &= P. \end{aligned} \right\} \quad (1.62)$$

Решая (1.62), находим:

$$B = \frac{P}{b_0} = \frac{4P}{b^2}; \quad A = -\frac{bP}{b_0^2} = -\frac{16P}{b^3}.$$

Теперь решение (1.58) принимает вид

$$\left. \begin{aligned} x &= e^{-0.5bt} (C_1 + C_2 t) - \frac{16P}{b^3} + \frac{4P}{b^2} t; \\ x^{(1)} &= e^{-0.5bt} [C_2 (1 - 0.5bt) - 0.5bC_1] + \frac{4P}{b^2}. \end{aligned} \right\} \quad (1.63)$$

Считаем, что $x(t=0) = 0$; $x^{(2)}(t=0) = 0$, так как модель реакции строится в отклонениях от нормы по x . Такой подход обосновывается вариацией нормы во времени, а нам необходимо выделить и смоделировать «чистую» реакцию организма на воздействие вещества. Если не строить модель в отклонениях, то в изменение показателя x будет входить как изменение показателя в ответ на воздействие, так и изменение самой нормы.

При нулевых начальных условиях определяются постоянные интегрирования C_1 и C_2 решением следующей системы (для $t = 0$):

$$\left. \begin{aligned} x_0 &= 0 = C_1 - \frac{16P}{b^3}; \\ x'_0 &= 0 = -0.5bC_1 + C_2 + \frac{4P}{b^2}. \end{aligned} \right\} \quad (1.64)$$

Таким образом:

$$C_1 = \frac{16P}{b^3}; \quad C_2 = \frac{4P}{b^2}.$$

Окончательно решение (1.63)

$$x = e^{-0.5bt} \left(\frac{16P}{b^3} + \frac{4P}{b^2} t \right) - \frac{16P}{b^3} + \frac{4P}{b^2} t. \quad (1.65)$$

Производная от решения (1.65)

$$x^{(1)} = \frac{4P}{b^2} - e^{-0.5bt} \left(\frac{4P}{b^2} + \frac{2P}{b} t \right). \quad (1.66)$$

Решение уравнения (1.57) для всех $t \geq \tau$ записывается следующим образом:

$$x = e^{-0.5bt} (C_3 + C_4 t); \quad (1.67)$$

$$x^{(1)} = -0.5be^{-0.5bt} (C_3 + C_4 t) + C_4 e^{-0.5bt}. \quad (1.68)$$

Постоянные интегрирования C_3 и C_4 определяются из условия равенства решений (1.65) и (1.67) и производных (1.66) и (1.68) в момент времени $t = \tau$:

$$\left. \begin{aligned} C_3 e^{-0.5b\tau} + C_4 \tau e^{-0.5b\tau} &= \frac{16P}{b^3} e^{-0.5b\tau} + \\ &+ \frac{4P}{b^2} \tau e^{-0.5b\tau} + \frac{4P}{b^2} \tau - \frac{16P}{b^3}; \\ -0.5bC_3 + C_4 (1 - 0.5b\tau) &= -\frac{4P}{b^2} - \\ &- \frac{2P}{b} \tau + \frac{4P}{b^2} e^{0.5b\tau}. \end{aligned} \right\} \quad (1.69)$$

Из системы (1.69) определяем:

$$\left. \begin{aligned} C_3 &= \frac{16P}{b^3} + \frac{2P}{b} \left(\frac{4}{b} \tau - \tau^2 - \frac{8}{b^2} \right) e^{0.5b\tau}; \\ C_4 &= \frac{4P}{b^2} + \frac{2P}{b} \left(\tau - \frac{2}{b} \right) e^{0.5b\tau}. \end{aligned} \right\} \quad (1.70)$$

Подставляя (1.70) в (1.67) и (1.68), получаем:

$$\begin{aligned} x &= e^{-0.5bt} \left\{ \frac{16P}{b^3} + \frac{2P}{b} \left(\frac{4}{b} \tau - \tau^2 - \frac{8}{b^2} \right) e^{0.5b\tau} + \right. \\ &\quad \left. + \left| \frac{4P}{b^2} + \frac{2P}{b} \left(\tau - \frac{2}{b} \right) e^{0.5b\tau} \right| t \right\}; \end{aligned} \quad (1.71)$$

$$\begin{aligned} x^{(1)} &= e^{-0.5bt} \left\{ -\frac{4P}{b^2} + P \left(\frac{4}{b^2} + \tau - \frac{2}{b} \tau \right) e^{0.5b\tau} - \right. \\ &\quad \left. - \left| \frac{2P}{b} + P \left(\tau - \frac{2}{b} \right) e^{0.5b\tau} \right| t \right\}. \end{aligned} \quad (1.72)$$

Таким образом, система уравнений (1.65), (1.66) определяет изменение показателя x и его скорости от начала воздействия ($t = 0$) до окончания непосредственного вдыхания воздуха, содержащего вещество (затравки) ($t = \tau$); а система уравнений (1.71), (1.72) — дальнейшее изменение показателя и его скорости. Эти уравнения и составляют математическую модель реакции организма на однократное воздействие.

Внешнее воздействие на биосистемы может иметь и более сложный характер. Однако вид внешнего воздействия определяет только правую часть и соответственно частное решение неоднородного дифференциального уравнения.

Очевидно, дифференциальное уравнение второго порядка обладает большими, по сравнению с уравнением первого порядка, возможностями при моделировании свойств биосистем и процессов.

1.4. УРАВНЕНИЯ ВЫСШИХ ПОРЯДКОВ

Дифференциальное уравнение n -го порядка. Уравнение n -го порядка, разрешенное относительно высшей производной, в общем виде может быть представлено так:

$$y^{(n)} = f(x, y, y', \dots, y^{(n-1)}). \quad (1.73)$$

Неоднородное линейное дифференциальное уравнение с постоянными коэффициентами обычно записывается следующим образом:

$$\frac{d^n y}{dx^n} + a_{n-1} \frac{d^{n-1} y}{dx^{n-1}} + \dots + a_0 y = R(x). \quad (1.74)$$

Если $R(x) = 0$, то уравнение (1.74) называется однородным. 39

Пусть $\varphi_1(x), \varphi_2(x), \dots, \varphi_n(x)$ — решения уравнения (1.74) без правой части. Тогда, если эти решения линейно независимы, общее решение этого уравнения представляется в виде

$$y = C_1 \varphi_1(x) + C_2 \varphi_2(x) + \dots + C_n \varphi_n(x), \quad (1.75)$$

где C_1, C_2, \dots, C_n — постоянные интегрирования.

Вид общего решения однородного уравнения n -го порядка зависит от корней характеристического уравнения

$$r^n + a_{n-1} r^{n-1} + \dots + a_0 = 0. \quad (1.76)$$

Уравнение (1.76) является алгебраическим и может быть в общем случае решено одним из численных методов [8]. Корни уравнения (1.76) могут быть действительными и разными. В этом случае общее решение однородного уравнения (1.74)

$$y = C_1 e^{r_1 x} + C_2 e^{r_2 x} + \dots + C_n e^{r_n x}. \quad (1.77)$$

Если действительный корень r имеет кратность k ($r_1 = r_2 = \dots = r_k$), то общее решение

$$y = (C_1 + C_2x + \dots + C_kx^{k-1})e^{rx} + C_{k+1}e^{r(k+1)x} + \dots + C_ne^{rnx}. \quad (1.78)$$

Как и уравнение 2-го порядка, характеристическое уравнение n -го порядка может иметь комплексно сопряженные корни. Если получена пара однократных комплексно сопряженных корней $r_{1,2} = \alpha \pm \beta i$, то общее решение можно записать следующим образом:

$$y = e^{\alpha x} (C_1 \cos \beta x + C_2 \sin \beta x) + C_3 e^{\alpha x} + \dots + C_n e^{\alpha n x}. \quad (1.79)$$

Если пара комплексно сопряженных корней имеет кратность k , то общее решение

$$\begin{aligned} y = & e^{\alpha x} [(C_1 + C_2x + \dots + C_kx^{k-1}) \cos \beta x + \\ & + (D_1 + D_2x + \dots + D_kx^{k-1}) \sin \beta x] + \\ & + C_{2k+1} e^{\alpha(2k+1)x} + \dots + C_n e^{\alpha n x}. \end{aligned} \quad (1.80)$$

Общее решение неоднородного уравнения (1.74) состоит из общего решения однородного уравнения, зависящего от корней характеристического уравнения, и частного решения неоднородного уравнения, которое зависит от вида правой части.

40

Система линейных уравнений первого порядка. При описании взаимосвязанной работы некоторой совокупности блоков сложной биосистемы работу каждого блока можно представить дифференциальным уравнением первого порядка. Тогда функционирование целостной биосистемы относительно некоторой выходной переменной определяется совместным решением всех входящих в систему уравнений. Пусть, например, имеется два блока биосистемы, каждый из которых связан со всеми остальными и на выходе каждого блока имеется свое воздействие. Пусть также изучается динамика всех переменных во времени. Запишем систему уравнений в общем виде при условии, что каждый блок описывается неоднородным дифференциальным уравнением первого порядка с постоянными коэффициентами:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + R_1(t); \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + R_2(t). \end{aligned} \right\} \quad (1.81)$$

Линейная система уравнений (1.81) обычно может быть сведена к одному дифференциальному уравнению второго порядка относительно одной из исследуемых переменных, например относительно x_1 . Для этого продифференцируем первое уравнение системы (1.81) и подставим вместе $\frac{dx_2}{dt}$ соответственно второе уравнение:

$$\frac{d^2x_1}{dt^2} = a_{11} \frac{dx_1}{dt} + a_{12} [a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + R_2(t)] + \frac{dR_1(t)}{dt}. \quad (1.82)$$

В уравнение (1.82) вместо x_2 подставляем его значение из первого уравнения системы (1.81). После приведения подобных получим

$$\begin{aligned} \frac{d^2x_1}{dt^2} &= (a_{11} + a_{12}a_{22}) \frac{dx_1}{dt} + (a_{12}a_{21} - a_{11}a_{12}a_{22})x_1 + \\ &+ \frac{dR_1(t)}{dt} - a_{12}a_{22}R_1(t) + a_{12}R_2(t). \end{aligned} \quad (1.83)$$

Уравнение (1.83) представляет уравнение второго порядка с постоянными коэффициентами и сложной правой частью. Как показано выше, общее решение зависит от корней характеристического уравнения и вида правой части. Найдя решение относительно x_1 , можно получить решение для x_2 из первого уравнения системы (1.81).

Если в общем случае в линейной системе взаимосвязаны n переменных, то ее представляют в виде

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \dots + a_{1n}x_n + R_1; \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \dots + a_{2n}x_n + R_2; \\ &\dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots; \\ \frac{dx_n}{dt} &= a_{n1}x_1 + a_{n2}x_2 + \dots + a_{nn}x_n + R_n. \end{aligned} \right\} \quad (1.84)$$

Линейная система с постоянными коэффициентами (1.84) может быть приведена к одному линейному дифференциальному уравнению n -го порядка с постоянными коэффициентами и соответствующим видом правой части относительно исследуемой переменной с последующим решением или решена относительно всех переменных методами вычислительной математики [3].

Нормальные системы. Координатный и векторный способы записи. Система уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_1(x_1, x_2, \dots, x_n, t); \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_2(x_1, x_2, \dots, x_n, t); \\ &\dots \dots \dots \dots \dots \dots ; \\ \frac{dx_n}{dt} &= a_n(x_1, x_2, \dots, x_n, t) \end{aligned} \right\} \quad (2.1)$$

называется *нормальной системой первого порядка* и является основным предметом изучения в теории обыкновенных дифференциальных уравнений. Здесь правые части предполагаются непрерывными функциями совокупности своих аргументов ($k = 1, 2, \dots, n$).

Часто бывает удобна векторная запись

42

Глава 2
ЛИНЕЙНЫЕ
УРАВНЕНИЯ
С ПЕРЕМЕННЫМИ
КОЭФФИЦИЕНТАМИ

2.1. ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}, t), \quad (2.2)$$

показывающая, что система уравнений (2.1) для вектора

$$\bar{x} = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} \quad (2.3),$$

равносильна одному векторному уравнению (2.2).

Правая часть векторного уравнения

$$\bar{a}(\bar{x}, t) = \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix} \quad (2.4)$$

есть вектор-функция вектора \bar{x} и скаляра t . Это значит, что каждая компонента вектора \bar{a}

$$a_k = a_k(x_1, x_2, \dots, x_n, t), \quad k = 1, 2, \dots, n \quad (2.5)$$

есть функция всех компонент вектора \bar{x} , а также времени t .

Чтобы какое-либо равенство между функциями вообще имело смысл, нужно, чтобы в обеих частях равенства стояли функции одного и того же аргумента. Поэтому уравнение (2.2) следует рассматривать как сокращенную форму записи более полного уравнения

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}(t), t). \quad (2.6)$$

Полная форма уравнения подсказывает и точное определение решения.

Решением уравнения (2.2) называется векторная функция

$$\bar{x} = \bar{x}(t) \quad (2.7)$$

скалярного аргумента t , заданная на некотором интервале и обращающая уравнение (2.2) в тождество на всем интервале определения функции $x(t)$.

Решением системы (2.1), следовательно, будет совокупность функций $x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$, являющихся 43 координатами вектора $\bar{x}(t)$.

Производная вдоль решения. Пусть $F(\bar{x}, t)$ скалярная функция векторного аргумента \bar{x} и скалярного t (дифференцируемая по своим аргументам).

Если вместо \bar{x} подставить решение уравнения (2.2), то получим скалярную функцию скалярного аргумента

$$f(t) = F(\bar{x}(t), t).$$

Ее производная по t (единственному аргументу) может быть вычислена по правилу дифференцирования сложной функции:

$$\frac{df}{dt} = \sum_{k=1}^n \frac{\partial F_k}{\partial x_k} \cdot \frac{dx_k}{dt} + \frac{\partial F}{\partial t} = \frac{\partial F}{\partial \bar{x}} \cdot \frac{d\bar{x}}{dt} + \frac{\partial F}{\partial t}. \quad (2.8)$$

Здесь

$$\frac{\partial F}{\partial \bar{x}} = \left(\frac{\partial F}{\partial x_1}, \frac{\partial F}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial F}{\partial x_n} \right) - \quad (2.9)$$

частный градиент функции F , т. е. вектор-строка, а

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} \end{pmatrix} \quad (2.10)$$

есть скорость изменения вектора $\bar{x}(t)$, т. е. вектор-столбец. Их произведение вычисляется по общему правилу умножения прямоугольных матриц — строка (из левого сомножителя) скалярно умножается на столбец (из правого сомножителя) [8]. В данном случае имеем только одну строку и только один столбец, поэтому получаем простейший (и важнейший) частный случай прямоугольной матрицы размером 1×1 — скаляр.

Формула (2.8) выведена в единственном предположении относительно вектор-функции $\bar{x}(t)$ — дифференцируемости этой функции по аргументу t . Уточним характер зависимости $x(t)$ и предположим, что $\bar{x}(t)$ удовлетворяет дифференциальному уравнению (2.2). Подставляя

44 вместо $\frac{d\bar{x}}{dt}$ ее значение, получим

$$\frac{df}{dt} = \frac{\partial F}{\partial \bar{x}} \bar{a}(\bar{x}, t) + \frac{\partial F}{\partial t}. \quad (2.11)$$

Таким образом, получен важный результат: *вычисление производной от функции, содержащей решение, не требует знания самого решения, достаточно знать лишь уравнение.*

Величину $\frac{df}{dt}$ называют производной $F(\bar{x}, t)$ «вдоль решения» или производной «в силу уравнений движения». Иногда ее называют «полней производной» и формулу (2.11) записывают в виде

$$\frac{df}{dt} = \frac{\partial F}{\partial t} + \frac{\partial F}{\partial \bar{x}} \bar{a}. \quad (2.12)$$

Такое краткое обозначение весьма удобно, однако термин «полная производная» здесь не пригоден. Таким термином можно обозначать только производную по совокуп-

ности аргументов, т. е.

$$\begin{aligned} \frac{dF}{d\begin{pmatrix} \bar{x} \\ t \end{pmatrix}} &= \left(\frac{\partial F}{\partial x_1}, \frac{\partial F}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial F}{\partial x_n}, \frac{\partial F}{\partial t} \right) = \\ &= \left(\frac{\partial F}{\partial \bar{x}}, \frac{\partial F}{\partial t} \right) \end{aligned} \quad (2.13)$$

(подчеркнем, что это вектор, а не скаляр, причем вектор-строка, а не вектор-столбец).

Автономные системы. Понятие первого интеграла. Важный частный случай представляют автономные системы,

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}), \quad (2.14)$$

правые части которых не зависят от времени t .

Если функция $F(\bar{x})$ зависит только от \bar{x} , а система автономна, то все изменение $F(\bar{x})$ вызывается только сдвигом вдоль решения.

$$\frac{dF}{dt} = \frac{\partial F}{\partial \bar{x}} \bar{a}. \quad (2.15)$$

Определение первого интеграла «в малом». Функция $F(\bar{x})$, заданная в окрестности точки \bar{x}_0 , непрерывно дифференцируемая в этой окрестности и не равная тождественно постоянной, называется первым интегралом, если она сохраняет постоянное значение вдоль каждого решения, целиком лежащего в области определения функции $F(\bar{x})$. — 45

Свойство первого интеграла. Если решение $\bar{x}(t)$, лежащее в области определения первого интеграла, имеет одну общую точку с поверхностью уровня первого интеграла

$$F(\bar{x}) = C,$$

то это решение целиком лежит на этой поверхности. Это свойство вытекает прямо из определения.

Признак первого интеграла. Чтобы функция $F(\bar{x})$ была первым интегралом системы, необходимо и достаточно, чтобы ее производная в силу системы обращалась в нуль

$$\frac{dF}{dt} = \frac{\partial F}{\partial \bar{x}} \bar{a}(\bar{x}) \equiv 0 \quad (2.16)$$

во всех точках области определения.

Признак вытекает из определения первого интеграла и теоремы анализа о постоянстве функции, производная которой равна нулю.

Задача Коши. Эквивалентное интегральное уравнение.
Нормальная система (2.2)

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}, t)$$

имеет множество решений, что видно уже на простейшем примере одного уравнения с постоянной правой частью

$$\frac{dx}{dt} = a, \quad (2.17)$$

когда решение записывается в явной форме

$$x = at + C. \quad (2.18)$$

Различные решения отличаются друг от друга значением произвольной постоянной C .

Смысл этого параметра выясняется, если положить в (2.18) $t = 0$:

$$C = x(0). \quad (2.19)$$

Обозначим $x(0) = x_0$, т. е. примем, что параметр x_0 46 есть начальное значение переменной x .

Формулировка задачи Коши. Для нормальной системы уравнений

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}, t) \quad (2.20)$$

найти решение $\bar{x}(t)$, принимающее в заданный момент t_0 заданное значение \bar{x}_0 :

$$\bar{x}(t)|_{t=t_0} = \bar{x}_0.$$

Часто удобно считать $t_0 = 0$, что соответствует переносу начала координат в точку $t = t_0$.

Интегральное уравнение. Предположим, что $\bar{x} = \bar{x}(t)$ есть решение задачи Коши (2.20) с непрерывной правой частью.

По определению, подставив его в уравнение, получаем тождество

$$\frac{d\bar{x}}{dt} \equiv \bar{a}(\bar{x}(t), t). \quad (2.21)$$

Проинтегрируем обе части этого тождества по t на отрезке от t_0 до t . Получим

$$\int_{t_0}^t \frac{d\bar{x}}{d\tau} d\tau = \int_{t_0}^t \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau, \quad (2.22)$$

где переменная интегрирования обозначена буквой τ в отличие от верхнего предела t . Напомним, что векторы интегрируются покомпонентно, т. е. интеграл от вектора есть вектор, каждая компонента которого — интеграл от соответствующей компоненты подынтегрального вектора.

Предположим, что решение является непрерывно дифференцируемой функцией t . Тогда к левой части равенства применима формула Ньютона — Лейбница и уравнение (2.22) приобретает форму интегрального уравнения

$$\bar{x} = \bar{x}_0 + \int_{t_0}^t \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau. \quad (2.23)$$

Переход к интегральному уравнению отсекает континуум решений, позволяя сосредоточить внимание на одном — решении задачи Коши. Сформулируем полученный результат в виде теоремы.

Теорема. *Каждое непрерывно дифференцируемое решение задачи Коши для нормальной системы (2.20) с непрерывной правой частью удовлетворяет интегральному уравнению (2.23).*

Обратная теорема. *Если в уравнении (2.20) функция $\bar{a}(\bar{x}, t)$ непрерывна по совокупности своих аргументов, то решение $\bar{x}(t)$ интегрального уравнения (2.23) является непрерывно дифференцируемой функцией t , удовлетворяющей дифференциальному уравнению*

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}, t)$$

и начальным данным (задачи Коши)

$$\bar{x}(t_0) = \bar{x}_0.$$

Доказательство. Условия теоремы предполагают только существование решения. Поэтому даже непрерывность функции $\bar{x}(t)$ следует доказывать.

Составим разность $\bar{x}(t + \Delta t) - \bar{x}(t)$ и преобразуем ее, используя свойства интегралов:

$$\bar{x}(t + \Delta t) - \bar{x}(t) = \int_t^{t+\Delta t} \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau. \quad (2.24)$$

Отсюда нетрудно получить оценку

$$|\bar{x}(t + \Delta t) - \bar{x}(t)| \leq \alpha \Delta t, \quad (2.25)$$

из которой непосредственно вытекает непрерывность.

В качестве α можно выбрать максимум модуля функции $\bar{a}(\bar{x}, t)$ по области, целиком содержащей решение $\bar{x}(t)$: $\alpha = \max_G |\bar{a}(\bar{x}, t)|$.

Для доказательства дифференцируемости составим разностное отношение, служащее для определения производной

$$\frac{\Delta \bar{x}}{\Delta t} = \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau. \quad (2.26)$$

Докажем, что предел при $\Delta t \rightarrow 0$ правой части существует и равен $\bar{a}(\bar{x}(t), t)$.

В самом деле, при $\Delta t > 0$ модуль разности

$$\begin{aligned} & \left| \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau - \bar{a}(\bar{x}(t), t) \right| = \\ &= \frac{1}{|\Delta t|} \left| \int_t^{t+\Delta t} [\bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) - \bar{a}(\bar{x}(t), t)] d\tau \right| \leqslant \\ &\leqslant \frac{1}{|\Delta t|} \int_t^{t+\Delta t} |[\bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) - \bar{a}(\bar{x}(t), t)]| d\tau. \end{aligned} \quad (2.27)$$

Непрерывность $\bar{x}(t)$ вместе с непрерывностью $\bar{a}(\bar{x}, t)$ приводит к непрерывности $\bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau)$ по аргументу τ , следовательно, к неравенству

$$|\bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) - \bar{a}(\bar{x}(t), t)| < \varepsilon \quad (2.28)$$

при достаточно малых Δt .

Отсюда вытекает, что исходная разность (2.27) удовлетворяет неравенству

$$\left| \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} \bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau) d\tau - \bar{a}(\bar{x}(t), t) \right| < \varepsilon, \quad (2.29)$$

которое и доказывает существование предела, так как ε может быть сделано сколь угодно малым выбором достаточно малого Δt.

Но если предел правой части равенства (2.26) существует, то предел левой части также существует и равен пределу правой части. Так как пределом левой части является производная $\frac{d\bar{x}}{dt}$, то доказано равенство

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}(t), t),$$

являющееся просто более подробной записью дифференциального уравнения (2.2).

Наконец, из (2.23) и (2.25) вытекает, что

$$|\bar{x}(t) - \bar{x}_0| \leq \int_{t_0}^t |\bar{a}(\bar{x}(\tau), \tau)| d\tau \leq \alpha |t - t_0|, \quad (2.30)$$

откуда видно, что функция $\bar{x}(t)$ непрерывна в точке t_0 . Ее предельное значение совпадает, поэтому, со значением в точке t_0 и равно заданному вектору \bar{x}_0 , т. е.

$$\bar{x}(t_0) = \bar{x}_0.$$

Теорема доказана.

В дальнейшем систему (2.2) будем записывать в виде 49

$$\frac{dx}{dt} = a(x, t), \quad (2.31)$$

не выделяя, как правило, векторные величины особо.

2.2. О ТЕОРЕМЕ СУЩЕСТВОВАНИЯ И ЕДИНСТВЕННОСТИ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧИ КОШИ. НЕПРЕРЫВНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ РЕШЕНИЙ ОТ НАЧАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Метод Пикара. Решение дифференциального уравнения можно свести к решению интегрального уравнения

$$x(t) = \xi + \int_{t_0}^t a(x(\tau), \tau) d\tau, \quad (2.32)$$

где переход в обозначениях от x_0 к ξ подчеркивает важное изменение в трактовке задачи. Ранее считалось, что вектор x_0 — это значение, которое принимает изучаемое

решение в точке t_0 . Поставим вопрос иначе: задана точка (ξ, t_0) (рис. 8)¹, следует найти решение, проходящее через эту точку. Решение необходимо строить по независимому вектору ξ .

Вид уравнения (2.32) подсказывает идею метода последовательных приближений (метода Пикара):

$$x_{n+1}(t) = \xi + \int_{t_0}^t a(x_n(\tau), \tau) d\tau. \quad (2.33)$$

По этому методу следующее приближение получается интегрированием функции от предыдущего.

При этом возникают два вопроса: как найти первое приближение $x_1(t)$ и как выполнять интегрирование.

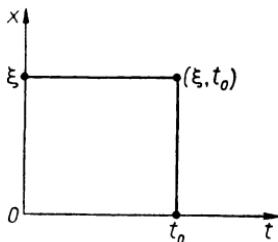


Рис. 8. К заданию точки на плоскости.

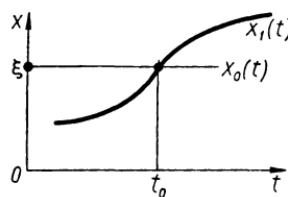


Рис. 9. К введению нулевого приближения.

Нахождение первого приближения. Ясно, что чем ближе к решению первое приближение, тем меньше итераций придется провести для достижения заданной точности. Полезны поэтому любые дополнительные соображения о возможной структуре и виде решения.

В противном случае применяется прием введения нулевого приближения

$$x_0(t) = \xi, \quad (2.34)$$

когда в качестве приближенного решения — функции времени, берется постоянный вектор начальных данных (рис. 9).

Первое приближение

$$x_1(t) = \xi + \int_{t_0}^t a(\xi, \tau) d\tau, \quad (2.35)$$

¹ Здесь и ниже иллюстрации соответствуют случаю, когда x — скаляр.

как и все последующие, вычисляется по общей формуле (2.33).

Нередко под методом Пикара понимают именно этот частный метод построения последовательных приближений.

Способ интегрирования зависит от вычислительных средств. При этом естественно стремление к интегрированию в элементарных функциях.

Особенно удобны для этого многочлены. Они выдерживают две основные операции, необходимые для вычисления следующего приближения по предыдущему — построение функции от функции (подынтегральное выражение в (2.33) и интегрирование (вычисление $(n + 1)$ -й итерации).

Таким образом, если правая часть $a(x, t)$ — многочлен от своих аргументов, то и все последовательные приближения также оказываются многочленами. Правда, переходя к пределу многочлены уже не «выдерживают» — пределом многочленов являются, как известно, синус, косинус, экспонента и многие другие, даже не элементарные функции. Здесь следует использовать степенной ряд.

Острота проблемы интегрирования значительно сгладилась с появлением ЭВМ. Таблицы функций, не сводящихся к элементарным, легко получаются на печатающих устройствах ЭВМ, графики — на экранах дисплеев.

51

О теореме существования и единственности. Рассмотрим линейное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = \lambda x \quad (2.36)$$

и начальные условия

$$x(t)|_{t=0} = \xi. \quad (2.37)$$

Эквивалентное интегральное уравнение имеет вид

$$x(t) = \xi + \int_0^t \lambda x(\tau) d\tau. \quad (2.38)$$

Строим последовательные приближения:

$$\left. \begin{aligned} x_0 &= \xi; \\ x_{n+1} &= \xi + \lambda \int_0^t x_n(\tau) d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (2.39)$$

Вычислим несколько первых приближений:

$$\left. \begin{aligned} x_0 &= \xi; \\ x_1 &= \xi + \lambda t \xi; \\ x_2 &= \xi + \lambda t \xi + \frac{\lambda^2 t^2}{2} \xi; \\ x_3 &= \xi + \lambda t \xi + \frac{\lambda^2 t^2}{2} \xi + \frac{\lambda^3 t^3}{3!} \xi. \end{aligned} \right\} \quad (2.40)$$

По этим данным можно получить общую формулу ¹

$$x_n(t) = \left(1 + \frac{\lambda t}{1!} + \frac{\lambda^2 t^2}{2!} + \frac{\lambda^3 t^3}{3!} + \cdots + \frac{\lambda^n t^n}{n!} \right) \xi. \quad (2.41)$$

Переходя к пределу при $n \rightarrow \infty$, получаем

$$x(t) = \left(1 + \frac{\lambda t}{1!} + \frac{\lambda^2 t^2}{2!} + \cdots + \frac{\lambda^n t^n}{n!} + \cdots \right) \xi. \quad (2.42)$$

Содержание доказательства — обоснование законности предельного перехода. В этом простом случае получаем в скобках ряд для экспоненциальной функции

52 $e^{\lambda t} = 1 + \frac{\lambda t}{1!} + \frac{\lambda^2 t^2}{2!} + \cdots + \frac{\lambda^n t^n}{n!} + \dots, \quad (2.43)$

который сходится, как известно из математического анализа, при всех значениях t и притом равномерно на каждом конечном отрезке

$$-T \leq t \leq T.$$

¹ Для доказательства этой формулы достаточно на основании принципа полной математической индукции проверить переход от n к $(n+1)$:

$$\begin{aligned} x_{n+1}(t) &= \xi + \lambda \int_0^t x_n(\tau) d\tau = \xi + \lambda \int_0^t \left(\sum_{k=0}^n \frac{\lambda^k \tau^k}{k!} \xi \right) d\tau = \\ &= \left(1 + \lambda \sum_{k=0}^n \frac{\lambda^k}{k!} \int_0^t \tau^k d\tau \right) \xi = \left(1 + \lambda \sum_{k=0}^n \frac{\lambda^k}{k!} \frac{t^{k+1}}{k+1} \right) \xi = \\ &= \left(1 + \sum_{k=0}^n \frac{\lambda^{k+1} t^{k+1}}{(k+1)!} \right) \xi = \left(\sum_{k=0}^{n+1} \frac{\lambda^k t^k}{k!} \right) \xi. \end{aligned}$$

Обоснование метода Пикара опирается на развитие тех же идей анализа, на которых основано доказательство сходимости ряда для экспоненты.

Доказательство действительно не для любых непрерывных правых частей $a(x, t)$, а только для таких, которые схожи с разобранным примером. Точная формулировка этой схожести задается *неравенством Липшица*.

Векторная функция $a(x, t)$ векторного аргумента x удовлетворяет условию Липшица (в области G), если существует такая константа $L > 0$, что для любой пары аргументов x и y (оба принадлежат G) имеет место неравенство

$$|a(x, t) - a(y, t)| \leq L|x - y|. \quad (2.44)$$

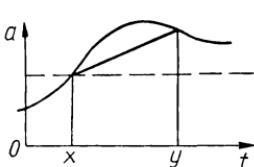


Рис. 10. К геометрическому смыслу неравенства Липшица для случая скалярной функции скалярного аргумента.

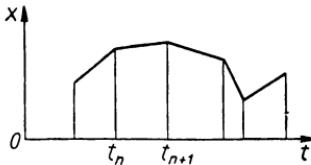


Рис. 11. Ломаные Эйлера.

Геометрический смысл неравенства Липшица весьма прост для случая скалярной функции скалярного аргумента (рис. 10).

Для линейной функции константа Липшица L — угловой коэффициент, точнее $|k|$. В нашем примере (2.36) $L = |k| = |\lambda|$.

В общем случае это условие означает, что все хорды кривой достаточно пологи — их угловые коэффициенты не больше константы Липшица L . Поэтому общий ряд сходится быстрее, чем ряд

$$\sum_{k=0}^{\infty} \frac{L^k h^k}{k!} = e^{Lh}, \quad (2.45)$$

однако доказательство этого утверждения выходит за рамки нашей задачи, которая состоит в том, чтобы понять суть доказательства, но не обязательно (хотя и желательно) провести его строго.

Характер сходимости. Приведенный выше пример позволяет рассмотреть важный вопрос о скорости сходимости. Практически рядом (2.43) можно пользоваться только для небольших значений аргумента $z = \lambda t$.

Хорошая сходимость. Примером хорошей сходимости является рассмотренный процесс при $z = 1$ и при $z = -1$ (табл. 2). Здесь члены ряда убывают достаточно быстро, а, начиная с $n = 10$, каждый новый член добавляет не менее одного нового знака точности. Еще лучше и быстрее сходится знакопеременный ряд.

Сумма ряда заключена между соседними частными суммами, таким образом получается хорошая оценка на каждом шаге.

Плохая сходимость. Формально сходимость сохраняется и при $z = 10$, однако вплоть до десятого номера члены ряда растут. Для достижения быстрого убывания надо вычислить сотню членов ряда — это, конечно, весьма громоздкая процедура, требующая значительного времени даже для современных ЭВМ.

В случае $z = -10$ добавляется еще сокращение знаков.

Результатом является e^{-10} , т. е. весьма малое число, получающееся сложением и вычитанием весьма больших чисел. Если сначала найти сумму положительных слагаемых,

то получим больше десяти тысяч. Следовательно, результат получается после сокращения восьми знаков. Но это означает, что промежуточные вычисления нужно вести с запасом в лишних восемь знаков. Для большинства современных ЭВМ принята точность в восемь-девять знаков. Следовательно за счет ошибок округления все знаки сократятся и может получиться не только неверный ответ в первом знаке, но и отрицательный.

Метод ломаных Эйлера (рис. 11) можно интерпретировать как решение «шаг за шагом» интегрального уравнения,

$$x(t_{n+1}) = x(t_n) + \int_{t_n}^{t_{n+1}} a(x(\tau), \tau) d\tau, \quad (2.46)$$

Таблица 2.

Значения $\frac{z^n}{n!}$ при $z = 1$

n	$z^n/n!$
0	1
1	1
2	0,5
3	0,1666666666
4	0,0416666666
5	0,0083333333
6	0,0013888888
7	0,0001984127
8	0,0000248016
9	0,0000027557
10	0,0000002756
11	0,0000000251
12	0,0000000021
13	0,0000000002
14	0,0000000000

причем интеграл приближенно вычисляется самым простым образом — значение подынтегральной функции в левом конце умножается на длину отрезка интегрирования:

$$x_{n+1} = x_n + a_n \Delta t_n. \quad (2.47)$$

Очевидно, это не единственный (и, разумеется, не лучший) способ вычисления интеграла. Тем не менее все остальные разностные методы являются модификациями метода ломаных Эйлера. Все они могут быть получены однотипно из формулы (2.46) применением различных квадратурных формул для вычисления интеграла в правой части.

Метод ломаных Эйлера гарантирует сходимость при значительно более слабом требовании на правую часть — достаточно непрерывности функции $a(x, t)$ по совокупности аргументов. Следовательно, условия непрерывности типа Эйлера гарантируют существование решения, но не гарантируют единственности.

К понятию неединственности. Биологи, использующие готовый аппарат математики, часто склонны думать, что пристрастие математиков к педантическим формулировкам есть излишний профессионализм. Однако во многих случаях математические дефекты означают неполноценность математической модели явления. Они указывают либо на неполноту сведений, положенных в основу математического описания, либо на незаконное пренебрежение какими-нибудь факторами, которые кажутся на первый взгляд несущественными, но которые серьезно влияют на протекание процесса. 55

Не входя в детали, приведем простой пример такой «плохой» модели.

Рассмотрим уравнение

$$\frac{dx}{dt} = x^{\frac{2}{3}}, \quad (2.48)$$

правая часть которого недифференцируема в одной-единственной точке $x = 0$.

Тем не менее этого достаточно для нарушения единственности решения. В самом деле, уравнение имеет очевидное решение

$$x(t) \equiv 0. \quad (2.49)$$

Но, кроме того, прямое интегрирование

$$x^{-\frac{2}{3}} dx = dt; \quad d \frac{x^{\frac{1}{3}}}{\frac{1}{3}} = dt; \quad x^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{3}t + C;$$

$$x(t) = \frac{(t - t_0)^3}{27} \quad (2.50)$$

дает однопараметрическое семейство решений.
При $t_0 = 0$ получаем уравнение

$$x = \frac{t^3}{27}, \quad (2.51)$$

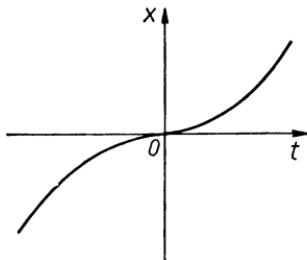


Рис. 12. Два решения $x \equiv 0$ и $x = \frac{t^3}{27}$, проходящие через начало координат

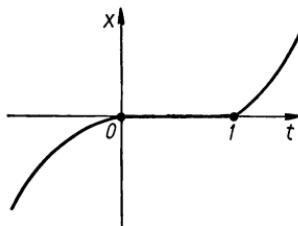


Рис. 13. К «склеиванию» решения (2.52) из трех ветвей.

решение которого при $t = 0$ обращается в нуль. Следовательно, через начало координат проходят два решения $x \equiv 0$ и $x = \frac{t^3}{27}$ (рис. 12).

Однако этими двумя решениями не исчерпывается все множество решений уравнения (2.48), проходящих через точку $(0, 0)$. Таких решений можно построить значительно больше.

Рассмотрим, например, такую функцию t , заданную разными формулами на разных интервалах ее изменения:

$$x(t) = \begin{cases} \frac{t^3}{27}, & -\infty < t < 0; \\ 0, & 0 \leq t \leq 1; \\ \frac{(t-1)^3}{27}, & 1 < t < \infty. \end{cases} \quad (2.52)$$

График этой функции получается из графика кубической параболы $x = \frac{t^3}{27}$, если ее правую половину отодвинуть на единицу вправо и соединить обе половины отрезком тождественного нуля (оси t) (рис. 13).

Каждый из отрезков есть решение (середина принадлежит тождественному нулю, а края получаются из общего решения, если положить $t_0 = 0$ для левого отрезка и $t_0 = 1$ для правого).

Поэтому следует проверить только возможность «склеивания». На точном математическом языке это означает, что нужно проверить дифференцируемость функции $x(t)$ в точках $t = 0$ и $t = 1$ и проверить, что в этих двух точках уравнение выполнено.

Ясно, что этот прием построения решения допускает определенное обобщение. Формула

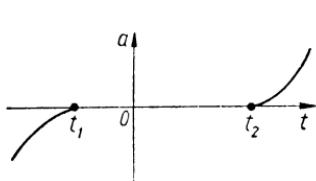


Рис. 14. Отщий вид решений, проходящих через начало координат.

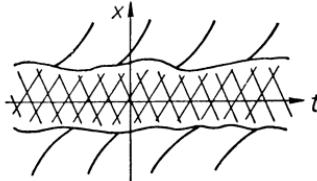


Рис. 15. Зона неизвестности вблизи нуля.

$$x(t) = \begin{cases} \frac{(t-t_1)^3}{27}, & -\infty < t < t_1; \\ 0, & t_1 \leq t \leq t_2; \\ \frac{(t-t_2)^3}{27}, & t_2 < t < \infty \end{cases} \quad (2.53)$$

дает двухпараметрическое семейство решений уравнения (2.48) ($t_1 \leq t_2$ — два произвольных параметра) (рис. 14). Иными словами на произвольном интервале (t_1, t_2) полагаем решение равным нулю (движение по ветви особого решения $x = 0$), а вправо и влево строим ветви кубических парабол (движемся по ветвям общего решения $x = \frac{(t-t_0)^3}{27}$). Склейивание автоматически оказывается плавным и производная остается непрерывной (равной нулю) в точках «склеивания». Если $t_1 \leq 0$, а $t_2 \geq 0$, то любое

такое решение проходит через начало координат и является, формально говоря, решением задачи.

Но такое изобилие решений создает неопределенность при моделировании. Нельзя сказать, как ведет себя система, проходя через прямую $x = 0$. При $x < 0$ поведение системы однозначно — по ветвям кубических парабол. При $x > 0$ поведение также однозначно, но на какое время система «застревает» в нулевом положении — модель ответа не дает (рис. 15).

Следует думать, что при формулировке задачи утрачены важные сведения о факторах, определяющих поведение системы вблизи нуля. Вблизи нуля модель несостоятельна — вот существенный вывод, вытекающий из факта неединственности. Необходимо подчеркнуть, что этот вывод получен чисто математическим анализом, без обращения к фактической структуре и природе изучаемого явления.

Более того, анализ дает все типы поведения, которые возникают при уточнении модели. Эти типы имеют глубокий смысл — разные явления могут приводить (и приводят) к одной и той же модели, а уточнения восстанавливают многообразие возможных реализаций (интерпретаций) модели. Однако вопрос об уточнении модели именно данного явления неразрешим в рамках только математического подхода и требует конкретного изучения конкретного явления.

Непрерывная зависимость решения от начальных данных. Вопрос о соответствии модели описываемому явлению сложен и имеет множество аспектов. Неизбежная, в частности, неточность экспериментального наблюдения и фиксации системы привлекает внимание к характеру зависимости решения от начальных данных.

Из опыта известно, что небольшое изменение условий, в частности начального положения и свойств системы, мало отражается на ее дальнейшей судьбе.

Наша ближайшая цель — анализ зависимости решения от начальных данных.

Пример. Разберем уравнение автокатализа

$$\frac{dx}{dt} = x^2 \quad (2.54)$$

с начальными данными

$$x(0) = a. \quad (2.55)$$

Решение его имеет вид

$$x(t) = \frac{a}{1-at} = \frac{1}{\frac{1}{a}-t} \quad (2.56)$$

и допускает несложный анализ зависимости от параметра a (рис. 16).

Оказывается, нельзя поставить вопрос абстрактно — решение непрерывно зависит от начальных данных или нет? Необходимо уточнить — на каком отрезке времени интересует нас эта зависимость. Если отрезок небольшой, решение зависит от начальных данных непрерывно. Но на большом отрезке непрерывность гарантировать нельзя, более того, само решение обращается в бесконечность. Интересно, что в этом примере длина отрезка сама зависит от началь-

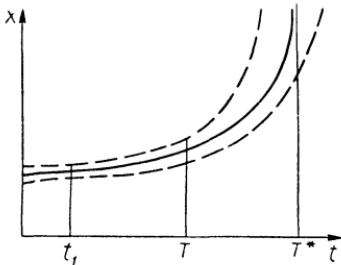


Рис. 16. Непрерывная зависимость на внутреннем отрезке $[0, T]$ с особенностью (полюсом первого порядка) в точке $T^* = \frac{1}{a}$.

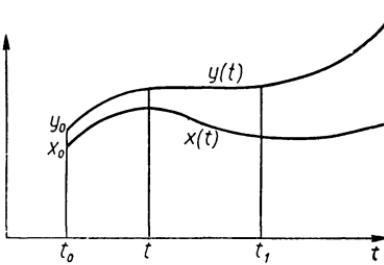


Рис. 17. Расхождение решений.

ных данных:

$$T^* = \frac{1}{a}. \quad (2.57)$$

Локальная непрерывность. Рассмотрим два решения одного и того же уравнения

$$\frac{dx}{dt} = a(x, t), \quad (2.58)$$

отличающиеся только начальными данными. Удобно записать уравнения для них в интегральной форме:

$$x(t) = x_0 + \int_{t_0}^t a(x(\tau), \tau) d\tau; \quad (2.59)$$

$$y(t) = y_0 + \int_{t_0}^t a(y(\tau), \tau) d\tau, \quad (2.60)$$

содержащей начальные данные в явной форме,

Покажем, что близкие начальные данные x_0 и y_0 на небольшом интервале (t_0, t_1) порождают близкие решения (рис. 17).

Рассмотрим разность решений (2.60) и (2.59)

$$y(t) - x(t) = y_0 - x_0 + \int_{t_0}^t [a(y, \tau) - a(x, \tau)] d\tau \quad (2.61)$$

и оценим ее по абсолютной величине

$$|y(t) - x(t)| \leq |y_0 - x_0| + \int_{t_0}^t |a(y, \tau) - a(x, \tau)| d\tau. \quad (2.62)$$

Дальнейшие оценки можно провести только в предположении, что функция $a(x, t)$ удовлетворяет условию Липшица

$$|a(y, \tau) - a(x, \tau)| < L |y - x|. \quad (2.63)$$

Используя это неравенство, получим

$$|y(t) - x(t)| \leq |y_0 - x_0| + \int_{t_0}^t L |y(\tau) - x(\tau)| d\tau. \quad (2.64)$$

Заметим, что это неравенство оказалось бы точно таким же, если бы исходное уравнение было линейным, т. е.

$$\frac{dx}{dt} = Lx, \quad (2.65)$$

поэтому все дальнейшие оценки одинаковы как для линейных, так и для нелинейных уравнений. Разница в величине константы Липшица L : для линейного уравнения она не зависит от области, в которой расположено решение, а для нелинейного может зависеть весьма существенно; это, в сущности, и наблюдалось в разобранном выше примере. Здесь каждое решение возрастало все быстрее и в результате выходило на вертикальную асимптоту.

Возвратимся к оценке разности решений. Фиксируем некоторый отрезок,

$$t_0 \leq t \leq t_1. \quad (2.66)$$

Левый конец этого отрезка t_0 — точка, в которой заданы начальные данные, правый конец t_1 выберем позже.

Найдем максимальную разность решений на всем этом отрезке:

$$m = \max_{t_0 \leq t \leq t_1} |y(t) - x(t)|. \quad (2.67)$$

Точно найти этот максимум, конечно, не удастся, но можно получить для него простую оценку сверху.

Априорная оценка. На первом этапе используем следующее простое свойство максимума — монотонность: если

$$f(t) \leq g(t),$$

то

$$\max_t f(t) \leq \max_t g(t).$$

Максимум меньшей функции не может быть больше (хотя может быть равен максимуму большей функции).

Применяя это простое свойство, получаем как следствие основного неравенства для изучаемой разности

$$m \leq \max_t \left[|y_0 - x_0| + \int_{t_0}^t L |y(\tau) - x(\tau)| d\tau \right]. \quad (2.68)$$

Второй этап основывается на неравенстве

$$\max_t [f(t) + g(t)] \leq \max_t f(t) + \max_t g(t), \quad (2.69)$$

т. е. максимум суммы не превосходит суммы максимумов. Это свойство называют свойством выпуклости или неравенством треугольника из-за сходства с теоремой о том, что длина любой стороны треугольника меньше суммы двух других сторон. — 61

Применимтельно к (2.68) получаем

$$m \leq |y_0 - x_0| + \max_t \int_{t_0}^t L |y(\tau) - x(\tau)| d\tau. \quad (2.70)$$

Здесь использовано очевидное свойство: максимум постоянной величины (имеется в виду величина $|y_0 - x_0|$, которая не зависит от t) равен самой этой величине.

На третьем этапе интеграл от неотрицательной функции ($|y(\tau) - x(\tau)|$ в нашем случае) монотонно возрастает с ростом верхнего предела и достигает максимума, когда верхний предел максимальен ($t = t_1$ в нашем случае). Поэтому

$$m \leq |y_0 - x_0| + \int_{t_0}^{t_1} L |y(\tau) - x(\tau)| d\tau. \quad (2.71)$$

На четвертом этапе интеграл может только увеличиваться, если подынтегральную функцию заменить большей

величиной. Заменим $|y(\tau) - x(\tau)|$ ее максимумом, т. е.

$$m \leq |y_0 - x_0| + \int_{t_0}^{t_1} Lm d\tau = |y_0 - x_0| + Lm(t_1 - t_0). \quad (2.72)$$

При этом проведено очевидное вычисление интеграла (получившегося в результате наших манипуляций) от постоянной величины под его знаком.

Собирая в левой части неравенства члены, содержащие m :

$$[1 - L|t_1 - t_0|]m \leq |y_0 - x_0|, \quad (2.73)$$

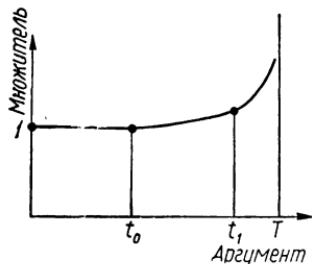


Рис. 18. График коэффициента в оценке разности решений.

получаем оценку для m , содержащую разность начальных данных $|y_0 - x_0|$, константу Липшица L и длину отрезка $|t_1 - t_0|$. До этого момента все рассуждения справедливы для произвольного отрезка $[t_0, t_1]$. Начиная с этого момента, важную роль играет величина отрезка $|t_1 - t_0|$. Если эта величина больше $\frac{1}{L}$, то множитель перед m отрицателен.

В этом случае получается безупречно верный, но

бесполезный вывод — отрицательное число меньше положительного. Формально это сказывается в том, что при делении на отрицательное число смысл неравенства меняется на противоположный и получаем $m \geq$ отрицательное число. Это верно, так как известно, что m — число положительное, в крайнем случае нуль. Однако, если ограничиться небольшим отрезком — более точно выбрать t_1 из условия положительности множителя перед m

$$t_1 < t_0 + \frac{1}{L} = T,$$

то получим

$$m \leq \frac{|y_0 - x_0|}{1 - L|t_1 - t_0|}. \quad (2.74)$$

Таким образом, величина m есть оценка разности решений. Точка t_1 — произвольная точка интервала (t_0, T) .

Поэтому для разности решений в произвольной точке t получено неравенство

$$|y(t) - x(t)| < \frac{1}{1 - L|t - t_0|} |y_0 - x_0|. \quad (2.75)$$

На рис. 18 представлен график коэффициента в оценке разности решений. Видно, что оценка хороша вблизи t_0 , ухудшается по мере приближения к точке T и бесконтрольна за точкой T .

Локальная теорема о непрерывной зависимости решения от начальных данных. Рассмотренная априорная оценка позволяет легко доказать теорему о зависимости решения от начальных данных. Рассмотрим отрезок небольшой длины

$$|t_1 - t_0| = \frac{1}{2L}.$$

Все предыдущие выкладки проведены для отрезка, расположенного вправо от t_0 , но нетрудно проверить, что они остаются справедливыми и для отрезка, проведенного влево.

Таким образом, неравенство

$$|y(t) - x(t)| \leq 2|y_0 - x_0|$$

выполняется как только

$$|t - t_0| \leq \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{L}.$$

— 63 —

Это значит, что на всем отрезке длины $\frac{1}{L}$ с центром в точке t_0 отклонение решений может увеличиваться, но не более чем вдвое по сравнению с отклонением начальных данных.

Разрешим теперь отклонению возрастать в

$$n = \frac{1}{1 - L(t_n - t_0)} \quad (2.76)$$

раз и рассмотрим отрезок:

$$1 - L(t_n - t_0) = \frac{1}{n}; \quad L(t_n - t_0) = 1 - \frac{1}{n};$$

$$t_n - t_0 = \frac{n-1}{n} \cdot \frac{1}{L}. \quad (2.77)$$

Для наглядности примем $t_\infty = T$, $t_\infty - t_0 = \frac{1}{L}$.

Тогда

$$t_\infty - t_n = \frac{1}{n} \cdot \frac{1}{L}.$$

Следовательно, по мере приближения к предельной точке T оценка очень быстро ухудшается: на расстоянии $\frac{1}{n}$ всей длины решения могут разойтись в n раз.

Причина такого ухудшения оценки состоит в ее грубости. Ниже будет показано, что такая грубость ее достаточно разумна на небольших отрезках (скажем, длины $\frac{1}{2L}$), но не на отрезках, сравнимых (или больших) с $\frac{1}{L}$.

Итак, рассмотрим отрезок

$$t_0 - \frac{1}{2L} \leq t \leq t_0 + \frac{1}{2L},$$

на котором

$$|y(t) - x(t)| \leq 2|y_0 - x_0|. \quad (2.78)$$

Локальная теорема о непрерывной зависимости решения от начальных данных формулируется так: для любого $\varepsilon > 0$ найдется такое $\delta > 0$, что на всем отрезке $|t - t_0| < \frac{1}{2L}$ разность решений меньше ε , т. е.

$$|y(t) - x(t)| < \varepsilon,$$

64

— как только начальные данные различаются менее, чем на δ .

Доказательство. Зададим произвольное ε и, положив $\delta = \frac{\varepsilon}{2}$, применим неравенство (2.78). Получим

$$|y(t) - x(t)| < 2|x_0 - y_0| = 2\delta = \varepsilon,$$

что и требовалось доказать.

Теорема единственности вытекает из доказанной локальной теоремы.

Локальная теорема единственности. Если два решения $x(t)$ и $y(t)$ совпадают в некоторой точке t_0 , то они тождественно совпадают в окрестности этой точки длины $\frac{1}{L}$.

Доказательство. Применив доказанное неравенство

$$|x(t) - y(t)| \leq 2|x_0 - y_0|$$

к случаю

$$|x_0 - y_0| = 0,$$

получим

$$|x(t) - y(t)| \leq 0.$$

Но так как по смыслу модуль разности есть величина неотрицательная, т. е.

$$|x(t) - y(t)| \geq 0,$$

то из этих двух неравенств вытекает:

$$x(t) \equiv y(t) \quad (2.79)$$

на всем отрезке

$$t_0 - \frac{1}{2L} \leq t \leq t_0 + \frac{1}{2L}.$$

О теореме единственности

в целом. Единственность решения и непрерывная зависимость от начальных данных были доказаны только для достаточно малого отрезка. Может, однако, случиться, что само решение существует на значительно большем интервале и даже на всей оси.

Например, в разобранном уже случае бимолекулярной реакции (2.54) решение $x(t) \equiv 0$ определено при всех t , хотя все остальные решения $x(t) = \frac{C}{1-Ct}$ обязательно перестают существовать (обращаются в бесконечность) при конечном $t = \frac{1}{C}$.

Покажем, что уточнение априорной оценки позволяет доказать единственность любого регулярного решения.

Рассмотрим уравнение

$$\frac{dx}{dt} = a(x, t) \quad (2.80)$$

и его решение

$$x = f(t), \quad (2.81)$$

заданное на отрезке

$$\alpha \leq t \leq \beta. \quad (2.82)$$

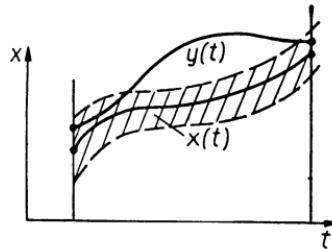


Рис. 19. К определению полосы вокруг решения.

Предположим, кроме того, что в некоторой полосе (рис. 19)

$$|x - x(t)| < \delta, \quad (2.83)$$

окружающей это решение, функция $a(x, t)$ непрерывна по совокупности аргументов x и t и удовлетворяет условию Липшица по аргументу x :

$$|a(x, t) - a(y, t)| < L |x - y|. \quad (2.84)$$

Для многократного применения основной оценки разобьем отрезок $[\alpha, \beta]$ на n равных частей и применим основную оценку к каждому из полученных отрезков:

$$|y(t_{k+1}) - x(t_{k+1})| \leq \frac{1}{1 - L(t_{k+1} - t_k)} |y(t_k) - x(t_k)|. \quad (2.85)$$

Последовательно исключая все промежуточные точки, получим неравенство, связывающее начало $t_0 = \alpha$ и конец t отрезка:

$$|y(t) - x(t)| \leq \frac{1}{\left(1 - L \frac{t - t_0}{n}\right)^n} |y(t_0) - x(t_0)|, \quad (2.86)$$

справедливое для любого n , поэтому можно перейти к пределу при $n \rightarrow \infty$. Используем одно из двух свойств пределов

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{\alpha}{n}\right)^n = e^\alpha. \quad (2.87)$$

В нашем случае это дает

$$|y(t) - x(t)| \leq e^{L(t-t_0)} |y(t_0) - x(t_0)|. \quad (2.88)$$

Полученная оценка в некотором смысле неулучшающаяся, т. е. для линейного уравнения с постоянным коэффициентом

$$\frac{dx}{dt} = Lx \quad (2.89)$$

оценка достигается:

$$|x(t) - y(t)| = e^{L(t-t_0)} |x_0 - y_0|.$$

Для случая, когда постоянная Липшица вдоль решения изменяется заметно, можно получить

$$|x(t) - y(t)| = e^{\int_{t_0}^t L(\tau) d\tau} |x_0 - y_0|. \quad (2.90)$$

Эта оценка является точной для уравнения

$$\frac{dx}{dt} = L(t)x.$$

Приведенные замечания помогают полнее понять смысл и значение постоянной Липшица как способа заменить — мажорировать нелинейное уравнение более простым, но сохраняющим важные свойства, линейным уравнением.

После того как оценка распространена на произвольный интервал, теоремы единственности и непрерывной зависимости от начальных данных доказываются аналогично соответствующим локальным теоремам.

2.3. ОКРЕСТНОСТЬ РЕГУЛЯРНОГО РЕШЕНИЯ

Системы, содержащие параметр. В биологических приложениях часто встречаются семейства однотипных уравнений. Рассмотрим случай автономных систем

$$\frac{dx}{dt} = a(x, \alpha), \quad (2.91)$$

правые части которых зависят не только от вектора x , но и от некоторых других переменных (например, вектора α), которые принято называть параметрами.

Теорема существования (и единственности) решения задачи Коши справедлива и для семейств уравнений (2.91).

Решение

$$x = f(t, \xi, \alpha) \quad \underline{\underline{67}}$$

зависит уже не только от времени t и начальных данных ξ :

$$\xi \equiv f(0, \xi, \alpha), \quad (2.93)$$

но и от параметра α . Это решение оказывается непрерывной функцией параметра α , если правая часть $a(x, \alpha)$ непрерывно зависит от него.

Доказательство, как и раньше, состоит в переходе к эквивалентному интегральному уравнению

$$x = \xi + \int_0^t a(x, \alpha) d\tau. \quad (2.94)$$

Применяя затем метод последовательных приближений Пикара

$$\left. \begin{aligned} f_{n+1}(t, \xi, \alpha) &= \xi + \int_0^t a(f_n(\tau, \xi, \alpha), \alpha) d\tau; \\ f_0(t, \xi, \alpha) &= \xi, \end{aligned} \right\} \quad (2.95)$$

можно построить решение

$$f(t, \xi, \alpha) = \lim_{n \rightarrow \infty} f_n(t, \xi, \alpha), \quad (2.96)$$

как и для одного векторного уравнения. Непрерывная зависимость решения от α вытекает из теоремы анализа о непрерывности предела равномерно сходящейся последовательности непрерывных функций.

Варьирование параметра. В приложениях недостаточно знать, что небольшие изменения параметров, значения которых (например, концентрация фермента, емкость конденсатора) всегда известны лишь приблизительно, мало изменят решение. Здесь необходимы более точные, количественные сведения. Такие сведения можно получить, придавая параметру α малое приращение $\Delta\alpha$ («вариация») и оценивая изменение решения (2.92), (2.97)

$$f(t, \xi, \alpha + \Delta\alpha) \approx f(t, \xi, \alpha) + \frac{\partial f}{\partial \alpha} \Delta\alpha, \quad (2.97)$$

т. е. вопрос сводится к вычислению частной производной $\frac{\partial f}{\partial \alpha}$, или $\frac{\partial x}{\partial \alpha}$.

Отметим прежде всего, что $\frac{\partial f}{\partial \alpha}$ является прямоугольной матрицей, у которой число строк равно размерности вектора x , а число столбцов равно числу компонент вектора (параметра) α , т. е.

$$\frac{\partial f}{\partial \alpha} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_1} & \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_2} & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_l} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\partial f_n}{\partial \alpha_1} & \frac{\partial f_n}{\partial \alpha_2} & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial \alpha_l} \end{pmatrix} = \left(\left(\frac{\partial f_i}{\partial \alpha_k} \right) \right), \quad (2.98)$$

$$i = 1, 2, \dots, n; \quad k = 1, 2, \dots, l.$$

Обозначим

$$\frac{\partial f}{\partial \alpha} = Y. \quad (2.99)$$

Приращение параметра α называют вариацией, а дифференцирование по параметру — варьированием. Следует иметь в виду, что варьирование ничем принципиально не отличается от дифференцирования. Необходимо также отличать варьирование параметра от аналогичного термина в вариационном исчислении.

Уравнение в вариациях. Отыскание матрицы Y сводится к интегрированию системы уравнений. Уравнение (2.91) можно записать в виде

$$\frac{\partial x}{\partial t} = a(x, \alpha). \quad (2.100)$$

Тогда, дифференцируя обе части по α , получаем с учетом теоремы о независимости результата от порядка дифференцирования

$$\frac{\partial}{\partial \alpha} \left(\frac{\partial x}{\partial t} \right) = \frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{\partial x}{\partial \alpha} \right) = \frac{\partial a}{\partial x} \frac{\partial x}{\partial \alpha} + \frac{\partial a}{\partial \alpha}. \quad (2.101)$$

Однако, чтобы подчеркнуть постоянство переменных ξ и α вдоль каждой траектории, сохраним обозначение полной производной $\frac{dx}{dt}$ для частной производной по времени.

Таким образом, для матрицы $Y = \frac{\partial x}{\partial \alpha}$ имеем уравнение

$$\frac{dY}{dt} = \frac{\partial a}{\partial x} Y + \frac{\partial a}{\partial \alpha}. \quad (2.102)$$

Безусловно, что этот вывод предполагает существование смешанной производной в равенстве (2.101).

Так как величины a, x, α — векторы, то частные производные $\frac{\partial a}{\partial x}$ и $\frac{\partial a}{\partial \alpha}$ — матрицы. Матрица $\frac{\partial a}{\partial x}$ квадратная, 69

$$\frac{\partial a}{\partial x} = \begin{pmatrix} \frac{\partial a_1}{\partial x_1} & \frac{\partial a_1}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial a_1}{\partial x_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\partial a_n}{\partial x_1} & \frac{\partial a_n}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial a_n}{\partial x_n} \end{pmatrix} = \left(\left(\frac{\partial a_i}{\partial x_k} \right) \right), \quad (2.103)$$

$i, k = 1, 2, \dots, n,$

Матрица $\frac{\partial a}{\partial \alpha}$, вообще говоря, прямоугольная, т. е.

$$\frac{\partial a}{\partial \alpha} = \left(\left(\frac{\partial a_i}{\partial \alpha_k} \right) \right), \quad (2.104)$$

$$i = 1, 2, \dots, n; \quad k = 1, 2, \dots, l.$$

Если, например, параметр α только один, то матрица $\frac{\partial a}{\partial \alpha}$ будет состоять из одного первого столбца.

Обозначим:

$$A(t) = \frac{\partial a}{\partial x}; \quad (2.105)$$

$$B(t) = \frac{\partial a}{\partial \alpha}. \quad (2.106)$$

Производные $\frac{\partial a}{\partial x}$ и $\frac{\partial a}{\partial \alpha}$ вычисляются с подстановкой вместо аргумента x изучаемого решения и потому зависят от t .

Система (2.102) перепишется в виде

$$\frac{dY}{dt} = A(t) Y + B(t). \quad (2.107)$$

Если параметр α имеет l компонент, то матричная система (2.107) распадается на l независимых векторных систем.

Действительно, будем считать столбцы прямоугольной матрицы Y векторами Y_1, Y_2, \dots, Y_l :

$$Y = (Y_1) (Y_2) \dots (Y_l). \quad (2.108)$$

$$Y_k = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial \alpha_k} \\ \frac{\partial f_2}{\partial \alpha_k} \\ \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial \alpha_k} \end{pmatrix}; \quad k = 1, 2, \dots, l.$$

70

Тогда произведение матриц A и Y , согласно правилу умножения строки на столбец, можно записать так:

$$AY = A(Y_1)(Y_2) \dots (Y_l) = (AY_1) (AY_2) \dots (AY_l). \quad (2.109)$$

Аналогично матрицу производных можно разбить на столбцы:

$$\frac{dY}{dt} = \left(\frac{dY_1}{dt} \right) \left(\frac{dY_2}{dt} \right) \dots \left(\frac{dY_l}{dt} \right) \quad (2.110)$$

(производная от матрицы есть матрица производных от ее элементов).

Матрица $B(t)$, в свою очередь, может быть представлена в виде объединения векторов столбцов

$$B(t) = (b_1) (b_2) \dots (b_l). \quad (2.111)$$

Поэтому окончательно получается, что одно матричное уравнение есть просто весьма удобная сокращенная

запись системы l векторных уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dY_1}{dt} &= A(t) Y_1 + b_1(t); \\ \frac{dY_2}{dt} &= A(t) Y_2 + b_2(t); \\ \dots &\dots \dots \dots \dots \dots; \\ \frac{dY_l}{dt} &= A(t) Y_l + b_l(t). \end{aligned} \right\} \quad (2.112)$$

Варьирование начальных данных. Все приведенные выше рассуждения можно отнести и к начальным данным, поскольку начальные данные также можно рассматривать как параметры, которые часто известны лишь приблизительно. Варьируя начальные данные, приходим к необходимости отыскания матрицы

$$S = \frac{\partial f}{\partial \xi} \equiv \frac{\partial x}{\partial \xi}. \quad (2.113)$$

Эта матрица всегда квадратная, так как вектор начальных данных ξ имеет ту же размерность, что и вектор x , более того, он является вектором того же пространства.

При $t = 0$ матрица S обращается в единичную:

$$S(0, \xi, \alpha) = E, \quad (2.114)$$

что вытекает из (2.92), (2.93), (2.113).

Так как правая часть $a(x, \alpha)$ не зависит от начальных данных ξ , то $\frac{\partial a}{\partial \xi} \equiv 0$ и уравнение в вариациях для матрицы S (с той же оговоркой относительно смешанной производной) оказывается однородным

$$\frac{dS}{dt} = \frac{\partial a}{\partial x} = S, \quad \text{или} \quad \frac{dS}{dt} = A(t) S, \quad (2.115)$$

с той же матрицей $A(t) = \frac{\partial a}{\partial x}$ (см. 2.103).

Это матричное уравнение также распадается на систему векторных уравнений, аналогичных (2.112), но однородных:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= A(t) S_1; \\ \dots &\dots \dots \dots; \\ \frac{dS_n}{dt} &= A(t) S_n, \end{aligned} \right\} \quad (2.116)$$

где S_1, S_2, \dots, S_n — векторы-столбцы матрицы S .

2.4. ЛИНЕЙНЫЕ СИСТЕМЫ С ПЕРЕМЕННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ

Определения. Теорема существования и единственности. Выше было показано, что линейные системы приближенно описывают поведение любой системы в окрестности регулярного решения. Как увидим далее, вопросы устойчивости решений также часто сводятся к исследованию линейных систем. Рассмотрим свойства этих систем и способы их решения.

Нормальная система дифференциальных уравнений называется *линейной*, если ее правая часть есть линейная функция относительно искомого вектора x , т. е.

$$\frac{dx}{dt} = A(t)x + b(t)^1. \quad (2.117)$$

Здесь $A(t)$ — матрица $A(t) = ((a_{ik}(t)))$;

$$x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}; \quad b(t) = \begin{pmatrix} b_1(t) \\ b_2(t) \\ \vdots \\ b_n(t) \end{pmatrix} — \text{вектор-столбцы. (2.118)}$$

В координатной форме линейная система (2.117) записывается так:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_{11}(t)x_1 + a_{12}(t)x_2 + \dots + a_{1n}(t)x_n + b_1(t); \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_{21}(t)x_1 + a_{22}(t)x_2 + \dots + a_{2n}(t)x_n + b_2(t); \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= a_{n1}(t)x_1 + a_{n2}(t)x_2 + \dots + a_{nn}(t)x_n + b_n(t). \end{aligned} \quad (2.119)$$

Размерность вектора x , или количество уравнений, в системе называется *порядком системы*. Функции $a_{ik}(t)$ ($i, k = 1, 2, \dots, n$) и $b_i(t)$ считаются непрерывными на некотором отрезке $a \leq t \leq b$. В этом случае линейная система удовлетворяет на $[a, b]$ условиям теоремы сущ-

¹ В простейшем случае, когда x — скаляр (однокомпонентный вектор), имеем обыкновенное линейное уравнение $\frac{dx}{dt} = A(t)x + b(t)$, в котором $A(t)$ и $b(t)$ — произвольные непрерывные функции аргумента t .

ствования и единственности решения задачи Коши, так как правая часть $a(x, t) = A(t)x + b(t)$ не только непрерывна по совокупности аргументов¹, но и имеет непрерывную, а значит, ограниченную производную

$$\frac{\partial a}{\partial x} = A(t), \quad |A(t)| \leq A, \quad (2.120)$$

что означает выполнение условия Липшица.

Перечисленные выше свойства линейных систем позволяют сформулировать для них теорему существования и единственности в целом, а не только в окрестности точки (x_0, t_0) .

Теорема. Если линейная система

$$\frac{dx}{dt} = A(t)x + b(t)$$

имеет на интервале $a < t < b$ непрерывные коэффициенты, то на всем этом интервале для любого $t_0 \in (a, b)$ существует и при том единственное решение задачи Коши $x(t_0) = x_0$. При этом либо a , либо b , либо a и b одновременно могут обращаться в бесконечность.

Однородные системы. Простейшие свойства. Линейные системы, у которых вектор $b(t) \equiv 0$, называются однородными:

$$\frac{dx}{dt} = A(t)x. \quad (2.121) \quad 73$$

В координатной форме эта система имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_{11}(t)x_1 + a_{12}(t)x_2 + \cdots + a_{1n}(t)x_n; \\ \dots &\dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots; \\ \frac{dx_n}{dt} &= a_{n1}(t)x_1 + a_{n2}(t)x_2 + \cdots + a_{nn}(t)x_n. \end{aligned} \right\} \quad (2.122)$$

Линейные однородные системы имеют следующие весьма элементарные, но важные для их решения свойства.

Свойство 1. Всякое уравнение (2.121) имеет очевидное решение $x \equiv 0$. Это решение удовлетворяет нулевым начальным данным и в силу теоремы существования

¹ Непрерывность правой части по совокупности аргументов следует из непрерывности $a_{ik}(t)$ и $b_i(t)$, т. е. $A(t)$ и $b(t)$, и из того, что всякая линейная функция непрерывна по своим аргументам (в нашем случае по x).

и единственности других решений, удовлетворяющих нулевым начальным данным, не существует.

Свойство 2. Если векторы $x(t)$ и $y(t)$ являются решениями уравнения (2.121), то их линейная комбинация

$$z(t) = \alpha x(t) + \beta y(t)$$

тоже есть решение (2.121).

Убедимся в этом:

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \alpha \frac{dx}{dt} + \beta \frac{dy}{dt} = \alpha A(t)x + \beta A(t)y = \\ &= A(t)(\alpha x) + A(t)(\beta y) = A(t)(\alpha x + \beta y) = A(t)z. \end{aligned}$$

Замечание. Очевидно, второе свойство обобщается на любое число решений, т. е. любая линейная комбинация решений

$$z(t) = C_1x_1(t) + C_2x_2(t) + \dots + C_nx_n(t) \quad (2.123)$$

есть решение.

Оказывается, что если решения $x_1(t)$, $x_2(t)$, ..., $x_n(t)$ обладают некоторыми свойствами, то решение любой задачи Коши находится как их линейная комбинация. Это утверждение представляет собой центральную теорему теории линейных уравнений, а о векторах $x_1(t)$, $x_2(t)$, ..., $x_n(t)$ говорят в этом случае, что они образуют фундаментальную систему.

Определитель Бронского. Из линейной алгебры известны понятия линейной зависимости и независимости векторов, а также теорема о том, что необходимым и достаточным условием линейной независимости векторов является отличие от нуля определителя, составленного из координат этих векторов.

Правда, решения линейной системы не просто векторы, а векторные функции, однако и здесь можно ввести аналогичные понятия и доказать аналогичное утверждение.

Пусть векторы $x_1(t)$, $x_2(t)$, ..., $x_n(t)$ являются решениями линейной однородной системы (2.121) порядка n :

$$x_1 = \begin{pmatrix} x_{11} \\ x_{21} \\ \vdots \\ x_{n1} \end{pmatrix}, \quad x_2 = \begin{pmatrix} x_{12} \\ x_{22} \\ \vdots \\ x_{n2} \end{pmatrix}, \quad \dots, \quad x_n = \begin{pmatrix} x_{1n} \\ x_{2n} \\ \vdots \\ x_{nn} \end{pmatrix}. \quad (2.124)$$

Составим матрицу X , столбцами которой будут координаты этих векторов:

$$X = \begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & \cdots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & \cdots & x_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{n1} & x_{n2} & \cdots & x_{nn} \end{pmatrix} = ((x_{ki})). \quad (2.125)$$

Здесь индексы i и k изменяются от 1 до n , причем индекс i обозначает номер решения, а индекс k — номер координаты вектора x_i .

Если векторы x_1, \dots, x_n образуют фундаментальную систему, то матрица X называется фундаментальной.

Определитель этой матрицы обозначается $W = \det X$:

$$W(t) = \begin{vmatrix} x_{11} & x_{12} & \cdots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & \cdots & x_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{n1} & x_{n2} & \cdots & x_{nn} \end{vmatrix} = |x_1 x_2 \dots x_n| \quad (2.126)$$

и называется определителем Вронского.

Так как все элементы этого определителя зависят от t , то и он является функцией аргумента t . Поэтому, вообще говоря, можно ожидать, что $W(t)$ в некоторых точках равен нулю, в других нет, поэтому вопрос о линейной зависимости или независимости векторов x_1, x_2, \dots, x_n 75 как будто бы теряет смысл.

Покажем далее, что определитель Вронского не может обращаться в нуль в отдельных точках, он либо равен нулю тождественно, либо нигде не обращается в нуль.

Рассмотрим скалярную функцию аргументов x_1, x_2, \dots, x_n

$$T(x_1, x_2, \dots, x_n),$$

представляющую собой полилинейную форму, т. е. функцию, линейную по каждому из своих аргументов:

$$\begin{aligned} T(\dots, \alpha' x_i' + \alpha'' x_i'', \dots) &= \\ &= \alpha' T(\dots, x_i', \dots) + \alpha'' T(\dots, x_i'', \dots). \end{aligned} \quad (2.127)$$

Заметим, что из свойств определителей следует, что определитель Вронского представляет собою пример такой полилинейной формы. Другим простым примером может служить функция T , определенная как произведение

$$T = x_1 x_2 \dots x_n.$$

Если $x_1(t), \dots, x_n(t)$ — дифференцируемые функции от t , то T тоже зависит от t и закономерно рассмотреть ее производную. Докажем формулу Лейбница

$$\begin{aligned} \frac{dT}{dt} = & T\left(\frac{dx_1}{dt}, x_2, \dots, x_n\right) + T\left(x_1 \frac{dx_2}{dt}, \dots, x_n\right) + \dots \\ & \dots + T\left(x_1, x_2, \dots, \frac{dx_n}{dt}\right). \end{aligned} \quad (2.128)$$

Проведем доказательство для случая только двух аргументов (обозначим их x и y). При доказательстве будет видно, что это условие не есть ограничение, а принято лишь для большей простоты записей.

Найдем приращение

$$\begin{aligned} \Delta T = & T(x + \Delta x, y + \Delta y) - T(x, y) = \\ = & T(x + \Delta x, y + \Delta y) - T(x, y + \Delta y) + T(x, y + \Delta y) - \\ & - T(x, y). \end{aligned}$$

Разделим ΔT на Δt и сгруппируем члены первый со вторым, третий с четвертым, учитывая свойство (2.127):

$$\frac{1}{\Delta t} \Delta T = T\left(\frac{\Delta x}{\Delta t}, y + \Delta y\right) + T\left(x, \frac{\Delta y}{\Delta t}\right).$$

Переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получаем

$$\frac{dT}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta T}{\Delta t} = T\left(\frac{dx}{dt}, y\right) + T\left(x, \frac{dy}{dt}\right). \quad (2.129)$$

76

Переход к пределу под знаком T совершен на основании непрерывности функции $T(x, y)$.

Заметим, что эта формула (2.129) является обобщением известной формулы Лейбница для производной произведения нескольких функций, где достаточно положить

$$T = x_1 \cdot x_2 \cdot \dots \cdot x_n.$$

Свойства фундаментальной матрицы. Изучим несколько подробнее матрицу $X = ((x_{kl}))$ (2.125). Матрица $\left(\left(\frac{dx_{kl}}{dt}\right)\right)$ называется производной от матрицы X и обозначается

$$\frac{dX}{dt} = \left(\begin{array}{cccc} \frac{dx_{11}}{dt} & \frac{dx_{12}}{dt} & \cdots & \frac{dx_{1n}}{dt} \\ \frac{dx_{21}}{dt} & \frac{dx_{22}}{dt} & \cdots & \frac{dx_{2n}}{dt} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{dx_{n1}}{dt} & \frac{dx_{n2}}{dt} & \cdots & \frac{dx_{nn}}{dt} \end{array} \right) = \left(\frac{dx_1}{dt}, \frac{dx_2}{dt}, \dots, \frac{dx_n}{dt} \right). \quad (2.130)$$

Элементы столбцов этой матрицы являются производными от соответствующих элементов столбцов матрицы X , т. е. от векторов x_i — решений уравнения (2.121). Но согласно (2.121):

$$\frac{dx_1}{dt} = Ax_1, \quad \frac{dx_2}{dt} = Ax_2, \quad \dots, \quad \frac{dx_n}{dt} = Ax_n. \quad (2.131)$$

Таким образом,

$$\frac{dX}{dt} = (Ax_1, Ax_2, \dots, Ax_n) = A(x_1 x_2 \dots x_n). \quad (2.132)$$

Поэтому получим, что матрица X удовлетворяет матричному уравнению

$$\frac{dX}{dt} = AX. \quad (2.133)$$

Матричное уравнение (2.133) можно записать в координатной форме, пользуясь правилом умножения матриц (скалярное произведение строки на столбец):

$$\frac{dx_{ki}}{dt} = \sum_{l=1}^n a_{kl} x_{il}, \quad i, k = 1, 2, \dots, n. \quad (2.134)$$

До сих пор рассматривалась матрица X как состоящая из столбцов. Теперь же рассмотрим ее как состоящую из строк. Обозначим векторы строки:

77

$$\begin{aligned} y_1 &= (x_{11} x_{12} \dots x_{1n}); \\ y_2 &= (x_{21} x_{22} \dots x_{2n}); \\ &\dots \dots \dots \dots; \\ y_n &= (x_{n1} x_{n2} \dots x_{nn}). \end{aligned} \quad (2.135)$$

Тогда

$$X = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_n \end{pmatrix}; \quad \frac{dX}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{dy_1}{dt} \\ \frac{dy_2}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dy_n}{dt} \end{pmatrix}. \quad (2.136)$$

Чтобы получить выражение для $\frac{dy_k}{dt}$, необходимо взять k -ю строку матрицы $\frac{dX}{dt}$.

С помощью формулы (2.134) получаем, что вектор $\frac{dy_k}{dt}$ имеет координаты:

$$\begin{aligned}\frac{dy_k}{dt} = & (a_{k1}x_{11} + a_{k2}x_{21} + \dots + a_{kn}x_{n1}; a_{k1}x_{12} + \\ & + a_{k2}x_{22} + \dots + a_{kn}x_{n2}; \dots).\end{aligned}$$

Видно, что координаты векторов y_1, y_2, \dots, y_n связаны одним и тем же линейным соотношением с коэффициентами $a_{k1}, a_{k2}, \dots, a_{kn}$. Следовательно, этому же соотношению удовлетворяют и сами векторы, т. е.

$$\frac{dy_k}{dt} = a_{k1}y_1 + a_{k2}y_2 + \dots + a_{kn}y_n. \quad (2.137)$$

Формула Лиувилля. Выведем эту формулу для определителя Вронского. Для этого удобнее рассматривать его как функцию строк, т. е. $W = W(y_1, y_2, \dots, y_n)$.

Пользуясь формулой Лейбница и формулой (2.137), найдем

$$\begin{aligned}\frac{dW}{dt} = & W\left(\frac{dy_1}{dt}, y_2, \dots, y_n\right) + \\ & + W\left(y_1, \frac{dy_2}{dt}, \dots, y_n\right) + \dots = W(a_{11}y_1 + a_{12}y_2 + \dots \\ & \dots + a_{1n}y_n; y_2, \dots, y_n) + W(y_1; a_{21}y_1 + a_{22}y_2 + \dots \\ & \dots + a_{2n}y_n; y_3, \dots, y_n) + \dots\end{aligned}$$

78

Это выражение упрощается, если воспользоваться свойством линейности (2.127) и тем, что определитель, имеющий две одинаковые строки, равен нулю.

Тогда, например, от первого слагаемого остается только $W(a_{11}y_1, y_2, \dots, y_n) = a_{11}W(y_1, \dots, y_n)$, так как

$$W(a_{12}y_2, y_2, \dots, y_n) = 0 \text{ и т. д.}$$

Окончив преобразования, получим

$$\frac{dW}{dt} = a_{11}W + a_{22}W + \dots + a_{nn}W, \quad (2.138)$$

или

$$\frac{dW}{dt} = (a_{11} + a_{22} + \dots + a_{nn})W.$$

Обозначим через $S(t) = a_{11}(t) + a_{22}(t) + \dots + a_{nn}(t)$ след матрицы A . Получим уравнение

$$\frac{dW}{dt} = S(t)W. \quad (2.139)$$

Проинтегрируем это уравнение, разделив переменные. Получим формулу Лиувилля

$$W(t) = W(t_0) e^{\int_{t_0}^t S(t) dt}, \quad (2.140)$$

делающей очевидной теорему об определителе Вронского, сформулированную выше. В самом деле, поскольку экспонента нигде не обращается в нуль, а $W(t_0)$ — число, то $W(t) \equiv 0$, если есть хотя бы одна точка t_0 , где $W(t_0) = 0$.

Теорема. Если $x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$ — решения линейной однородной системы, то определитель Вронского для этой совокупности решений либо равен нулю тождественно, либо нигде не обращается в нуль.

Следствие. Необходимое и достаточное условие линейной независимости системы решений состоит в том, что определитель Вронского этой системы отличен от нуля хотя бы в одной точке.

Определение фундаментальной системы решений. Рассмотрим вектор-функции $x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$, являющиеся решениями линейной однородной системы.

Если решения линейной системы $x_1(t), \dots, x_n(t)$ линейно независимы на отрезке (a, b) и их количество равно порядку системы, то говорят, что эти решения образуют фундаментальную систему решений.

Чтобы проверить линейную независимость, достаточно вычислить определитель Вронского в любой точке отрезка (a, b) . Если он не равен нулю, решения линейно независимы.

Теорема. У всякого уравнения (2.121) имеется фундаментальная система решений, т. е. всегда можно найти n линейно независимых ее решений.

Доказательство. Будем искать решения системы (2.121) $\frac{dx}{dt} = A(t)x$, удовлетворяющие, например, таким начальным данным:

$$x_1(t_0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \quad x_2(t_0) = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \dots, \quad x_n(t_0) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (2.141)$$

В силу теоремы существования и единственности задача типа (2.141) имеет решение, притом единственное.

Составив определитель Вронского для этих решений в точке t_0 , получим

$$W(t_0) = \begin{vmatrix} 1 & 0 & 0 & : & 0 \\ 0 & 1 & 0 & : & 0 \\ \vdots & \vdots & 1 & : & 0 \\ 0 & 0 & 0 & : & 1 \end{vmatrix} = 1 \neq 0.$$

Таким образом, x_1, x_2, \dots, x_n — линейно независимы и теорема доказана. Очевидно, начальные данные можно выбирать по-разному. Важно лишь, чтобы $W(t_0) \neq 0$.

Строение общего решения линейной однородной системы. Теорема. Если векторы x_1, x_2, \dots, x_n образуют фундаментальную систему, то решение любой задачи Коши получается как их линейная комбинация.

Доказательство. В самом деле составим линейную комбинацию

$$x(t) = C_1 x_1(t) + C_2 x_2(t) + \cdots + C_n x_n(t) \quad (2.142)$$

и зададим начальный вектор

$$x_0 = x(t_0) = \begin{pmatrix} x_{10} \\ x_{20} \\ \vdots \\ x_{n0} \end{pmatrix}. \quad (2.143)$$

80

Подставляя t_0 в равенство (2.142), получим линейную систему алгебраических уравнений

$$x_0 = C_1 x_1(t_0) + C_2 x_2(t_0) + \cdots + C_n x_n(t_0). \quad (2.144)$$

Неизвестными в этой системе являются C_1, \dots, C_n . Определителем ее является определитель Вронского в точке t_0

$$W(t_0) = |x_1(t_0) \ x_2(t_0) \ \dots \ x_n(t_0)|.$$

Так как по условию теоремы x_1, x_2, \dots, x_n — линейно независимы, то $W(t_0) \neq 0$. Но если определитель неоднородной системы алгебраических уравнений отличен от нуля, то она имеет решение и притом единственное.

Таким образом, при любых начальных данных (при любом $t_0 \in (a, b)$) всегда найдется такая система коэффициентов $C_1^0, C_2^0, \dots, C_n^0$, что вектор

$$x(t) = C_1^0 x_1(t) + C_2^0 x_2(t) + \cdots + C_n^0 x_n(t) \quad (2.145)$$

будет решением поставленной задачи Коши.

Формула (2.142) называется общим решением данной системы. Следовательно, чтобы найти любое из бесконечного множества решений системы n -го порядка, достаточно знать только n линейно независимых ее решений.

Неоднородные системы. Метод вариации произвольных постоянных. Рассмотрим теперь неоднородное уравнение (2.117)

$$\frac{dx}{dt} = A(t)x + b(t).$$

Уравнение, отличающееся от (2.117) только тем, что в нем $b(t) = 0$

$$\frac{dz}{dt} = A(t)z \quad (2.146)$$

называется соответствующим однородным уравнением.

Теорема. Если известна фундаментальная система решений соответствующего однородного уравнения, то решение неоднородного уравнения находится с помощью n -квадратур методом вариации произвольных постоянных.

Доказательство. Если известна фундаментальная система векторного уравнения (2.146), то его общее решение находится по формуле

$$z(t) = C_1 z_1(t) + C_2 z_2(t) + \cdots + C_n z_n(t). \quad (2.147)$$

Идея метода вариации произвольных постоянных (отсюда и его название) состоит в том, что вектор-функция $b(t)$ играет роль возмущающего члена. Поэтому решения неоднородной системы по структуре не сильно отличается от решений однородной системы.

Поэтому будем искать решение неоднородной системы по формуле (2.147), считая только, что C_1, C_2, \dots, C_n не произвольные постоянные, как в формуле (2.147), а некоторые неизвестные функции $C_1(t), C_2(t), \dots, C_n(t)$:

$$x(t) = C_1(t)z_1(t) + \cdots + C_n(t)z_n(t). \quad (2.148)$$

Чтобы найти $C_1(t), \dots, C_n(t)$, подставим $x(t)$ в уравнение (2.117). Вычислим

$$\frac{dx}{dt} = \sum_{i=1}^n C_i \frac{dz_i}{dt} + \sum_{i=1}^n \frac{dC_i}{dt} z_i. \quad (2.149)$$

Подставляя (2.149) в уравнение (2.117), получаем

$$\sum_{i=1}^n C_i \frac{dz_i}{dt} + \sum_{i=1}^n \frac{dC_i}{dt} z_i = A(t) \sum_{i=1}^n C_i z_i + b(t).$$

Но поскольку z_1, z_2, \dots, z_n — решения однородной системы, то

$$\frac{dz_i}{dt} = A(t) z_i.$$

Так как первое слагаемое слева и первое слагаемое справа взаимно уничтожаются, то

$$C'_1(t) z_1(t) + C'_2(t) z_2(t) + \dots + C'_n(t) z_n(t) = b(t). \quad (2.150)$$

Через координаты векторов $z_i = \begin{pmatrix} z_{1i} \\ z_{2i} \\ \vdots \\ z_{ni} \end{pmatrix}$, $i = 1, 2, \dots, n$.

Система (2.150) запишется так:

$$\left. \begin{array}{l} C'_1(t) z_{11} + C'_2(t) z_{12} + \dots + C'_n(t) z_{1n} = b_1(t); \\ C'_1(t) z_{21} + C'_2(t) z_{22} + \dots + C'_n(t) z_{2n} = b_2(t); \\ \dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \\ C'_1(t) z_{n1} + C'_2(t) z_{n2} + \dots + C'_n(t) z_{nn} = b_n(t). \end{array} \right\} \quad (2.151)$$

Видно, что (2.151) — линейная неоднородная алгебраическая система относительно неизвестных $C'_1(t), C'_2(t), \dots, C'_n(t)$. Ее определитель

$$W(t) = |z_1, z_2, \dots, z_n|.$$

Так как z_1, \dots, z_n образуют фундаментальную систему, то $W(t) \neq 0$ ни при каком t .

Следовательно, система (2.150) всегда имеет решение

$$C'_1(t), C'_2(t), \dots, C'_n(t)$$

Тогда неизвестные C_1, \dots, C_n определяются с помощью квадратур

$$C_i(t) = \int C'_i(t) dt = \tilde{C}_i(t) + C_i, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.152)$$

Здесь $\tilde{C}_i(t)$ — некоторая первообразная от $C'_i(t)$; C_i — постоянная интегрирования.

Искомое решение

$$\begin{aligned} x(t) &= \sum_{i=1}^n (\tilde{C}_i(t) + C_i) z_i = \\ &= \sum_{i=1}^n \tilde{C}_i(t) z_i(t) + \sum_{i=1}^n C_i z_i(t). \end{aligned} \quad (2.153)$$

Таким образом, теорема доказана.

Рассмотрим одномерное механическое движение.
Уравнения движения записываются в виде

$$\frac{d(mv)}{dt} = f(x, t). \quad (3.1)$$

Это соотношение есть закон Ньютона, по которому производная от количества движения mv равна действующей силе f .

Будем считать $m = \text{const}$, функцию $f(x, t)$ не зависящей от t .

Тогда из (3.1) получим уравнение движения $\left(v = \frac{dx}{dt} \right)$

$$m \frac{d^2x}{dt^2} = f(x), \quad (3.2)$$

т. е. уравнение второго порядка относительно $x(t)$. Его можно заменить системой двух уравнений первого порядка, обозначив $mv = m \frac{dx}{dt} = p$:

83

Глава 3 НЕЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ

3.1. ГАМИЛЬТОНОВЫ СИСТЕМЫ

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dp}{dt} = f(x); \\ \frac{dx}{dt} = \frac{p}{m}. \end{array} \right\} \quad (3.3)$$

Несложно найти первый интеграл этой системы.

Для этого второе уравнение умножим на $-f(x)$, первое на $\frac{p}{m}$ и сложим. Получим

$$\frac{p}{m} \cdot \frac{dp}{dt} - f(x) \frac{dx}{dt} = 0. \quad (3.4)$$

Заметим, что оба слагаемых можно записать в форме производной. Относительно первого это очевидно:

$$\frac{p}{m} \cdot \frac{dp}{dt} = \frac{d}{dt} \left(\frac{p^2}{2m} \right). \quad (3.5)$$

Аналогичная запись второго слагаемого требует введения функции

$$U(x) = - \int f(x) dx, \quad (3.6)$$

которая описывает потенциальную энергию. Дифференцируя по t это соотношение

$$\frac{dU}{dt} = - f(x) \frac{dx}{dt}, \quad (3.7)$$

получаем из (3.4)

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{p^2}{2m} + U(x) \right] = 0. \quad (3.8)$$

В результате этой несложной формализации получаем первый интеграл

$$\frac{p^2}{2m} + U(x) = \text{const}, \quad (3.9)$$

где $\frac{p^2}{2m}$ — кинетическая энергия системы; $U(x)$ — потенциальная энергия системы. Как следствие уравнений движения получаем закон сохранения энергии: полная энергия системы постоянна на каждой ее траектории. Стоит отметить, что на разных траекториях значение полной энергии разное.

84

Гамильтонова форма системы. Введем функцию

$$H(p, x) = \frac{p^2}{2m} + U(x), \quad (3.10)$$

называемую *гамильтонианом системы*. Зная только гамильтониан (одну функцию), можно восстановить уравнения движения:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= - \frac{\partial H}{\partial x}; \\ \frac{dx}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial p}, \end{aligned} \right\} \quad (3.11)$$

называемые *гамильтоновыми уравнениями*.

Из формы уравнений видно, что функция $H(p, x)$ не совсем произвольна, но должна быть непрерывно дифференцируема по своим аргументам.

Заметим, что это определение, вообще говоря, обобщается и на случай, когда p и x — векторы, но только для уравнений на плоскости знание гамильтониана имеет решающее значение.

Первый интеграл гамильтоновой системы. Гамильтонова форма системы играет очень важную роль в исследованиях по механике. В простейшем случае одномерного движения под действием заданной силы полная энергия есть просто сумма кинетической и потенциальной, в более сложных случаях механического движения полная энергия уже не может быть определена так просто.

В биохимических, экологических или даже экономических исследованиях гамильтониан может вообще лишиться смысла энергии системы. Однако он всегда сохраняет на всех этапах обобщения глубокий математический смысл — всегда остается первым интегралом системы. Проверим это несложное, но совершенно принципиальное, фундаментальное утверждение.

Продифференцируем по t произвольную функцию двух переменных $F(p, x)$, считая p и x решениями системы (3.11):

$$\frac{dF}{dt} = \frac{\partial F}{\partial p} \cdot \frac{dp}{dt} + \frac{\partial F}{\partial x} \cdot \frac{dx}{dt}. \quad (3.12)$$

Подставляя вместо $\frac{dp}{dt}$ и $\frac{dx}{dt}$ их значения, получим

$$\frac{dF}{dt} = \frac{\partial F}{\partial x} \cdot \frac{\partial u}{\partial p} - \frac{\partial F}{\partial p} \cdot \frac{\partial H}{\partial x}. \quad (3.13)$$

Рассмотрим теперь частный случай, когда вместо произвольной функции $F(p, x)$ подставляется гамильтониан системы $H(p, x)$. Получим

$$\frac{dH}{dt} = 0, \quad (3.14)$$

следовательно,

$$H(p, x) = E = \text{const.} \quad (3.15)$$

Что же дает первый интеграл? Если для исследования важна геометрия системы, ее траектории, то знание гамильтониана уже дает фазовый портрет системы, так как все траектории системы располагаются на линиях уровня функции H :

$$H(p, x) = \text{const.} \quad (3.16)$$

Если же важен еще и закон движения по этим траекториям, т. е. функции $x(t)$ и $p(t)$ (иногда только одна из них), то находим из (3.16) выражение p через x или x через p и подставляем в систему (3.11).

Получаем систему независимых уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= -\frac{\partial H(p, x(p))}{\partial x}; \\ \frac{dx}{dt} &= \frac{\partial H(p(x), \lambda)}{\partial p}, \end{aligned} \right\} \quad (3.17)$$

из которых и находим $p(t)$ и $x(t)$.

Однако здесь возникают теоретические и практические трудности при решении уравнения (3.16) относительно x или p , а также при интегрировании уравнений (3.17).

Даже если выполнены условия существования неявных функций $p(x)$ и $x(p)$ (т. е. если $\frac{\partial H}{\partial p}$ и $\frac{\partial H}{\partial x}$ не обращаются в нуль), не всегда удается решить это уравнение практически. Чаще всего проинтегрировать систему (3.17) до конца, т. е. найти $x(t)$ и $p(t)$, можно только численно.

Даже в таком простом случае, когда $H(p, x)$ — многочлен, уже для многочлена четвертой степени при отыскании $p(t)$ и $x(t)$ возникают эллиптические функции. Однако в простейшем случае многочлена второй степени задача несложно доводится до конца, что будет показано ниже.

Исследование геометрии ньютоновского движения при заданном потенциале $U(x)$. В примере, который рассмотрен выше, найдено, что гамильтониан ньютоновского движения равен

$$H(p, x) = \frac{p^2}{2m} + U(x), \quad (3.18)$$

а первым интегралом его является полная энергия:

$$\frac{p^2}{2m} + U(x) = E. \quad (3.19)$$

Пусть нас интересует только траектория при разных способах задания функции $U(x)$.

Зададим $U(x)$, например так, как на рис. 20, а. Приведем прямую $U = E$. Она пересечет график $U(x)$ в нескольких точках. Ясно, что движение возможно только при условии $U(x) \leq E$, так как иначе величина $\frac{p^2}{2m}$ оказывается отрицательной.

Таким образом, классическое движение происходит только при

$$a \leq x \leq b \quad \text{и} \quad c \leq x \leq d.$$

На плоскости (p, x) получим картину, изображенную на рис. 20, б.

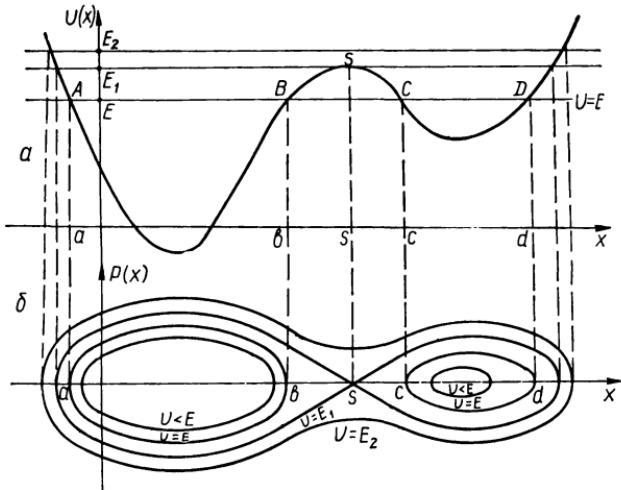


Рис. 20. Исследование геометрии ньютонаовского движения при заданном потенциале $U(x)$: а — график функции $U(x)$; б — качественная картина.

Кривые на плоскости (p, x) симметричны относительно оси x , так как

$$p = \pm \sqrt{2m(E - U(x))}. \quad (3.20)$$

Из второго уравнения (3.3) следует, что при $p > 0$ скорость $\frac{dx}{dt} > 0$, следовательно, x увеличивается. При $p < 0$ скорость $\frac{dx}{dt} < 0$, т. е. x уменьшается. Таким образом, движение по траектории происходит по часовой стрелке. Точки пересечения прямой $U = E$ с графиком $U(x)$ называются классическими точками поворота. Из рис. 20, б ясно происхождение такого названия.

Особое значение имеют линии как $U = E_1$, которые касаются точек максимума функции $U(x)$. При этом получаются особые точки, например точка S . Несложно показать, что соответствующая линия уровня будет иметь вид восьмерки.

Если еще увеличить полную энергию E , то движение будет происходить по линии, огибающей восьмерку, и т. д.

Итак, получены траектории и качественная картина движения по ним без знания функций $x(t)$ и $p(t)$, т. е. геометрически задача решена.

Кинетика системы. Если интерес представляют кинематические свойства системы, то следует найти $x = x(t)$. В нашей задаче это легко сделать, так как $p = p(x)$ известно:

$$p = \pm \sqrt{2m(E - U(x))} \quad (3.20)$$

(x принимает значения в зависимости от E).

Тогда одно из уравнений для $x(t)$ будет

$$\frac{dx}{dt} = \sqrt{\frac{2}{m}(E - U(x))}. \quad (3.21)$$

Это уравнение допускает интегрирование разделением переменных. Получаем

$$t = t_0 + \int_{x_0}^x \frac{d\xi}{\sqrt{\frac{2}{m}(E - U(\xi))}} \quad (3.22)$$

88 (здесь x_0 и x принадлежат области определения функции $p = p(x)$).

Выражение под интегралом положительно, поэтому t оказывается монотонно возрастающей функцией аргумента x , а значит, существует обратная функция $x(t)$.

Полученная функция $x = x(t)$ соответствует движению по верхней части кривой $H(p, x) = E$. Чтобы получить движение по нижней ее части нужно во второе уравнение системы (3.3) подставить $p = -\sqrt{\frac{2}{m}(E - U(x))}$. Нетрудно убедиться, что в рассматриваемом случае движение по замкнутой гладкой траектории (т. е. за исключением «восьмерки») будет периодическим (рис. 21). Например, движение по замкнутой траектории при $a \leq x \leq b$ будет происходить с периодом

$$T = 2 \int_a^b \frac{d\xi}{\sqrt{\frac{2}{m}(E - U(x))}}. \quad (3.23)$$

Интегрирование ньютоновского движения при $U(x) = \alpha x^2$. Проинтегрируем до конца несложную, но достаточно интересную систему, осуществив практически шаги, описанные выше.

Зададим $U(x) = \alpha x^2$ (рис. 21). Тогда

$$p = \pm \sqrt{2m(E - \alpha x^2)}. \quad (3.24)$$

Точки, определяющие границы области определения $p(x)$, имеют координаты $\pm \sqrt{\frac{E}{\alpha}}$.

В фазовой плоскости, т. е. в плоскости (p, t) , получаем линию

$$\frac{p^2}{2m} + \alpha x^2 = E, \quad (3.25)$$

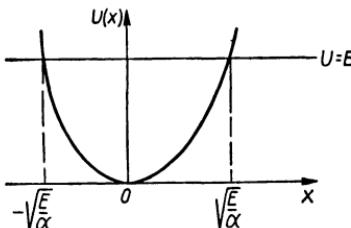


Рис. 21. График функции $U(x)$.

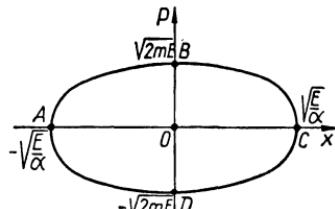


Рис. 22. К движению на фазовой плоскости.

представляющую эллипс с полуосами $\sqrt{2mE}$ и $\sqrt{\frac{E}{\alpha}} = a$ (рис. 22). Он определяет периодическое движение с периодом

$$\begin{aligned} T &= 2 \int_{-a}^a \frac{d\xi}{\sqrt{\frac{2}{m}(E - \alpha \xi^2)}} = 4 \int_0^a \frac{d\xi}{\sqrt{\frac{2}{m}E - \alpha \xi^2}} = \\ &= 4 \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \arcsin \sqrt{\frac{\alpha}{E}} \xi \Big|_0^a = 2\pi \sqrt{\frac{m}{2\alpha}}. \end{aligned}$$

Отметим, что период не зависит от E , т. е. от полной энергии системы. Это свойство называется свойством изохронности гармонического осциллятора, по которому период не зависит от амплитуды.

Будем искать закон движения по известной траектории ABC , положив в начальный момент $t = 0$ и $x = 0$.

Тогда

$$t = \int_0^x \frac{dx}{\sqrt{\frac{2}{m}(E - \alpha x^2)}} = \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \arcsin \sqrt{\frac{E}{\alpha}} x. \quad (3.26)$$

Здесь t находится в интервале

$$-\sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{\pi}{2} \leq t \leq \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{\pi}{2}. \quad (3.27)$$

Для функции $x(t)$ из (3.26) получаем

$$x = \sqrt{\frac{E}{\alpha}} \sin \sqrt{\frac{2\alpha}{m}} t \quad (3.28)$$

на интервале (3.27).

Чтобы построить полное решение $x(t)$, следует взять вторую ветвь

$$p(x) = -\sqrt{\frac{2}{m}(E - \alpha x^2)}. \quad (3.29)$$

При этом в качестве t_0 и x_0 берем значения в конце дуги ABC (рис. 22), т. е. в точке c :

$$t_0 = \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{\pi}{2}; \quad x_0 = \sqrt{\frac{E}{\alpha}}. \quad (3.30)$$

90

Тогда для движения по нижней половине эллипса

$$\begin{aligned} t &= t_0 + \int_{x_0}^x \frac{dx}{-\sqrt{\frac{2}{m}(E - \alpha x^2)}} = \\ &= \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \left(\pi - \arcsin \sqrt{\frac{\alpha}{E}} x \right). \end{aligned} \quad (3.31)$$

Для функции $x(t)$ из (3.31) получаем ту же формулу

$$x(t) = \sqrt{\frac{E}{\alpha}} \sin \sqrt{\frac{2\alpha}{m}} t, \quad (3.32)$$

но иной интервал для t :

$$\sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{\pi}{2} \leq t \leq \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{3}{2} \pi. \quad (3.33)$$

Полный интервал для t

$$-\sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{\pi}{2} \leq t \leq \sqrt{\frac{m}{2\alpha}} \frac{3}{2} \pi \quad (3.34)$$

составляет именно полный период движения $T = 2\pi \sqrt{\frac{m}{2\alpha}}$, который является периодом синусоиды $\sin \sqrt{\frac{2\alpha}{m}} t$. Поэтому формула (3.32) пригодна для любого t .

Если принять $t_0 \neq 0$, то получим просто сдвинутую по t синусоиду

$$x(t) = \sqrt{\frac{E}{\alpha}} \sin \sqrt{\frac{2\alpha}{m}} (t - t_0). \quad (3.35)$$

Формула (3.35) и представляет собой окончательное решение задачи о движении ньютоновской частицы массы m в потенциальном поле $U(x) = \alpha x^2$ и полной энергии E .

Следует, правда, отметить, что не найдена зависимость $p = p(t)$. Но в случае одномерного движения мы не ставили такой задачи. Однако вполне вероятно, что скорость также следует определить: тогда она находится совершенно аналогично, и получаются аналогичные результаты, что следует из симметричной относительно p и x формы гамильтонiana.

Гамильтоновы системы на плоскости. Необходимое и достаточное условие гамильтоновости системы. Рассмотрим автономную систему уравнений на плоскости

91

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} = b(x, y). \end{array} \right\} \quad (3.36)$$

Эта система будет по определению гамильтоновой системой, если существует такая функция $H(x, y)$, что

$$a(x, y) = -\frac{\partial H}{\partial y}; \quad b(x, y) = \frac{\partial H}{\partial x}. \quad (3.37)$$

В этом случае (3.36) имеет вид

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = -\frac{\partial H}{\partial y}; \\ \frac{dy}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x}. \end{array} \right\} \quad (3.38)$$

Предположим, что автономная система (3.36) гамильтонова, и вычислим частные производные правых

частей этой системы:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial x} &= \frac{\partial}{\partial x} \left(-\frac{\partial H}{\partial y} \right) = -\frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y}; \\ \frac{\partial b}{\partial y} &= \frac{\partial}{\partial y} \left(\frac{\partial H}{\partial x} \right) = \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y}. \end{aligned} \right\} \quad (3.39)$$

Из этих вычислений вытекает, что если система гамильтонова, то ее правые части удовлетворяют соотношению

$$\frac{\partial a}{\partial x} + \frac{\partial b}{\partial y} = 0 \quad (3.40)$$

Докажем, что это не только необходимое, но и достаточное условие гамильтоновости системы. Для этого следует доказать, что если выполнено условие (3.40), то существует функция $H(x, y)$ такая, что

$$a(x, y) = -\frac{\partial H}{\partial y}; \quad b(x, y) = \frac{\partial H}{\partial x}. \quad (3.41)$$

Докажем, что этому условию удовлетворяет функция $H(x, y)$, которую найдем следующим образом. Например, если выполняется второе уравнение (3.41), то

$$H(x, y) = \int b(x, y) dx + C(y). \quad (3.42)$$

92

Так как переменная y на данном этапе является некоторым постоянным параметром, то произвольная постоянная C может быть также произвольной функцией переменной y .

Однако функция $H(x, y)$ должна удовлетворять и первому уравнению (3.41). Это дает

$$\frac{\partial H}{\partial y} = \frac{\partial}{\partial y} \left(\int b(x, y) dx \right) + C'(y) = -a(x, y), \quad (3.43)$$

откуда можно найти $C'(y)$, следовательно, $C(y)$.

Пользуясь правилом дифференцирования интеграла по параметру, получаем

$$C'(y) = -a(x, y) - \int \frac{\partial b(x, y)}{\partial y} dx. \quad (3.44)$$

Пока нигде не использовалось условие (3.40). Сейчас оно нам понадобится, чтобы доказать, что формула (3.44) для $C'(y)$ имеет смысл, хотя в правой ее части кроме переменной y присутствует еще и переменная x . Это далеко не очевидный факт, так как мы строим функцию H , не зная заранее, существует ли она, а теперь должны

доказать ее существование. Для этого докажем, что правая часть выражения (3.44) не зависит от x , т. е. является постоянной с точки зрения переменной x , т. е. ее производная по x равна нулю:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} \left(-a(x, y) - \int \frac{\partial b}{\partial y} dx \right) = \\ = - \left(\frac{\partial a}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \int \frac{\partial b}{\partial y} dx \right) = - \left(\frac{\partial a}{\partial x} + \frac{\partial b}{\partial y} \right) = 0. \end{aligned}$$

Следовательно, формула (3.44) для $C'(y)$ справедлива и, вычислив $C'(y)$, находим

$$C(y) = \int C'(y) dy.$$

Это значит, что функция H существует, и в качестве гамильтониана $H(x, y)$ можно взять функцию, определенную формулой (3.42), которая удовлетворяет по построению условиям (3.40). Таким образом, необходимым и достаточным условием гамильтоновости системы (3.36) является равенство

$$\frac{\partial a}{\partial x} + \frac{\partial b}{\partial y} = 0.$$

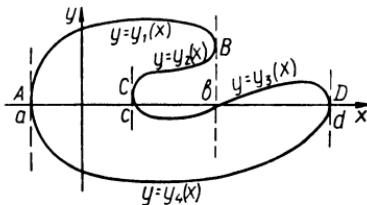


Рис. 23. Замкнутая линия уровня.

Гамильтониан $H(x, y)$ находится описанным выше способом.

Периодические движения (общий случай). В настоящее время для биологических и медицинских исследований все шире применяются колебательные функции, в частности периодические. При этом гамильтоновы системы дают богатый арсенал моделирования периодических процессов, ибо для них чрезвычайно просто решается основной вопрос — когда движение является периодическим.

Покажем, что любая замкнутая линия уровня гамильтониана, если на ней нет особых точек, порождает строго периодический процесс. Разберем этот вопрос на конкретном примере кривой, изображенной на рис. 23, откуда будет ясно очевидное обобщение на произвольный случай.

При рассмотрении примера ньютоновского движения мы видели, что замкнутые траектории обусловливают пе-

риодическое движение. Исследуем этот вопрос подробнее. Пусть дана гамильтонова система (3.38) с первым интегралом $H(x, y)$. Допустим, что интересующая нас линия уровня $H(x, y) = C$ замкнута и имеет вид, показанный на рис. 23. При этом будем считать по принципу общего положения, что $\left(\frac{\partial H}{\partial x}\right)^2 + \left(\frac{\partial H}{\partial y}\right)^2 \neq 0$, т. е. все ее точки являются регулярными точками.

Согласно теореме существования неявной функции, чтобы из уравнения $H(x, y) = C$ можно было найти y как функцию x , необходимо, чтобы производная $\frac{\partial H}{\partial y}$ не обращалась в нуль на некотором интервале, который и будет областью определения $y = y(x)$.

В нашем случае $\frac{\partial H}{\partial y} = 0$ в точках с вертикальной касательной, т. е. в точках $A - D$.

Это следует из того, что только в этих точках производная неявной функции, равная

$$\frac{\partial y}{\partial x} = - \frac{\frac{\partial H}{\partial x}}{\frac{\partial H}{\partial y}}, \quad (3.45)$$

обращается в бесконечность, а значит, $\frac{\partial H}{\partial y}$ в нуль.

94

Значит, на участках AB , BC , CD , DA производная $\frac{\partial H}{\partial y}$ сохраняет знак и на каждом таком участке существует функция

$$y = y_i(x, c) \quad i = 1, 2, 3, 4.$$

Пусть, например, на участке AB производная $\frac{\partial H}{\partial y} < 0$, тогда на BC $\frac{\partial H}{\partial y} > 0$ и т. д. На участке AB находим функцию $y = y_1(x)$ с областью определения $x \in (a, b)$. Подставив $y_1(x)$ вместо переменной y в первое уравнение системы (3.38), находим

$$t = t_0 + \int_{x_0=a}^x \frac{1}{\left(-\frac{\partial H}{\partial y}\right)} dx = t_0 + \int_a^x \frac{1}{a(x, y_1(x))} dx,$$

где $x \in (a, b)$. Величину t_0 можно принять из соображений удобства равной нулю. Так как по условию $\frac{\partial H}{\partial y} < 0$,

то t оказывается монотонно возрастающей функцией от x ; $t = t_1(x)$, следовательно, $x = x_1(t)$.

Функция $x_1(t)$ имеет область определения от $t = 0$ (так как условлено, что $t_0 = 0$) до

$$t = T_{ab} = \int_a^b \frac{dx}{a(x, y_1(x))}.$$

Аналогичное построение выполняется на участке BC . Здесь $x_0 = b$, $t_0 = T_{ab}$. Получаем функцию $x = x_2(t)$, заданную на интервале

$$T_{bc} = T_{ab} + \int_b^c \frac{dx}{|a(x, y_2(x))|},$$

и т. д.

Сумма $T_{ab} + T_{bc} + T_{cd} + T_{da} = T$ составляет период движения.

Заметим, что поскольку в точках $a - d$ оси x производная $\frac{\partial H}{\partial y} = a(x, y) = 0$, все интегралы — несобственные. Чтобы убедиться, что построенная картина верна, нужно показать, что все они сходятся.

Для этого функцию $H(x, y)$ разложим по формуле Тейлора в окрестности какой-нибудь из точек $A - D$, поместив (для простоты записи) в нее начало координат. Учитывая сразу, что член, содержащий $\frac{\partial H}{\partial y}$, обращается в нуль, получим

$$\begin{aligned} H(x, y) &= H_0 + \frac{\partial H}{\partial x} x + \\ &+ \frac{1}{2} (H''_{xx}x^2 + 2H''_{xy}xy + H''_{yy}y^2) + \dots, \end{aligned} \quad (3.46)$$

или с точностью до бесконечно малых высшего порядка

$$H(x, y) = H_0 + \alpha x + \beta y^2 + \dots \quad (3.47)$$

Здесь $\alpha = \frac{\partial H}{\partial x}$ и $\beta = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial y^2}$ в точке $(0, 0)$. Из формулы (3.47) вытекают следующие два вывода. Во-первых, величина $\frac{\partial H}{\partial y}$ одного порядка с y , так как

$$\frac{\partial H}{\partial y} = 2\beta y + \dots,$$

во-вторых, поскольку на траектории $H(x, y)$ есть константа $H(x, y) = C = H_0$, то в окрестности рассматриваемой точки выполняется зависимость

$$-\beta y^2 = \alpha x + \dots, \quad (3.48)$$

т. е. y имеет порядок \sqrt{x} , значит все соответствующие интегралы сходятся.

Проведенное исследование позволяет сделать следующий вывод. Если $H(x, y) = C$ есть замкнутая линия уровня первого интеграла системы (3.38) и все точки этой линии регулярны в том смысле, что

$$\left(\frac{\partial H}{\partial x} \right)^2 + \left(\frac{\partial H}{\partial y} \right)^2 \neq 0,$$

то эта линия уровня есть траектория периодического решения системы

$$\begin{cases} x(t+T) = x(t); \\ y(t+T) = y(t), \end{cases}$$

а период может быть вычислен по формуле

$$T = \sum_i \int_{x'_i}^{x''_i} \frac{dx}{|a(x_i y_i(x))|}, \quad (3.49)$$

где $y_i(x)$ — все ветви неявной функции, составляющей траекторию; x'_i и x''_i — границы области существования каждой ветви.

Общий вид системы с заданным первым интегралом. Автономная система на плоскости

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} = b(x, y) \end{array} \right\} \quad (3.50)$$

для вектора \bar{x} с двумя компонентами

$$\bar{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad (3.51)$$

задается векторным полем

$$\bar{a}(\bar{x}) = \begin{pmatrix} a(x, y) \\ b(x, y) \end{pmatrix}. \quad (3.52)$$

Скалярная функция $H(x, y)$ есть первый интеграл этой системы, как это вытекает из критерия (2.16), если

$$\frac{dH}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x} \bar{a}(\bar{x}) = \frac{\partial H}{\partial x} a(x, y) + \frac{\partial H}{\partial y} b(x, y) = 0, \quad (3.53)$$

т. е. если ее градиент ортогонален вектору \bar{a} в каждой точке \bar{x} .

Задача отыскания первого интеграла равносильна решению уравнения с частными производными от неизвестной функции $H(x, y)$ двух переменных.

Метод отыскания $H(x, y)$, если система гамильтонова, был изложен выше. Некоторые другие случаи будут рассмотрены далее. Однако общая задача отыскания решения даже одного уравнения с частными производными оказывается ничуть не легче задачи решения системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Но очень просто решается обратная задача (полезная и теоретически и практически) — записать систему по заданному первому интегралу. При такой постановке задачи уравнение (3.53) превращается в линейное (алгебраическое, а не дифференциальное) уравнение с двумя неизвестными $a(x, y)$ и $b(x, y)$. Решая его относительно $b(x, y)$, получаем

97

$$b(x, y) = -\frac{\frac{\partial H}{\partial x}}{\frac{\partial H}{\partial y}} a(x, y). \quad (3.54)$$

Однако такое решение неудовлетворительно, так как функцию $a(x, y)$ нельзя задавать произвольно, иначе $b(x, y)$ будет обращаться в бесконечность на линии, где

$$\frac{\frac{\partial H}{\partial x}}{\frac{\partial H}{\partial y}} = 0.$$

Но если учесть это обстоятельство и задать $a(x, y)$ так:

$$a(x, y) = -\frac{\frac{\partial H}{\partial y}}{\frac{\partial H}{\partial x}} \alpha(x, y), \quad (3.55)$$

то получим

$$b(x, y) = \frac{\frac{\partial H}{\partial x}}{\frac{\partial H}{\partial y}} \alpha(x, y). \quad (3.56)$$

При этом $\alpha(x, y)$ можно задавать произвольно.

Таким образом доказано, что для любой системы вида

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial y} \alpha(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial x} \alpha(x, y) \end{aligned} \right\} \quad (3.57)$$

функция $H(x, y)$ является первым интегралом. Чтобы убедиться в справедливости этого, достаточно воспользоваться критерием (3.53).

Обратная теорема: если $H(x, y)$ — первый интеграл системы (3.50), то система представима в виде:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial y} \alpha(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial x} \alpha(x, y), \end{aligned} \right\}$$

где функция $\alpha(x, y)$ непрерывна в каждой точке, где

$$\left(\frac{\partial H}{\partial x} \right)^2 + \left(\frac{\partial H}{\partial y} \right)^2 \neq 0.$$

Форма (3.57) представляет собою наиболее общий вид интегрируемой системы на плоскости. Очевидно, гамильтоновы системы — частный их случай. При $\alpha = 1$ (или вообще $\alpha = \text{const}$) система (3.57) является гамильтоновой, а $H(x, y)$ — ее гамильтонианом.

98 Рассмотрим подробнее роль множителя $\alpha(x, y)$. При любом $\alpha(x, y)$, $H(x, y)$ остается первым интегралом системы. Известно, что все траектории располагаются на линиях уровня функции H , т. е. $H(x, y) = C$.

При разных $\alpha(x, y)$ геометрия системы не меняется, значит множитель $\alpha(x, y)$ играет роль регулятора скорости. Предположим, что $\alpha(x, y)$ нигде не обращается в нуль. Тогда можно ввести время τ так, что

$$d\tau = \alpha(x, y) dt. \quad (3.58)$$

В этом новом времени система становится гамильтоновой, т. е. время τ есть естественное время системы или ее гамильтоново время. Время t является внешним. Всякая система в своем времени есть гамильтонова система.

Рассмотрим точки, где $\alpha(x, y) = 0$. В таких точках

$$\frac{dx}{dt} = 0; \quad \frac{dy}{dt} = 0, \quad (3.59)$$

т. е. они являются стационарными точками системы.

Предположим теперь, что линии уровня $H(x, y) = C$ замкнуты и некоторые из них пересекаются с линией $\alpha(x, y) = 0$ (рис. 24).

Для системы второго порядка, вообще говоря, не естественно иметь целую линию стационарных точек, однако иногда такие положения возникают. Если при $\alpha = 1$ изображенная картина линий уровня приводит к периодическим движениям, то наличие множителя $\alpha(x, y)$ разрушает некоторые из них. Линия $\alpha(x, y) = 0$ делит плоскость на части, где $\alpha > 0$ и $\alpha < 0$, а траектории, бывшие замкнутыми и пересекающиеся с $\alpha = 0$, распадаются на части, движение по которым совершенно не похоже на движение гамильтоновой системы. Так на рис. 24 линия γ_1 не пересекается с линией $\alpha = 0$, движение по ней остается периодическим, лишь с некоторыми изменениями скорости движения.

По мере увеличения амплитуды мы подвигаемся к линии γ_2 . При этом период движения увеличивается и на самой линии γ_2 , имеющей общую точку C с $\alpha = 0$, он становится бесконечным, т. е. периодическое движение исчезает. Линия же γ_3 уже распадается на четыре траектории (две стационарные точки A и B и две части кривой γ_3 выше и ниже линии $\alpha = 0$).

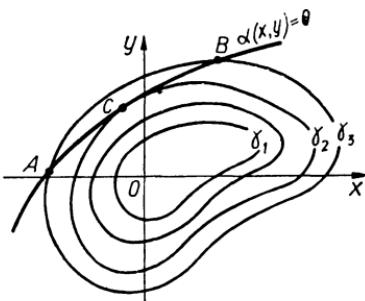


Рис. 24. Пересечение линий уровня с линией $\alpha(x, y) = 0$.

3.2. ЧАСТНЫЕ ПРИЕМЫ ИНТЕГРИРОВАНИЯ

Понижение порядка системы. Пусть имеем систему на плоскости

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} = b(x, y). \end{array} \right\} \quad (3.60)$$

Рассмотрим решение этой системы

$$x = x(t); \quad y = y(t).$$

Если возьмем монотонную ветвь функции $x = x(t)$, то у нее окажется обратная функция $t = t(x)$. Их производные связаны соотношением

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{\frac{dt}{dx}}. \quad (3.61)$$

Подставив $t = t(x)$ в формулу для $y(t)$, получим y как функцию x :

$$y = y[t(x)].$$

Тогда

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy}{dt} \cdot \frac{dt}{dx} = \frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}} = \frac{b(x, y)}{a(x, y)}. \quad (3.62)$$

Аналогично рассуждая, можно получить

$$\frac{dx}{dy} = \frac{a(x, y)}{b(x, y)}. \quad (3.63)$$

Конечно, уравнения (3.62) или (3.63) ни в коей мере не эквивалентны системе (3.60). Решение системы задается в трехмерном пространстве (x, y, t) , а из уравнений (3.62) или (3.63) получаем только проекцию его на фазовую плоскость (x, y) .

100

Однако, как было показано, зная геометрию системы, можно восстановить и ее полное движение. Рассмотрим некоторые наиболее распространенные приемы интегрирования уравнений вида (3.62) или (3.63).

Уравнение в полных дифференциалах. Пусть уравнение (3.62) записано в форме

$$P(x, y) dx + Q(x, y) dy = 0. \quad (3.64)$$

Если функции $P(x, y)$ и $Q(x, y)$ таковы, что

$$P(x, y) = \frac{\partial H}{\partial x}; \quad Q(x, y) = \frac{\partial H}{\partial y}, \quad (3.65)$$

то уравнение называется уравнением в полных дифференциалах, так как его левая часть есть полный дифференциал функции $H(x, y)$;

$$dH(x, y) =$$

$$= \frac{\partial H}{\partial x} dx + \frac{\partial H}{\partial y} dy = P(x, y) dx + Q(x, y) dy. \quad (3.66)$$

Если функция $H(x, y)$ известна, то решение уравнения тоже известно:

$$H(x, y) = C.$$

Уравнение в полных дифференциалах происходит из гамильтоновой системы

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial y}; \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial x}, \end{aligned} \right\}$$

где $H(x, y)$ — ее гамильтониан.

Чтобы проверить, удовлетворяют ли функции $P(x, y)$ и $Q(x, y)$ условиям (3.65), достаточно проверить в соответствии с (3.40), что

$$\frac{\partial P}{\partial y} = \frac{\partial Q}{\partial x}. \quad (3.68)$$

Решение одного уравнения в полных дифференциалах эквивалентно решению системы двух уравнений с частными производными

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial H}{\partial x} &= P(x, y); \\ \frac{\partial H}{\partial y} &= Q(x, y). \end{aligned} \right\}$$

— 101 —

Поскольку функции $P(x, y)$ и $Q(x, y)$ удовлетворяют условию (3.68), эта система всегда разрешима в квадратах (см. (3.42) и далее).

Уравнение с разделяющимися переменными. Если правые части системы (3.60) построены так, что

$a(x, y) = \mu(x, y) a(x); \quad b(x, y) = \mu(x, y) b(y), \quad (3.69)$
то уравнение (3.62) принимает вид

$$\frac{dy}{dx} = \frac{b(y)}{a(x)}. \quad (3.70)$$

Такое уравнение называется уравнением с разделяющимися переменными. Его можно переписать в виде

$$\frac{dx}{a(x)} - \frac{dy}{b(y)} = 0. \quad (3.71)$$

Очевидно, что уравнение (3.71) есть частный случай уравнения в полных дифференциалах, но имеет большое

преимущество по сравнению с ним, так как его первый интеграл находится обычным интегрированием

$$H(x, y) = H_1(x) + H_2(y),$$

где

$$H_1(x) = \int \frac{dx}{a(x)}; \quad H_2(y) = - \int \frac{dy}{b(y)}.$$

В уравнении (3.71) a и b не должны обращаться в нуль, хотя в исходной системе они могут быть равны нулю.

Рассмотрим на плоскости все линии, где $a(x) = 0$ и $b(y) = 0$, параллельные осям координат. Этими пря-

мыми плоскость разбивается на прямоугольники. Такой прямоугольник есть типичная для дифференциальных уравнений элементарная ячейка, все угловые

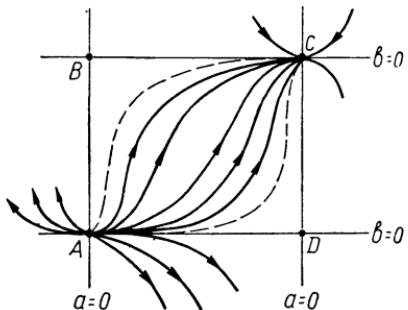


Рис. 25. Разделение потока сепаратрисами.

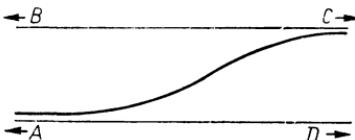


Рис. 26. К превращению линий BC и AD в асимптоты

точки и стороны которой являются решениями системы. Внутри этого прямоугольника функции $a(x)$ и $b(y)$ сохраняют знак, поэтому $y(x)$ и $x(y)$ окажутся монотонными.

Рассмотрим одну из возможностей построения такого прямоугольника¹. Две сепаратрисы AB и AD выделяют тот поток, который, выходя из точки A , попадает в точку C (рис. 25).

Сепаратрисы BC и CD из всех траекторий, приходящих в сток C , выделяют те, которые пришли именно из точки A . С точностью до криволинейности такая ячейка является прообразом элементарных ячеек, из которых состоят вообще все траектории на плоскости, с одной оговоркой, что источники и строи могут быть не всегда точечными.

Существует теорема, по которой любая система на плоскости с точностью до сделанных оговорок разбивается на конечное число ячеек, каждая из которых топологиче-

¹ Подробно о фазовом портрете системы см. гл. 4.

ски устроена аналогично тому, как показано выше. Любопытными являются два частных случая, когда либо вертикали, либо горизонтали уходят на бесконечность. Если раздвигаются до бесконечности вертикали, то линии BC и AD превращаются в асимптоты (рис. 26). Такие линии называются логистическими кривыми и получаются, например, при решении уравнения Ферхюльста — Перла.

Уравнение Ферхюльста — Перла. В 1802 г. Мальтус вывел уравнение

$$\frac{dx}{dt} = kx \quad (3.72)$$

и получил экспоненциально возрастающее решение

$$x(t) = x_0 e^{kt}. \quad (3.73)$$

Уравнение было выведено из предположения, что прирост численности популяции $\frac{dx}{dt}$ пропорционален ее численности x . Но это значит, что пищевой ресурс сохраняется несмотря на рост численности. Ясно, что это возможно только при соответствующем расширении местообитания.

Не следует думать, что это чистая абстракция. Даже в наше время для некоторых видов могут выполняться такие условия. Обычно это бывает либо в лабораторных условиях, либо при вселении вида в новую для него зону, где отсутствует конкуренция.

Тогда численность $x(t)$ будет возрастать по экспоненциальному закону, пока сохраняются эти условия.

Мы не будем останавливаться здесь на критике этой модели, особенно ее незаконных приложений к человеческому обществу. Здесь все точки над i давно уже поставлены. Стоит однако отметить, что самое серьезное уточнение было сделано еще в середине прошлого века. А именно: Ферхюльст (1845 г.) осознал, что уравнение Мальтуса годится только пока x невелико. Более точно — пока несущественно взаимное угнетение (недостаток коры, местообитания или других жизненно важных ресурсов). Если же численность становится значительной, то следует учесть тормозящее, сдерживающее влияние на размножение. Ферхюльст учел это обстоятельство на первый взгляд чисто формально — он добавил отрицательный квадратичный член в правую часть уравнения

Мальтуса и получил существенно более содержательное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = kx - lx^2, \quad (3.74)$$

имеющее уже две стационарные точки

$$x(k - lx) = 0.$$

Кроме неустойчивого стационарного решения, соответствующего приближению Мальтуса:

$$x = 0, \quad (3.75)$$

уравнение Ферхюльста имеет устойчивое стационарное решение,

$$x = a = \frac{k}{l}. \quad (3.76)$$

Для анализа удобно исключить коэффициент l , выразив его через предельную численность a и коэффициент Мальтуса k :

$$l = \frac{k}{a}. \quad (3.77)$$

Новые параметры позволяют записать уравнение Ферхюльста в виде

$$\frac{dx}{dt} = kx \left(1 - \frac{x}{a}\right). \quad (3.78)$$

104 Из этой формы сразу видно, что уравнение Мальтуса возникает, если пренебречь вычитаемым в скобке. Это возможно при

$$\frac{x}{a} \ll 1, \quad (3.79)$$

т. е. когда численность популяции намного меньше ее предельной численности.

Решение уравнения Ферхюльста не только сводится к квадратуре

$$\frac{dx}{x \left(1 - \frac{x}{a}\right)} = kdt, \quad (3.80)$$

как вообще любое уравнение с разделяющимися переменными, здесь квадратуры берутся в элементарных функциях, что является следствием теоремы анализа об интегрировании дробнорациональных функций. Нетрудно проверить, что разложение на элементарные дроби левой части (3.80) имеет вид

$$\left(\frac{1}{x} - \frac{1}{x-a}\right) dx = kdt. \quad (3.81)$$

Выполнив интегрирование, получаем решение,

$$x = \frac{a}{1 + Ce^{-kt}}. \quad (3.82)$$

Выбор постоянной интегрирования $C = 1$ соответствует начальным данным

$$x(0) = \frac{a}{2} \quad (3.83)$$

и дает частное решение

$$x = \frac{a}{1 + e^{-kt}}. \quad (3.84)$$

Остальные решения получаются из этого решения сдвигами вдоль оси t .

Отметим важную особенность решений уравнения Ферхюльста (рис. 27). Максимальный темп роста $x(t)$, который достигается в точке перегиба, соответствует точно половине предельной численности. Для выделенного нами решения (3.84) это происходит именно при $t = 0$.

Например, по данным ЮНЕСКО прирост населения земного шара в 1976 г. был несколько меньше, чем в предыдущем. Это значит, что точка перегиба соответствовала 1975 г. Если бы численность человечества описывалась уравнением Ферхюльста (но и эта модель слишком груба для столь сложного явления), то можно было бы утверждать, что на земле достигнута половина предельной численности человечества.

Особенности правых частей системы (3.60). Довольно интересны случаи когда $a(x)$ и $b(y)$ меняют знак, или обращаются в бесконечность. Это не дает новых стационарных точек, поэтому новых решений внутри этого прямоугольника не возникает, а качественная картина может быть существенно иной.

Предположим, что внутри одного из прямоугольников проходит линия $a(x) = \infty$ (рис. 28). Так как слева и справа от $a = \infty$ величина $a(x)$ имеет по условию разные знаки, то функция $y(x)$ будет, например, сначала монотонно возрастать, дойдет до линии $a = \infty$ с горизонтальной касательной (так как $y' = \frac{b}{a}$), а затем начнет

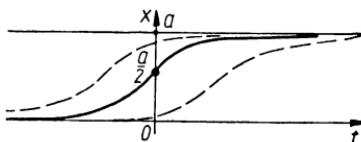


Рис. 27. Решение уравнения Ферхюльста.

убывать. В вершины прямоугольника она может входить по-разному, так как там $y'(x)$ является неопределенностью типа $\frac{0}{0}$.

Если линий $a = \infty$ внутри прямоугольника будет две или больше, то и картина усложняется (рис. 29), возникнет больше экстремумов. Аналогичная картина наблюдается при $b = \infty$.

Таким образом, на элементарном примере уравнений с разделяющимися переменными можно получить весьма сложную картину поведения решений системы.

Такое подробное рассмотрение необходимо в связи с задачами моделирования. Нередко сложное поведение качественно можно промоделировать системой с разделяющимися переменными. Выбрав такую систему за ос-

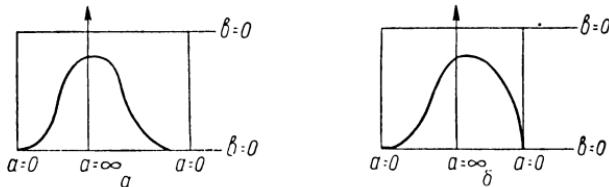


Рис. 28. Варианты решений: а — симметричная качественная картина; б — несимметричная качественная картина.

нову, можно потом уже доводить ее до разумного количественного соответствия с помощью теории возмущений. Более того, каждая особенность в поведении системы может быть сформулирована в терминах механизма взаимодействия компонент системы, т. е. все особенности, видимые на графике, подсказывают определенные гипотезы о механизме взаимодействия в системе.

Дело, конечно, осложняется тем, что математические переменные x и y (назовем их каноническими) могут сложным образом зависеть от биологических, физических, медицинских и других факторов, а за этой сложностью не всегда сразу видны канонические переменные.

О предельных циклах. Выше указывалось, что иногда вместо стационарных точек получают так называемые предельные циклы. Это происходит в одном частном случае рассмотренной схемы. Возьмем, например, вместо переменных x и y другие переменные — полярные координаты φ и r соответственно; положим $a(\varphi) = 1$; $b(r) =$

произвольный многочлен. Получим уравнение

$$\frac{dr}{d\varphi} = b(r). \quad (3.85)$$

Стационарные точки этого уравнения в полярных координатах, т. е. нули функции в $b(r)$, соответствуют окружностям в плоскости (xOy) . Это очень важное замечание.

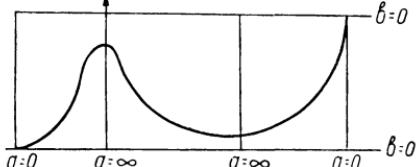


Рис. 29. Решение с двумя экстремумами.

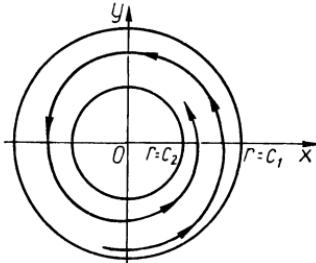
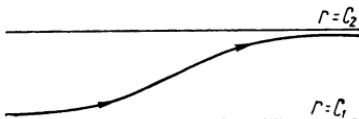


Рис. 30. Элементарная ячейка частного случая предельного цикла в декартовой системе координат.

Рис. 31. Элементарная ячейка частного случая предельного цикла в полярных координатах.



Аналитически задача не изменилась — по-прежнему ищем корни уравнения

$$b(r) = 0. \quad (3.86)$$

Однако истолкование результата существенно зависит от исходной системы координат. Иными словами кинетика (движение, поведение) не изменилась, а реализация (видимая форма) изменилась кардинально — возникла линия вместо точки.

Новый образ — стационарная окружность — частный случай более общего понятия предельного цикла. Предельный цикл называется устойчивым (неустойчивым), если устойчива (неустойчива) соответствующая стационарная точка уравнения (3.85). В этом случае элементарная ячейка в декартовой системе координат имеет форму кольца. Роль источника здесь играет неустойчивый предельный цикл $r = C_1$, роль стока — устойчивый предельный цикл $r = C_2$ (рис. 30).

Из изложенного следует, что исследование предельного цикла в надлежащей системе координат сводится к исследованию стационарной точки. Поэтому теория устойчивости Ляпунова приложима не только к стационарным точкам, для которых она будет изложена, но и к предельным циклам, точнее — однопериодическим предельным циклам.

Построим теперь ту же картину в полярных координатах (рис. 31). В такой системе (рис. 31) получим с высокой степенью точности все ту же логистическую кривую.

Все остальные случаи интегрирования тем или иным способом сводятся к разделяющимся переменным или реже — к полным дифференциалам. Однако полезно рассмотреть еще два вида интегрируемых уравнений — однородные и линейные.

Однородные уравнения. Уравнение

$$\frac{dy}{dx} = K(x, y) \quad (3.87)$$

называется однородным, если функция $K(x, y)$ — однородная, нулевого порядка.

Напомним определение однородной функции: функция $K(x, y)$ называется однородной порядка n , если она умножается на λ^n при умножении аргументов на λ , т. е.

$$K(\lambda x, \lambda y) = \lambda^n K(x, y). \quad (3.88)$$

В частности, однородная функция нулевого порядка (ее нередко называют просто однородной функцией) не изменяется при подобном преобразовании плоскости (xOy):

$$K(\lambda x, \lambda y) = K(x, y). \quad (3.89)$$

Из геометрических соображений ясно, что такая функция постоянна вдоль каждой прямой, проходящей через начало координат. Следовательно, функция $K(x, y)$ фактически зависит только от одной переменной

$$z = \frac{y}{x}.$$

Докажем это формально. Полагая $\lambda = \frac{1}{x}$, получаем из основного тождества (3.89)

$$K(x, y) = K(\lambda x, \lambda y) = K\left(1, \frac{y}{x}\right) = a(z). \quad (3.90)$$

Это обстоятельство подсказывает идею перехода к новой переменной z вместо y . Итак, исключим y , полагая

$$y = zx. \quad (3.91)$$

Тогда

$$\frac{dy}{dx} = x \frac{dz}{dx} + z. \quad (3.92)$$

Подставляя (3.91) и (3.92) в исходное уравнение, получаем уравнение с разделяющимися переменными

$$x \frac{dz}{dx} = a(z) - z. \quad (3.93)$$

Разделяя переменные, приходим к уравнению вида

$$\frac{dz}{a(z) - z} = \frac{dx}{x}. \quad (3.94)$$

Понятно, что важную роль здесь играют нули знаменателя. Им соответствуют частные решения $z = \text{const}$. Но стационарным точкам $z = C$ на плоскости (x_0y) соответствуют прямые $y = zx$, которые для однородного уравнения представляют собой так называемые инвариантные лучи. Пусть луч $y = z_1x$ устойчивый, а $y = z_2x$ — неустойчивый, начало координат — стационарная точка. Луч, соответствующий z_3 — устойчивый, а z_4 — неустойчивый. Тогда картина траекторий может выглядеть, например, как показано на рис. 32.

Линейные уравнения. Если уравнение (3.62) может быть записано в виде

$$\frac{dy}{dx} = a(x)y + b(x), \quad (3.95)$$

или в аналогичном виде

$$\frac{dy}{dx} + P(x)y = Q(x), \quad (3.96)$$

оно называется линейным.

Для решения такого уравнения существует много методов. Самые распространенные из них — метод Эйлера — Бернулли и метод вариации произвольной постоянной.

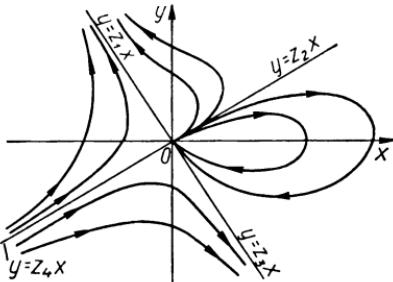


Рис. 32. Картинка траекторий на плоскости (x_0y) .

Метод вариации произвольной постоянной уже рассматривали в гл. 2. Применим этот метод к уравнению (3.96).

Для этого запишем соответствующее однородное уравнение

$$\frac{dz}{dx} + P(x)z = 0 \quad (3.97)$$

с разделяющимися переменными. Решая его, получаем

$$\begin{aligned} \frac{dz}{z} &= -P(x)dx; \quad \ln z = -\int P(x)dx + \ln C; \\ z &= Ce^{-\int P(x)dx} = CZ(x). \end{aligned} \quad (3.98)$$

Будем теперь искать решение уравнения (3.96) в виде (3.98), считая только, что $C = C(x)$, а не постоянная величина:

$$y = C(x)Z(x); \quad (3.99)$$

$$y' = C'(x)Z(x) + C(x)Z'(x). \quad (3.100)$$

Подставляем (3.99) и (3.100) в уравнение (3.96):

$$C'(x) + C(x)(Z' + P(z)Z) = Q(x). \quad (3.101)$$

Сумма в скобках обращается в нуль, так как Z — частное решение уравнения (3.97) (оно соответствует $C = 1$). Для неизвестной функции $C(x)$ получаем уравнение

$$C'(x)Z = Q(x), \quad (3.102)$$

или

$$C'(x)e^{-\int P(x)dx} = Q(x).$$

Это уравнение дифференциальное, но также с разделяющимися переменными:

$$C'(x) = Q(x)e^{\int P(x)dx}. \quad (3.103)$$

Отсюда

$$C(x) = \int Q(x)e^{-\int P(x)dx}dx + C.$$

Решение уравнения (3.96):

$$y = Ce^{-\int P(x)dx} + e^{-\int P(x)dx} \int Q(x)e^{\int P(x)dx}dx. \quad (3.104)$$

На практике формулой (3.104) почти никогда не пользуются, а пользуются методом.

Метод Эйлера — Бернулли несколько иной, но вычисления тождественно совпадают с методом вариации.

Согласно этому методу будем искать $y(x)$ в виде произведения двух не известных пока функций $u(x)$ и $v(x)$

$$y = u(x)v(x). \quad (3.105)$$

Тогда, подставляя (3.105) в исходное уравнение (3.96), получаем одно уравнение с двумя неизвестными

$$u'v + v'u + P(x)uv = Q(x). \quad (3.106)$$

Увеличив число неизвестных, мы получили большую свободу действий. Одну из функций $u(x)$ или $v(x)$ можно выбрать произвольно. Положим $v(x)$ такой, чтобы

$$u(v' + P(x)v) = 0. \quad (3.107)$$

Так как уравнение (3.96) не имеет решения $y = 0$, то функция $u(x)$, в частности, не может быть равна нулю и уравнение (3.107) можно сократить на u . Получим уравнение

$$v' + P(x)v = 0, \quad (3.108)$$

в котором разделяются переменные. Решив его, находим $v(x)$, а затем, решая оставшееся уравнение

$$u'v(x) = Q(x), \quad (3.109)$$

находим $u(x)$, следовательно,

$$y(x) = u(x)v(x).$$

Заметим, что уравнения (3.108) и (3.109) совпадают с 111 (3.97) и (3.102).

3.3. УРАВНЕНИЯ, НЕРАЗРЕШЕННЫЕ ОТНОСИТЕЛЬНО ПРОИЗВОДНОЙ

Постановка вопроса. До сих пор рассматривались уравнения и системы уравнений, заданные в нормальной форме:

$$\frac{dx}{dt} = a(x, t). \quad (3.110)$$

Но в естествознании нередко возникает некоторая связь между x , t и $\frac{dx}{dt}$:

$$f\left(t, x, \frac{dx}{dt}\right) = 0, \quad (3.111)$$

выраженная уравнением, неразрешенным относительно производной, в отличие от (3.110). Более того, пусть

даже есть, например, два уравнения, разрешенные относительно производных

$$\frac{dx}{dt} = a(x, y); \quad \frac{dy}{dt} = b(x, y).$$

Тогда, если у этой системы есть первый интеграл $F(x, y)$, естественно, появляется желание понизить порядок системы. Однако это приводит, как правило, также к уравнениям, не разрешенным относительно производных.

Чтобы иметь возможность наиболее полно проиллюстрировать эти рассуждения геометрически, будем независимую переменную обозначать x , а искомую функцию — y . Вместо уравнения (3.111) теперь запишем

$$f(x, y, y') = 0. \quad (3.112)$$

Решение такого уравнения состоит из двух совершенно разных по своей природе действий. Первое — решение уравнения (3.112), неявного для y' как функции x и y . По существу речь идет о теореме существования неявной функции $z = z(x, y)$, заданной уравнением

$$f(x, y, z) = 0, \quad (3.113)$$

где

$$z = y'. \quad (3.114)$$

112 Второе — решение собственно дифференциального уравнения

$$y' = z(x, y). \quad (3.115)$$

Короче, если задано уравнение

$$f(x, y, y') = 0,$$

то его решение заменяется решением системы уравнений:

$$\left. \begin{array}{l} f(x, y, z) = 0; \\ y' = z(x, y). \end{array} \right\} \quad (3.116)$$

Введение параметра¹. Сделаем существенно новый шаг: откажемся от традиции считать x независимой переменной. Введем некий неопределенный пока параметр ξ и будем считать x , y и z функциями этого параметра. Это выразится в том, что вместо (3.116) теперь запишем

$$f(x, y, z) = 0; \quad dy - zdx = 0. \quad (3.117)$$

¹ В некоторых случаях введение параметра (примененное впервые при решении кубического уравнения) позволяет привести задачу к квадратуре.

Проделанная операция называется методом введения параметра, или методом параметризации. В результате этих действий мы перешли в пространство большего числа измерений, т. е. от пространства (x, y, z) к (x, y, z, ξ) . Теперь к двум уравнениям с тремя неизвестными x, y, z можно добавить произвольно третье уравнение (алгебраическое или дифференциальное).

Проверим эффективность этого метода на сравнительно простых задачах: уравнении Лагранжа и его особом случае — уравнении Клеро.

Рассмотрим происхождение уравнения Лагранжа. Достаточные условия разрешимости уравнения

$$f(x, y, z) = 0$$

относительно $z = g(x, y)$ содержат требование

$$\frac{\partial f}{\partial z} \neq 0.$$

Естественно поэтому ожидать новых явлений в тех точках, где это условие нарушено.

Главная задача — изучение исключительной, вырожденной ситуации, когда нарушены условия теоремы о неявной функции, т. е.

$$f(x, y, z) = 0; \quad \frac{\partial f}{\partial z} = 0. \quad (3.118) \underline{113}$$

Из условия $\frac{\partial f}{\partial z} = 0$, следует, что в этих точках поверхности $f(x, y, z) = 0$ касательная плоскость к ней вертикальна.

В пространстве эти два уравнения определяют кривую, которая называется дискриминантной. На ней уравнение $f(x, y, z) = 0$ неразрешимо относительно z . Будем предполагать, что сама дискриминантная кривая — гладкая линия. Это предположение соответствует принципу общего положения, по которому кроме сформулированного предположения о неразрешимости уравнения относительно z кривая не имеет других особенностей.

Однако ее проекция на плоскость (xOy) , которую также нередко, к сожалению, называют дискриминантной кривой, не обязательно будет плоской кривой без особенностей. Проекция гладкой пространственной кривой может иметь самопересечения, точки возврата и другие особенности.

В этом случае уравнения дискриминантной кривой можно записать в параметрической форме. Приняв за параметр одну из переменных, например z^1 , получим решение системы (3.118) в виде:

$$x = x_0(z); \quad y = y_0(z); \quad z = z. \quad (3.119)$$

Вблизи этой кривой уравнение $f(x, y, z) = 0$ приближено по формуле Тейлора можно заменить линейным соотношением

$$\frac{\partial f}{\partial x}(x - x_0) + \frac{\partial f}{\partial y}(y - y_0) + \frac{\partial f}{\partial z}(z - z_0) = 0. \quad (3.120)$$

Учитывая, что на самой кривой $\frac{\partial f}{\partial z} = 0$, раскрывая скобки и приводя подобные, уравнение (3.120) можно переписать в виде

$$A(z)x + B(z)y + C(z) = 0, \quad (3.121)$$

где

$$A(z) = \frac{\partial f}{\partial x}; \quad B(z) = \frac{\partial f}{\partial y}; \quad C(z) = -\frac{\partial f}{\partial x}x_0 - \frac{\partial f}{\partial y}y_0.$$

Так как $z = y'$, получаем дифференциальное уравнение

$$A(y')x + B(y')y + C(y') = 0. \quad (3.122)$$

114

Это уравнение — линейное по x и y , нелинейное по y' — называется уравнением Лагранжа.

Обычно такое уравнение записывают в виде

$$y = a(y')x + b(y'). \quad (3.123)$$

Разумеется это возможно только в случае, если $B(y') \equiv B(z) \neq 0$ и уравнения (3.122) и (3.123) равносильны. Однако ввиду предполагаемой гладкости кривой (3.119) $A(z)$ и $B(z)$ одновременно не обращаются в нуль и можно без ограничения общности считать, что это именно $B(z)$ (случай же, когда $\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{\partial f}{\partial y} = \frac{\partial f}{\partial z} = 0$ не рассматривается).

Таким образом, уравнение Лагранжа можно рассматривать как каноническую форму всякого неразрешенного относительно производной уравнения вблизи дискриминантной кривой.

¹ То, что параметром выбрана переменная z , не является принципиальным — в рассматриваемой задаче это наиболее удобно.

Интегрирование уравнения Лагранжа. Применим теперь к уравнению Лагранжа метод, предложенный в начале настоящего параграфа, и покажем, что оно допускает интегрирование в квадратурах (заметим, что это довольно общая ситуация — уравнения, сводимые к квадратурам, чаще всего связаны с какими-нибудь особенностями общих уравнений).

Общий случай, неприводимый к квадратурам, обычно не содержит принципиальных трудностей, а требует всего лишь огромной вычислительной работы, т. е. представляет собою удобный объект изучения на вычислительной машине.

Особенности обычно невозможны сосчитать непосредственно — всякая особенность так или иначе, связана с сокращением знаков. Однако здесь можно найти асимптотику, которая обычно интегрируема в квадратурах. В этой ситуации можно усмотреть своего рода «разделение труда» между машиной и человеком.

Уравнение Лагранжа (3.123) перепишем в виде системы (3.117), вводя традиционное обозначение

$$y' = p \quad (3.124)$$

(вместо $z = y'$ в общем виде).

Получим

$$\left. \begin{array}{l} y = a(p)x + b(p); \\ dy = pdx. \end{array} \right\} \quad (3.125) \quad \underline{\underline{115}}$$

Введем некоторый параметр ξ , пока не конкретизируя его. Будем иметь

$$\left. \begin{array}{l} y = a(p)x + b(p); \\ \frac{dy}{d\xi} = p \frac{dx}{d\xi}. \end{array} \right\} \quad (3.126)$$

Из системы (3.126) исключим y , дифференцируя по ξ первое уравнение:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dy}{d\xi} = a(p) \frac{dx}{d\xi} + [a'(p)x + b'(p)] \frac{dp}{d\xi}; \\ \frac{dy}{d\xi} = p \frac{dx}{d\xi}. \end{array} \right\} \quad (3.127)$$

Отсюда

$$[p - a(p)] \frac{dx}{d\xi} = [a'(p)x + b'(p)] \frac{dp}{d\xi}. \quad (3.128)$$

Получено одно уравнение с двумя неизвестными. Теперь воспользуемся тем, что к системе (3.126), а значит к (3.127) и (3.128), можно дописать любое уравнение.

Традиционный выбор параметра

$$\xi = p \quad (3.129)$$

равносителен добавлению уравнения

$$\frac{dp}{d\xi} = 1. \quad (3.130)$$

Тогда уравнение (3.128) при условии, что

$$p - a(p) \neq 0, \quad (3.131)$$

можно рассматривать как линейное относительно $x(p)$:

$$\frac{dx}{dp} = -\frac{a'(p)}{p - a(p)} x + \frac{b'(p)}{p - a(p)}. \quad (3.132)$$

Решив это уравнение одним из методов, получим

$$x = x(p, c).$$

Если x известен, то y определяется по формуле:

$$y = a(p)x + b(p).$$

Таким образом, окончательно получаем семейство интегральных кривых, заданное в параметрической форме:

116

$$\left. \begin{array}{l} x = x(p, c); \\ y = a(p)x(p, c) + b(p). \end{array} \right\} \quad (3.133)$$

Уравнение Клеро. Если

$$p - a(p) = 0,$$

описанный выше способ не пригоден. Уравнение Лагранжа в этом случае принимает вид

$$y = px + b(p) \quad (3.134)$$

и называется уравнением Клеро.

Вместо (3.128) получаем, учитывая, что $a'(p) = 1$,

$$x + b'(p) = 0. \quad (3.135)$$

Это соотношение вместе с формулой

$$y = px + b(p) \quad (3.136)$$

дает параметрические уравнения единственной кривой вместо однопараметрического семейства, как при интегрировании дифференциальных уравнений.

З а м е ч а н и е. При введении параметра можно вместо условия (3.130) положить

$$\frac{dp}{d\xi} = p - a(p). \quad (3.137)$$

Тогда

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{d\xi} = a'(p)x + b'(p); \\ y = a(p)x + b(p). \end{array} \right\} \quad (3.138)$$

Система трех уравнений (3.137) и (3.138) эквивалентна уравнению Лагранжа на каждом участке монотонности функции $x(\xi)$. Она приводит к иной параметризации решений, нежели обычный выбор $\xi = p$. Но иногда эта параметризация оказывается более удобной. В частности, это касается уравнения Клеро, хотя уравнение Лагранжа лучше решать первым способом.

В случае уравнения Клеро система (3.137), (3.138) превращается в систему

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dp}{d\xi} = 0; \\ \frac{dx}{d\xi} = x + b'(p); \\ y = px + b(p). \end{array} \right\} \quad (3.139)$$

Из первого уравнения следует, что

$$p = \text{const}. \quad (3.140)$$

Последнее уравнение дает семейство прямых

$$y = cx + b(c). \quad (3.141)$$

Таким образом, уравнение Клеро, если его записать в общепринятом виде

$$y = y'x + \varphi(y'), \quad (3.142)$$

имеет множество решений, состоящее из семейства прямых, которое получается из формулы (3.142) заменой $y' = c$:

$$y = cx + \varphi(c) \quad (3.143)$$

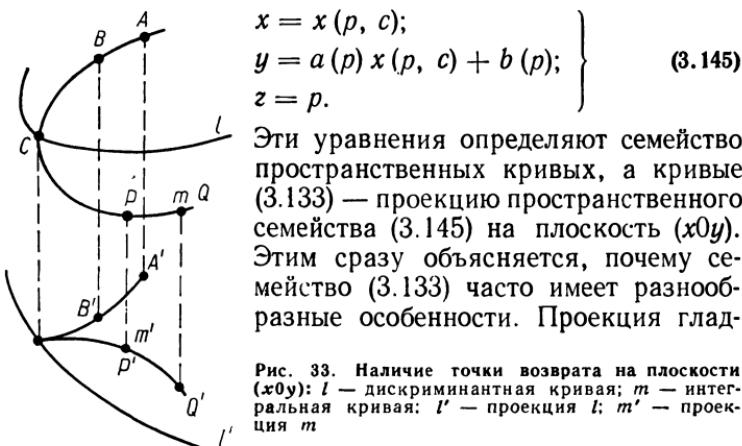
и кривой, задаваемой параметрическими уравнениями

$$\left. \begin{array}{l} y = px + \varphi(p); \\ x + \varphi'(p) = 0. \end{array} \right\} \quad (3.144)$$

Здесь второе уравнение есть $\frac{\partial F}{\partial p} = 0$, если через $F(x, y, p) = 0$ обозначить первое из уравнений (3.144).

Как известно, так определяется огибающая семейства кривых (или дискриминантная кривая этого семейства).

Геометрический аспект задачи. Формулы (3.133), как показано, дают семейство решений уравнения Лагранжа в параметрическом виде. Они описывают семейство кривых на плоскости $(x0y)$, т. е. интегральные кривые уравнения Лагранжа. Параметр $p = y'$ можно рассматривать как третью координату в пространстве. Обозначив $p = z$, получим систему, аналогичную (3.119):



Эти уравнения определяют семейство пространственных кривых, а кривые (3.133) — проекцию пространственного семейства (3.145) на плоскость $(x0y)$. Этим сразу объясняется, почему семейство (3.133) часто имеет разнообразные особенности. Проекция глад-

Рис. 33. Наличие точки возврата на плоскости $(x0y)$: l — дискриминантная кривая; m — интегральная кривая; l' — проекция l ; m' — проекция m

кой пространственной кривой может иметь самопересечения и точки возврата.

Например, если на поверхности $f(x, y, z) = 0$ ($z = y'$) линия (3.145) имеет в точке пересечения с дискриминантной кривой (3.119) вертикальную касательную, то на плоскости $(x0y)$ ее проекция будет иметь точку возврата (рис. 33).

Поэтому наличие особых точек в плоскости $(x0y)$ всегда указывает на то, что в задаче на самом деле больше переменных, чем предполагается.

3.4. УСТОЙЧИВОСТЬ

Постановка вопроса. При решении различных задач понятие устойчивости формулируется по-разному. Это может быть понятие об устойчивости при изменении начальных данных, о структурной устойчивости, об устойчивости на конечном отрезке времени, на беско-

нечном отрезке времени и т. д. Но среди всех типов понятия устойчивости «эволюционно выжило» понятие устойчивости по Ляпунову. И это не случайно, так как большинство других типов устойчивости, в разумном смысле этого слова, сводятся к понятию устойчивости по Ляпунову.

Не будем пока определять понятия устойчивости, а рассмотрим просто два близких решения автономной системы

$$\frac{dx}{dt} = a(x). \quad (3.146)$$

Напомним, что (3.146) — векторное уравнение, эквивалентное системе n скалярных уравнений (см. глава 2):

$$\frac{dx_i}{dt} = a_i(x_1, x_2, \dots, x_n). \quad (3.147)$$

Пусть одним из решений уравнения (3.146) будет вектор

$$x = x_0(t). \quad (3.148)$$

Будем искать близкое к нему решение

$$x(t) = x_0(t) + \varepsilon u(t), \quad (3.149)$$

где функция $u(t)$ — нормированное к единице отклонение искомого решения $x(t)$ от $x_0(t)$. Чтобы найти $u(t)$, подставим (3.149) в уравнение (3.146). Получим 119

$$\frac{dx_0}{dt} + \varepsilon \frac{du}{dt} = a(x_0 + \varepsilon u). \quad (3.150)$$

Разложим правую часть в окрестности x_0 по степеням ε , применив формулу Тейлора (при $\varepsilon = 0$, $x = x_0$):

$$\begin{aligned} a(x_0 + \varepsilon u) &= \\ &= a(x_0) + \varepsilon \frac{da}{dx} u + \frac{\varepsilon^2}{2} \cdot \frac{d^2a}{dx^2} u^2 + \dots \end{aligned} \quad (3.151)$$

Так как вектор $x_0(t)$ — решение, то

$$\frac{dx_0}{dt} = a(x_0). \quad (3.152)$$

Подставляя (3.151) и (3.152) в (3.150) и сокращая на ε , получим

$$\frac{du}{dt} = \frac{da}{dx} u + \frac{\varepsilon}{2} \frac{d^2a}{dx^2} u^2 + \dots \quad (3.153)$$

Под символом $\frac{da}{dx}$ имеется в виду матрица (см. (2.103))

$$A(t) = \frac{da}{dx} = \left(\left(\frac{\partial a_i}{\partial x_k} \right) \right) \Big|_{x=x_0(t)} \equiv ((a_{ik})). \quad (3.154)$$

Аналогично

$$\frac{d^2a}{dx^2} = \left(\left(\frac{\partial^2 a_l}{\partial x_k \partial x_l} \right) \right) \Big|_{x=x_0(t)} \equiv ((a_{ikl})). \quad (3.155)$$

Поэтому векторное уравнение (3.153) расшифровывается так:

$$\frac{du_l}{dt} = \sum_{k=1}^n \frac{\partial a_l}{\partial x_k} u_k + \frac{\varepsilon}{2} \sum_k \sum_l \frac{\partial^2 a_l}{\partial x_k \partial x_l} u_k u_l + o(\varepsilon^2).$$

Таким образом, каково бы ни было уравнение для x , для u всегда получается в главном члене линейное векторное уравнение, или

$$\frac{du}{dt} = A(t) u, \quad (3.156)$$

линейная система

$$\frac{du_l}{dt} = \sum_{k=1}^n a_{lk}(t) u_k. \quad (3.157)$$

Этот факт был известен со времен Эйлера. Долгое время, вплоть до Ляпунова, пожалуй, считалось, что исходная система ведет себя вблизи $x_0(t)$ так же, как линейная система (3.157), (3.156).

120 Обратим внимание на то, что в уравнениях (3.156) коэффициенты зависят от t , т. е. это линейные уравнения с переменными коэффициентами. Эти уравнения получены при изучении устойчивости произвольного решения $x_0(t)$ (т. е. малых отклонений от него).

Но задача с переменными коэффициентами разобрана досконально только в одном случае — когда $a_{ik}(t)$ — периодические функции от t . В линеаризованной системе периодическая зависимость $a_{ik}(t)$ возникает тогда, когда в исходной системе имеются периодические решения и изучается их окрестность. А. М. Ляпунов доказал, что можно так выбрать систему координат, что задача сводится к уравнению с постоянными коэффициентами.

Окрестность стационарного решения (стационарной точки). Пусть вектор $x = x_0$ — стационарное решение автономного уравнения

$$\frac{dx}{dt} = a(x). \quad (3.158)$$

По определению стационарного решения это значит, что $a(x_0) = 0$. На фазовой плоскости, т. е. плоскости переменных x_1, x_2, \dots, x_n , это решение представляет собою точку $x_0 (x_1, x_2, \dots, x_n)$ и потому называется стационарной точкой.

Поведение системы в окрестности стационарной точки подробно рассмотрено в следующей главе. Здесь задача состоит в том, чтобы выяснить, является ли положение равновесия, соответствующее точке x_0 , устойчивым или нет.

Поместим начало координат в точку x_0 . Тогда соответствующее решение будет $x_0 = 0$ ¹. Разложим правую часть уравнения (3.158) по формуле Тейлора в окрестности этой точки, имея в виду, что $a(0) = 0$. Получим

$$a(x) = \frac{da}{dx} x + \frac{d^2a}{dx^2} x^2 + \dots, \quad (3.159)$$

или в координатной форме

$$\begin{aligned} a_i(x_1, \dots, x_n) &= \\ &= \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k + \frac{1}{2} \sum_{k,l=1}^n a_{ikl} x_k x_l + \dots, \quad (3.160) \\ i &= 1, 2, \dots, n. \end{aligned}$$

Если ограничиться линейными членами, то видно, что вблизи стационарной точки система (3.158) устроена так—121 же, как система для $u(t)$. Однако она имеет то преимущество, что является линейной системой с постоянными коэффициентами. В самом деле, так как коэффициенты a_{ik} и a_{ikl} вычисляются по формулам (3.154) и (3.155), то, подставив в них $x_0 = \text{const}$, получаем, что $a_{ik} = \text{const}$ и $a_{ikl} = \text{const}$. Продолжив разложение, и в дальнейшем получим постоянные коэффициенты.

Следовательно, при изучении окрестности стационарной точки необходимо правую часть полного уравнения (3.158) заменить его главной линейной частью. Приемы, позволяющие решить вопрос о том, при каких условиях можно переносить свойства линейной системы на полную, в настоящее время достаточно развиты.

Если в главном члене уравнения ответ не получен, то следует брать члены второго порядка, затем третьего

¹ Это делается исключительно для того, чтобы разложение выполнялось по степеням x , а не $(x - x_0)$, и имело бы более простой вид.

и т. д. Правда, надо отметить, что одни только члены второго порядка ничего не добавляют к результатам, полученным в линейном приближении. Поэтому добавлять приходится сразу квадратичные и кубичные члены. Если при этом получается какой-то определенный ответ, то он не изменяется при добавлении членов более высокого порядка. Если же ответа нет, то добавлять приходится сразу члены четвертого и пятого порядка и т. д.

Покажем на примере, что может возникнуть ситуация, когда линейные члены ответа на вопрос об устойчивости решения не дают. Рассмотрим систему на плоскости

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= px - \omega y + \alpha x (x^2 + y^2); \\ \frac{dy}{dt} &= \omega x + py + \alpha y (x^2 + y^2). \end{aligned} \right\} \quad (3.161)$$

Чтобы решить эту систему, умножим первое уравнение на x , второе на y и сложим:

$$x \frac{dx}{dt} + y \frac{dy}{dt} = p(x^2 + y^2) + \alpha(x^2 + y^2)^2.$$

Вводя новую переменную r — радиус-вектор точки (x, y)

$$r^2 = x^2 + y^2,$$

получаем

$$r \frac{dr}{dt} = pr^2 + \alpha r^4.$$

Сокращая на r , окончательно имеем уравнение

$$\frac{dr}{dt} = pr + \alpha r^3. \quad (3.162)$$

Начало координат, т. е. точка $(0; 0)$ на плоскости (x_0y) , является стационарной точкой системы (3.161). В уравнении (3.162) та же точка $r = 0$ тоже будет стационарной.

Рассмотрим поведение решения в окрестности начала координат. Возьмем окрестность точки $r = 0$ достаточно малую, чтобы можно было пренебречь членом αr^3 в (3.162). Тогда это уравнение можно заменить линейным уравнением

$$\frac{dr}{dt} = pr, \quad (3.163)$$

решение которого

$$r = r_0 e^{pt}. \quad (3.164)$$

Видно, что при $p > 0$ сколь угодно малое начальное отклонение r_0 от начала координат с течением времени заменяется все большим и большим, так как $r \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$. Это значит, что точка $r = 0$ неустойчива.

Напротив, при $p < 0$ и при любом r_0 находящемся, конечно, в рассматриваемой окрестности, $r \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. При этом отклонение от начала координат неуклонно уменьшается, т. е. точка $r = 0$ устойчива. Напомним, что на эти выводы в достаточно малой окрестности точки $r = 0$ член αr^3 никакого влияния не оказывает. Следует, однако, подчеркнуть, что размеры окрестности, в которой наши рассуждения справедливы, определяются именно кубическим членом. Подтверждение этому дает несложная выкладка. Запишем условие того, что кубичный член мал по сравнению с линейным:

$$|\alpha r^3| \ll |pr|.$$

Отсюда легко получаем

$$r^2 \ll \frac{|p|}{|\alpha|}.$$

Ясно видно, в частности, что по мере уменьшения r 123 уменьшается и размер окрестности, в которой «работает» линейное приближение. Если $p = 0$, в уравнении (3.163) остается только член с r^3 , который определяет устойчиво движение или нет. Но в уравнениях (3.161) при $p = 0$ формально сохраняются линейные члены:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\omega y + \alpha x (x^2 + y^2); \\ \frac{dy}{dt} &= \omega x + \alpha y (x^2 + y^2), \end{aligned} \right\} \quad (3.165)$$

которые никак не определяют устойчивость. Линейные члены в нашем случае определяют только движение вдоль окружности с частотой ω , а будет ее радиус стремиться к нулю или нет от них не зависит.

Рассмотренная ситуация достаточно элементарна. Практически же встречаются более сложные ситуации.

Кстати, линейная система в нашем примере не дает ответа только при $p = 0$, т. е., как говорят математики, «на множестве меры нуль», или в так называемом

«вырожденном случае». Теперь ясно, что эти системы и есть вырожденные — их стали называть сложными.

Определения устойчивости. Существуют два определения: устойчивость по Ляпунову и асимптотическая устойчивость.

Стационарная точка x_0 автономной системы

$$\frac{dx}{dt} = a(x) \quad (3.166)$$

называется *устойчивой по Ляпунову*, если для любого сколь угодно малого $\epsilon > 0$ можно указать такое $\delta > 0$, что при любых начальных условиях, находящихся в δ -окрестности точки x_0 , соответствующее решение никогда не выйдет за пределы ϵ -окрестности этой точки.

Иными словами, если x_0 — стационарная точка системы (3.166), а $x(t)$ — решение, соответствующее начальным условиям $x(t_0) = \tilde{x}_0$, то из неравенства

$$|\tilde{x}_0 - x_0| < \delta \quad (3.167)$$

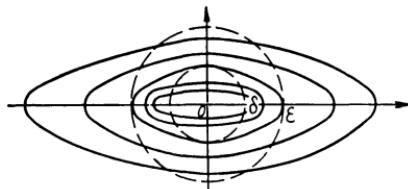


Рис. 34. Пример устойчивого движения по Ляпунову

следует неравенство:

$$|x(t) - x_0| < \epsilon \quad (3.168)$$

при всех $t \geq t_0$. В противном случае точка x_0 называется неустойчивой.

Примером устойчивого по Ляпунову движения может служить движение по очень вытянутым эллипсам (рис. 34).

Если в качестве ϵ взять большую полуось некоторого эллипса, то, чтобы точка при своем движении не вышла за эту ϵ -окрестность точки нуль, в качестве δ (ϵ) необходимо взять малую полуось этого же эллипса. Если же движение происходит по окружностям, то можно принять $\delta = \epsilon$. Такая устойчивость (устойчивость по Ляпунову) нейтральна.

Асимптотическая устойчивость несколько иная. Точка x_0 называется асимптотически устойчивой, если она устойчива по Ляпунову и

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_0.$$

В рассмотренном примере (3.161) точка $r = 0$ была асимптотически устойчива при $p < 0$.

Существует очень распространенная ошибка при определении асимптотической устойчивости — ограничиваться только последним требованием. Такая «асимптотическая» устойчивость может сопровождаться сколь угодно большими всплесками. На рис. 35 изображены решения системы (3.166) в случае, когда x — скаляр. Фазовая плоскость превращается в этом случае просто в ось x , а стационарная точка $x = 0$ в плоскости (x, t) — в прямую $x = 0$. Ясно, что решение $x = 0$ удовлетворяет такому «усеченному» определению асимптотической устойчивости, так как все решения $x_1(t)$, $x_2(t)$ и т. д. близки в начальный момент к нулевому и сходятся к нему при $t \rightarrow \infty$, но устойчивым не является.

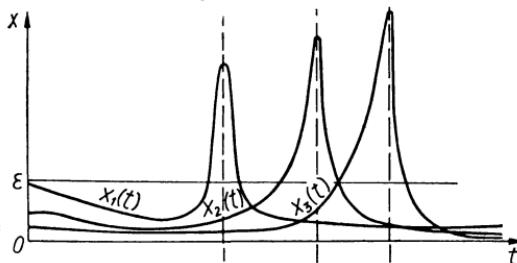


Рис. 35. Решения системы (3.166), если x — скаляр (решение $x = 0$ асимптотически неустойчиво).

Техника исследования на устойчивость. Функция Ляпунова. Существуют два способа исследования устойчивости по Ляпунову: с помощью функции Ляпунова и по собственным числам матрицы соответствующей системы.

Начнем с функции Ляпунова. Идея ее восходит к Пуанкаре, а завершение свое она получила в функции Четаева. Рассмотрим сначала идею Пуанкаре о циклах без контакта. Проиллюстрируем ее на плоскости, на которой задано векторное поле

$$\bar{v}(x, y) = \begin{pmatrix} a(x, y) \\ b(x, y) \end{pmatrix}. \quad (3.170)$$

Замкнутая кривая l называется циклом без контакта, если векторное поле $\bar{v}(x, y)$ ни в одной точке не касается этой кривой. Это значит, что все векторные линии пересекают кривую l , и при этом либо все входят внутрь l , либо все выходят. Если бы часть входила, а часть выходила,

дила, это значило бы, что где-то есть касание. т. е. l — цикл с контактом (рис. 36).

По Пуанкаре l — цикл без контакта, все траектории входят внутрь; l_1 — не является циклом без контакта — траектории входят и выходят.

Таким образом, цикл без контакта играет роль ловушки, если траектории входят внутрь l . Это означает, что внутри l находится сток. Если же траектории выходят из l , то внутри l — источник. На примере плоской задачи рассмотрим идею Ляпунова, которая привела его к построению функции L , названной его именем.

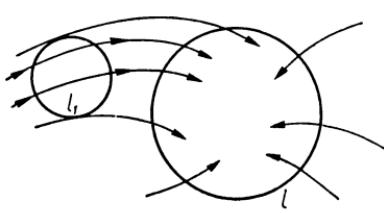


Рис. 36. К идеи Пуанкаре: l — цикл без контакта, все траектории входят внутрь; l_1 — не является циклом без контакта, траектории входят и выходят

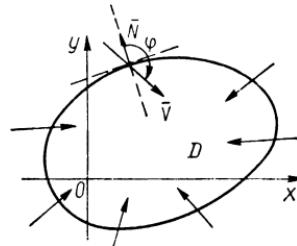


Рис. 37. Вхождение траекторий, образующих тупой угол с нормалью, в замкнутую область D .

Пусть дана на плоскости система уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= b(x, y). \end{aligned} \right\} \quad (3.171)$$

Рассмотрим некоторую функцию $F(x, y)$ и ее линию уровня, например $F(x, y) = c$, образующую замкнутую линию l , ограничивающую область D (рис. 37).

Вычислим

$$\frac{dF}{dt} = \frac{\partial F}{\partial x} \cdot \frac{dx}{dt} + \frac{\partial F}{\partial y} \cdot \frac{dy}{dt} = \frac{\partial F}{\partial x} a + \frac{\partial F}{\partial y} b = (\bar{N}, \bar{v}),$$

где

$$(3.172)$$

$$\bar{N} = \text{grad } F = \left\{ \frac{\partial F}{\partial x}, \frac{\partial F}{\partial y} \right\}; \quad \bar{v} = \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix}.$$

Отсюда видно, что если $\frac{dF}{dt} < 0$, то все траектории, пересекающие линию l , входят внутрь области D , так

как угол φ между нормалью \bar{N} и вектором \bar{v} в этом случае тупой. Предположим теперь, то найдена такая функция F , линии уровня которой охватывают изучаемую стационарную точку (рис. 38).

Эта функция сразу позволяет доказать устойчивость. Задаем ϵ — радиус того круга, который не следует покидать. Строим внутри него линию уровня функции F . Все траектории идут только внутрь этой кривой. Построим теперь круг внутри. Все траектории, начинающиеся внутри этого круга, не могут покинуть область F и уж заведомо ϵ — круг.

Функция $F(x, y)$ является функцией Ляпунова

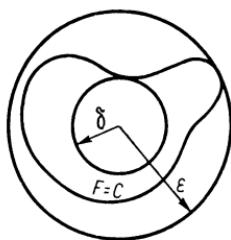


Рис. 38. К построению окружностей ϵ и δ .

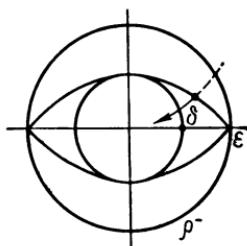


Рис. 39. Один из семейств эллипсов и вписанная и описанная окружности.

Наиболее часто в качестве функции Ляпунова принимают положительно определенную квадратичную форму.

Определим функцию Ляпунова в общем случае. Пусть дана система

$$\frac{dx}{dt} = a(x), \quad (3.173)$$

у которой начало координат является стационарной точкой. Положительно определенная квадратичная форма

$$L(x) = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^n l_{ik} x_i x_k \geq 0 \quad (3.174)$$

называется функцией Ляпунова¹ системы, если

$$\frac{dL}{dt} < 0 \quad (3.175)$$

в достаточно малой окрестности начала координат.

¹ $L(x) = 0$ тогда и только тогда, когда все x_i и x_k равны нулю.

Если для системы существует функция Ляпунова, то очевидно, что стационарная точка устойчива. В самом деле, если возьмем $L = \text{const}$, то получим эллипсы (в случае плоскости). Каждое решение, начинающееся в любой точке этого эллипса, при всех $t > 0$ будет строго внутри него (рис. 39). Понятно, что это обобщение идеи цикла без контакта, хотя здесь имеем не просто один цикл, а последовательность вложенных друг в друга таких циклов.

Функция Ляпунова линейной системы. В случае линейных систем можно получить очень простое необходимое и достаточное условие существования функции Ляпунова, т. е. устойчивости. Если исходная система линейна, т. е.

$$\frac{dx}{dt} = Ax, \quad (3.176)$$

то функция Ляпунова такой системы может быть построена в том и только в том случае, когда все собственные числа матрицы A находятся в левой полуплоскости. Это и есть необходимое и достаточное условие асимптотической устойчивости линейной системы.

Для доказательства используем теорему линейной алгебры о приведении матрицы к каноническому виду. Предположим сначала, что все собственные значения матрицы различны, т. е. она приводится к диагональной форме. Тогда при соответствующей замене переменных данная система

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{k=1}^n a_{ik}x_k, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.177)$$

распадается на серию одномерных уравнений, соответствующих действительным собственным значениям μ_i :

$$\frac{dz_i}{dt} = \mu_i z_i, \quad i = 1, 2, \dots, r < n \quad (3.178)$$

и двумерных:

$$\frac{dx_k}{dt} = p_k x_k - \omega_k y_k; \quad \frac{dy_k}{dt} = \omega_k x_k + p_k y_k, \quad (3.179)$$

соответствующих оставшимся комплексным собственным значениям

$$\lambda_k = p_k \pm i\omega_k. \quad (3.180)$$

¹ Здесь x_k — не те переменные, что в исходной системе, а новые.

В этой системе координат в качестве функции Ляпунова можно взять просто сумму квадратов

$$L = \sum_i z_i^2 + \sum_k (x_k^2 + y_k^2). \quad (3.181)$$

Убедимся в этом. Вычислим:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left(\sum_i z_i^2 \right) &= \sum_i 2z_i \frac{dz_i}{dt} = 2 \sum_i \mu_i z_i^2; \\ \frac{d}{dt} \left(\sum_k (x_k^2 + y_k^2) \right) &= \sum_k [2x_k(p_k x_k - \omega_k y_k) + \\ &+ y_k(\omega_k x_k + p_k y_k)] = 2 \sum_k p_k(x_k^2 + y_k^2). \end{aligned}$$

Для производной функции L получаем

$$\frac{1}{2} \frac{dL}{dt} = \sum_i \mu_i z_i^2 + \sum_k p_k(x_k^2 + y_k^2). \quad (3.182)$$

Если все собственные числа лежат в левой полуплоскости, то всегда найдется такое число $\alpha > 0$, что все они лежат левее $-\alpha$. В качестве $-\alpha$ лучше всего взять самое правое собственное значение (его действительную часть). Обозначим

$$K = \sum_i (-\mu_i) z_i^2 + \sum_k (-p_k)(x_k^2 + y_k^2). \quad (3.183) \quad \underline{129}$$

Так как $(-\mu_i) > 0$ и $(-p_k) > 0$, то $K > 0$, но в то же время $K \geqslant \alpha L$, т. е. система (3.176) устойчива. Более того, покажем, что она асимптотически устойчива.

Дифференциальное неравенство. Априорная оценка. Для построения функции Ляпунова использовалась специфика линейных систем, выражаемая тремя простыми свойствами:

$$L \geqslant 0; \quad \frac{dL}{dt} = -2K; \quad K \geqslant \alpha L. \quad (3.184)$$

Покажем, что любая функция L , обладающая этими тремя свойствами, обязательно экспоненциально убывает со временем. Разделив на $-L$ обе части равенства, выражающего второе свойство функции Ляпунова, получаем

$$-\frac{1}{L} \frac{dL}{dt} = \frac{2K}{L}. \quad (3.185)$$

Проинтегрируем обе части полученного равенства от нуля до t :

$$-\int_0^t \frac{1}{L} \frac{dL}{dt} dt = 2 \int_0^t \frac{K}{L} dt. \quad (3.186)$$

Интеграл в левой части равенства (3.186) может быть найден, если принять L в качестве новой переменной:

$$-\ln L \Big|_0^t = 2 \int_2^t \frac{K}{L} dt. \quad (3.187)$$

Следовательно,

$$\ln \frac{L(0)}{L(t)} = 2 \int_0^t \frac{K}{L} dt. \quad (3.188)$$

Это равенство точное, так как K есть производная от L .

Используем теперь неравенство для K из (3.184)

$$\frac{K}{L} \geq \alpha. \quad (3.189)$$

Из него вытекает оценка для интеграла

$$\int_0^t \frac{K}{L} dt \geq \alpha t. \quad (3.190)$$

130

Следовательно,

$$\ln \frac{L(0)}{L(t)} \geq 2\alpha t,$$

откуда получаем окончательную оценку

$$L(t) \leq L(0) e^{-2\alpha t}. \quad (3.191)$$

Заметим, что если система была одномерна и $-\alpha$ было собственным числом, то оценка (3.191) достигается, следовательно, она неулучшаема. Кроме того, эта оценка получена без сведений о решениях системы, вообще говоря, даже о том существуют ли они. Как уже указывалось, такие оценки называются априорными, т. е. если решение существует, то оно обладает указанными свойствами.

Из формулы (3.191) следует, что при $t \rightarrow \infty$ $L(t) \rightarrow 0$, т. е. имеет место не только устойчивость, но и асимптотическая устойчивость, а темп убывания всего решения в целом определяется самой медленной из компонент (величиной α).

В биологии это перекликается с принципом Либиха, который был сформулирован для удобрений, а потом перенесен в биохимию. Суть его можно выразить примерно так. Бесполезно поливать и поливать участок, если там не хватает, например, калия. Общий урожай определится самым узким местом. Заметим, однако, что принцип Либиха, верный для стационарных систем, может оказаться совсем неверным для систем, находящихся в динамическом равновесии. Так, например, в бочку, уже не новую, наливается вода. Количество воды, помещающейся в ней, зависит от высоты самой низкой планки (это иллюстрация самого Либиха). Но, если скорость наполнения окажется больше скорости вытекания, то уровень воды в бочке будет подниматься.

Нелинейные системы. Обратимся к нелинейным системам:

$$\frac{dx}{dt} = a(x). \quad (3.192)$$

Будем считать, что начало координат — стационарная точка этой системы и, кроме того, выполнены следующие два условия¹.

Во-первых, правая часть $a(x)$ устроена так:

$$a(x) = Ax + b(x), \quad (3.193)$$

где Ax — линейная часть, а вектор $b(x)$ имеет норму

$$|b(x)| \leq C|x|^2, \quad (3.194)$$

т. е. $b(x)$ — содержит квадратичные, кубичные и члены более высокого порядка.

131

Во-вторых, предполагаем, что соответствующая линейная система имеет функцию Ляпунова, т. е. положительно определенную квадратичную форму такую, что ее производная в силу линейной системы отрицательно определена:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{\partial L}{\partial x} Ax = -K, \quad (3.195)$$

где

$$K \geq 2\alpha L. \quad (3.196)$$

В этих предположениях докажем, что функция Ляпунова линейной системы является функцией Ляпунова полной системы.

Для доказательства найдем производную $\frac{dL}{dt}$ в силу полной системы:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{\partial L}{\partial x} (Ax + b(x)) = -K + \frac{\partial L}{\partial x} b(x). \quad (3.197)$$

¹ Напомним, что x и a — векторы.

Обозначим

$$-K + \frac{\partial L}{\partial x} b(x) = -\tilde{K} \quad (3.198)$$

и докажем, что в достаточно малой окрестности начала координат величина K удовлетворяет неравенству, аналогичному (3.189), но с числом β (вместо α):

$$\frac{\tilde{K}}{L} \geq 2\beta. \quad (3.199)$$

В самом деле,

$$\frac{\tilde{K}}{L} = \frac{K - \frac{\partial L}{\partial x} b(x)}{L} \geq 2\alpha - \left| \frac{\frac{\partial L}{\partial x} b(x)}{L} \right|. \quad (3.200)$$

Оценим норму второго слагаемого. Для этого кроме условия (3.194) используем то, что $|L| \sim |x|^2$, а следовательно, $\left| \frac{dL}{dx} \right| \sim 2|x|$.

Тогда

$$\frac{\tilde{K}}{L} \geq 2\alpha - \frac{2|x|C|x|^2}{|x|^2} = 2(\alpha - C|x|). \quad (3.201)$$

При достаточно малом x величина $\alpha - C|x|$ будет положительной и может играть роль β в неравенстве (3.199).

На основании равенств (3.197) — (3.199) можно записать:

$$\frac{dL}{dt} = -\tilde{K},$$

где

$$\frac{\tilde{K}}{L} \geq 2\beta$$

в некоторой достаточно малой окрестности начала координат. Поэтому

$$L \leq L_0 e^{-2\beta t}. \quad (3.202)$$

Таким образом, начало координат для полной системы также является не только устойчивой, но и асимптотически устойчивой стационарной точкой.

Заметим, что при уменьшении $|x|$, т. е. уменьшении размеров окрестности стационарной точки, число $\beta \rightarrow \alpha$, свойства полной системы становятся все более похожими на свойства линейной. При увеличении окрестности их свойства все более отличаются и существует критический размер окрестности $|x| < r$ при $r = \frac{\alpha}{C}$, так как при $|x| \geq r$ $\beta \leq 0$.

Это хорошо иллюстрируется таким элементарным уравнением:

$$\frac{dr}{dt} = -\omega r + Cr^2. \quad (3.203)$$

Если взять линейную систему

$$\frac{dr}{dt} = -\alpha r, \quad (3.204)$$

то при любых начальных условиях рано или поздно попадаем в сколь угодно малую окрестность начала

Рис. 40. Пределочный цикл, ограничивающий область притяжения стационарной точки

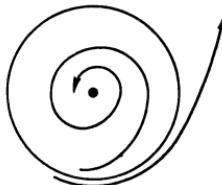
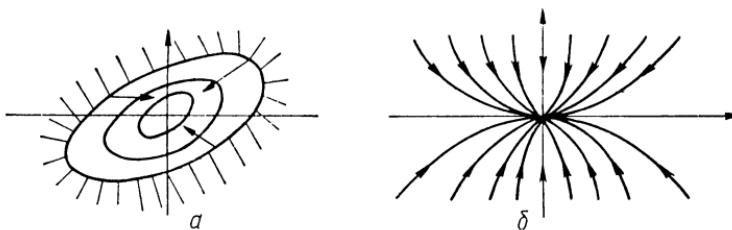


Рис. 41. К определению устойчивости (стационарная точка — узел): а — функция Ляпунова противоположна по знаку функции Четаева; б — устойчивый узел.



133

координат, так как

$$r = r_0 e^{-\alpha t} \rightarrow 0 \quad \text{при } t \rightarrow \infty. \quad (3.205)$$

У полной системы существует окрестность начала координат $r \leqslant \frac{\alpha}{C}$, где она ведет себя также, но если $|x| > \frac{\alpha}{C}$, то ничего общего у этих систем нет. (рис. 40).

Функция Четаева. Построение функции Ляпунова возможно, если стационарная точка устойчива. Тогда положительная определенность функции L , а также тот факт, что она убывает в силу уравнений движения, означает, что имеем «пресс» из эллипсов, которые «вдавливают» любую траекторию в начало координат (стационарную точку) (рис. 41, а).

Если же имеет место неустойчивость, тогда нельзя найти функцию, которая положительна и монотонно убывает,— таких функций просто не существует. Н. Г. Четаев предложил идею, по которой следует

отбросить требование положительности и оставить в чистом виде идею монотонности. Если функция окажется знакопостоянной, то получается случай Ляпунова, если же нет, то можно доказать неустойчивость.

В качестве примера рассмотрим линейную систему на плоскости, уже приведенную к диагональной форме, причем ограничимся случаем действительных корней. Он достаточно выявляет основные идеи:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \lambda x; \\ \frac{dy}{dt} = \mu y. \end{array} \right\} \quad (3.206)$$

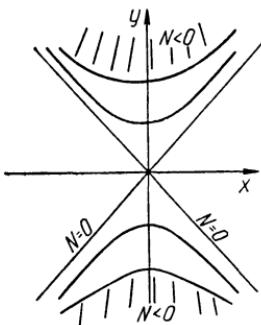
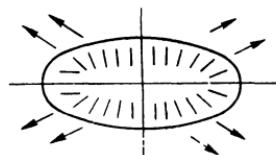


Рис. 42. К определению неустойчивости (стационарная точка — седло)

Рис. 43. К определению полной неустойчивости.



Рассмотрим частный случай. Положим:

$$N = \lambda x^2 + \mu y^2 \quad (3.207)$$

и убедимся, что эта функция монотонно возрастает вдоль любой траектории системы. В самом деле,

$$\frac{dN}{dt} = 2\lambda x \frac{dx}{dt} + 2\mu y \frac{dy}{dt} = 2[\lambda^2 x^2 + \mu^2 y^2] > 0. \quad (3.208)$$

Разберем три различных случая.

1. Устойчивость ($\lambda < 0, \mu > 0$; стационарная точка — узел, рис. 41). В этом случае функция N строго отрицательна, а ее производная строго положительна. Поэтому, если положить

$$L = -N, \quad (3.209)$$

то получим функцию Ляпунова.

2. Неустойчивость ($\lambda > 0, \mu < 0$, стационарная точка — седло, рис. 42). В этом случае функции Ляпунова нет, но N монотонно растет на любой траектории. Функ-

ция N имеет как линии уровня $N < 0$, так и линии уровня $N > 0$. Их разделяет пара прямых, соответствующая линии уровня $N = 0$.

Поведение функции N весьма различно в области $N < 0$ и в области $N > 0$. И в той и другой области N монотонно возрастает. Но это значит, что если траектория начинается в точке, где $N > 0$, то она уже никогда этой области не покинет, а напротив, будет уходить в области со все большим значением N .

Наоборот, в области $N < 0$ траектории переходят ко «все менее отрицательным» значениям N и рано или поздно эту область покидают, кроме одной-единственной траектории — сепаратрисы $x = 0$, целиком расположенной в области отрицательных значений N .

3. Полная неустойчивость ($\lambda > 0$, $\mu > 0$; стационарная точка — снова узел, но неустойчивый, рис. 43). В этом случае линии уровня N опять становятся эллипсами, но эллипсы не сжимаются, а разбухают.

Полезно обратить внимание на то, что эта картина получается из картины устойчивости изменением знака времени, т. е. геометрия траекторий та же самая, а движение по ним происходит в противоположном направлении.

Функция Четаева для линейной системы. Как и в случае функции Ляпунова, будем считать, что линейная система приведена к диагональному виду:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dz_i}{dt} = \mu_i z_i; \\ \frac{dx_k}{dt} = p_k x_k - \omega_k y_k; \\ \frac{dy_k}{dt} = \omega_k x_k + p_k y_k, \end{array} \right\} \quad (3.210)$$

где первые r корней $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_r$ действительные, а остальные корни ($p_k \pm i\omega_k$) комплексны.

Разница состоит в том, что уже не предполагается, что все μ_i и p_k отрицательны. Они могут быть любых знаков — лишь бы не было ни одного нуля.

По полной аналогии с двумерным случаем строим общую функцию Четаева

$$N = \sum_i \mu_i z_i^2 + \sum_k p_k (x_k^2 + y_k^2). \quad (3.211)$$

Подчеркнем разницу с построением функции Ляпунова — там берется сумма квадратов, причем эта сумма

всегда положительна. Квадраты переменных умножаются на μ_i и p_k , которые могут быть как положительными, так и отрицательными. Поэтому в сумме, определяющей N , могут встретиться слагаемые разных знаков. Убедимся, что в производной все слагаемые будут одного знака, а именно положительны. Выкладка вполне аналогична проведенной ранее для функции Ляпунова, так как использует только факт постоянства чисел μ_i , p_k , ω_k , а не их знак.

Приведем результат

$$\frac{1}{2} \frac{dN}{dt} = \sum_i \mu_i^2 z_i^2 + \sum_k p_k^2 (x_k^2 + y_k^2). \quad (3.212)$$

Итак, проявилась центральная идея — общая для понятий функции Ляпунова и функции Четаева — дифференцирование по времени приводит к умножению квадратов переменных (это относится, разумеется, только к диагональной форме линейной системы) на действительные части собственных чисел μ_i и p_k . Эти числа не зависят от нашего выбора — они определяются системой и могут быть разных знаков. С этого момента методы А. М. Ляпунова и Н. Г. Четаева расходятся.

Следуя А. М. Ляпунову, можно обеспечить положительность функции L и тогда производная может оказаться отрицательной, а может знакопеременной. В первом случае можно доказать (именно это и было выше сделано) асимптотическую устойчивость, во втором случае ничего определенного утверждать нельзя.

Напротив, следуя Н. Г. Четаеву, обеспечивается положительность производной и оказывается, что устойчивость или неустойчивость определяются знаком функции Четаева: если эта функция строго отрицательна, то система устойчива, если же она положительна хотя бы в одной точке, то система неустойчива (доказательство этого утверждения довольно просто, но требует некоторой специальной подготовки).

Убедимся, что для N справедливо дифференциальное неравенство

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{dN}{dt} = K, \quad (3.213)$$

где

$$K < \alpha N, \quad (3.214)$$

вполне аналогичное таковому для функции L . Разница, и притом существенная, состоит в том, что функция L

существует только для тех линейных систем, у которых все собственные числа лежат в левой полуплоскости. Для существования функции N достаточно, чтобы не было собственных чисел на мнимой оси.

Нетрудно показать, что дифференциальное неравенство будет выполнено, если положить

$$\alpha = \min(|\mu_i|, |p_k|). \quad (3.215)$$

Ясно, что α обращается в нуль тогда и только тогда, когда хотя бы одно из собственных чисел лежит на мнимой оси. Такое утверждение называется критическим случаем устойчивости.

Вполне понятно, что в этом случае функция Четаева не существует. Более точно существует функция Четаева в ослабленном смысле — ее производная неотрицательна, но может обращаться в нуль на целой прямой (или даже целой плоскости — в случае чисто мнимого корня). Такая «ослабленная» функция Четаева не помогает при исследовании устойчивости. Пример подобной ситуации уже был рассмотрен (см. 3.161), где устойчивость определяли квадратичные и кубичные члены — ситуация, типичная для критических случаев.

Если $\alpha \neq 0$, то функция Четаева дает для таких систем полный ответ на вопрос об устойчивости.

Функция Четаева для нелинейной системы. Повторяя почти дословно аналогичное рассуждение для функции Ляпунова можно показать, что функция Четаева линеаризованной системы остается функцией Четаева и для полной, нелинейной системы, т. е.

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{dN}{dt} = K, \quad (3.216)$$

где

$$K > \beta N. \quad (3.217)$$

Здесь изменяется только константа β и следует учесть, что неравенство выполнено не во всем пространстве, как для линейной системы, а только в достаточно малой окрестности стационарной точки.

Рассмотрим достаточное условие неустойчивости. Пусть система

$$\frac{dx}{dt} = a(x)$$

имеет функцию Четаева $N(x)$ такую, что

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{dN}{dt} = K(x), \quad \text{где } K(x) > \beta N.$$

Предположим, что существует точка x_0 , в которой функция N положительна:

$$N(x_0) > 0. \quad (3.218)$$

Докажем, что стационарная точка неустойчива. Решение $x(t)$, начинающееся в точке x_0 , лежит целиком в области $N(x) > 0$, так как $N(x)$ может только возрастать. Оценим поведение $N(x)$ вдоль траектории $x(t)$. По определению $N(x)$

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = 2 \frac{K}{N}. \quad (3.219)$$

Совершенно так, как в случае устойчивости, интегрируем (3.219) от нуля до t :

$$\int_0^t \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} dt = 2 \int_0^t \frac{K}{N} dt.$$

По полной аналогии

$$\ln \frac{N(t)}{N(0)} > 2\beta t. \quad (3.220)$$

Разница (и решающая) состоит только в знаке перед логарифмом. Именно эта разница и приводит к экспоненциальному возрастанию $N(t)$:

$$N(t) > N_0 e^{2\beta t}. \quad (3.221)$$

138 Так как $N(x)$ — квадратичная форма относительно x , то верна оценка

$$N(x) < P |x|^2, \quad (3.222)$$

где

$$P = \max(|\mu_i|, |\rho_k|).$$

Следовательно, норма вектора $x(t)$ также экспоненциально возрастает со временем:

$$|x| > Ce^{\beta t}. \quad (3.223)$$

Ясно, что это рассуждение годится для любой траектории, начинающейся в области, где $N(x) > 0$. Интуитивно уже ясно, что стационарная точка неустойчива, если есть такие решения с быстро растущей нормой. Это нетрудно доказать и вполне строго.

Алгоритм исследования на устойчивость. Для приложений полезно иметь простую схему исследования на устойчивость. Приведем ее сначала для практически важного случая систем на плоскости:

$$\frac{dx}{dt} = a(x, y); \quad \frac{dy}{dt} = b(x, y). \quad (3.224)$$

Первый этап — отыскание стационарных режимов. Стационарные точки определяются из системы двух уравнений

$$a(x, y) = 0; \quad b(x, y) = 0$$

с двумя неизвестными. Вообще говоря, эта система может иметь много решений: например, если $a(x, y)$ и $b(x, y)$ — кубические многочлены, то система имеет девять решений, часть из которых может быть комплексными. Если же правые части не алгебраические функции, а трансцендентные, т. е. содержат, например, тригонометрические функции, то решений может быть бесконечно много. С математической точки зрения все стационарные точки равноправны и каждую из них необходимо далее исследовать независимо. Однако нередко существуют специальные причины, выделяющие какую-нибудь стационарную точку среди прочих.

Второй этап — линеаризация системы. Следует выбрать конкретную стационарную точку (x_0, y_0)

$$a(x_0, y_0) = 0; \quad b(x_0, y_0) = 0$$

и затем построить для нее линеаризованную систему. Для наших целей достаточно вычислить матрицу этой системы

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial a}{\partial x} & \frac{\partial a}{\partial y} \\ \frac{\partial b}{\partial x} & \frac{\partial b}{\partial y} \end{array} \right) \Big|_{\substack{x=x_0 \\ y=y_0}}. \quad (3.225) \quad 139$$

Практически целесообразно бывает независимо найти матрицу производных в произвольной точке (x, y) , а затем подставлять вместо x и y координаты той стационарной точки, которая изучается на этом этапе.

Третий этап — нахождение собственных чисел линеаризованной системы. Решаем квадратное уравнение

$$\begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (3.226)$$

Если раскрыть это уравнение

$$\lambda^2 - S\lambda + D = 0, \quad (3.227)$$

то выясняется, что характер корней определяется не всеми четырьмя числами a_{ik} , а всего лишь двумя комбинациями:

$$\left. \begin{aligned} S &= a_{11} + a_{22}; \\ D &= a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}, \end{aligned} \right\} \quad (3.228)$$

представляющими след матрицы A (сумма диагональных элементов) и ее определитель. Для установления факта устойчивости или неустойчивости квадратное уравнение можно и не решать — все определяется знаками чисел S и D .

Из формулы Виета известно, что

$$S = \lambda_1 + \lambda_2; \quad D = \lambda_1 \lambda_2, \quad (3.229)$$

где S — сумма; D — произведение корней. Поэтому условие отрицательности действительных частей собственных чисел приводит к простому условию устойчивости

$$S < 0; \quad D > 0. \quad (3.230)$$

Любые другие комбинации знаков приводят к неустойчивости.

Изучение стационарных точек систем в n -мерном пространстве

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = a_1(x_1, x_2, \dots, x_n); \\ \frac{dx_2}{dt} = a_2(x_1, x_2, \dots, x_n); \\ \dots \dots \dots \dots \dots; \\ \frac{dx_n}{dt} = a_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \end{array} \right\} \quad (3.231)$$

140

в принципе приводится так же, но выкладки, конечно, становятся более громоздкими.

Первый этап — отыскание стационарных точек. Система уравнений

$$\left. \begin{array}{l} a_1(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0; \\ a_2(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0; \\ \dots \dots \dots \dots \dots; \\ a_n(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0 \end{array} \right\} \quad (3.232)$$

обычно имеет много решений. Даже в простейшем случае, когда все a_i суть многочлены второго порядка от своих переменных, система имеет 2^n корней. Конечно, часть из них (или даже все) может быть комплексными, но это вовсе не упрощает работы по отысканию стационарных режимов. Практически это невозможно сделать без современной вычислительной техники.

Второй этап — линеаризация системы остается вполне элементарным и в общем случае. Матрицу линеаризованной системы разумно вычислять в общем виде:

$$A = (a_{ik}) = \left(\left(\frac{\partial a_i}{\partial x_k} \right) \right) = \begin{bmatrix} \frac{\partial a_1}{\partial x_1} & \frac{\partial a_1}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial a_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial a_2}{\partial x_1} & \frac{\partial a_2}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial a_2}{\partial x_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\partial a_n}{\partial x_1} & \frac{\partial a_n}{\partial x_2} & \dots & \frac{\partial a_n}{\partial x_n} \end{bmatrix} \quad (3.233)$$

и только потом найти матрицу A_0 в данной стационарной точке x_0 подстановкой вместо аргументов координат этой стационарной точки

$$A_0 = \left(\left(\frac{\partial a_i}{\partial x_k} \right) \right) \Big|_{x=x_0}.$$

Третий этап — нахождение собственных чисел. Совершенно аналогично двумерному случаю составляют характеристическое, или весовое, уравнение для собственных чисел λ :

$$\begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & a_{nn} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (3.234)$$

Вычислить числа λ_i можно многими разными способами. Не предрешая вопроса о том, как это сделано, сформулируем окончательный результат.

Если все корни лежат строго в левой полуплоскости — стационарная точка асимптотически устойчива (теорема Ляпунова).

Если хотя бы один корень лежит в правой полуплоскости — система неустойчива (теорема Четаева).

Наконец, остается еще одна логическая возможность — критический случай: все корни лежат в левой полу平面, но некоторые расположены на мнимой оси.

В этом довольно редком в физике, но весьма важном для биологических моделей, случае вопрос не может быть решен в рамках линейного приближения и необходимо развивать значительно более тонкие и гибкие методы исследования.

Глава 4

**ЭЛЕМЕНТЫ
КАЧЕСТВЕННОЙ
ТЕОРИИ
ДИФФЕРЕН-
ЦИАЛЬНЫХ
УРАВНЕНИЙ**

**4.1. ФАЗОВЫЙ
ПОРТРЕТ СИСТЕМЫ**

Фазовое пространство. Математические модели, адекватно описывающие процессы в биосистемах, представляют собой редкое исключение. Таким образом, возникает больше оснований для досконального изучения каждой такой модели. Нерационально, в частности, строить одно решение, а более разумно изучить все возможные решения — регулярные и особые.

В математике существует понятие *фазового портрета системы*. Обычно под этим понимают следующее. Рассматривается автономная система

$$\frac{dx}{dt} = a(x) \quad (4.1)$$

и строятся в n -мерном пространстве R_n (его обычно называют *фазовым пространством системы*) все траектории, все решения этой системы. Разумеется, если пространство R_n трехмерно, а тем более четырехмерно, то фактическое построение невозможно. Реально построение проводится для систем на плоскости, да и то для сравнительно простых (рис. 44). Тем не менее само понятие такого построения весьма полезно.

Разберем подробнее понятие фазового пространства. Выше уже разбирались одномерные механические системы. Уравнение Ньютона для материальной точки есть уравнение второго порядка

$$m \frac{d^2x}{dt^2} = f(x). \quad (4.2)$$

При математическом изучении удобно записать его в виде системы двух уравнений, введя новую переменную — импульс:

$$m \frac{dx}{dt} = p, \quad (4.3)$$

и понятие потенциальной энергии

$$U(x) = - \int f(x) dx. \quad (4.4)$$

При этом естественно возникает понятие гамильтониана (в данном конкретном случае это просто полная энергия системы, однако в других случаях это будет значительно более сложное и глубокое понятие):

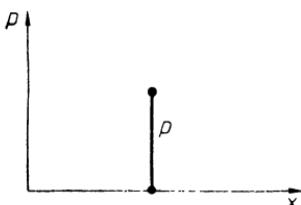


Рис. 44. Положение точки в фазовом пространстве.

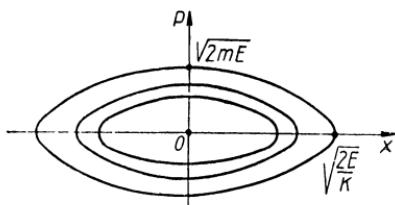


Рис. 45. Фазовый портрет гармонического осциллятора.

$$H(p, x) = \frac{p^2}{2m} + U(x), \quad (4.5)$$

при помощи которого система записывается в изящной форме

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial x}; \\ \frac{dx}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial p}. \end{aligned} \right\} \quad (4.6)$$

Естественно рассмотреть плоскость (p, x), которая в сущности является фазовым пространством, но уже не является геометрическим пространством.

Собственно механическое движение по-прежнему совершается вдоль единственной прямой. Но изображение этого движения полнее и понятнее на плоскости.

Именно поэтому в самом названии — фазовое пространство — подчеркивается отличие от более «бедного» (менее «информационного») геометрического пространства.

В механике принято говорить о числе степеней свободы, понимая под каждой степенью свободы пару переменных — импульс p и координату x . Однако в еще более сложных и многоплановых биологических задачах, куда могут на равных правах входить такие величины, как геометрическое положение, импульс, численность популяции, концентрации химических соединений, напряженности магнитных и электрических полей, целесообразно использовать самое общее (совпадающее с математическим) понятие фазового пространства.

Фазовый портрет гамильтоновой системы на плоскости.

В гл. 3 показано, что гамильтоновы системы на плоскости допускают интегрирование в квадратурах. Первый шаг этого интегрирования — построение первого интеграла. Рассмотрим простейшие примеры.

Гармонический осциллятор.

Рис. 46. Фазовый портрет физического маятника (l_1 и l_2 — сепаратриссы).

Эта задача подробно рассмотрена в гл. 3 (3.1). Здесь напомним вкратце полученные результаты.

Полная энергия гармонического осциллятора (гамильтониана) есть сумма кинетической и потенциальной энергий

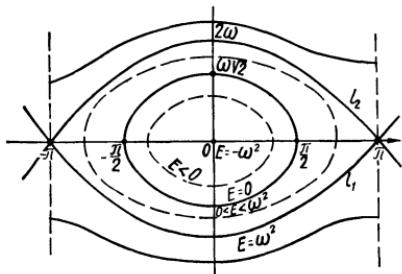
$$H(p, x) = \frac{p^2}{2m} + \frac{kx^2}{2},$$

причем гармонический осциллятор отличается от всех механических систем простотой потенциальной функции, которая получается из закона

$$f(x) = -kx, \quad (4.7)$$

выражающего пропорциональность между силой и растяжением. Этот закон хорошо описывает стальные пружины и резиновые жгуты при небольших растяжениях. Поэтому простейшая реализация гармонического осциллятора — это груз массы m , закрепленный на пружине.

Траектории на фазовой плоскости совпадают с линиями уровня гамильтониана



$$\frac{p^2}{2m} + \frac{kx^2}{2} = E. \quad (4.8)$$

Нетрудно видеть (рис. 45), что это семейство эллипсов

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{p^2}{b^2} = 1, \quad (4.9)$$

причем полуоси этих эллипсов выражаются через m , k и E так:

$$a = \sqrt{\frac{2E}{k}}; \quad b = \sqrt{2mE}. \quad (4.10)$$

Видно, что при увеличении коэффициента k эллипс вытягивается вдоль оси x .

Физический маятник. Выпишем гамильтониан

$$H(p, \varphi) = \frac{p^2}{2} - \omega^2 \cos \varphi. \quad (4.11)$$

Его линии уровня образуют фазовый портрет системы (рис. 46).

Особенный интерес представляют линии уровня гамильтониана, проходящие через его особые точки. Эти точки находятся из условия обращения в нуль градиента H :

$$\frac{\partial H}{\partial p} = 0; \quad \frac{\partial H}{\partial \varphi} = 0, \quad (4.12) \text{--- } 145$$

т. е. соответствуют стационарным точкам системы.

Запишем систему (4.12) подробнее для случая, когда $H(p, \varphi)$ задано формулой (4.11):

$$p = 0; \quad \sin \varphi = 0. \quad (4.13)$$

Видно, что все решения лежат на оси φ . Кроме того, решений оказывается бесконечно много. Более точно,

$$p = 0, \quad \varphi = n\pi \quad (4.14)$$

образуют бесконечную последовательность, так как можно брать любое целое n положительное, отрицательное и нуль. Четным значениям n соответствуют положения нейтрального равновесия, нечетным — седловые точки, соединенные сепаратрисами — верхней и нижней.

Таким образом, единая линия уровня гамильтониана,

$$\frac{p^2}{2} - \omega^2 \cos \varphi = \omega^2 \quad (4.15)$$

состоит из двух стационарных точек c_- и c_+ и двух сепаратрисс, соединяющих эти седловые точки.

Можно думать, что именно пример физического маятника обусловил название «фазовое пространство». В этом случае точки, отличающиеся сдвигом на 2π по фазе φ , физически эквивалентны, поэтому правильное фазовое пространство в нашем случае — это не плоскость, а цилиндр бесконечной высоты вдоль оси p и шириной всего лишь 2π по фазовой переменной φ .

Фактически есть только две стационарные точки, а вовсе не бесконечное множество. Седловые точки c_+ и c_- разделились потому, что разрез цилиндра и разворачивание его на плоскость произведены именно по этой вертикали.

В некоторых случаях разрез удобно провести через начало координат.

Алгебраический гамильтониан. Весьма широкий класс фазовых портретов возникает, если в качестве гамильтониана $H(x, y)$ взять алгебраническую функцию — многочлен от переменных x и y :

$$H(x, y) = \sum_{k,n} a_{kn} x^k y^n. \quad (4.16)$$

146 Приведем прием построения систем практически любой сложности, основанный на простом утверждении — произведение двух многочленов есть многочлен:

$$P_1(x, y) P_2(x, y) = P(x, y). \quad (4.17)$$

Рассмотрим частный пример, фактически уже разобранный выше:

$$P(x, y) = \frac{(x - x_0)^2}{a^2} + \frac{(y - y_0)^2}{b^2} - 1. \quad (4.18)$$

Это, конечно, гармонический осциллятор, но с точкой равновесия (x_0, y_0) . Так как числа a и b произвольны, то можно эллипс как угодно вытягивать или сжимать вдоль осей x и y .

Построим теперь гамильтониан H , перемножив несколько таких множителей P с различными параметрами x_0, y_0, a, b :

$$H = P_1(x, y) P_2(x, y) \dots P_n(x, y).$$

Эти простые многочлены порождают неожиданно богатый класс систем. Заметим только, что линия уровня $H = 0$ распадается на n эллипсов:

$$P_1 = 0, P_2 = 0, \dots, P_n = 0.$$

Если эллипсы пересекаются, то точки пересечения являются седловыми точками.

Приведем графический пример широких возможностей, которые открывают этот элементарный прием (рис. 47).

Комбинируя различные множители, можно получить весьма прихотливые линии уровня. Следует только помнить, что траектории и линии уровня — это не одно и то же. Все траектории лежат на линиях уровня гамильтониана, однако линия уровня может состоять из нескольких траекторий.

Фазовый портрет линейной системы. Седло, узел, фокус. Особая роль, которую играют линейные системы

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x + \beta y; \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma x + \delta y, \end{aligned} \right\} \quad (4.19)$$

Рис. 47. Фазовый портрет, где гамильтониан системы — многочлен шестнадцатого порядка.

147



вынуждает к полному разбору всех типов поведения, которые могут встретиться при изучении линейных систем.

Необходимость полного исследования вытекает из двух соображений.

Первое соображение — роль первого интеграла. Если система имеет первый интеграл, то фазовый портрет получается, если найти все линии его уровня.

Второе соображение — линейные системы являются частным случаем однородных.

Разделив одно уравнение системы (4.19) на другое, получаем однородное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\gamma x + \delta y}{\alpha x + \beta y}, \quad (4.20)$$

определяющее геометрию, т. е. фазовый портрет системы. Исключая y из уравнения (4.20) и вводя новую перемен-

ную $y = ux$, стандартным способом найдем первый интеграл.

Поскольку

$$dy = xdu + udx,$$

то после подстановки в уравнение (4.20) получим

$$x \frac{du}{dx} + u - \frac{\gamma + \delta u}{\alpha + \beta y} = 0.$$

Разделив переменные, получаем

$$\frac{dx}{x} + \frac{\beta u + \alpha}{\beta u^2 + (\alpha - \delta)u - \gamma} du = 0. \quad (4.21)$$

Чтобы проинтегрировать это уравнение, следует разложить множитель перед du на элементарные дроби

$$\frac{\beta u + \alpha}{\beta u^2 + (\alpha - \delta)u - \gamma} = \frac{n_1}{u - u_1} + \frac{n_2}{u - u_2}. \quad (4.22)$$

Заметим, прежде всего, что нули знаменателя — это аналог стационарных точек. Им соответствуют прямолинейные решения

148

$$y = kx$$

$$(k = u_1 \text{ или } k = u_2)$$

исходного уравнения (4.20). Угловой коэффициент k можно найти, подставляя $y = kx$ в уравнение (4.20) и решая получающееся квадратное уравнение

$$k = \frac{\gamma + \delta k}{\alpha + \beta k}. \quad (4.23)$$

Это уравнение совпадает, конечно, с уравнением для корней знаменателя в левой части (4.22). Его решения таковы:

$$k_1 = u_1 = \frac{\delta - \alpha + \sqrt{(\delta - \alpha)^2 + 4\beta\gamma}}{2\beta}; \quad (4.24)$$

$$k_2 = u_2 = \frac{\delta - \alpha - \sqrt{(\delta - \alpha)^2 + 4\beta\gamma}}{2\beta}. \quad (4.25)$$

Несложно найти также коэффициенты n_1 и n_2 :

$$n_1 = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \frac{\alpha + \delta}{\sqrt{(\alpha - \delta)^2 + 4\beta\gamma}}; \quad (4.26)$$

$$n_2 = \frac{1}{2} - \frac{1}{2} \frac{\alpha + \delta}{\sqrt{(\alpha - \delta)^2 + 4\beta\gamma}}. \quad (4.27)$$

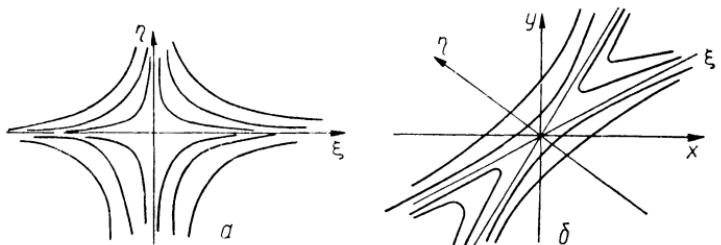


Рис. 48. Седловая точка; семейство гипербол ($m = -1$):
а — в осях ξ, η ; б — в осях x, y

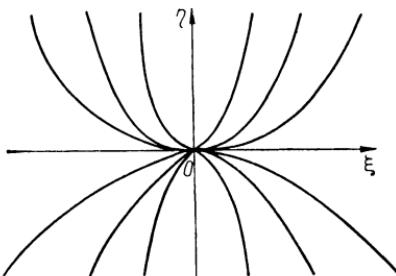


Рис. 49. Узел; семейство парабол ($m = 2$).

149

Полезно заметить, что

$$n_1 + n_2 = 1. \quad (4.28)$$

Проводя интегрирование (4.21) с учетом (4.22) получим:

$$\ln|x| + n_1 \ln|u - u_1| + n_2 \ln|u - u_2| = \ln \tilde{C}.$$

Потенцируя и учитывая, что $n_1 + n_2 = 1$, а $y = ux$, получаем первый интеграл в явном виде

$$(y - u_1 x)^{n_1} (y - u_2 x)^{n_2} = \tilde{C}. \quad (4.29)$$

После этого построение фазового портрета — семейства кривых при всех значениях C — производится легко.

Случай действительных корней. Построение фазового портрета существенно упрощается, если использовать понятие косоугольной системы координат. Тогда вполне понятен переход в новую систему координат, если

взять в качестве новых осей прямолинейные инвариантные решения:

$$\begin{aligned}\xi &= y - u_1 x; \\ \eta &= y - u_2 x.\end{aligned}\quad (4.30)$$

В новой системе координат первый интеграл записывается просто:

$$\xi^{n_1} \eta^{n_2} = \tilde{C}. \quad (4.31)$$

Удобнее переписать это уравнение в форме, разрешенной относительно η :

$$\eta = C \xi^m, \quad (4.32)$$

где показатель $m = \frac{n_2}{n_1}$.

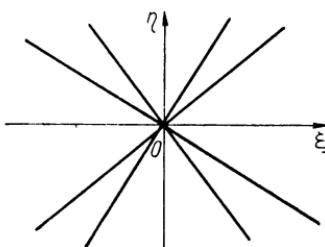


Рис. 50. Границный случай
($m = 1$).

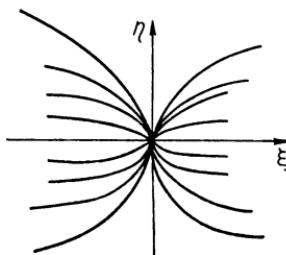


Рис. 51. Узел ($m < 1$).

Качественную картину определяет именно показатель m , точнее его знак.

1. Если m отрицательно, то кривые образуют семейство, похожее на семейство гипербол (рис. 48).

2. Если $m > 0$, то в качестве ориентира можно принять $m = 2$. В этом случае получается семейство парабол (рис. 49).

Однако при положительных m возможны различные варианты. При $m = 1$ получаем так называемый дикаритический узел, когда кривые (в данном случае просто прямые) имеют разные касательные (рис. 50).

Это значение $m = 1$ разделяет два типа фазовых портретов. При $m > 1$ все кривые касаются оси ξ (рис. 49). При $m < 1$ они касаются оси η (рис. 51). Поэтому при переходе через единицу роли осей меняются.

Общее правило звучит достаточно просто: при $m > 0$ кривые семейства касаются той инвариантной прямой $y = kx$, которой соответствует меньший показатель n .

Случай комплексных корней. Фокус. С аналитической точки зрения изложенный метод отыскания первого интеграла приводит к цели и в случае комплексных корней u_1 и u_2 в (4.22)

$$(y - u_1 x)^{n_1} (y - u_2 x)^{n_2} = C. \quad (4.33)$$

Приведем это выражение к действительной форме. Заметим прежде всего, что u_1 и u_2 комплексно сопряженные величины:

$$u_1 = k + il; \quad u_2 = k - il, \quad (4.34)$$

так как это два корня квадратного уравнения с действительными коэффициентами. Числа n_1 и n_2 также комплексно сопряжены.

Удобно ввести обобщенные полярные координаты r , φ :

$$\left. \begin{aligned} y - kx &= r \cos \varphi; \\ lx &= r \sin \varphi. \end{aligned} \right\} \quad (4.35)$$

Тогда

$$y - u_1 x = r (\cos \varphi - i \sin \varphi) = r e^{-i\varphi}, \quad (4.36)$$

аналогично

$$y - u_2 x = r (\cos \varphi + i \sin \varphi) = r e^{i\varphi}. \quad (4.37)$$

Подставляя (4.36) и (4.37) в выражение (4.33) для первого интеграла, получим в квазиполярной системе координат

$$r^{n_1+n_2} e^{i\varphi(n_2-n_1)} = C. \quad (4.38)$$

Напомним, что независимо от действительности или комплексности корней,

$$n_1 + n_2 = 1.$$

Разность $n_2 - n_1$, действительная в случае действительных корней, оказывается чисто мнимой для корней комплексных. Обозначим ее (см. 4.26 и 4.27)

$$n_2 - n_1 = i\omega. \quad (4.39)$$

Поэтому для первого интеграла получается простое выражение

$$r e^{-\omega\varphi} = C. \quad (4.40)$$

Следовательно, фазовый портрет системы есть однопараметрическое семейство спиралей

$$r = C e^{\omega\varphi}.$$

Переписав C в форме $C = e^{-\omega\Phi_0}$, получим, что все эти спирали получаются из одной поворотами на всевозможные углы Φ_0 :

$$r = e^{\omega(\varphi - \Phi_0)}. \quad (4.41)$$

Следует, однако, помнить, что r и φ — это полярные координаты не в исходной, а в новой системе координат ξ , η :

$$\left. \begin{array}{l} \xi = y - kx; \\ \eta = lx, \end{array} \right\} \text{или} \quad \left. \begin{array}{l} x = \frac{1}{l} \eta; \\ y = \xi + \frac{1}{k} \eta. \end{array} \right\} \quad (4.42)$$

Поэтому спирали в зависимости от величины k и l могут быть вытянуты по направлению одной из осей ξ или η (рис. 52).

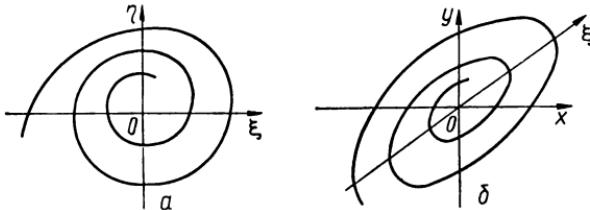


Рис. 52. Фазовый портрет системы для случая комплексных корней: а — в осях ξ , η ; б — в осях x , y .

Приведенные выкладки позволяют совершенно точно получить фазовый портрет системы, построив одну-единственную интегральную кривую.

Все остальные кривые получаются из нее подобным преобразованием. Это соображение относится не только к случаю действительных, но и к случаю комплексных корней. Формула

$$r = Ce^{\omega\varphi} = e^{\omega(\varphi - \Phi_0)},$$

где

$$\Phi_0 = -\frac{1}{\omega} \ln C,$$

показывает, что растяжение в C раз равносильно (для спиралей) повороту на угол Φ_0 .

Соотношение геометрии и кинетики. Построение линий уровня первого интеграла не позволяет установить характер движения — по заданной кривой можно двигаться быстрее или медленнее и даже в противополож-

ную сторону. Поэтому в линейных системах полезно дополнить геометрическую картину простейшими кинетическими соображениями.

Рассмотрим прямолинейное решение

$$y = kx$$

и подставим его в первое уравнение системы (4.19). Получим известное уравнение

$$\frac{dx}{dt} = \lambda x, \quad (4.43)$$

где собственное число λ связано с угловым коэффициентом простым соотношением:

$$\lambda = \alpha + \beta k. \quad (4.44)$$

Решение уравнения (4.43):

$$x(t) = x_0 e^{\lambda t}. \quad (4.45)$$

Нетрудно проверить, что если число k удовлетворяет квадратному уравнению (4.23), т. е.

$$k = \frac{\gamma + \delta k}{\alpha + \beta k},$$

то собственное число λ — известному уравнению:

$$\begin{vmatrix} \alpha - \lambda & \beta \\ \gamma & \delta - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - (\alpha + \delta)\lambda + (\alpha\delta - \beta\gamma) = 0. \quad (4.46)$$

153

Верно и обратное утверждение: если λ — собственное число, то число k , найденное из формулы (4.44)

$$k = \frac{\lambda - \alpha}{\beta}, \quad (4.47)$$

определяет угловой коэффициент прямолинейного уравнения $y = kx$.

Алгоритм построения фазового портрета линейной системы. Резюмируя изложенное, приведем простой способ построения фазового (качественного) портрета.

Пусть дана система

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x + \beta y; \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma x + \delta y. \end{aligned} \right\}$$

Ищем частное решение в виде

$$\left. \begin{aligned} x &= x_0 e^{\lambda t}; \\ y &= y_0 e^{\lambda t}. \end{aligned} \right\}$$

Для λ получаем квадратное уравнение

$$\begin{vmatrix} \alpha - \lambda & \beta \\ \gamma & \delta - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Это уравнение имеет два корня: λ_1 и λ_2 .

1. Если корни комплексны, то стационарная точка есть особая точка типа «фокус», который устойчив, если $\operatorname{Re} \lambda < 0$, и неустойчив, если $\operatorname{Re} \lambda > 0$ (рис. 53).

2. Если корни действительны, то они могут быть: разных знаков,

$$\lambda_1 \lambda_2 < 0;$$

в этом случае фазовый портрет — седловая точка, причем направления сепаратрис определяются квадратным уравнением для k ; одного знака,

$$\lambda_1 \lambda_2 > 0;$$

т. е. это устойчивый узел, если оба собственных числа отрицательны, и неустойчивый, если оба положительны.

Фазовый портрет системы Вольтерра. Одна из наиболее популярных моделей в экологии — это си-

стема Вольтерра

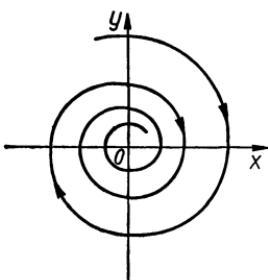


Рис. 53. Устойчивый фокус ($\operatorname{Re} \lambda < 0$).

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \beta N - bNM; \\ \frac{dM}{dt} &= pNM - \alpha M. \end{aligned} \right\} \quad (4.48)$$

Она описывает взаимодействие популяции хищников (численности M) с популяцией жертв (численности N).

Основные предположения. 1. Член βN (4.48) означает, что размножение жертв пропорционально их численности; такое предположение означает неограниченность пищевых ресурсов для жертвы.

2. Член pNM (4.48) означает, что «аппетит» хищника pN странным образом возрастает с численностью жертвы. Это означает, конечно, что хищник далек от «насыщения» (буквального — в данном случае), т. е. фактически описываются популяции с малой плотностью жертвы. Ана-

логичный член — βNM описывает ущерб, причиняемый хищником популяции жертв.

3. Член — αM описывает упрощенно естественную смертность хищника.

Здесь не будет обсуждаться законность или, более точно, граница применимости этой модели, а будет построен ее фазовый портрет.

Прежде всего уменьшим число параметров и, следовательно, громоздкость всех формул изменением масштабов переменных.

Положим

$$N = N_0 x; \quad M = M_0 y \quad (4.49)$$

и подставим в систему. Получим

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \beta x - (bM_0) xy; \\ \frac{dy}{dt} &= (pN_0) xy - \alpha y. \end{aligned} \right\} \quad (4.50)$$

Отсюда видно, что полагая

$$bM_0 = 1, \quad pN_0 = 1, \quad (4.51)$$

можно свести систему к более простой форме (x — жертва; y — хищник)

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \beta x - xy; \\ \frac{dy}{dt} &= xy - \alpha y. \end{aligned} \right\} \quad \underline{\underline{155}} \quad (4.52)$$

Здесь осталось всего два параметра: при желании их можно свести к одному изменением масштаба времени, но это уже ненужное упрощение.

Перед построением фазового портрета найдем для ориентировки стационарные точки системы:

$$\left. \begin{aligned} \beta x - xy &= 0; \\ xy - \alpha y &= 0 \end{aligned} \right\}; \quad \left. \begin{aligned} x(\beta - y) &= 0; \\ y(x - \alpha) &= 0 \end{aligned} \right\}. \quad (4.53)$$

Первое уравнение имеет два корня

$$x = 0, \quad y = \beta \quad (4.54)$$

и второе два корня

$$y = 0, \quad x = \alpha. \quad (4.55)$$

Таким образом, есть две стационарные точки $x = \alpha, y = \beta$ и $x = 0, y = 0$.

Самое простое равновесие $x = 0, y = 0$, т. е. нет жертвы, нет хищника, значит, нет и задачи.

Нетривиальное равновесие $x = \alpha, y = \beta$ (это показывает, почему коэффициенты в уравнениях были приняты «наоборот» — второй коэффициент β в первом уравнении, а первый α — во втором). Теперь равновесная точка записывается так:

$$x = \alpha; \quad y = \beta. \quad (4.56)$$

Кроме равновесия система имеет еще два крайних режима.

Положим $x = 0$ (жертвы нет). Тогда первое уравнение автоматически удовлетворено, а второе приводится к простому линейному уравнению

$$\frac{dy}{dt} = -\alpha y,$$

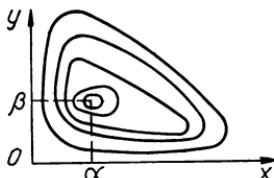


Рис. 54. Фазовый портрет системы Вольтерра.

156

аналогичному уравнению мономолекулярной реакции распада.

Решение имеет вид

$$\left. \begin{aligned} x(t) &= 0; \\ y(t) &= y_0 e^{-\alpha t}. \end{aligned} \right\} \quad (4.57)$$

Результат очевиден — в отсутствии жертвы хищник вымирает и мы приближаемся (правда, за бесконечное время) к тривиальному равновесию $x = 0, y = 0$.

Положим $y = 0$ (хищника нет). Тогда

$$\frac{dx}{dt} = \beta x, \quad x = x_0 e^{\beta t}.$$

Решение имеет вид

$$\left. \begin{aligned} x(t) &= x_0 e^{\beta t}; \\ y(t) &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (4.58)$$

Следовательно, в отсутствии хищника жертва неограниченно возрастает. Ясно, что модель перестает быть применимой при высоких x , ибо она не учитывает истощения пищевых ресурсов — в нашей модели величина β постоянна.

Тем не менее, если первое решение находится в рамках применимости модели и дает логичный ответ, то второе, начинаясь в разумной области, становится все более необоснованным.

Построим фазовый портрет (рис. 54). Найдем первый интеграл. Разделим второе уравнение на первое

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(x - \alpha)}{x(\beta - y)}$$

и приведем к форме с разделенными переменными.
Проинтегрируем

$$F(x, y) = x - \alpha \ln x + y - \beta \ln y = C. \quad (4.59)$$

Итак, ответ получен за три шага, все дальнейшее есть интерпретация ответа, а все предыдущее — подготовка к нему.

Для полноты картины проведем более подробное исследование в двух крайних случаях — в окрестности стационарной точки и на бесконечности (т. е. при больших численностях популяций).

Окрестность стационарной точки.
Разложим первый интеграл (4.59) в ряд Тейлора в точке равновесия (α, β):

$$F(x, y) = F(\alpha, \beta) + \frac{1}{2} \left[\left(\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right)_0 (x - \alpha)^2 + \right. \\ \left. + 2 \left(\frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} \right) (x - \alpha)(y - \beta) + \left(\frac{\partial^2 F}{\partial y^2} \right)_0 (y - \beta)^2 \right] + \dots \quad \underline{157}$$
(4.60)

Здесь пропущены линейные члены, так как в точке равновесия градиент F равен нулю.

Вторые производные нетрудно вычислить из формулы (4.59):

$$\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} = \frac{\alpha}{x^2}; \quad \frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} = 0; \quad \frac{\partial^2 F}{\partial y^2} = \frac{\beta}{y^2}.$$

Подставляя α вместо x и β вместо y , получаем

$$\left(\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right)_0 = \frac{1}{\alpha}; \quad \left(\frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} \right)_0 = 0; \quad \left(\frac{\partial^2 F}{\partial y^2} \right)_0 = \frac{1}{\beta};$$

$$F(\alpha, \beta) = F_0.$$

Следовательно,

$$F = F_0 + \frac{1}{2} \frac{(x - \alpha)^2}{\alpha} + \frac{1}{2} \frac{(y - \beta)^2}{\beta} + O(|\Delta r|^3). \quad (4.61)$$

Рассмотрим линии уровня, близкие к минимуму. Более точно положим

$$F = F_0 + \frac{1}{2} \varepsilon^2, \quad (4.62)$$

где ε — малый параметр.

Положим далее

$$x = \alpha + \varepsilon \xi; \quad y = \beta + \varepsilon \eta. \quad (4.63)$$

Подставляя (4.63) в формулу (4.61), получаем после сокращения на ε^2

$$\frac{\xi^2}{\alpha} + \frac{\eta^2}{\beta} = 1 + O(\varepsilon). \quad (4.64)$$

Совершая предельный переход $\varepsilon \rightarrow 0$, получим эллипс

$$\frac{\xi^2}{\alpha} + \frac{\eta^2}{\beta} = 1. \quad (4.65)$$

Следовательно, линии уровня, окружающие стационарную точку, мало отличаются от семейства эллипсов, подобных предельному.

Асимптотика при больших численностях populacji. Рассмотрим линию уровня

$$x + y - \alpha \ln x - \beta \ln y = N \quad (4.66)$$

и найдем ее асимптотику при $N \gg 1$. Для упрощения выкладок применим стандартный прием нормировки:

$$x = N\xi, \quad y = N\eta, \quad (4.67)$$

т. е. перейдем от полных численностей x и y , которые велики, к долям ξ и η порядка единицы. В новых координатах, разделив на N обе части равенства, получаем

$$\xi + \eta - \frac{1}{N} [\alpha \ln (\xi N) + \beta \ln (\eta N)] = 1. \quad (4.68)$$

Если формально перейти к пределу при $N \rightarrow \infty$, то получим (так как логарифм возрастает медленнее самого числа) отрезок прямой

$$\xi + \eta = 1.$$

Это вполне законный предельный переход, если только ξ и η не стремятся к нулю. Если же, допустим, ξ стремится к нулю (а это будет в конце отрезка), то нельзя пренебрегать членом $\ln \xi$, так как логарифм малой вели-

чины — это большая отрицательная величина. Поэтому кроме отрезка $\xi + \eta = 1$ есть еще две асимптотики, примыкающие к отрезку с противоположных концов.

Найдем асимптотику $\eta \rightarrow 0$. В (4.68) теперь главными будут три члена:

$$\xi - \frac{\beta \ln \eta}{N} \approx 1. \quad (4.69)$$

Выразим в явной форме η из (4.69):

$$\eta \approx e^{-\frac{N}{\beta}(1-\xi)}. \quad (4.70)$$

Отсюда видно, что на всем интервале $0 < \xi < 1$ с возрастанием величины N величина η стремится к нулю, при-

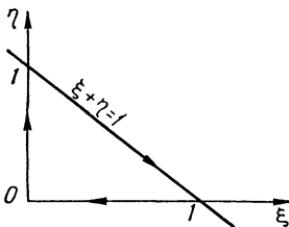


Рис. 55. Предельное положение линий уровня первого интеграла.

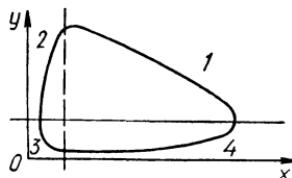


Рис. 56. Разбиение полного цикла на стадии.

том с экспоненциальной скоростью:

$$\eta \rightarrow 0 \text{ при } N \rightarrow \infty.$$

Следовательно, в качестве асимптотики получаем отрезок оси ξ от нуля до единицы. Совершенно аналогично строится отрезок оси η (также от нуля до единицы).

Итак, в переменных ξ, η асимптотикой линии уровня первого интеграла является равнобедренный прямоугольный треугольник (рис. 55).

Кинетика (асимптотическое поведение при $N \gg 1$). Показано, что при больших N система проходит четыре стадии (рис. 56).

1. $x + y \approx N$ — стадия «выедания» жертвы, суммарная численность почти не меняется — происходит «переработка» биомассы жертвы в биомассу хищника.

2. $x \approx 0,0 < y < N$ — стадия «вымирания» хищника, жертва вся съедена, численность хищника экспоненциально падает.

3. $x \approx 0, y \approx 0$ — выход жертвы из-под контроля хищника.

4. $y \approx 0, 0 < x < N$ — стадия «нагула» жертвы. Численность хищника настолько мала, что практически не оказывается на численности популяции жертвы.

Фазовый портрет (линии уровня первого интеграла) позволяет найти и кинетику, т. е. зависимость от времени. Обычно это сделать без ЭВМ невозможно, так как квадратуры в элементарных функциях не берутся.

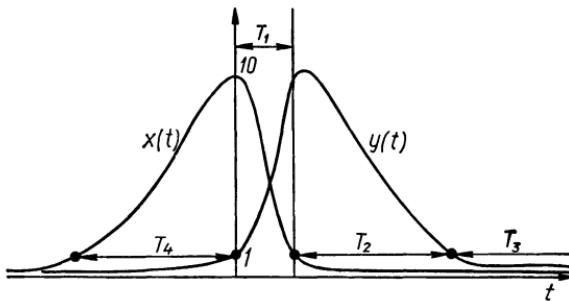


Рис. 57. Графики $x(t)$ и $y(t)$: T_1 — быстрое падение $x(t)$ и быстрое возрастание $y(t)$; T_2 — продолжение падения x и медленное падение y ; T_3 — самая продолжительная, жертва и хищник почти не встречаются; T_4 — жертва вышла из-под контроля и увеличивает численность до десятикратной против равновесной.

В нашем случае можно получить некоторые аналитические результаты, правда только асимптотические, при $N \rightarrow \infty$. Но даже асимптотические вычисления настолько сложны, что приведем только окончательный результат.

Длительность различных стадий (рис. 57):

$$\begin{aligned} T_1 &= \frac{2 \ln N}{N} + \dots; \\ T_2 &= \frac{1}{\alpha} \ln \frac{N}{\beta} + \dots; \\ T_3 &= \frac{N}{\alpha \beta} + \dots; \\ T_4 &= \frac{1}{\beta} \ln \frac{N}{\alpha} + \dots. \end{aligned} \quad (4.71)$$

Приведем для ориентировки характер решения для случая $\alpha = 1, \beta = 1, N = 10$. Тогда длительность стадий:

$$T_1 \approx 0,46; \quad T_2 \approx 2,3; \quad T_3 \approx 10; \quad T_4 \approx 2,3.$$

Самой характерной чертой всей кинетики является подавляющая по длительности стадия практического отсутствия обоих видов, перемежаемая остройми вспышками резкого увеличения численности.

«Холодные пламена». Отметим, что система Вольтерра возникла первоначально применительно к экологической задаче. Однако экологическую ситуацию она описывает весьма приближенно, качественно, а не количественно.

Но оказалось, что именно эта система уравнений хорошо описывает уже количественно некую химическую систему, связанную с окислением в определенных условиях углеводородов — так называемые «холодные пламена». В такой системе совсем иной смысл приобретают разные члены уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \beta x - xy; \\ \frac{dy}{dt} &= xy - ay. \end{aligned} \right\}$$

Здесь описана цепочка из трех реакций (рис. 58): каждое из уравнений описывает простой баланс из трех составляющих, изменение запаса есть разность входящего и выходящего потоков.

Механизм взаимодействия A есть также поток, но этот поток есть «выход» с точки зрения x и «вход» с точки зрения y . Поэтому понятие «поток» имеет три разных аспекта:

а) механизма, если речь идет о потоке из одной части изучаемой системы в другую, т. е.

$$A = xy \quad (4.72)$$

в нашем конкретном случае;

б) «входа», если речь идет о величине

$$S = \beta x, \quad (4.73)$$

т. е. о потоке извне в изучаемую систему (биохимики склонны в этом случае говорить о субстрате — исходном веществе, которое питает реакцию);

в) «выхода», если он направлен из системы; естественно в этом случае говорить о «продукте»

$$P = \alpha y, \quad (4.74)$$

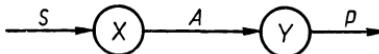


Рис. 58. Химическая интерпретация системы Вольтерра.

независимо от нашего эмоционального отношения к результату (в задаче Вольтерра «продукт» — это трупы хищников).

Поэтому общая запись подобной системы имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= S - A; \\ \frac{dy}{dt} &= A - P, \end{aligned} \right\} \quad (4.75)$$

где зависимость S, A, P от переменных x, y (в общем случае и от времени t) различна для разных задач.

Упрощенная модель гликолиза. Все рассмотренные выше системы имели аналитический первый интеграл. Поэтому построение фазового портрета сводилось к построению линий уровня некоторой функции, т. е. фактически к задаче анализа.

Разберем задачу, в которой аналитического первого интеграла не существует и поэтому при анализе возникает необходимость в численном эксперименте.

Система, о которой идет речь:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= S - A; \\ \frac{dy}{dt} &= A - P, \end{aligned} \right\}$$

уже обсуждалась выше, но с другими S, A, P . На одном из первых этапов построения модели гликолиза рассматривались следующие потоки:

$$S = \alpha; \quad A = xy^2; \quad P = y. \quad (4.76)$$

Более точно к такому виду они приводились после перехода к безразмерным переменным. Интерпретация потоков достаточно ясна.

Здесь поток субстрата S постоянен и не зависит ни от x , ни от y . Тем интереснее, что такая система имеет колебательные режимы. Сравним эту модель с моделью «холодных пламен».

В модели «холодных пламен» вход зависел от переменных системы и можно было думать, что система колеблется именно потому, что она как бы «раскачивает» вход. Возникла поэтому идея, по которой колебания эти близки к вынужденным; естественно, если вход будет колебательным, то колебательными будут и реакция, и выход.

Рассмотрим систему, в которой вход заведомо постоянен. Поэтому колебательность такой системы с любой точки зрения должна быть признана внутренней — автоколебательной (в терминах электротехники) или эндогенной (в терминах биохимии).

Несколько слов о механизме. Он соответствует «тройному» столкновению двух молекул вещества Y и одной молекулы вещества X . Довольно ясно, что это есть упрощенное описание какой-то цепочки реакций, состоящей минимум из двух биомолекулярных стадий: например, сначала образуется «молекула» XY , а затем к ней присоединяется еще одна «молекула» Y . Образование сразу «молекулы» Y_2X так же неправдоподобно, как и образование сразу молекулы H_2O . Тем не менее, если эти стадии быстрее, то можно заменить всю цепочку реакций одной упрощенной (именно в этом пункте и претерпела впоследствии модель гликолиза максимальные изменения и уточнения).

Для наших целей достаточно, однако, простейшей схемы, похожей на упрощенную схему Вольтерра в экологической задаче. Итак, остановимся на механизме

$$A = xy^2.$$

Последний поток — выход $P = y$ — соответствует мономолекулярному распаду вещества Y с выделением какого-то конечного продукта. При более детальном анализе выясняется обычно, что в биохимии «ничто не пущено на самотек», и на этой стадии есть, конечно, какой-то регулирующий фермент. Однако, если он сам достаточно устойчив, то его концентрация выразится просто постоянным коэффициентом, а после обезразмеривания его последние следы скроются в единице перед y и, кроме того, в масштабе времени всей модельной системы.

163

Итак, для описания гликолиза принята следующая система:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha - xy^2; \\ \frac{dy}{dt} &= xy^2 - y. \end{aligned} \right\} \quad (4.77)$$

Построение фазового портрета начнем с рассмотрения стационарного режима:

$$\left. \begin{aligned} \alpha - xy^2 &= 0; \\ xy^2 - y &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (4.78)$$

Второе уравнение (4.78) можно записать в виде

$$(xy - 1)y = 0.$$

Возможный корень

$$y = 0$$

приводит при подстановке в первое уравнение к равенству

$$\alpha = 0$$

и произвольному значению x . Это значит, что при потоке $\alpha = 0$ ось x «рассыпается» на континуум стационарных точек. Этот результат будет полезен при изучении предельной ситуации $\alpha \rightarrow 0$, но при всех остальных $\alpha \neq 0$ корень $y = 0$ можно отбросить — он несовместим с первым уравнением.

В нашем случае второе уравнение системы (4.78) можно сократить на y при $\alpha \neq 0$:

$$\left. \begin{aligned} \alpha - xy^2 &= 0; \\ xy - 1 &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (4.79)$$

Из этих двух уравнений немедленно вытекает:

$$x = \frac{1}{\alpha}; \quad y = \alpha. \quad (4.80)$$

164

Итак, координаты стационарной точки найдены. Но это не значит, что стационарный режим реализуется при всех α . Для его реализации необходима устойчивость стационарной точки — иначе малые возмущения вызовут срыв этого режима.

Устойчивость стационарного режима. Согласно общей схеме, найдем матрицу A производных от правых частей нашей системы:

$$A(x, y) = \left(\left(\frac{d\bar{a}}{dx} \right) \right) = \begin{pmatrix} -y^2 & -2xy \\ y^2 & 2xy - 1 \end{pmatrix}.$$

Матрица A линеаризованной системы получается из $A(x, y)$ подстановкой вместо x и y координат стационарной точки:

$$A = \begin{pmatrix} -\alpha^2 & -2 \\ \alpha^2 & 1 \end{pmatrix}.$$

Коэффициенты характеристического (векового, секущегося) уравнения

$$\det(A - \lambda E) = \lambda^2 - S\lambda + D = 0$$

представляют собой след и определитель матрицы A :

$$\begin{aligned} S &= (1 - \alpha^2) = \lambda_1 + \lambda_2; \\ D &= \alpha^2 = \lambda_1 \lambda_2. \end{aligned} \quad (4.81)$$

Устойчивость определяется расположением корней λ_1 и λ_2 характеристического уравнения: система устойчива, если они оба лежат в левой полуплоскости.

Приведем для полноты картину расположения корней в комплексной плоскости λ при всевозможных значениях α . Эту картину несложно получить, явно выписав значения λ и приняв в качестве параметра именно S , так как α и D выражаются через S :

$$\alpha^2 = D = 1 - S.$$

Тогда поскольку

$$\lambda_{1,2} = \frac{S}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{S}{2}\right)^2 - D},$$

имеем:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{S}{2} + \sqrt{\left(\frac{S}{2} + 1\right)^2 - 2}; \\ \lambda_2 &= \frac{S}{2} - \sqrt{\left(\frac{S}{2} + 1\right)^2 - 2}. \end{aligned} \quad (4.82)$$

165

Если подкоренное выражение положительно, то оба корня расположены на действительной оси, если отрицательно, то корни сливаются, а затем расходятся перпендикулярно действительной оси, становясь комплексно сопряженными, затем двигаются по окружности (радиуса $\sqrt{2}$ с центром в точке $\lambda = -1$), пересекают мнимую ось (при $S = 0$, т. е. при $\alpha = 1$) и переходят в правую полуплоскость (рис. 59).

Стационарный режим в этот момент теряет устойчивость и, как будет показано ниже, при этом рождается предельный цикл, но стационарная точка, пусть неустойчивая, продолжает существовать. Корни заканчивают «движение» по окружности и сливаются уже в правой полуплоскости, после чего они «расходятся» по действительной оси — один по направлению к $\lambda = 1$, а другой уходит в $+\infty$.

Все эти события разворачиваются при движении S от $-\infty$ до $+\infty$.

Уточним некоторые критические ситуации.

1. Высокие значения потока, $\alpha \gg 1$; $S \rightarrow -\infty$: $\lambda_1 \rightarrow -1$; $\lambda_2 \rightarrow -\infty$.

2. Слияние корней, $\alpha = 1 + \sqrt{2} \approx 2,4$; $S = -2 \times (\sqrt{2} + 1) \approx 4,8$:

$$\lambda_1 = \lambda_2 = -1 - \sqrt{2} \approx -2,4.$$

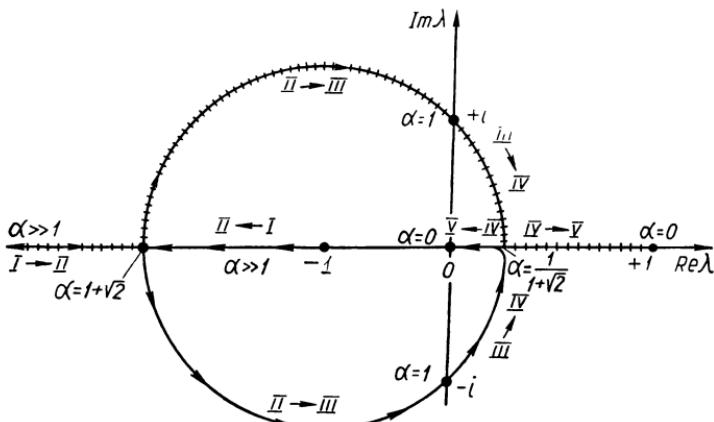


Рис. 59. Поведение корней на комплексной плоскости: $\Pi \rightarrow$ — «путь» большего корня; \rightarrow — «путь» меньшего корня ($I-V$ определяют движение корней при изменении потока из одного критического состояния в другое).

3. Выход на мнимую ось, $\alpha = 1$; $S = 0$:

$$\lambda_1 = i; \quad \lambda_2 = -i.$$

4. Слияние корней в правой полуплоскости, $\alpha = \frac{1}{\sqrt{2}+1} \approx 0,42$; $S = \frac{2}{\sqrt{2}+1} \approx 0,84$:

$$\lambda_1 = \lambda_2 = \frac{1}{\sqrt{2}+1} \approx 0,42.$$

5. Поток обращается в нуль, $\alpha = 0$; $S = 1$:

$$\lambda_1 = 0; \quad \lambda_2 = 1.$$

Все эти события удобно проследить на диаграмме в комплексной области (см. рис. 59). Сопоставим с этой диаграммой движение стационарной точки на фазовой плоскости (рис. 60).

Координаты ее

$$x = \frac{1}{\alpha}; \quad y = \alpha,$$

поэтому она движется при изменении α по гиперболе $xy = 1$, проходя при падении α всю положительную ветвь от бесконечности до нуля.

При больших потоках, в «комфортной» ситуации

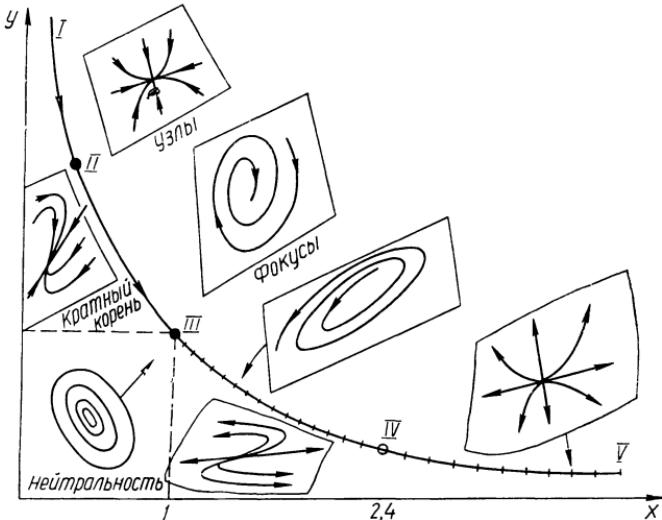


Рис. 60. Сдвиг стационарной точки вниз по гиперболе и эволюция окрестности стационарной точки (на нижней части гиперболы точка неустойчива).

было вполне достаточно локальной точки зрения — рассмотрения стационарного режима, характера окрестности стационарной точки, темпа возвращения в равновесие при нарушении равновесия.

Но после нарушения устойчивости стационарного режима следует изучать уже всю фазовую плоскость. Выше это уже рассматривалось, но в более простом случае, когда первый интеграл выпписывается в явной форме. Теперь предстоит построить фазовый портрет, не имея первого интеграла. Для этого используются в элементарной форме основные идеи и методы качественной теории обыкновенных дифференциальных уравнений.

Одним из главных приемов этой теории является изучение бесконечно удаленных особых точек. Ясно, что речь идет о предельной ситуации, когда особая точка уходит все дальше и дальше. Но этой идеи следует придать точный смысл. Это сделано наиболее общим образом А. Пуанкаре, который систематически использовал

отображение плоскости на единичную сферу, которую с тех пор называют сферой Пуанкаре.

Для наших целей удобнее похожее, но все же иное построение. Поясним его идею на примере отображения прямой на отрезок. Все построения ясны из рис. 61. Соединяя центр окружности с точкой r и точку M пересечения с окружностью проектируем на прямую. Из подобия треугольников находим

$$\rho = \frac{r}{\sqrt{1+r^2}}.$$

Построение на плоскости получится при вращении рисунка вокруг вертикальной оси.

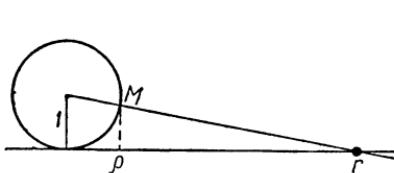


Рис. 61. Отображение r в ρ (вся прямая отображается в интервале $(-1, +1)$).

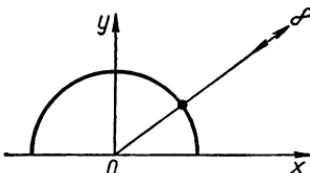


Рис. 62. Сжатие плоскости в круг (полуплоскость сжимается в полукруг, бесконечно удаленные точки оказываются на конечном расстоянии и заполняют собой окружность).

Выпишем окончательно:

$$\xi = \frac{x}{\sqrt{1+x^2+y^2}}; \quad \eta = \frac{y}{\sqrt{1+x^2+y^2}}. \quad (4.83)$$

Здесь каждой точке (x, y) на плоскости соответствует (взаимно однозначно) точка внутри единичного круга. Каждый луч переходит в единичный отрезок, расположенный на том же луче (рис. 62). Такое отображение оказывается весьма удобным инструментом изучения фазовых портретов. Сложные потоки, идущие «на бесконечность» или «из бесконечности», оказываются окрестностями стационарных точек в переменных ξ, η .

Иными словами, идея замены переменных позволяет существенно расширить область применения локальных методов, основанных на изучении стационарных точек. Продемонстрируем это на примере.

Запишем систему (4.77) в новых переменных, причем выкладки упростятся, если записать:

$$\ln \xi = \ln x - \frac{1}{2} \ln (1 + x^2 + y^2);$$

$$\ln \eta = \ln y - \frac{1}{2} \ln (1 + x^2 + y^2)$$

и продифференцировать обе части равенств:

$$\left. \begin{aligned} (1 - \xi^2 - \eta^2) \frac{d\xi}{dt} &= -\xi \eta^3 (\xi + \eta) + \alpha \eta^2 (1 - \xi^2 - \eta^2)^{3/2} + \\ &\quad + \alpha (1 - \xi^2 - \eta^2)^{5/2}; \\ (1 - \xi^2 - \eta^2) \frac{d\eta}{dt} &= \xi^2 \eta^2 (\xi + \eta) + \xi \eta (\eta - \xi) \times \\ &\quad \times (1 - \xi^2 - \eta^2) - \alpha \xi \eta (1 - \xi^2 - \eta^2)^{3/2}. \end{aligned} \right\} \quad (4.84)$$

Полезно еще ввести новое время τ , полагая

$$\frac{d\tau}{dt} = \frac{1}{1 - \xi^2 - \eta^2}.$$

В новом времени новая система (4.84) приобретает несколько более простой вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\xi}{d\tau} &= -\xi \eta^3 (\xi + \eta) + \alpha \eta^2 (1 - \xi^2 - \eta^2)^{3/2} + \\ &\quad + \alpha (1 - \xi^2 - \eta^2)^{5/2}; \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \xi^2 \eta^2 (\xi + \eta) + \xi \eta (\eta - \xi) (1 - \xi^2 - \eta^2) - \\ &\quad - \alpha \xi \eta (1 - \xi^2 - \eta^2)^{3/2}. \end{aligned} \right\} \quad \begin{array}{l} 169 \\ (4.85) \end{array}$$

Для построения фазового портрета несущественно, что именно считать временем: t или τ . После интегрирования системы по времени τ можно найти исходное время t одной квадратурой

$$t = \int_0^\tau (1 - \xi^2 - \eta^2) d\tau.$$

В чем же смысл перехода от простой системы (4.77) для x и y к громоздким уравнениям (4.85), которые получились для ξ и η ?

Переменные ξ и η выявляют чрезвычайно важную особенность системы — наличие еще трех особых точек (на единичной окружности в плоскости ξ, η).

Их можно получить, отыскивая стационарные точки новой системы:

$$\xi\eta^3(\xi + \eta) = 0; \quad \xi^2\eta^2(\xi + \eta) = 0. \quad (4.86)$$

Заранее ищем точки только на бесконечно удаленной в координатах (x, y) окружности

$$\xi^2 + \eta^2 - 1 = 0,$$

так как единственная стационарная точка уже найдена.

Решая уравнения для особой точки, получаем:

$$A \quad \xi + \eta = 0, \quad \xi^2 + \eta^2 - 1 = 0;$$

$$B \quad \xi = 0, \quad \xi^2 + \eta^2 - 1 = 0, \quad \eta = 1;$$

$$C \quad \eta = 0, \quad \xi^2 + \eta^2 - 1 = 0, \quad \xi = 1;$$

$$D \quad \eta = 0, \quad \xi^2 + \eta^2 - 1 = 0, \quad \xi = -1.$$

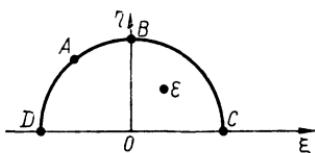


Рис. 63. К построению фазового портрета (найдены четыре бесконечно удаленные точки A — D и конечная точка ε).

Итак, найдены четыре бесконечно удаленные стационарные точки с координатами:

$$A\left(-\frac{1}{\sqrt{2}}, \frac{1}{\sqrt{2}}\right); \quad B(0, 1);$$

$$C(1, 0); \quad D(-1, 0).$$

Расположим их на фазовой плоскости (ξ, η) (рис. 63).

Таким образом, построив математическую модель, следует изучить ее в полном объеме, а затем интерпретировать результаты. Если окажется, что результаты противоречат биологической, химической или физической интуиции, иными словами — предыдущему опыту, то значит, не верна модель. Ее следует исправить и уточнить представления, положенные в основу построения.

Анализ особых точек. Из изложенного ясно, что без точного изучения математической модели, на одних только интуитивных физических (химических, биологических) соображениях невозможно глубокое понимание физического явления или процесса.

Даже в рассмотренном простом случае затруднительно построить фазовый портрет системы в бесконечно удаленных точках.

Однако сам анализ неудобно проводить в «громоздких» переменных ξ и η . Поэтому все выкладки мы будем проводить в исходных переменных x и y .

Окрестность точки A . Этой точке соответствует направление $x + y = 0$. При анализе окрестности удобно ввести новую переменную $z = x + y$, записав «геометрическое» уравнение для системы (4.77) в форме

$$(xy^2 - y) dx + (xy^2 - \alpha) dy = 0. \quad (4.87)$$

Перепишем его так:

$$xy^2 d(x + y) - (ydx + ady) = 0.$$

Отсюда видно, что удобно исключить x и перейти к новой переменной:

$$x = z - y.$$

Итак, в переменных z, y уравнение (4.87) приобретает вид

$$(zy^2 - y^3 - y) dz + (y - \alpha) dy = 0. \quad (4.88)$$

Поскольку нас интересует направление $z \rightarrow 0, y \rightarrow -\infty$, то чтобы свести задачу к более привычной форме (окрестности начала координат), введем вместо y переменную, стремящуюся к нулю:

$$w = \frac{1}{y}; \quad dw = -\frac{1}{y^2} dy.$$

В новых переменных ($z \rightarrow 0, w \rightarrow 0$) уравнение (4.88) запишется следующим образом:

$$(1 + w^2 - wz) dz + (1 - \alpha w) dw = 0. \quad (4.89)$$

Отбросим члены $w^2, wz, \alpha w$, малые по сравнению с оставшимися при $w \rightarrow 0$. — 171

Получим $dz + dw = 0$. (4.90)

Обратим внимание на то, что это приближенное уравнение справедливо при малых w ($w \ll 1$), но z не обязательно стремится к нулю — отброшен член zw , который мал из-за w ; величина z может оставаться конечной, нельзя лишь допустить, чтобы она стремилась к бесконечности.

Интегрируя (4.90), получаем¹

$$z + w = C + \dots$$

¹ При необходимости можно уточнить решение, интегрируя точное интегральное соотношение, вытекающее из точного равенства

$$\frac{dz}{dw} = -\frac{1 - \alpha w}{1 + w^2 - wz} = -1 + \frac{w^2 - wz - \alpha w}{1 + w^2 - wz}.$$

Отсюда

$$z + w = C + \int_0^w \left(\frac{w^2 - wz - \alpha w}{1 + w^2 - wz} \right) dw = C + O(w^2).$$

Возвращаясь к исходным переменным x и y , имеем

$$x + y + \frac{1}{y} = C + \dots,$$

откуда видно, что из точки A исходит пучок решений, асимптотически параллельных прямой $x + y = 0$ (рис. 64). В переменных ξ и η точка A является узлом.



Рис. 64. Окрестность точки A в переменных ξ и η .

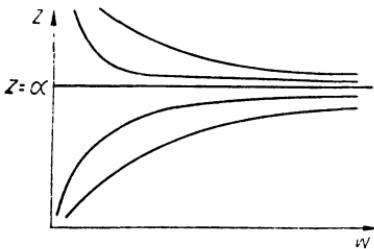


Рис. 65. Быстрое «разбегание» траекторий вблизи нелинейной седловой точки.

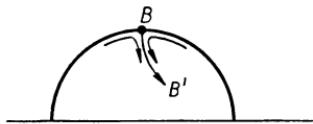


Рис. 66. Сепаратрисса BB' , выходящая из бесконечно удаленной седловой точки B .

Окрестность точки B . Этой точке соответствует направление $x \rightarrow 0$, $y \rightarrow \infty$. Как и в точке A , вводим вместо y переменную, стремящуюся к нулю:

$$\omega = \frac{1}{y}.$$

Получим следующее уравнение:

$$w^2(x - w) dx + (\alpha w^2 - x) dw = 0, \quad (4.91)$$

в котором стремятся к нулю ($x \rightarrow 0$, $\omega \rightarrow 0$) уже обе переменные. Однако при dx стоят кубичные члены, а при dw — линейные и квадратичные. Перепишем уравнение (4.91) в виде

$$x = \alpha w^2 + w^2(x - w) \frac{dx}{dw}. \quad (4.92)$$

Из этой формы видно, что в главном члене

$$x \sim \alpha w^2.$$

Ниже будет показано, что это главный член сепаратрисы седловой точки B . Но это только одно решение, а следует найти семейство. Для этого выполним замену переменных $x = zw^2$, подобранную так, чтобы найденное особое решение стало просто прямой $z = \alpha$.

В новых переменных уравнение (4.92) приобретает вид:

$$z - \alpha + 2zw^2(1 - wz) = -w^3(1 - zw) \frac{dz}{dw}. \quad (4.93)$$

Если $w \rightarrow 0$, а z остается ограниченной величиной (так как нас интересует окрестность $z \approx \alpha$), то слева главный член ($z - \alpha$), а справа можно заменить единицей всю скобку. В результате имеем

$$z - \alpha \approx -w^3 \frac{dz}{dw}.$$

Это уравнение легко интегрируется:

$$\frac{dz}{z - \alpha} + \frac{dw}{w^3} = 0.$$

Следовательно,

$$\ln |z - \alpha| - \frac{1}{2w^2} = C, \text{ т. е. } z - \alpha = Ce^{\frac{1}{2w^2}}$$

и получаем седловую точку (рис. 65).

Возвращаясь к исходным переменным, имеем

$$x \approx \frac{\alpha}{y^2} + Ce^{\frac{y^2}{2}}. \quad (4.94)$$

Таким образом, точка B оказывается бесконечно удаленной седловой точкой (рис. 66).

Окрестность точки C . Для исследования точки C применим тот же прием сведения к началу координат. На этот раз $x \rightarrow \infty$, $y \rightarrow 0$, поэтому заменяем

$$x = \frac{1}{w}.$$

В новых переменных уравнение (4.87) имеет вид

$$y(w - y) dw + w^2(y^2 - aw) dy = 0. \quad (4.95)$$

Здесь (как и в точке B) главные члены собраны при dw . Разделив на dw , получаем

$$y(w - y) = w^2(aw - y^2) \frac{dy}{dw}. \quad (4.96)$$

Получаем два особых решения:

$$y = w; \quad y = 0.$$

Снова вводим «расцепляющую» переменную z так:

$$z = \frac{y}{w},$$

и исключаем y , оставив переменную w (стремящуюся к нулю) и переменную z (ограниченную, но, вообще говоря, к нулю не стремящуюся). В этих переменных уравнение (4.95) имеет вид

$$(z - z^2 + \alpha wz - w^2 z^3) dw - w^2 (\alpha - zw^2) dz = 0. \quad (4.97)$$

Как и в точке B , выделяем главные члены (при $w \rightarrow 0$) и заменим уравнение приближенным:

$$(z - z^2) dw - \alpha w^2 dz \approx 0. \quad (4.98)$$

Член z^2 необходимо сохранить, ибо переменная z , равная отношению величин y и w , стремящихся к нулю, сама стремиться к нулю не обязана и, более того, может даже возрастать. Но можно пренебречь членами, содержащими множитель w , стремящийся к нулю.

Обратим внимание на следующее. В первой скобке отброшен член αwz , который содержит лишь первую степень w , и сокращен член $\alpha w^2 dz$, содержащий квадрат малой величины w . Это можно объяснить (что трудно сделать доказательством). В первой скобке не просто отброшен член wz , а отброшен по сравнению с z , который в этой скобке основной.

Член же $w^2 dz$ следует сравнивать с сохранившимися членами, т. е. с $z dw$ или с $z^2 dw$. Оказывается, что они одного порядка в силу уравнения

$$(z - z^2) dw - \alpha w^2 dz = 0. \quad (4.99)$$

Проинтегрировав это уравнение с разделяющимися переменными, получим первый интеграл

$$\frac{1-z}{z} e^{-\frac{1}{\alpha w}} = C. \quad (4.100)$$

Видно, что получены две особые точки при $w \rightarrow 0$, а именно $z = 1$ и $z = 0$. Выразим z через w :

$$z = \frac{1}{1 + Ce^{\frac{1}{\alpha w}}}. \quad (4.101)$$

Видно, что существует единственное исключительное значение $C = 0$, при котором z остается тождественной единицей, т. е. $z \equiv 1$.

Это особое решение — сепаратрисса — является тождественной единицей только в приближенном уравнении. Однако и в точном уравнении нетрудно найти сепаратриссу с любой степенью точности.

Для этого следует уравнение (4.97) переписать в виде:

$$z = 1 + \alpha w z - w^2 z^2 - \frac{w^2 (\alpha - zw^2)}{z} \frac{dz}{dw},$$

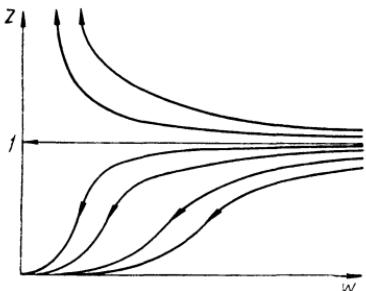


Рис. 67. Распад сложной особой точки седлоузел в переменных z и w на две простых — седло ($z = 1$; $w = 0$) и узел ($z = 0$; $w = 0$).

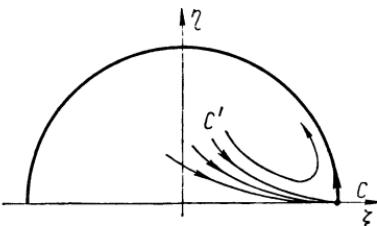


Рис. 68. Разделение траекторий в переменных ξ , η .

после чего искать разложение z по степеням w :

$$z = 1 + a_1 w + a_2 w^2 + \dots$$

Получится асимптотический (расходящийся) ряд, но конечные отрезки его аппроксимируют интересующее нас решение с любой степенью точности.

Укажем несколько первых членов разложения:

$$z = 1 + \alpha w - w^2 + (\alpha^3 - \alpha) w^3 + \dots$$

При всех $C > 0$ решения быстро стремятся к нулю, а при $C < 0$ — обращаются в бесконечность (рис. 67).

Возвращаясь к исходным переменным x , y , можно выписать главный член решений

$$y \approx \frac{1}{x(1 + Ce^{\frac{x}{\alpha}})}. \quad (4.102)$$

Весьма важно, что все решения разделены на два потока сепаратрисой ($C = 0$), главный член которой — гипербола

$$y \approx \frac{1}{x}. \quad (4.103)$$

Наиболее выразительно выглядит картина все же в переменных ξ и η (рис. 68).

Можно проанализировать и точку D , но здесь достаточно упомянуть, что она является седловой и анализ ее вполне аналогичен приведенному.

Локальные характеристики фазового портрета. Обратим внимание на одно обстоятельство, отличающее в системе бесконечно удаленные особые точки от конечной точки E . Стационарная точка E изменяет тип при изменении параметра α , а все бесконечно удаленные

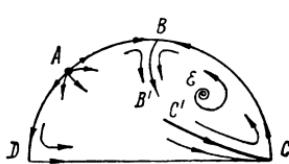


Рис. 69. Схема фазового портрета.

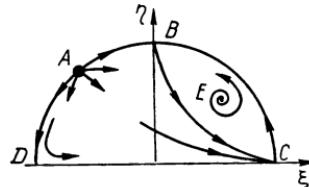


Рис. 70. Полуустойчивый предельный цикл («бычий глаз» в терминологии Пуанкаре), образованный двумя сепаратрисами BC и CB .

точки A, B, C сохраняют тип при всех положительных α . Это обстоятельство существенно облегчает построение фазового портрета (рис. 69).

В дальнейшем нас особенно будет интересовать (существенно для этого и проводилось все сложное исследование) случай малых α ($0 < \alpha < 1$), когда стационарная точка E теряет устойчивость и становится неустойчивым фокусом, а затем неустойчивым узлом.

Критическое значение параметра. Внимательное рассмотрение остива фазового портрета показывает, что важное значение для картины в целом имеет взаимное расположение двух сепаратрис BB' и $C'C$ (см. рис. 69). Ясно, что при изменении параметра α их взаимное расположение может изменяться. Особенно существенна критическая пограничная ситуация, когда сепаратриса CC' является продолжением сепаратрисы BB' (рис. 70). При критическом значении параметра $\alpha = \alpha_{\text{кр}}$ вся фазовая полуплоскость $y \geq 0$ (или верхний

полукруг в переменных ξ, η) распадается на две области. Одна из них, ограниченная криволинейным треугольником $ABCDA$, целиком заполнена кривыми, «начинаяющимися» в точке A и «кончивающимися» в точке C . Эти кривые суть интегральные кривые нашей системы, т. е. решения уравнения (4.87)

$$(xy^2 - y) dx + (xy^2 - \alpha) dy = 0.$$

Вторая область — криволинейный «двуугольник» BCB — заполнен спиралеми, «начинаяющимися» в точке E и «раскручивающимися» изнутри к двум сепаратрисам — конечной траектории BC и бесконечно удаленной сепаратрисе CB .

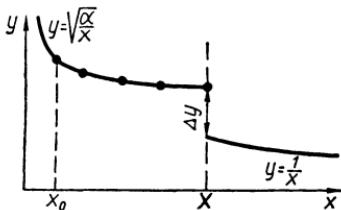


Рис. 71. К численному интегрированию: начало в точке x_0 на асимптотике точки B , конец в точке X на асимптотике точки C (невязка Δ_y зависит от значения параметра α).



Рис. 72. Затекание потока из A тонкой струйкой внутрь BC .

Стоит особенно подчеркнуть, что в переменных ξ, η все эти точки находятся на вполне ощутимом реальном объекте — верхней полуокружности. Это позволяет сделать всю картину вполне наглядной и обозримой.

Тем не менее остается трудным вопрос фактического построения всех этих кривых. Здесь вся трудность состоит в том, что прямое вычисление конечной сепаратрисы BC на ЭВМ невозможно. Выполнить вычисление в координатах (x, y) невозможно, поскольку кривая имеет бесконечную длину. Можно попытаться обойти эту трудность и перейти в координаты ξ, η . Но тогда вблизи точек B и C начнется уменьшение шага интегрирования (из-за неопределенности типа ноль на ноль), приводящее к тому же эффекту недостижимости точек B и C прямыми численными методами. Поэтому в таком случае необходимо сочетание вычислительной техники с аналитическими методами.

Реально в рассматриваемой задаче следует поступить так. При анализе точки B получен главный член разложения сепаратрисы

$$x = \frac{\alpha}{y^2} + \dots, \quad y = \sqrt{\frac{\alpha}{x}} + \dots.$$

Аналогичное построение в точке C определяет главный член сепаратрисы, выходящей в эту точку C (рис. 71).

Далее следует взять настолько малое x_0 , чтобы обеспечить требуемую точность при вычислении

$$y_0 = \sqrt{\frac{\alpha}{x_0}}.$$

Точка (x_0, y_0) на асимптотике сепаратрисы, выходящей из точки B , берется в качестве начальной для численного счета. Продолжение сепаратрисы численно ведется до больших значений x , чтобы асимптотика сепаратрисы, выходящей в C , была достаточно надежной (разумеется, с требуемой точностью — пять-шесть или более десятичных знаков).

При выбранном значении x сравниваются два значения y — полученное численным счетом продолжение сепаратрисы, выходящей из точки B (его естественно обозначить y_B), и полученное из асимптотики значение y_C на сепаратрисе точки C

$$\Delta y = y_B - y_C, \quad (4.104)$$

которую принято называть «невязкой», зависит, разумеется, от значения параметра α , задание которого необходимо для проведения всех этих выкладок:

$$\Delta y = f(\alpha), \quad (4.105)$$

Получена, таким образом, сложно определенная, включающая операции численного счета и аналитических выкладок, но все же однозначная функция параметра α .

Задача состоит в том, чтобы найти корень этой функции

$$f(\alpha_{kp}) = 0. \quad (4.106)$$

Это можно сделать разными способами, простейший из которых состоит в линейной интерполяции.

Выбираем такое α , чтобы B -сепаратрисса прошла выше C -сепаратрисы, а затем такое α , чтобы B -сепаратрисса прошла ниже. Найдя такой интервал α , интер-

полирируем между полученными значениями и повторяем все выкладки до получения необходимой точности.

Разрушение предельного цикла. Рассмотрим значения параметра α , мало отличающиеся от критического значения $\alpha_{\text{кр}}$. Тогда сепаратрисса B уже не совпадает с сепаратрисой C . Разберем случай, когда линия B проходит немного выше линии C . Это означает, что часть «потока» траекторий, выходящих из A , «затекает» внутрь области BC (рис. 72).

Вспомним, что внутри области BC есть неустойчивая точка E , из которой «вытекает» поток траекторий. Итак, внутри области BC есть траектории двух сортов — начинающиеся в A и начинающиеся в E . Следовательно, существует пограничная траектория.

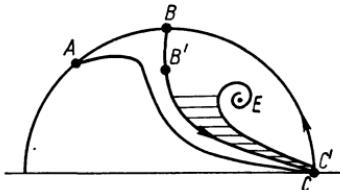
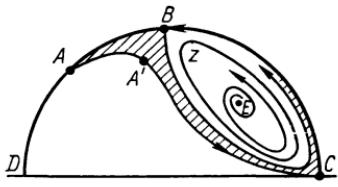


Рис. 73. Предельный цикл, родившийся из петли сепаратрисс, одна из которых CB — бесконечно удаленная линия (в координатах x , y).

Рис. 74. Разрушение предельного цикла (обе сепаратриссы идут в точку C)

При критическом значении $\alpha = \alpha_{\text{кр}}$ это был двугольник BCB . Если изменять параметр α мало, то можно ожидать, что и граничная кривая изменится мало.

Следует отметить, что это рассуждение оказывается верным в координатах ξ , η и совершенно неверным в координатах x , y , где малым изменением параметра α соответствуют огромные изменения геометрии.

Тем не менее в координатах ξ , η это оправдывается и граничная кривая оказывается предельным циклом — снаружи на него накручиваются траектории потока A , а изнутри он заполнен траекториями потока E (рис. 73).

Возникающая ситуация может быть описана следующим образом. Сепаратрисса $AA'C$ разделяет все фазовое пространство на две области. В области ниже сепаратриссы AC все траектории имеют общий источник A и общий сток C . В области выше сепаратриссы AC имеется общий сток — предельный цикл Z . Для траектории вне Z источником служит неустойчивый узел A , траектории

внутри Z вытекают из источника E (это неустойчивый фокус или неустойчивый узел в зависимости от значения параметра α , см. рис. 60).

Рассмотрим, что происходит при изменении параметра α в другую сторону от критического. На этот раз тонкая щель между сепаратрисами B и C «открывает шлюз» для потока из точки E (рис. 74).

Система сохранила оба свои источника — A и E . Однако сток Z разрушился и все траектории устремлены теперь в единственный оставшийся сток C .

Сепаратрисса B является сепаратрисой только в точке B . Ее «нижний» конец лежит ниже сепаратриссы $EC'C$ и является обычной траекторией потока, входящего в седло — узел C . Тем не менее, эта кривая BB' делит все фазовое пространство на две области. Ниже ее лежат траектории с источником A и стоком C . Все траектории выше BB' имеют источником точку E .

4.2. СТРУКТУРНЫЙ ПОРТРЕТ

Выше было рассмотрено понятие фазового портрета системы. Однако во многих случаях системы уравнений содержат параметры, изменение которых, как правило, приводит к изменению фазового портрета системы. Поэтому возникает необходимость как-то упорядочить рассмотрение и классификацию фазовых портретов в зависимости от параметра.

Структурный портрет линейной системы. Приведем понятие структурного портрета для линейных систем.

Формально говоря, система линейных уравнений

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \alpha x + \beta y; \\ \frac{dy}{dt} = \gamma x + \delta y \end{array} \right\} \quad (4.107)$$

зависит от четырех параметров — коэффициентов системы α, β, γ и δ . Далее увидим, что существенными (в определенном смысле этого слова) являются всего лишь два параметра. С формальной точки зрения можно было бы ожидать, что существенный параметр всего один.

В самом деле можно изменить масштабы трех переменных

$$x \rightarrow x_0 x; \quad y \rightarrow y_0 y; \quad t \rightarrow t_0 t$$

и выбрать эти масштабы так, чтобы сделать единицами несколько коэффициентов. В нашем распоряжении три числа x_0 , y_0 , t_0 , но четыре параметра α , β , γ , δ . Вычитая из четырех три, получаем один существенный параметр. Однако фактически существенных переменных два. Полезно понять, в чем здесь дело.

Итак, произведем замену переменных:

$$x = x_0 \xi; \quad y = y_0 \eta; \quad t = t_0 \tau \quad (4.108)$$

и подставим в систему (4.107).

Получим

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\xi}{d\tau} &= \tilde{\alpha}\xi + \tilde{\beta}\eta; \\ \frac{d\eta}{d\tau} &= \tilde{\gamma}\xi + \tilde{\delta}\eta, \end{aligned} \right\} \quad (4.109)$$

где новые коэффициенты $\tilde{\alpha}$, $\tilde{\beta}$, $\tilde{\gamma}$ и $\tilde{\delta}$ выражаются через старые следующим образом:

$$\tilde{\alpha} = \alpha t_0; \quad \tilde{\beta} = \beta t_0 \frac{y_0}{x_0}; \quad \tilde{\gamma} = \gamma t_0 \frac{x_0}{y_0}; \quad \tilde{\delta} = \delta t_0. \quad (4.110)$$

Из этих соотношений ясно видно, что фактически мы располагаем всего лишь двумя независимыми параметрами — t_0 и x_0/y_0 . Поэтому одновременное однаковое изменение масштабов x и y не меняет коэффициентов системы. Таким образом, третий параметр исчез.

Эта предварительная прикидка полезна в любой задаче, особенно биологической.

Вернемся к линейной системе (4.107) и вспомним метод построения фазового портрета. Строим характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} \alpha - \lambda & \beta \\ \gamma & \delta - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (4.111)$$

корни которого определяют вид первого интеграла (т. е. фазовый портрет системы).

Раскрывая определитель, получим

$$\lambda^2 - S\lambda + D = 0, \quad (4.112)$$

где величины S и D выражаются через коэффициенты матрицы A линейной системы хорошо известным способом: S — след матрицы A ; $S = S_p A = a_{11} + a_{22} = \alpha + \delta$;

D — определитель матрицы A ; $D = \det A = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$. Отсюда:

$$S = \alpha + \delta; \quad D = \alpha\delta - \beta\gamma. \quad (4.113)$$

Эти формулы показывают, как именно четыре несущественных параметра α , β , γ , δ комбинируются в два существенных S и D . Следует, однако, помнить, что понятия «существенность» или «несущественность» имеют смысл только с четко сформулированной точки зрения. В нашем случае речь идет о характере фазового портрета. Если же почему-либо приобретает значение расположение этого портрета на плоскости x , y или другие его особенности, то существенным может стать любой из параметров.

Вернемся к построению структурного портрета линейной системы. Рассмотрим плоскость S , D и найдем на ней геометрическое место точек, где система имеет чисто мнимые корни. Эту линию принято называть линией нейтральности.

Из вида уравнения (4.112) легко заключить, что линия нейтральности возникает при выполнении условий:

$$S = 0; \quad D > 0. \quad (4.114)$$

182 Следовательно, на плоскости S , D линия нейтральности — это верхняя половина оси D . Несколько ниже покажем, чему соответствует нижняя половина оси D .

Другая важная линия — это граница действительных и комплексных корней. Из общих соображений несложно вывести, что действительный корень превращается в комплексный, только пройдя через положение кратного корня. Поэтому линию кратных корней можно найти, решив совместно два уравнения:

$$\begin{aligned} P(\lambda) = 0; \\ P'(\lambda) = 0. \end{aligned} \quad \left. \right\} \quad (4.115)$$

В случае квадратного уравнения это означает:

$$\begin{aligned} \lambda^2 - S\lambda + D = 0; \\ 2\lambda - S = 0. \end{aligned} \quad \left. \right\} \quad (4.116)$$

Исключая λ , получаем

$$4D - S^2 = 0 — \quad (4.117)$$

параболу в плоскости S , D , касающуюся оси S . Заметим, что для квадратного уравнения эту линию можно найти,

приравняв нулю подкоренное выражение:

$$\lambda = \frac{s}{2} \pm \sqrt{\frac{s^2}{4} - D}.$$

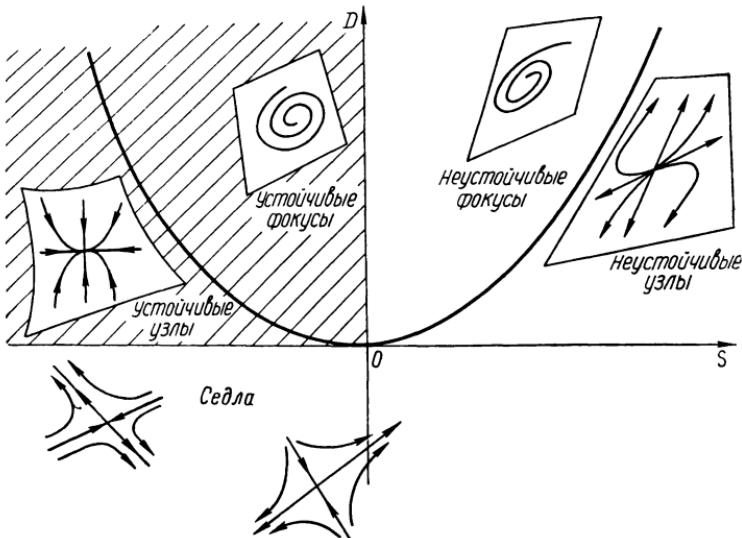


Рис. 75. Структурный портрет линейной системы (область устойчивости заштрихована).

В случае линейной системы произвольного порядка корни алгебраически не выражаются, а линию кратных корней на структурном портрете всегда можно найти, решая совместно уравнения (4.115), соответствующие кратному корню.

Итак, найдены линия нейтральности и линия кратных корней. Подставляя в уравнение $P(\lambda)$ корень $\lambda = 0$, получаем $D = 0$. Следовательно, вся ось S служит границей.

Изобразим все три линии на одном чертеже — это и даст структурный портрет линейной системы.

Существует единственная «общая» линейная система

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x + \beta y; \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma x + \delta y. \end{aligned} \right\}$$

Все конкретные линейные системы возникают как частные случаи при конкретном задании параметров α , β , γ , δ . Изменения параметров могут приводить к различным последствиям — при одних изменениях свойства системы ее поведение изменяется только количественно, при других качественно.

Именно это и отражает структурный портрет системы — линии, на нем изображенные, разделяют всю плоскость изменения существенных параметров (S , D) на области, внутри которых сохраняется тип системы (рис. 75).

Точка зрения, по которой система едина, но у нее есть параметры — ручки настройки у приборов, услов-

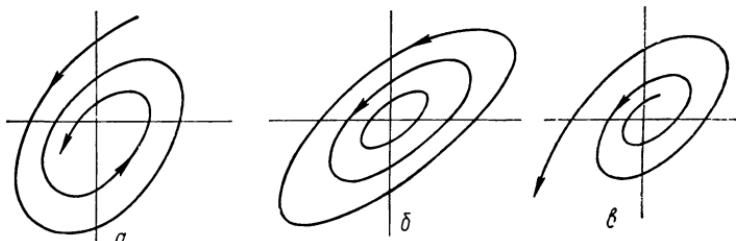


Рис. 76. Фазовые портреты вблизи линии нейтральности: а — устойчивость левее линии нейтральности; б — нейтральность; в — неустойчивость правее линии нейтральности.

вия внешней или внутренней среды у биологических систем, изменения которых изменяют поведение системы, — полезна в различных исследованиях. Для биологических систем она просто необходима — так велико разнообразие типов поведения, свойственных одной и той же системе.

Особенно важно поэтому изучение линий или поверхностей, на которых изменяется поведение системы. Наметим путь такого изучения на примере линейной системы.

Линия нейтральности: $S = 0$, $D > 0$. Нейтральная ситуация — семейство вложенных эллипсов превращается либо в неустойчивую, либо в устойчивую позицию (рис. 76). Ясно, что это зависит от слабого «дрейфа» либо внутрь, либо наружу. Можно сказать, что вблизи линии нейтральности основное движение происходит по эллипсам. Но слабое, медленное движение «поперек» эллипсов переводит движущуюся точку на другие эллипсы. Нечто похожее происходит при движении спутников по орби-

там. Слабое торможение переводит спутники на более «глубокие» орбиты, что соответствует случаю устойчивости.

Сложнее случай кратных корней. Здесь два инвариантных направления сливаются в одно, после чего корни становятся комплексными и направления исчезают (рис. 77).

В критической ситуации каждый луч «наследует» противоречивые свойства слившихся лучей. Одна сторона (один «берег», как принято говорить в теории функций комплексного переменного) является общей касатель-

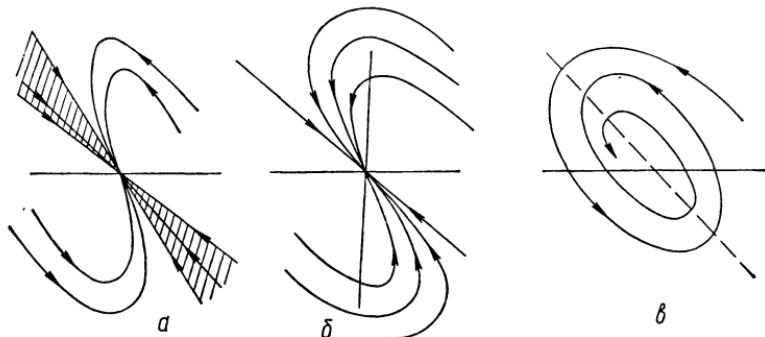


Рис. 77. Окрестность линии кратных корней: *а* — узел ниже линии кратности, исчезающий при слиянии корней; *б* — кратность; *в* — фокус выше линии кратности.

ной для половины всего пучка интегральных кривых (верхний берег для левого луча). Другая сторона (нижний «берег» левого луча в нашем примере) «наследует» изолированность исчезнувшего инвариантного луча.

При сдвиге в сторону комплексных корней узел превращается в фокус. Инвариантных направлений нет и только вытянутость спиралей позволяет догадаться, где они были.

Проще по структуре, важнее и выразительнее граница между узлами и седлами — линия нулевых корней (рис. 78). Вырождение ($D = 0$) приводит к семейству параллельных прямых, на которых расположены два встречных потока траекторий. Инвариантная прямая рассыпается на семейство стационарных точек. При сдвиге вверх и вниз с оси S возникает слабое движение вдоль бывшего нулевого корня. Если движение направлено к началу координат (речь идет о полуоси $D = 0$, $S = 0$), то рождается узел, если от начала — седло.

Структурный портрет модели иммунной системы. Биологические системы с математической точки зрения можно охарактеризовать следующими тремя основными свойствами:

существенной нелинейностью, что приводит в моделях к сложным особым точкам, бесконечно удаленным элементам, предельным циклам;

сложностью внутренней структуры (это свойство получило выразительное наименование «проклятие размерности») — модели содержат большое число переменных;

полифакторностью среды, что означает обилие параметров в модели.

Разберем свойства модели иммунитета и покажем на

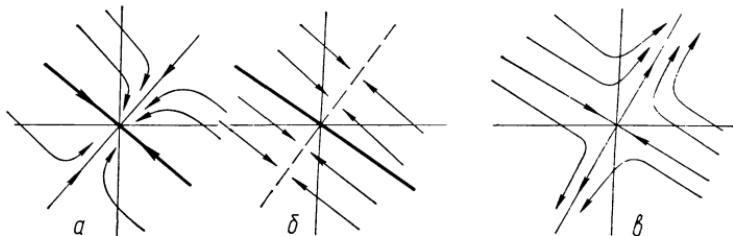


Рис. 78. Нулевые корни: *а* — узел выше оси *s*; *б* — «россыпь» стационарных точек; *в* — седло ниже оси *s*.

этом примере, как функционирует понятие структурного портрета.

Выпишем модель и разъясним смысл входящих в нее величин:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = A - C; \\ \frac{dy}{dt} = B - C, \end{array} \right\} \quad (4.118)$$

где x — количество инфекционного начала (например, микробов);

y — количество иммунных агентов (например, клеток лимфоидного ряда).

Величины A , B и C характеризуют основные процессы, одновременно протекающие при иммунитете: A — размножение микробов; B — производство организмом лимфоцитов; C — взаимодействие (лимфоциты уничтожают микробов, но сами тоже гибнут).

Для понимания основных закономерностей иммунного процесса достаточно простейших предположений:

$$A = \alpha x; \quad B = \beta(x); \quad C = y. \quad (4.119)$$

Эти предположения означают следующее: A — микробы размножаются с постоянным темпом (рис. 79); B — производство лимфоцитов «отслеживает» количество микробов (рис. 80); $C = y$ означает, что время «поиска» микробов лимфоцитом не зависит от x (концентрации микробов).

При x малых это неверно и следует принять

$$C = \gamma(x)y,$$

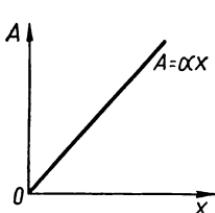


Рис. 79. Закон действующих масс применительно к размножению микробов.

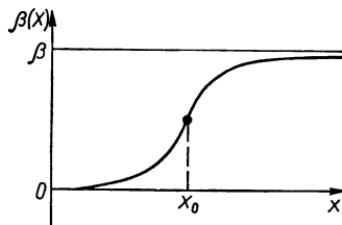


Рис. 80. График уровня иммунной защиты в зависимости от количества микробов уровня β .

где множитель $\gamma(x)$ быстро возрастает от нуля до единицы. Однако для модели развитого иммунного процесса это несущественно и можно всегда считать $\gamma(x) = 1$.

Задача состоит в построении фазового портрета модели иммунной системы. Однако система содержит по крайней мере два существенных параметра: α -вирулентность микроба (темпер размножения), β -уровень иммунной защиты. Как будет показано, фазовый портрет существенно зависит от величины и соотношения этих параметров.

Введем поэтому наряду с фазовым пространством системы (плоскостью переменных x, y) структурное пространство системы (плоскость параметров α, β) (рис. 81).

Приступим к анализу модели:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - y; \\ \frac{dy}{dt} &= \beta(x) - y. \end{aligned} \right\} \quad (4.120)$$

Прежде всего следует отыскать стационарные точки, т. е. решить систему

$$\left. \begin{array}{l} ax - y = 0; \\ \beta(x) - y = 0. \end{array} \right\} \quad (4.121)$$

Эти уравнения наиболее наглядно решить графически. По существу следует найти точки пересечения графиков двух функций:

$$y = \alpha x; \quad y = \beta(x). \quad (4.122)$$

Функция $y = \beta(x)$ описывает график уровня иммунной защиты в зависимости от количества микробов x (см. рис. 80), функция $y =$
 $= \alpha x$ — график темпа размножения микробов (см. рис. 79).

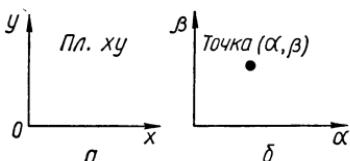


Рис. 81. Структурное пространство, где каждой точке (α, β) соответствует целая плоскость (x, y) .

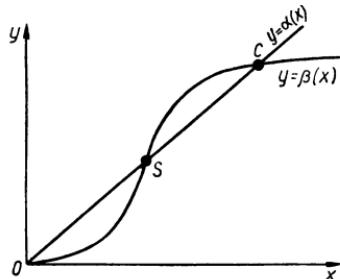


Рис. 82. Три стационарные точки для случая однобарьерного иммунитета.

Стационарные точки — это те точки, в которых темп производства иммунных агентов равен темпу прироста микробов. Это вполне очевидное соображение приводит к простому способу отыскания стационарных точек — следует оба графика изобразить на одном чертеже и найти точки пересечения (рис. 82). Если α увеличивать (или β уменьшать), то точки *S* и *C* будут сближаться и при большой вирулентности α (или слабой защите β) может остаться единственная стационарная точка *O*.

Исследуем характер особых точек. Для этого надо построить линеаризованную систему и найти ее собственные числа. В нашем случае матрица линеаризованной системы имеет вид

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & 1 \\ \beta'(x_0) - 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.123)$$

где $\beta'(x) = \beta'(x_0)(x - x_0) + \dots$

Обозначим для удобства угловой коэффициент касательной к кривой иммунной защиты в стационарной точке $\beta'(x_0) = \gamma$.

Величина α имеет вполне аналогичный (но эмоционально противоположный) смысл — угловой коэффициент кривой микробного роста.

Уравнение для собственных чисел λ

$$\begin{vmatrix} \alpha - \lambda & -1 \\ \gamma & -1 - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (4.124)$$

Нетрудно выписать корни этого квадратного уравнения:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{\alpha - 1}{2} + \sqrt{\left(\frac{\alpha + 1}{2}\right)^2 - \gamma}; \\ \lambda_2 &= \frac{\alpha - 1}{2} - \sqrt{\left(\frac{\alpha + 1}{2}\right)^2 - \gamma}. \end{aligned} \quad (4.125)$$

Эти формулы пригодны для любой из стационарных точек O, S, C (рис. 82), только вместо γ следует подставить его значение в соответствующей точке.

Рассмотрим точки O и C . В них кривая $\beta(x)$ идет почти горизонтально. Поэтому γ — малая величина и можно оценить величину корней, положив $\gamma = 0$.

Получим:

$$\lambda_1 = \alpha; \quad \lambda_2 = -1. \quad (4.126)$$

Следовательно, точки O и C — седловые точки, для которых полезно отыскать направление сепаратрисс.

Выпишем линеаризованную систему, обозначая через $\xi = x - x_0$ и $\eta = y - y_0$ отклонения от стационарной точки. Тогда:

$$\frac{d\xi}{dt} = \alpha\xi - \eta; \quad \frac{d\eta}{dt} = \gamma\xi - \eta. \quad (4.127)$$

Можно найти структуру окрестности стационарной точки, проинтегрировав однородное уравнение

$$\frac{d\eta}{d\xi} = \frac{\gamma\xi - \eta}{\alpha\xi - \eta}. \quad (4.128)$$

Однако для наших целей достаточно найти сепаратриссы

$$\eta = k\xi.$$

Подставляя η в уравнение (4.128), имеем:

$$k = \frac{\gamma - k}{\alpha - k}; \quad k^2 - (\alpha + 1)k + \gamma = 0. \quad (4.129)$$

Положив $\gamma = 0$ ¹, получим два направления:

$$k_1 = \alpha + 1; \quad k_2 = 0. \quad (4.130)$$

Построим соответствующие точки на графике (рис. 83). Перейдем к анализу точки S . В этой точке, согласно нашему предположению, функция $\beta(x)$ возрастает быстро. Поэтому число γ весьма велико, а так как оно входит в подкоренное выражение со знаком минус, то оба корня

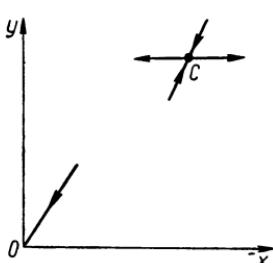


Рис. 83. К результату линейного анализа (показано направление сепаратрисс в седловых точках).

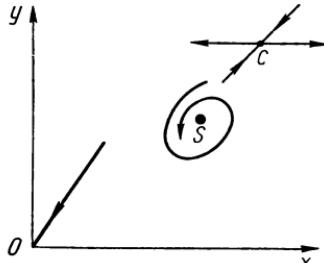


Рис. 84. Схема фазового портрета (S — точка нестабильного импульса).

комплексны. Таким образом, точка S оказывается фокусом. Этот фокус устойчив, если $\alpha < 1$, и неустойчив, если $\alpha > 1$.

Критическое значение $\alpha = 1$ соответствует случаю нейтральности точки S . Это значение требует дополнительного исследования.

Локальный фазовый портрет. Рассмотрим полученные сведения о стационарных точках, ограничившись пока случаем $\alpha < 1$ (случай $\alpha > 1$ разбирается аналогично) (рис. 84).

Локальное исследование, которое можно провести только в линейном приближении, обнаруживает структуру особой точки S . Видно, что небольшие отклонения от равновесия S вызывают переходный процесс восстановления равновесия.

¹ Для качественного анализа вполне достаточно приближение $\gamma = 0$.

Интересно, что весьма простые соображения, положенные в основу модели, уже привели к содержательному выводу — установлен колебательный характер этого процесса.

Итолкование полученного результата весьма наглядно. Допустим, что количество микробов в организме (в результате контакта с больными или прививки) увеличилось. Тогда уровень иммунной защиты $\beta(x)$ быстро возрастает и начинается повышенное истребление микробов (рис. 85).

По достижении исходного уровня x равновесие не достигается, ибо количество y (точка P_1) выше равн-

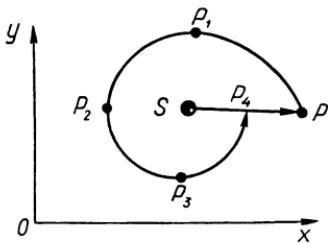


Рис. 85. Стадии самонзлечения при слабой инфекции SP

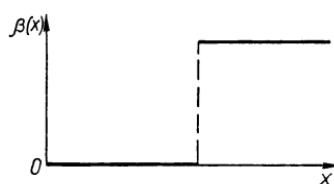


Рис. 86. К «разрывной» трактовке иммунной защиты

весного. Далее приходим к состоянию P_2 , где количество y уже равновесное. Однако число x меньше равновесного и воспроизведение иммунных агентов отстает от темпа их гибели.

Это важный момент понимания всего иммунного процесса. Он связан с тем, что кривая $\beta(x)$ резко возрастает с увеличением x и соответственно резко падает с уменьшением x ($\gamma \gg \alpha$). Итолкование этого обстоятельства следующее. Иммунная защита (производство специализированных клеток лимфоидного ряда) требует напряжения всех ресурсов организма и быстро отключается при уменьшении опасности. Для многих целей вполне достаточно считать (принцип «все» или «ничего») иммунную защиту отключенной ($\beta(x) = 0$) ниже критического уровня $x = x_{\text{кр}}$ и полностью включенной ($\beta(x) = \beta$) выше критического уровня (рис. 86).

Очень важно подчеркнуть глубокое сходство физиологического принципа «все» или «ничего» с понятием

«разрывной» трактовки, разработанным в нелинейной теории колебаний.

Следует также подчеркнуть, что этот принцип «все» или «ничего» (или «ступенчатость» защиты, как иногда говорят медики) уже чисто логически приводит к неизбежности колебательного характера протекания иммунного процесса.

Продолжим, однако, разбор следующих стадий этого процесса (см. рис. 85). Мы остановились на стадии P_1P_2 , когда резкое выключение иммунной защиты привело к изменению соотношения сил в пользу микробов. На стадии P_2P_3 происходит рост числа микробов, срабатывают следящие системы организма, включающие иммунную защиту на стадии P_3P_4 . Однако это включение происходит на фоне низкого общего уровня (точка P_3), что может восприниматься, интерпретироваться и даже моделироваться в терминах «запаздывания». Следует, однако, помнить, что использование двух (а не одной только y) естественных характеристик иммунного процесса, а именно и уровня y и темпа воспроизведения β (можно, конечно, говорить, что β — тоже уровень, но уровень защиты) позволяет избежать излишней «инженеризации» описания, связанного с термином «запаздывания».

192

Так или иначе, но включение иммунной системы изменяет соотношение сил в пользу защитных процессов, выводит их на равновесный уровень y_0 (точка P_4 на рис. 85) и заметно улучшает дисбаланс. Точка P_4 соответствует точке P , события дальше развиваются аналогично, но с заметным уменьшением амплитуды колебаний.

Рассмотрим иное вмешательство в организм, казалось бы, благотворное, состоящее в уменьшении количества микробов (например, принятие дозы антибиотика). Несложный анализ показывает, что вмешательство \vec{SQ} с «благими» намерениями эквивалентно (по истечении некоторого времени) вмешательству \vec{SP} с «дурными» намерениями (рис. 87). Иными словами — любое вмешательство нарушает равновесие, что в любом смысле плохо.

Фазовый портрет в целом. Рассмотрим сепаратриссы точек O и C и разберем одно из возможных взаимных расположений этих линий. В ситуации, изображенной

на рис. 88, сепаратриссы C_- и C'_- , входящие в точку C , ограничивают область нестерильного иммунитета, иными словами — область притяжения точки S . В частности, сепаратрисса C_+ , целиком расположенная внутри этой области, «накручивается» на точку S . Между сепаратриссами C_- и O_- расположен поток решений, идущий далее между C_- и O_+ и уходящий на бесконечность между сепаратриссами C'_+ и O_+ (это наиболее «опасные» траектории).

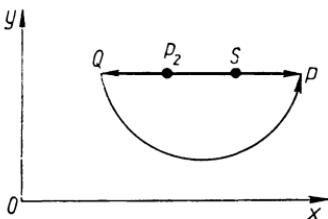


Рис. 87. К эквивалентности вмешательства $\vec{S}\bar{Q}$ и $\vec{S}\bar{P}$ со сдвигом во времени.

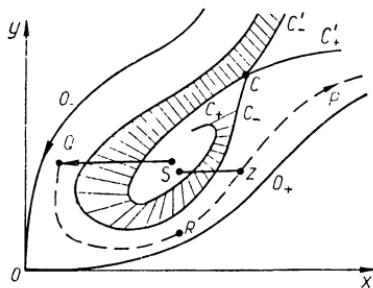


Рис. 88. Картинны взаимного расположения сепаратрис: C_+ выходит из C ; O_+ выходит из O ; C_- входит в C ; O_- входит в O .

Передозировка антибиотика (сдвиг $\vec{S}\bar{Q}$) приводит к отключению иммунной защиты, после чего ее включение в точке R происходит на столь низком уровне y , что она не «успевает» выработать достаточное количество иммунных агентов, и события RZP разворачиваются необратимым образом, т. е. становится необходимым вмешательство где-нибудь в точке Z .

Структурный портрет. Иммунный портрет популяции. Построение фазового портрета происходит для определенной фиксированной системы. Это значит, что фиксируются параметры α и β и строится картина возможных событий для данного индивида, данного организма (заметим, что в качестве β удобно брать именно предельный уровень — высоту горизонтальной асимптоты $\beta(x)$).

Однако величины α и β различны для различных организмов. Так, крысы чрезвычайно резистентны (устойчивы) к туберкулезу, среди людей имеется большое

разнообразие типов иммунитета, а для морских свинок он, безусловно, смертелен — у них очень низкий уровень β.

Для получения полной картины полезно изобразить на плоскости α , β области, занятые различными организмами и даже различными видами. Понятно, что это весьма приближенная качественная картина, получающаяся на основании наиболее общих представлений и наблюдений (рис. 89). Однако эта картина не дает еще возможности судить о возможных типах протекания иммунного процесса.

Перейдем к построению структурного портрета. Как и выше, основным ориентиром является изучение критических, предельных, граничных ситуаций. В данном случае это совпадение двух пар сепаратрисс, а не одной, как это было в случае модели гликолиза. С формальной точки зрения речь идет о решении системы двух уравнений с двумя неизвестными

$$\left. \begin{array}{l} \Delta_1(\alpha, \beta) = 0; \\ \Delta_2(\alpha, \beta) = 0. \end{array} \right\} \quad (4.131)$$

Хотя вычисление значений функций $\Delta_1(\alpha, \beta)$ и $\Delta_2(\alpha, \beta)$ требует достаточно сложных и непривычных действий — отыскания асимптотики сепаратрисс, интегрирования (численного) траекторий при помощи ЭВМ, это не имеет принципиального значения. Важно, что каждой паре чисел α и β соответствует вполне определенное значение функций Δ_1 и Δ_2 , а только это и требуется в общем определении функций (рис. 90).

Итак, предположим, что найдена критическая точка $(\alpha_{kp}, \beta_{kp})$:

$$\left. \begin{array}{l} \Delta_1(\alpha_{kp}, \beta_{kp}) = 0; \\ \Delta_2(\alpha_{kp}, \beta_{kp}) = 0. \end{array} \right\}$$

В окрестности этой точки структурного пространства происходят основные качественные изменения свойств системы. Чтобы понять это полностью, рассмотрим отдельно уравнение

$$\Delta_1(\alpha, \beta) = 0,$$

которое определяет кривую в плоскости (α, β) .

Другое уравнение

$$\Delta_2(\alpha, \beta) = 0$$

определит другую кривую, пересекающуюся с первой в критической точке (рис. 91).

Построим фазовый портрет, соответствующий критической точке (рис. 92).

При движении вдоль кривой $\Delta_1 = 0$ разрывается нижняя пара сепаратрисс (рис. 93). Совершенно аналогичная картина возникает при движении вдоль кривой $\Delta_2 = 0$, но при этом разрывается верхняя пара сепаратрисс.

Новое обстоятельство, позволяющее называть критическую точку тройной, состоит в том, что через нее обязательно проходит еще одна кривая

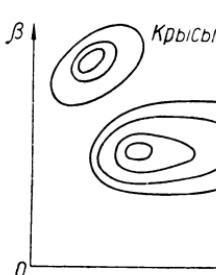


Рис. 89. Иммунный портрет разных популяций (линии соответствуют разным значениям индивидуальных отклонений от среднего для популяции).

$$\Delta_3(\alpha, \beta) = 0,$$

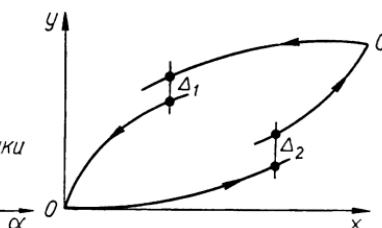


Рис. 90. Невязки Δ_1 и Δ_2 , сводимые к нулю для получения двугранника $\overrightarrow{CO}\overrightarrow{DC}$.

195

соответствующая петля сепаратрисс. Эта петля возникает при совпадении C_+ -сепаратрисы с C_- -сепаратрисой (рис. 94).

Если изменять оба параметра α и β вдоль кривой $\Delta_3(\alpha, \beta) = 0$, то после прохождения тройной точки петля сепаратрисс C_+C_- разрывается, но зато замыкается петля сепаратрисс O_+O_- (рис. 95).

Таким образом, окончательно структурный портрет вблизи тройной точки определяется тремя линиями (рис. 96).

Однобарьерный иммунитет («ступенька»). В частном или лучше — в предельном случае разрывной функции $\beta(x)$ система уравнений (4.120):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha x - y; \\ \frac{dy}{dt} &= \beta(x) - y, \end{aligned} \right\}$$

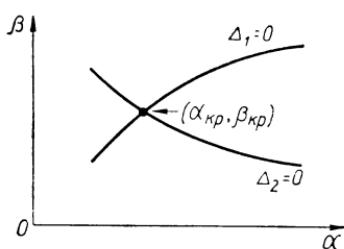


Рис. 91. Кривые в плоскости параметров.

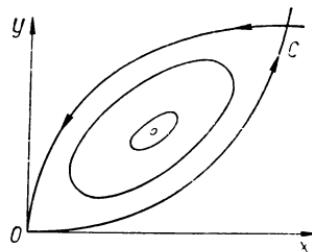


Рис. 92. Фазовый портрет в критической точке.

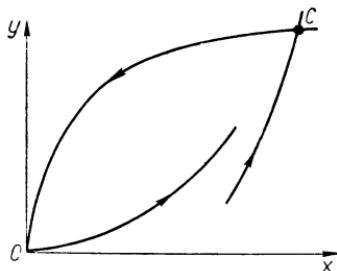


Рис. 93. Типичный фазовый портрет, соответствующий точкам кривой $\Delta_1(\alpha, \beta) = 0$.

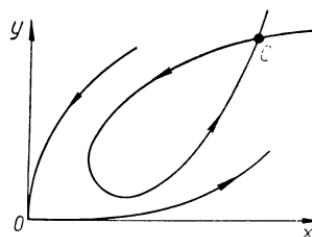


Рис. 94. Возникновение петли сепаратрис вблизи «бычьего глаза».

в области $x < 1$ является линейной:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \alpha x - y; \\ \frac{dy}{dt} = -y, \end{array} \right\} \quad (4.132)$$

в области $x > 1$:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \alpha x - y; \\ \frac{dy}{dt} = \beta - y. \end{array} \right\} \quad (4.133)$$

Поэтому вопрос сводится к «склейке» решений этих двух систем по линии разрыва $x = 1$. Приведем результат в форме структурного портрета. В нашем случае этот портрет состоит из четырех линий на плоскости параметров α, β .

Три из них, пересекающиеся в тройной точке, соответствуют слиянию трех пар сепаратрис, а четвертая изображает линию слияния седловой стационарной точки C с фокусом S . Ниже этой линии система вообще не имеет (кроме седла O) конечной стационарной точки.

Рассмотрение предельного случая полезно тем, что может быть проведено чисто аналитически с полным сохранением качественных особенностей. Более того, нередко случается так, что и количественное поведение весьма близко, а небольшое расхождение иногда можно устранить методами теории возмущений.

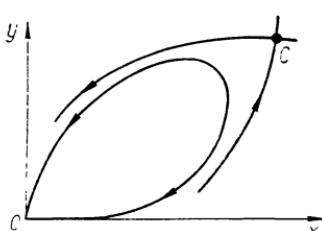


Рис. 95. Петля сепаратрис по другую сторону от тройной точки C (вдоль кривой $\Delta_3 = 0$).

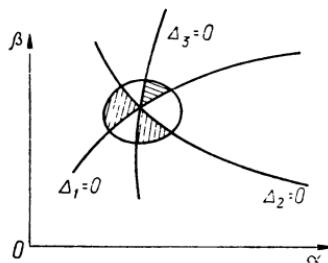


Рис. 96. Шесть качественно различных типов поведения, реализующихся сколь угодно близко к тройной точке.

В нашем конкретном случае нетрудно найти уравнения сепаратрис. В области $x > 1$

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\beta - y}{\alpha x - y}. \quad (4.134)$$

Ищем уравнение сепаратриссы в виде

$$y - y_0 = k(x - x_0),$$

где (x_0, y_0) — стационарная точка; $x_0 = \frac{\beta}{\alpha}$; $y_0 = \beta$; коэффициент k найдем из квадратного уравнения, получающегося после подстановки указанной формы решения в дифференциальное уравнение (4.134)

$$k = -\frac{k}{\alpha - k}. \quad (4.135)$$

Окончательно получаем уравнение C_+ -сепаратриссы (в области $x > 1$)

$$y = \beta, \quad (4.136)$$

уравнение C_- -сепаратрисы (в той же области)

$$y - \beta = (\alpha + 1) \left(x - \frac{\beta}{\alpha} \right). \quad (4.137)$$

Эти сепаратриссы следует продолжить в область $x < 1$, решая дифференциальное уравнение

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y}{\alpha x - y} \quad (4.138)$$

и «склеивая» его решения с найденными на линии разрыва $x = 1$.

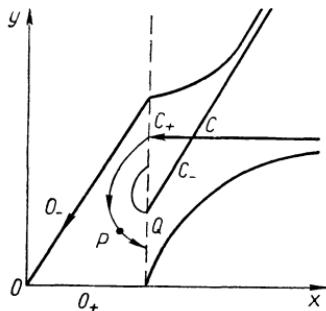


Рис. 97. Сепаратрисы ступенчатого иммунитета.

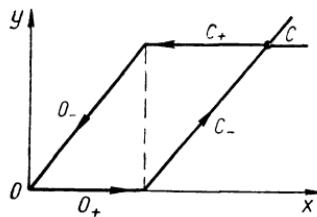


Рис. 98. Расположение сепаратрис, соответствующее тройной точке.

198

Выкладки для точки O можно не проводить, а просто положить в найденных формулах $\beta = 0$. Продолжение O_+ -сепаратрисы

$$y = 0 \quad (4.139)$$

и O_- -сепаратрисы

$$y = (\alpha + 1)x \quad (4.140)$$

на область $x > 1$ получается «склейкой» с решениями уравнения (4.138) в точках линии $x = 1$.

Окончательное расположение сепаратрис при некоторых значениях α , β изображено на рис. 97.

Теперь несложно найти линии слияния сепаратрис. Решая совместно на линии склейки ($x = 1$) уравнения C_+ - и O_- -сепаратрис, получаем

$$\beta = \alpha + 1,$$

что соответствует на структурном портрете прямой (рис. 98).

Условие слияния C_- -сепаратрисы

$$y - \beta = (\alpha + 1) \left(x - \frac{\beta}{\alpha} \right) \quad (4.141)$$

и O_+ -сепаратрисы

$$y = 0 \quad (4.142)$$

приводит к соотношению (при $x = 1$)

$$-\beta = (\alpha + 1) \left(1 - \frac{\beta}{\alpha} \right),$$

откуда получаем уравнение второй из линий структурного портрета

$$\beta = \alpha + \alpha^2, \quad (4.143)$$

которая оказывается параболой.

Пересечение ее с прямой

$$\beta = \alpha + 1,$$

найденной ранее, определяет тройную точку:

$$\alpha = 1, \beta = 2. \quad (4.144)$$

Весьма любопытные выкладки возникают при отыскании петли C_+ , C_- -сепаратрис (рис. 99). Эти две сепаратрисы пересекаются с прямой $x = 1$ в точках $y = \beta$, $y = \alpha + 1 - \frac{\beta}{\alpha}$. Эти две точки следует соединить 199 интегральной кривой уравнения (4.138):

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{y}{\alpha x - y},$$

которому удовлетворяют кривые в области $x < 1$. Это уравнение — линейное, если считать x искомой функцией, а y независимым переменным. Можно, впрочем, интегрировать его и как однородное. Тем или иным способом найдем первый интеграл

$$[(\alpha + 1)x - y] y^\alpha = C. \quad (4.145)$$

Эта кривая должна проходить через точки $(1; \beta)$, $\left(1; \alpha + 1 - \frac{\beta}{\alpha}\right)$. Имеем, следовательно, два равенства:

$$(\alpha + 1 - \beta) \beta^\alpha = C; \quad \frac{\beta}{\alpha} \left(\alpha + 1 - \frac{\beta}{\alpha} \right)^\alpha = C.$$

Разделив второе из них на первое, исключаем константу интегрирования C и получаем условие для α, β —

третью кривую, проходящую через тройную точку:

$$\left(\frac{\alpha+1}{\beta} - \frac{1}{\alpha}\right)^\alpha = \alpha \left(\frac{\alpha+1}{\beta} - 1\right). \quad (4.146)$$

На первый взгляд это соотношение кажется чрезвычайно сложным. Однако нетрудно убедиться, что одна из ветвей этой сложной кривой весьма проста:

$$\alpha = 1. \quad (4.147)$$

Нетрудно также проверить, что через тройную точку $\alpha = 1, \beta = 2$ проходит

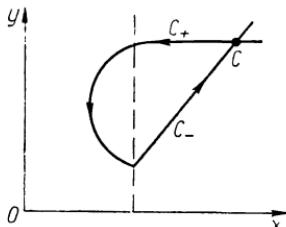


Рис. 99. Замыкание C_+ -сепаратрисы на C_- -сепаратрису (прямолинейные отрезки соединены интегральной кривой).

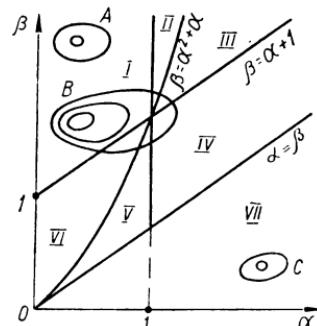


Рис. 100. Структурный портрет одноступенчатого иммунитета по данным ВОЗ (I—VII — области различного типа иммунитета).

только эта ветвь полученной сложной кривой. Еще одна ветвь $\beta = \alpha$ рассматриваемой кривой совпадает, как не трудно проверить, с линией исчезновения стационарного состояния S .

Структурный портрет одноступенчатого иммунитета. Изобразим на плоскости параметров области однотипного поведения, разделенные линиями критичности, т. е. структурный портрет системы. В нашем случае, выбранном сознательно настолько простым, чтобы можно было все исследование провести чисто аналитически, выпишем уравнения всех четырех найденных линий (рис. 100):

- 1) линия слияния особых точек S и C ; $\beta = \alpha$;
- 2) совпадение верхних сепаратрис, $\beta = \alpha + 1$;
- 3) совпадение нижних сепаратрис, $\beta = \alpha + \alpha^2$;
- 4) замыкание в петлю сепаратрис точки C , $\alpha = 1$.

Рассматриваемая модель вытекает из некоторых положений иммунологии. Главным из них является пред-

ставление о том, что иммунная защита организма — это противоборство двух популяций клеток: популяций паразитирующих на организме микробов и популяций клеток лимфоидного ряда, производимых организмом.

Еще одно важное положение (в некотором смысле противоположное первому) — реализовано в крайней предельной форме принципа «все или ничего» (ступенчатая, разрывная функция $\beta(x)$), перекликающегося с популярной во многих вопросах нелинейной теории колебаний «разрывной трактовкой».

В этом состоит глубокий смысл построения принципиальных моделей явления — получен содержательный результат о возможных типах протекания иммунного процесса.

На основе качественных соображений можно сделать количественные предсказания. Например, экспериментально известна высокая резистентность (сопротивляемость) крыс к туберкулезу. Это означает, что у них высокий уровень иммунной защиты (большие значения β в нашей модели). Однако заранее неясно, какая получится относительная вирулентность α (это число зависит как от свойств микробы, так и от свойств организма — оно иллюстрирует темп размножения данного микробы или вируса на данной среде). Модель показывает, что α должно быть мало ($\alpha < 1$), ибо в области IV (см. рис. 100), где высок не только уровень β , но и α , резистентность не обнаруживается.

Таким образом, модель позволяет сформулировать уже количественный вывод. Для резистентности недостаточно высокого уровня иммунной защиты необходимо еще, чтобы был низким уровень вирулентности.

Следовательно, отдельные точки (α, β), изображающие индивидуальные организмы крыс, заполняют область A (популяция крыс), расположенную в области I структурного портрета.

Аналогичный анализ для морских свинок, для которых туберкулез смертелен, заставляет расположить область C в области VII (отсутствие иммунитета).

Наиболее интересен такой анализ для человека. Данные ВОЗ показывают, что человеческая популяция в целом обладает довольно высокой резистентностью к туберкулезу. Однако существует некоторое количество людей (по разным данным и по разным регионам он колеблется от 5 до 3% всей популяции, подверженных

туберкулезу), среди которых наблюдается большое разнообразие форм протекания процесса. Это, казалось бы, весьма неопределенное наблюдение в сочетании с результатами исследования модели приводит к довольно определенным и притом количественным выводам.

Область B должна быть на 95% расположена в области I — области резистентности. Однако она непременно должна содержать тройную точку — это единственный способ маленькой областью (не больше 5% всей популяции) охватить большое разнообразие типов поведения.

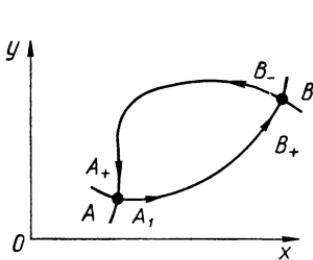


Рис. 101. Двойное слияние сепаратрис $B_- \rightarrow A_+$; $A_- \rightarrow B_+$ (в общем случае «бычий глаз» может весьма сильно искривляться).

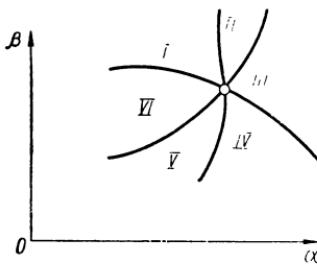


Рис. 102. Окрестность тройной точки.

202

Тем самым проявляется роль модели и ее структурного портрета — это способ «заглянуть внутрь» организма на основании только данных о поведении популяции.

Заметим, что рассмотренная модель может быть применена кроме туберкулеза к любым другим «длинным» инфекционным заболеваниям с протеканием более месяца-двух.

Окрестность тройной точки. Проведем анализ тройной точки в общем виде. Рассмотрим произвольную систему двух уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a(x, y; \alpha, \beta); \\ \frac{dy}{dt} &= b(x, y; \alpha, \beta), \end{aligned} \right\} \quad (4.148)$$

содержащих два параметра, и предположим, что найден (вообще говоря, это предполагает использование со-

временной вычислительной техники) «бычий глаз» на фазовом портрете (рис. 101) или критическая тройная точка на структурном портрете (рис. 102).

Дальнейшие построения типичны для качественной теории обыкновенных дифференциальных уравнений. Ясно, что точное определение тройной точки возможно только на машине. Однако качественную картину, тип поведения можно установить вообще без всяких вычислений.

Итак, построим фазовые портреты, соответствующие различным областям вокруг тройной точки. Нумерация областей на рис. 102 выбрана в соответствии с нумерацией на структурном портрете одноступенчатого иммунитета. Начнем построение с области VI , в которой сепа-

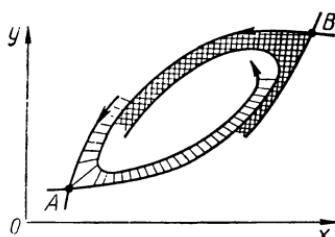


Рис. 103. Фазовый портрет области VI (рис. 102).

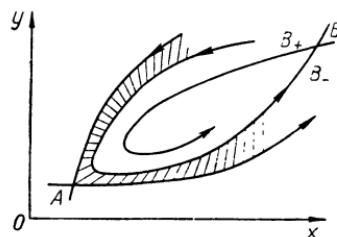


Рис. 104. Создание двух потоков (*B*-шлюз открыт внутрь, *A*-шлюз наружу, часть *B*-жидкости протекает наружу).

ратриссы расположены так, что внутрь двуугольника AB втекают траектории вдоль обеих пар сепараторисс (рис. 103).

Чтобы в дальнейшем использовать традиционную аналогию траекторий с текущей жидкостью, немного детализируем эту аналогию и будем говорить об A -жидкости, текущей извне вдоль A -сепаратриссы, и B -жидкости, текущей извне вдоль B -сепаратриссы. Наглядно можно себе представить, что это жидкости разного цвета. Пусть, например, A -жидкость синяя, B -жидкость красная. Тогда вся область состоит из тонких красных и синих струек. Если, однако, внутри есть предельный цикл, то его внутренность следует закрасить третьим цветом, ибо красные и синие струйки не затекают внутрь такого предельного цикла.

Начнем теперь передвигать структурную точку (α , β) по некоторой кривой, например по окружности, охватывающей тройную точку. При движении к границе

$VI-V$ синие струйки становятся все тоньше, а на самой границе A -шлюз закрывается.

При дальнейшем движении структурной точки этот шлюз открывается в другую сторону. Из области начинает вытекать красная струйка. B -шлюз создает два потока — на протекание и втекание (рис. 104).

Будем далее изменять растворы шлюзов. На границе $V-IV$ вся втекающая жидкость вытекает наружу — втекание закрыто. Далее открывается вытекание из области S наружу (рис. 105). Внутри области образуется источник (в простейшем случае устойчивый фокус пре-вращается в неустойчивый: сток — в источник).

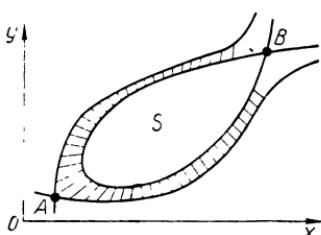


Рис. 105. Границная ситуация (замкнулась петля B -сепаратрисс и вся B -жидкость протекает сквозь область наружу).

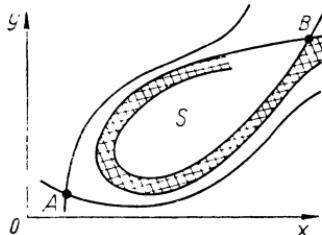


Рис. 106. Прорыв потока наружу из S -области с оттеснением красной жидкости от точки B .

Возникает новая ситуация. Кроме B -жидкости красной из области начинает вытекать S -жидкость зеленая. Вначале зеленая струйка оказывается значительно тоньше красной, но при движении структурной точки в области IV соотношение потоков меняется в пользу S -жидкости (рис. 106).

При пересечении $IV-III$ границы B -шлюз полностью закрывается и поток красной B -жидкости прекращается. В области III зеленая жидкость вытекает не только направо, но и налево (рис. 107).

Структурная точка движется дальше, усиливая одни потоки и ослабляя другие. Пересечение границы $III-II$ напоминает пересечение границы $VI-V$. На этой границе снова сливаются A - и B -сепаратриссы, закрывая выход S -жидкости наружу (направо). Дальнейшее про-движение заставляет вспомнить о существовании синей A -жидкости, которая начинает тонкой струйкой протекать в S -область (рис. 108).

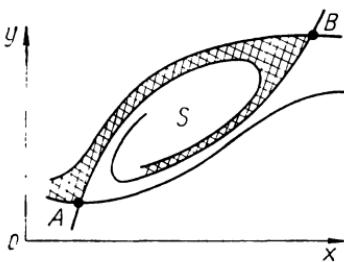


Рис. 107. Оттеснение S -потоком B -жидкости от точки A .

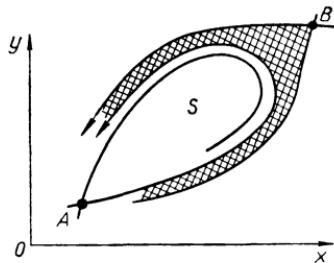


Рис. 108. Образование «подсоса» A -жидкости и ее проток сквозь S -область.

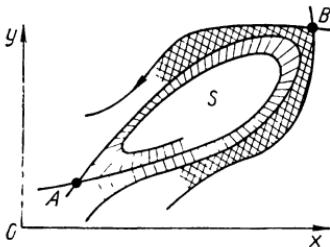


Рис. 109. Образование стока (внутрь области S открыт только шлюз A , A -жидкость протекает сквозь область S , оттесняя B -жидкость от этой области).

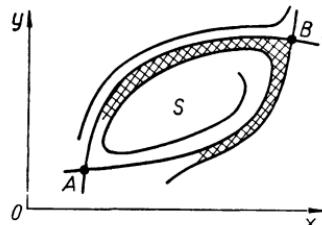


Рис. 110. Границчная ситуация (вся A -жидкость остается целиком в S -области).

Когда структурная точка пересекает границу $II - I$, замыкается петля сепаратрис из точки A . Небольшой сдвиг в область I приводит к затеканию внутрь области струйки A -жидкости, т. е. источник внутри перестает существовать и заменяется стоком (рис. 109).

Если передвигать структурную точку дальше, то приходим на границу $I - VI$, когда совпадают B - и A -сепаратриссы, закрывая проток A -жидкости сквозь S -область (рис. 110). При дальнейшем движении структурной точки круг событий замыкается и возвращается в ситуацию, с которой был начат обзор фазовых портретов вокруг тройной точки.

Многобарьерный иммунитет. Механическая аналогия. В нашу задачу не входит собственно изучение иммунитета. Однако богатство типов поведения (не меньше семи различных типов фазовых портретов даже в простейшем случае) представляет удобный пример конкретной иллюстрации качественных методов исследования.

Общая модель иммунитета (4.120):

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - y; \quad \frac{dy}{dt} = \beta(x) - y,$$

содержащая произвольную функцию $\beta(x)$, позволяет пояснить еще один важный вопрос. Речь идет о том, что в математическом моделировании нередко встречается одна и та же система уравнений при описании совершенно различных, казалось бы, явлений.

Здесь следует предостеречь от двух противоположных крайностей, одинаково вредных для правильного понимания. Одна крайность состоит во мнении, по которому если получены не просто похожие, но даже совпадающие уравнения, объекты тоже должны совпадать.

Другая крайность, основанная в сущности на том же заблуждении, состоит в том, что если явления различны, то и уравнения должны быть различны, а это, разумеется, неверно.

На любых уровнях организации материи — от атомов до галактик, включая все промежуточные уровни, в том числе и биологические, — обязательно найдутся объекты со сходной кинетикой при совершенно различной структуре. Но если кинетика похожа, то непременно будут аналогичны и уравнения, описывающие эту кинетику. Само собой разумеется, что столкновение переменных будет при этом совершенно различно.

Модель иммунитета не является исключением. Укажем механическую систему, уравнения которой приводятся в точности к тому же виду, что и уравнения модели иммунитета. Чтобы получить этот достаточно неожиданный результат, исключим y из системы (4.120). Выразим для этого y и \dot{y} через x и \dot{x} :

$$y = \alpha x - \frac{dx}{dt}; \quad \frac{dy}{dt} = \beta(x) - \alpha x + \frac{dx}{dt}. \quad (4.149)$$

Теперь нетрудно исключить y , продифференцировав первое уравнение по t и подставив во второе:

$$\alpha \frac{dx}{dt} - \frac{d^2x}{dt^2} = \beta(x) - \alpha(x) + \frac{dx}{dt}. \quad (4.150)$$

Собирая все члены в одной части, получаем одно уравнение второго порядка

$$\frac{d^2x}{dt^2} + (1 - \alpha) \frac{dx}{dt} + \beta(x) - \alpha x = 0. \quad (4.151)$$

Введем «силу»

$$f(x) = \alpha x - \beta(x). \quad (4.152)$$

Тогда уравнение запишется в чисто «механическом» виде:

$$\frac{d^2x}{dt^2} + (1 - \alpha) \frac{dx}{dt} = f(x). \quad (4.153)$$

В (4.153) легко узнать уравнение одномерного движения под действием силы $f(x)$ и силы трения с коэффициентом $(1 - \alpha)$. Но теперь смысл x решительно поменялся — в иммунитете это было количество микробов, а в механической системе — расстояние.

Такая интерпретация немедленно приводит к содержательному следствию. Механическая система в отсутствии трения ($\alpha = 1$) имеет первый интеграл

$$H(x, \dot{x}) = \frac{1}{2} (\dot{x})^2 + U(x) = \text{const}, \quad (4.154)$$

где функция $U(x)$ — потенциальная энергия, соответствующая силе $f(x)$ (4.152), т. е.

$$U(x) = - \int_0^x f(x) dx = \int_0^x \beta(x) dx - \frac{\alpha x^2}{2}. \quad (4.155)$$

Полученный результат позволяет полностью исследовать на основании установленной механической аналогии систему иммунитета при любой функции $\beta(x)$. Мы не останавливаемся подробнее на таком исследовании — оно приводит к большому богатству типов поведения.

Однако одно обстоятельство следует отметить. Интеграл (4.154) может быть переписан в исходных «иммунных» переменных так:

$$H(x, y) = \frac{1}{2} (y - \alpha x)^2 + U(x). \quad (4.156)$$

Найдем теперь производную этой функции в силу уравнений иммунитета (4.120) (вдоль траекторий системы). Несложное вычисление приводит к результату:

$$\frac{dH}{dt} = (\alpha - 1) (y - \alpha x)^2. \quad (4.157)$$

Следовательно, при $\alpha < 1$ функция H всегда убывает и может рассматриваться как функция Ляпунова. Более того это «универсальная» функция Ляпунова — она пригодна сразу для всех точек минимума функции H , которые оказываются устойчивыми.

Рассуждение при $\alpha > 1$ вполне аналогично, но приводит, конечно, к противоположным результатам.

Оба случая можно объединить, если ввести, как это делалось в теории устойчивости (см. п. 1.3), функцию Четаева

$$N(x, y) = (\alpha - 1) H(x, y), \quad (4.158)$$

для которой получаем очевидным образом

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha - 1)^2 (y - \alpha x)^2 \geqslant 0. \quad (4.159)$$

Следовательно, функция Четаева найдена в целом: не только в смысле фазового пространства (т. е. при

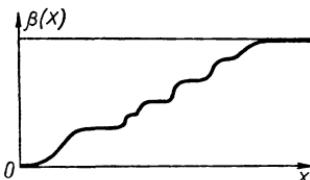


Рис. 111. К описанию многобарьерного иммунитета при помощи функции $\beta(x)$.

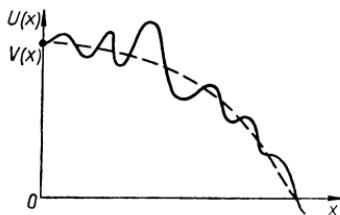


Рис. 112. Зависимость сложности поведения от разнообразия соотношения локальных максимумов и минимумов потенциальной энергии эквивалентной механической системы

$$U(x) = -\frac{\alpha x^2}{2} + \int_0^x \beta(x) dx.$$

всех x и y), но и в смысле структурного пространства (т. е. при всех α и произвольной функции $\beta(x)$, независимо от того, сколько параметров она содержит).

Отметим в заключение, что для случая туберкулеза насчитывается не менее семи различных уровней (барьеров) иммунной защиты, весьма сильно варьирующихся от индивидуума к индивидууму. В рамках нашей модели эти барьеры могут быть описаны поведением функции $\beta(x)$.

Различная высота и длина участков почти постоянства функции $\beta(x)$ создает поистине огромное разнообразие возможностей динамического протекания иммунитета (рис. 111).

И все это многообразие возможностей может быть в случае необходимости полностью описано или разобранными выше методами качественной теории или при помощи механической аналогии. В этом последнем случае эквивалентный потенциал, оказывается, имеет большое количество локальных минимумов (рис. 112).

Предыдущее изложение было почти целиком посвящено так называемым сосредоточенным системам. Простейшей из таких систем является материальная точка, состояние которой целиком описывается ее импульсом и координатой. Более сложной системой является маятник, однако и его состояние полностью описывается углом отклонения от положения равновесия (фазой) и угловым моментом. Еще сложнее (например, в реализации, конструктивно и, если так можно сказать, морфологически) электрический колебательный контур, состоящий из катушки самоиндукции и конденсатора.

Тем не менее все эти системы с позиций теории колебаний похожи в одном важном отношении — их состояние в каждый данный момент соответствует точкефазовой плоскости, движение описывается траекторией (кривой в этой плоскости), а вся совокупность возможных движений представляет собой однопараметрическое семейство траекторий на фазовой плоскости — фазовый портрет.

Существует еще более сложные — так называемые распределенные системы. Примером такой системы является нервное волокно. Его состояние может быть в каждый момент времени различно в разных точках, т. е.

$$W = W(x).$$

Для описания его состояния

Глава 5

УРАВНЕНИЯ В ЧАСТНЫХ ПРОИЗВОДНЫХ

5.1. КВАЗИЛИНЕЙНЫЕ УРАВНЕНИЯ В ЧАСТНЫХ ПРОИЗВОДНЫХ

требуется уже не число, а функция многих переменных. В простейшем случае это функции двух переменных
 $U = U(x, t)$,

а математической моделью подобных систем является уравнение в частных производных

$$F\left(U, \frac{\partial U}{\partial x}, \frac{\partial U}{\partial t}, x, t\right) = 0.$$

Во многих важных случаях можно из этого уравнения найти производную по времени

$$\frac{\partial U}{\partial t} = f(t, x, U, \frac{\partial U}{\partial x}). \quad (5.1)$$

Уравнение (5.1) называют уравнением, разрешенным относительно производной (подразумевается производная по времени).

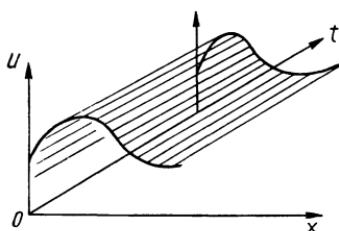


Рис. 113. Решение уравнения (5.1) при распространении начальных данных (при $t = 0$) на все значения t .

210

В нашу задачу входит рассмотрение уравнений в частных производных только в той мере, в которой эта проблема может быть рассмотрена с позиций обыкновенных дифференциальных уравнений. Иными словами будем рассматривать только такие системы и такие проблемы, которые могут быть изучены разобранными методами. Несмотря на

ограниченность такого подхода, он позволяет выяснить существенные свойства уравнений в частных производных.

Линейное уравнение. Задача Коши. Рассмотрим самое простое уравнение в частных производных

$$\frac{\partial U}{\partial t} + a \frac{\partial U}{\partial x} = 0 \quad (5.2)$$

и начнем изучение с простейшего случая $a = 0$, т. е.

$$\frac{dU}{dt} = 0. \quad (5.3)$$

Это уравнение интегрируется очевидным образом

$$U = \text{const.}$$

Однако нужно правильно понимать, что в данном случае представляет постоянная интегрирования. Функция U зависит не от одного, а от двух переменных, поэтому уравнение $\frac{\partial U}{\partial t} = 0$ означает, что U не зависит

от t , однако от x функция U может и должна зависеть (рис. 113)

$$U := f(x). \quad (5.4)$$

Полезно понять смысл функции $f(x)$. Запишем рядом уравнение и решение

$$\frac{\partial U}{\partial t} = 0; \quad U(x, t) = f(x).$$

Подставив вместо t начальное значение $t = t_0$, получим

$$U(x, t_0) = f(x).$$

Следовательно, $f(x)$ — начальные данные для решения.

Подобная ситуация встречается и в обыкновенных дифференциальных уравнениях. Однако там начальные данные (задача Коши) — всего лишь число (или вектор для случая системы), а здесь произвольная функция. В этом и состоит главный эффект перехода к частным производным — в резком повышении роли начального состояния (начальных данных).

Это понятно, поскольку распределенные системы обладают значительно большей внутренней структурой, нежели системы сосредоточенные.

Введем линейное преобразование независимых переменных:

$$x = \xi + \alpha t; \quad t = \tau$$

и запишем уравнение (5.2) в новых переменных.

Дифференцирование функции от функции приводят к равенствам:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial x} &= \frac{\partial U}{\partial \xi} \frac{\partial \xi}{\partial x} + \frac{\partial U}{\partial \tau} \frac{\partial \tau}{\partial x}; \\ \frac{\partial U}{\partial t} &= \frac{\partial U}{\partial \xi} \frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial U}{\partial \tau} \frac{\partial \tau}{\partial t}. \end{aligned} \right\} \quad (5.5)$$

Удобно выразить ξ и τ через x и t :

$$\xi = x - \alpha t; \quad \tau = t \quad (5.6)$$

и найти матрицу частных производных:

$$\frac{\partial \xi}{\partial x} = 1, \quad \frac{\partial \tau}{\partial x} = 0;$$

$$\frac{\partial \xi}{\partial t} = -\alpha, \quad \frac{\partial \tau}{\partial t} = 1.$$

Подставляя эти значения в формулы (5.5), получим:

$$\frac{\partial U}{\partial x} = \frac{\partial U}{\partial \xi}; \quad \frac{\partial U}{\partial t} = -\alpha \frac{\partial U}{\partial \xi} + \frac{\partial U}{\partial \tau}.$$

Подставим теперь в уравнение (5.2) найденные значения производных:

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} - \alpha \frac{\partial U}{\partial \xi} + a \frac{\partial U}{\partial \xi} = 0,$$

откуда получим

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} + (a - \alpha) \frac{\partial U}{\partial \xi} = 0. \quad (5.7)$$

Сформулируем полученный результат. Уравнение

$$\frac{\partial U}{\partial t} + a \frac{\partial U}{\partial x} = 0$$

в новой системе координат

$$x = \xi + \alpha \tau; \quad t = \tau$$

переходит в уравнение

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} + (a - \alpha) \frac{\partial U}{\partial \xi} = 0,$$

что верно при любом α .

212 — Выберем α так, чтобы максимально упростить уравнение, т. е. применим чисто математический прием, который не исходит ни из каких физических соображений. Ясно, что уравнение проще, если в нем меньше членов. Положим поэтому $a = \alpha$, чтобы в уравнении исчез один из членов — тот, который можно убрать только таким способом. Подчеркнем, что все рассуждение было сознательно формально математическим. Оно призвано разъяснить важную мысль — алгоритмическая, формульная сторона математики настолько сильна, что без привлечения интуиции (физического смысла) подсказывает важные идеи.

После того как выкладки привели к определенному результату, возникает весьма глубокая хотя и простая физическая интерпретация. В нашем случае коэффициент a в уравнении получает истолкование не в терминах свойств процесса, а в терминах системы координат.

В системе координат

$$x = \xi + \alpha \tau; \quad t = \tau, \quad (5.8)$$

движущейся со скоростью a , уравнение

$$\frac{\partial U}{\partial t} + a \frac{\partial U}{\partial x} = 0 \quad (5.9)$$

переходит в «остановившееся»

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} = 0 \quad (5.10)$$

и имеет, следовательно, решение, совпадающее с начальными данными:

$$U(\xi, \tau) = U_0(\xi) = f(\xi). \quad (5.11)$$

Полученное решение физики называют обычно бегущей волной

$$U = f(x - at). \quad (5.12)$$

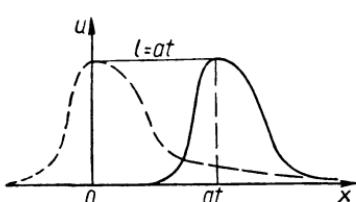


Рис. 114. К понятию бегущей волны.

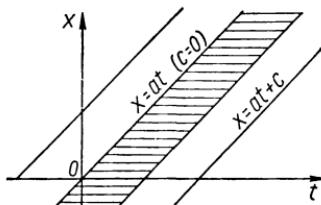


Рис. 115. Линии постоянного решения.

Необходимо четко понимать, что в разных системах координат эта волна «бежит» с разной скоростью. В частности, в избранной системе координат ξ, τ , которую естественно назвать «сопутствующей», бегущая волна обращается в стоячую.

Далее будет показано, что далеко не всякий процесс распространения обладает таким замечательным свойством — быть равномерным в любой стадии. Процесс распространения может не иметь единой для всех точек и стадий сопутствующей системы координат. В большинстве случаев наблюдается дисперсия скоростей — разные стадии (фазы) процесса могут перемещаться с разной скоростью.

Тем важнее понять принципиальную простоту случая линейного уравнения (рис. 114): за время t волна перемещается на расстояние $l = at$, не изменяя формы. Удобно изобразить линии на плоскости (x, t) , вдоль которых решение сохраняет постоянное значение (рис. 115).

Квазилинейное уравнение. Метод Римана. Перескочим через один этап и рассмотрим квазилинейное уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial t} + a(u) \frac{\partial u}{\partial x} = 0. \quad (5.13)$$

В дальнейшем при построении общей теории окажется, что существенно новые явления возникают именно из-за нелинейности.

Уравнение называется квазилинейным, если оно линейно по производным, но его коэффициенты содержат искомую функцию. Запишем общий вид этого уравнения в трехмерном пространстве

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} + a(t, x, y, z, u) \frac{\partial u}{\partial x} + b(t, x, y, z, u) \frac{\partial u}{\partial y} + \\ + c(t, x, y, z, u) \frac{\partial u}{\partial z} = f(t, x, y, z, u). \end{aligned} \quad (5.14)$$

Если правая часть (ее часто называют источником) отсутствует, то уравнение называется однородным и описывает процессы распространения. При наличии правой части может происходить накопление или расход той «субстанции»¹, которая обозначена буквой u . Это легко понять, рассмотрев простейший случай: $a = 0$, $b = 0$, $c = 0$, $f = \text{const}$. Однако нас сейчас будет больше интересовать противоположный случай, когда «субстанция» u не исчезает и не возникает, а лишь перемещается.

Поэтому можно начать рассмотрение с однородного уравнения:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + a \frac{\partial u}{\partial x} + b \frac{\partial u}{\partial y} + c \frac{\partial u}{\partial z} = 0. \quad (5.15)$$

Далее естественно ограничиться (на первых этапах) однородной средой. Это значит, что коэффициенты a , b и c не должны зависеть ни от времени t , ни от координат x , y , z :

$$a = a(u); \quad b = b(u); \quad c = c(u). \quad (5.16)$$

¹ Слово «субстанция» использовано, чтобы подчеркнуть, что на равных правах рассмотрены и случай вещества (например, плотность или концентрация) и случай движения (например, давление или интенсивность).

Далее направим ось x вдоль вектора $\{a, b, c\}$. Это можно сделать, конечно, только в одной точке (или, точнее, при фиксированном u), но в этой точке коэффициенты b и c обращаются в нуль в новой системе координат. Поэтому получаем (5.13).

Вдали от этой точки коэффициенты b и c уже нельзя считать нулями, однако, однородное квазилинейное уравнение (5.13) не просто и не является только частным случаем. Можно рассчитывать, что квазилинейное уравнение является чем-то вроде нормальной канонической формы общего уравнения. Это не точное утверждение, однако такие интуитивные, эвристические соображения подкрепляют уверенность в целесообразности рассмотрения достаточно простого уравнения.

Рассмотрим метод Римана, идея которого — выбрать в качестве независимого переменного то, которое удобнее, не останавливаясь даже перед тем фактом, чтобы объявить независимое переменное зависимым, а исключенную функцию аргументом.

Фактически эта идея реализуется так. Запишем дифференциал функции u (x, t)

$$du = \frac{\partial u}{\partial x} dx + \frac{\partial u}{\partial t} dt \quad (5.17)$$

и будем считать независимыми переменными t и u , а x 215 будем рассматривать как функцию этих переменных. Запишем дифференциал x в явном виде

$$dx = \frac{1}{\frac{\partial u}{\partial x}} du - \frac{\frac{\partial u}{\partial t}}{\frac{\partial u}{\partial x}} dt. \quad (5.18)$$

Эта формула показывает, что

$$\frac{\partial x}{\partial u} = \frac{1}{\frac{\partial u}{\partial x}}; \quad \frac{\partial x}{\partial t} = -\frac{\frac{\partial u}{\partial t}}{\frac{\partial u}{\partial x}}. \quad (5.19)$$

Следует все время помнить, что в левой части независимые переменные u и t , а в правой части — x и t . Выразим теперь производные от u из (5.19):

$$\frac{\frac{\partial u}{\partial x}}{\partial u} = \frac{1}{\frac{\partial x}{\partial x}}; \quad \frac{\frac{\partial u}{\partial t}}{\partial u} = -\frac{\frac{\partial x}{\partial t}}{\frac{\partial x}{\partial u}}. \quad (5.20)$$

Подставляя полученные выражения в уравнение (5.13), получаем

$$\frac{\frac{\partial x}{\partial t} - a(u)}{\frac{\partial x}{\partial u}} = 0, \quad (5.21)$$

откуда находим

$$\frac{\partial x}{\partial t} = a(u). \quad (5.22)$$

Выражение (5.22) выясняет глубокий смысл коэффициента a , который представляет собой скорость, но скорость распространения данного состояния u . Полученное уравнение легко интегрируется:

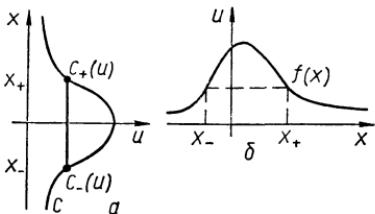


Рис. 116. К двузначности $C(u)$, возникающей при немонотонных начальных данных $u = f(x)$.

$$x = ta(u) + C(u). \quad (5.23)$$

Постоянная интегрирования есть произвольная функция от u , так как уравнение содержало частную производную по t , причем подразумевалась фиксированной второй переменной u .

Как обычно, смысл константы интегрирования определяется из задачи Коши. Положив $t = 0$, имеем

$$x = C(u).$$

Таким образом, задано начальное распределение в необычной форме — не u задано как функция от x , а x задано как функция u .

Если $u = f(x)$ монотонная функция, то обе формы задания равноправны. Но если $f(x)$ не монотонна, то решение может иметь несколько различных ветвей (рис. 116). Все эти трудности возникают только при рассмотрении задачи в целом. Если же речь идет об окрестности точки монотонности, то обе формы решения оказываются эквивалентными.

Тем не менее задаче в целом можно придать другую интерпретацию, позволяющую подробно разобрать любые типы решений именно в целом. Разберем случай монотонной $f(x)$. Тогда $u = f(x)$ и константа интегрирования $x = C(u)$ являются взаимнообратными.

В этом случае решение

$$C(u) = x - ta(u)$$

можно записать в иной форме, взяв от обеих частей равенства функцию f . Получаем формулу Римана

$$u = f(x - ta(u)), \quad (5.24)$$

выражающую решение $u(x, t)$ в виде неявной функции от x и t .

Соотношение Римана аналогично первому интегралу, а не явному решению для u (оно является решением для функции $x(u, t)$, но для $u(x, t)$ это скорее первый интеграл).

Чтобы найти решение u , следует соотношение (5.24) разрешить относительно u :

$$F(t, x, u) = u - f(x - ta(u)) = 0.$$

Из теоремы о неявной функции известно, что для разрешимости необходимо выполнение неравенства

$$\frac{\partial F}{\partial u} = 1 + f'ta' \neq 0.$$

Если условие разрешимости выполнено, то дифференцирование соотношения Римана по t и по x позволяет найти и частные производные:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= f' \cdot \left(-a - ta' \frac{\partial u}{\partial t} \right) = 0; \\ \frac{\partial u}{\partial x} &= f' \cdot \left(1 - ta' \frac{\partial u}{\partial x} \right) = 0. \end{aligned} \right\}$$

217

Найдем отсюда:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= -\frac{a(u)}{1 + tf'a'}; \\ \frac{\partial u}{\partial x} &= \frac{1}{1 + tf'a'}. \end{aligned} \right\}$$

Следовательно,

$$\frac{\partial u}{\partial t} + a(u) \frac{\partial u}{\partial x} = 0,$$

что представляет довольно типичную для математики ситуацию.

Выход соотношения Римана можно строго провести только для монотонных $f(x)$. Но после того как ответ

получен (или угадан), результат оказывается справедливым в существенно более общих условиях. В нашем случае можно рассматривать произвольные дифференцируемые функции $f(x)$. Для любой такой функции решение уравнения (5.13) задается формулой (5.24), во всяком случае для достаточно малых t более точно — пока выполнено условие разрешимости

$$1 + tf'a' > 0.$$

Здесь поставлен знак « $>$ » вместо знака « \neq », поскольку при $t = 0$ получается единица и условие необращения в нуль гарантирует и сохранение знака.

Лагранжева система координат. Решение Римана позволяет существенно шире поставить вопрос. Рассмотрим замену переменных:

$$x = \xi + \tau a(u); \quad t = \tau,$$

зависящую от решения u . Тогда уравнение (5.13) в этой системе координат (ξ, τ) записывается (как и для постоянного коэффициента a) в простейшей форме

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = 0$$

и получаем иную интерпретацию решения Римана

$$u = f(\xi).$$

Суть здесь состоит в том, какой смысл вкладывается в понятие «система координат».

Если любую замену переменных

$$\xi = x - ta(u(x, t)); \quad \tau = t$$

разрешается считать переходом в другую систему координат, то решение Римана есть просто решение уравнения

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = 0.$$

В гидродинамике, например, подобные системы координат разрешены и носят наименование лагранжевых. Их отличительный признак — берется начальное положение жидкости (или любой другой «субстанции») и вводится там обычная (геометрическая) система координат. Все материальные точки получают «метку» — координату $x = \xi$ в начальный момент. Затем вся система начинает двигаться, жидкие элементы (материальные

точки) проходят разные геометрические места x , но за каждым сохраняется его исходная координата ξ . Таким образом, материальная координата ξ — это «вмороженная» в жидкость «память» об исходной геометрической координате x .

В физике не всегда рассматривают такие системы координат как законные. Иногда разрешается рассматривать только очень частный случай таких координат — галилевы системы. Они соответствуют случаю твердотельного перемещения, при котором сохраняются все взаимные расстояния.

Ниже будет показано, что для такой строгости есть серьезные основания: лагранжевы системы координат очень удобны для рассмотрения небольших сдвигов — они позволяют весьма радикально упрощать уравнения, что было видно на примере решения Римана. Однако это удобство имеет оборотную сторону — лагранжевы системы обладают способностью к «саморазрушению», когда соответствие перестает быть взаимнооднозначным, а тогда уже теряется самый смысл понятия системы координат. Разберем подробнее этот важный аспект лагранжевых систем координат на примере риманова решения. Итак, имеются:

решение

$$u = f(\xi)$$

и система координат

$$x = \xi + \tau a(u); \quad t = \tau.$$

В окрестности оси x (при $t = 0$) соответствие взаимно однозначно — не только x и t можно вычислить по этим формулам, но и выразить ξ через x .

Найдем геометрическое место точек, в которых нарушается взаимно однозначное соответствие между парами чисел (x, t) (исходная эйлерова система координат) и парами чисел (ξ, τ) (подвижная лагранжева система координат). Точки, в которых это может произойти, определяются обращением в нуль якобиана

$$\frac{\partial(x, t)}{\partial(\xi, \tau)} = 0.$$

Прямое вычисление дает

$$\frac{\partial(x, t)}{\partial(\xi, \tau)} = \frac{\partial x}{\partial \xi} \cdot \frac{\partial t}{\partial \tau} - \frac{\partial x}{\partial \tau} \cdot \frac{\partial t}{\partial \xi} = \frac{\partial x}{\partial \xi} = 0.$$

Этот результат допускает прозрачную геометрическую интерпретацию. Формула

$$x = \xi + ta(u(\xi)) \quad (5.25)$$

определяет в плоскости (x, t) семейство прямых, зависящих от одного параметра ξ . Огибающая этого семейства и определяет допустимую границу (рис. 117).

Найдем эту огибающую. Для этого по общим правилам необходимо решить совместно два уравнения:

$$\left. \begin{array}{l} F(t, x, C) = 0; \\ \frac{\partial F}{\partial C}(t, x, C) = 0. \end{array} \right\} \quad (5.26)$$

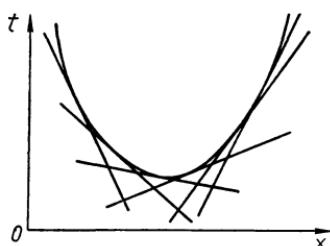


Рис. 117. Однопараметрическое семейство прямых.

В нашем случае роль параметра C играет переменная, $C = \xi$:

$$F(t, x, \xi) = x - \xi - ta(u(\xi)).$$

Следовательно, вместо (5.26) имеем:

$$\left. \begin{array}{l} x - \xi - ta(u(\xi)) = 0; \\ -1 - ta'f' = 0. \end{array} \right\} \quad (5.27)$$

В последней формуле производная $\frac{du}{d\xi}$ заменена на

$f'(\xi)$, ибо $u = f(\xi)$. Далее следовало бы исключить параметр ξ и получить связь между x и t . Однако в нашем случае проще поступить наоборот — выразить оба переменных (x и t) через ξ и получить параметрическое представление огибающей в общем виде:

$$x = \xi - \frac{a}{a'f'}; \quad t = -\frac{1}{a'f'}. \quad (5.28)$$

Уравнение Эйлера. Рассмотрим уравнение Эйлера

$$\frac{\partial u}{\partial z} + u \frac{\partial u}{\partial x} = 0,$$

которое получается из уравнений гидродинамики в частном случае, когда градиент давления равен нулю.

В этом случае $a(u) = u$ и формула решения заметно упрощается:

$$x = \xi + tf(\xi).$$

Выпишем уравнение огибающей:

$$x = \xi - \frac{f(\xi)}{f'(\xi)}; \quad t = -\frac{1}{f'(\xi)} \quad (5.29)$$

и найдем то значение t , начиная с которого решение перестает быть однозначным. Для этого необходимо найти минимум t как функции ξ .

Поставим вопрос несколько шире и попробуем построить всю огибающую. В общем виде это сделать не удастся, но некоторые общие особенности можно обнаружить.

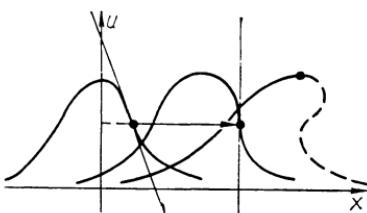


Рис. 118. Опрокидывание фронта в точке перегиба (здесь максимальный градиент скорости).

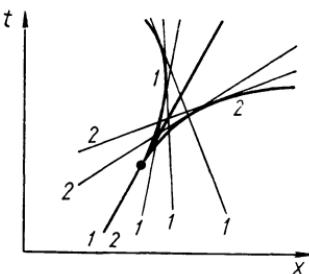


Рис. 119. Точка возврата на огибающей лучей (1, 2 — группы лучей).

Итак, найдем сначала производные по ξ от функции $x(\xi)$ и $t(\xi)$. Дифференцируя по ξ формулы (5.29), получаем:

$$\frac{dx}{d\xi} = \frac{ff''}{(f')^2}; \quad \frac{dt}{d\xi} = \frac{f''}{(f')^2}. \quad (5.30)$$

Из этих простых формул немедленно вытекают два важных вывода.

Во-первых, время t , начиная с которого возникает многозначность, соответствует точке перегиба ($f'' = 0$) на начальном профиле скоростей.

Явление опрокидывания фронта близко напоминает набегание морской волны на берег. Гребень волны бежит быстрее, чем ее основание, которое тормозится дном, и волна «захлестывает» вперед (рис. 118).

Во-вторых, важной особенностью является одновременное обращение в нуль $\frac{dt}{d\xi}$ и $\frac{dx}{d\xi}$. Это означает, что на огибающей в этом месте находится точка возврата (рис. 119).

Это явление также можно иллюстрировать простым примером. Широко известно иногда наблюдаемое явление «хлопка» от реактивного самолета. Если самолет совершает вираж, то звуковые «лучи», испускаемые им, имеют огибающую. Происходит концентрация звукового «возмущения», причем «хлопок» тем сильнее, чем ближе наблюдатель находится к точке возврата.

Разумеется это объяснение не учитывает эффекта трехмерности, весьма радикально меняющего всю картину количественно — оно необходимо только для привлечения внимания к разнообразию реальных явлений, имеющих близкие математические модели.

«Трубка тока». Задача Коши. Расширим задачу Коши в обыкновенных дифференциальных уравнениях. Пусть дана система уравнений

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} = b(x, y). \end{array} \right\} \quad (5.31)$$

Требуется найти решение, т. е. вектор-функцию скалярного аргумента t :

222

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix},$$

координаты которой принимают заданные значения ξ и η при $t = t_0$:

$$x(t_0) = \xi; \quad y(t_0) = \eta.$$

Это и есть задача Коши для системы двух уравнений.

Поставим вопрос не об одной задаче Коши, а о целом семействе, причем сразу двухпараметрическом семействе задач Коши. Лучше, конечно, говорить о задаче Коши для семейства траекторий, или лучше о задаче Коши для «трубки тока». Будем понимать под этим следующее. Рассматривается множество начальных данных (ξ, η) и для каждой точки этого множества строится выходящая из нее траектория. Рассмотрим решения:

$$x = x(\xi, \eta, t); \quad y = y(\xi, \eta, t),$$

где уже явно указана зависимость переменных x и y не только от времени t , но и от начальных данных ξ и η .

По аргументу t они удовлетворяют исходным уравнениям:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = a(x, y); \quad \frac{\partial y}{\partial t} = b(x, y),$$

которые теперь необходимо записать при помощи символа частной производной по t , подчеркивая то обстоятельство, что дифференцирование по t происходит при фиксированных ξ и η , т. е. вдоль каждого решения независимо.

Полезна еще более подробная запись:

$$x = f(\xi, \eta, t); \quad y = g(\xi, \eta, t),$$

в которой особенно удобно записать полную задачу Коши:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial g}{\partial t} &= b(f, g); \quad \frac{\partial f}{\partial t} = a(f, g); \\ f(t_0, \xi, \eta) &\equiv \xi; \quad g(t_0, \xi, \eta) \equiv \eta. \end{aligned} \right\} \quad (5.32)$$

Динамические системы. Будем считать, что формулы:

$$x = f(\xi, \eta, t); \quad y = g(\xi, \eta, t)$$

задают переход из системы координат (ξ, η) в движущуюся относительно (ξ, η) систему координат (x, y) .

Тогда каждая система уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\xi}{dt} &= \alpha(\xi, \eta); \\ \frac{d\eta}{dt} &= \beta(\xi, \eta) \end{aligned} \right\}$$

223

переходит¹ в некоторую (вообще говоря, неавтономную) систему уравнений для x и y

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{\partial f}{\partial \xi} \alpha(\xi, \eta) + \frac{\partial f}{\partial \eta} \beta(\xi, \eta) + a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial g}{\partial \xi} \alpha(\xi, \eta) + \frac{\partial g}{\partial \eta} \beta(\xi, \eta) + b(x, y). \end{aligned} \right\}$$

Здесь подразумевается, что переменные ξ и η надо выразить через x и y . В одном важном частном случае нам это не нужно делать.

¹ После дифференцирования следует вспомнить, что

$$\frac{\partial f}{\partial t} = a(f, g) = a(x, y); \quad \frac{\partial g}{\partial t} = b(f, g) = b(x, y).$$

Рассмотрим систему

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\xi}{dt} &= 0; \\ \frac{d\eta}{dt} &= 0. \end{aligned} \right\}$$

Тогда для x и y получаем систему

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= b(x, y). \end{aligned} \right\}$$

Выясняется, что система уравнений с нулевыми правыми частями эквивалентна (в силу замены переменных) любой автономной (ведь можно взять любые правые части).

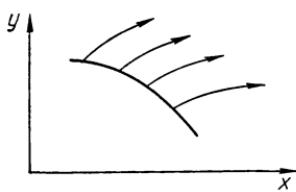


Рис. 120. Опорная дуга криволинейной системы.

224

Это обстоятельство заслуживает разъяснения. Дело в том, что разрешен чрезвычайно широкий класс преобразований — переход в движущуюся «жидкую» систему координат. Результат показывает, что каждая динамическая система порождает свое собственное отображение — переход в «сопутствующую» систему координат, которая «компенсирует» движение именно этой динамической системы. Все другие динамические системы порождают в «нашой» системе координат некоторое (даже неавтономное) движение.

Криволинейные координаты. Разрешим только криволинейные замены переменных:

$$x = F(p, q); \quad y = G(p, q), \quad (5.33)$$

не содержащие времени. Рассмотрим, насколько можно упростить заданную автономную систему (5.31) такими «автономными» (не содержащими времени) преобразованиями. Оказывается достаточно радикально. Единственная система

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= 0; \\ \frac{dq}{dt} &= 1 \end{aligned} \right\} \quad (5.34)$$

порождает (по крайней мере локально) все многообразие динамических систем, если разрешить произвольные криволинейные координаты.

Идея построения весьма проста. Следует взять криволинейную дугу, «выпустить» из ее точек траектории системы (рис. 120) и эту криволинейную сетку принять за систему координат. Точное построение основано, конечно, на свойствах функций f и g .

Опорную дугу (будущую ось p , линию $q = 0$) зададим в параметрической форме:

$$\xi = \xi(p); \quad \eta = \eta(p).$$

Далее в качестве координаты q зададим время, которое необходимо, чтобы «добраться» от оси p до точки (x, y) .

Формально эти соображения записываются в виде следующих равенств:

$$\left. \begin{aligned} x &= f(\xi(p), \eta(p), q) = F(p, q); \\ y &= g(\xi(p), \eta(p), q) = G(p, q). \end{aligned} \right\} \quad (5.35)$$

Иными словами, начальные данные изменяются вдоль заданной дуги, а вместо времени представлено q .

Проверка:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{\partial F}{\partial p} \cdot \frac{dp}{dt} + \frac{\partial F}{\partial q} \cdot \frac{dq}{dt} = \frac{\partial f}{\partial q} = a(f, g) = a(x, y); \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{\partial G}{\partial p} \cdot \frac{dp}{dt} + \frac{\partial G}{\partial q} \cdot \frac{dq}{dt} = \frac{\partial g}{\partial q} = b(f, g) = b(x, y). \end{aligned} \right\} \quad \underline{225}$$

В приведенном рассуждении есть одно «слабое» место — не доказано, что построена настоящая система координат, т. е. что соответствие взаимно однозначно. Это верно в окрестности регулярной точки и доказывается прямым вычислением якобиана отображения

$$J = \frac{\partial(x, y)}{\partial(p, q)} = \frac{\partial x}{\partial p} \cdot \frac{\partial y}{\partial q} - \frac{\partial x}{\partial q} \cdot \frac{\partial y}{\partial p}.$$

Следует использовать основные свойства функций f и g (см. (5.32)):

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial q} &= a(f, g); \\ \frac{\partial g}{\partial q} &= b(f, g); \end{aligned} \right\} \quad \left. \begin{aligned} f(\xi, \eta, t_0) &\equiv \xi; \\ g(\xi, \eta, t_0) &\equiv \eta. \end{aligned} \right\}$$

Получаем в любой точке, лежащей на оси p (т. е. при $q = 0$):

$$\left. \begin{array}{l} \frac{\partial x}{\partial p} = \frac{d\xi}{dp}; \\ \frac{\partial y}{\partial p} = \frac{d\eta}{dp}; \end{array} \right\} \quad \left. \begin{array}{l} \frac{\partial x}{\partial q} = a(\xi, \eta); \\ \frac{\partial y}{\partial q} = b(\xi, \eta). \end{array} \right\}$$

Отсюда

$$J = \frac{\partial(x, y)}{\partial(p, q)} = \begin{vmatrix} \frac{d\xi}{dp} & \frac{d\eta}{dp} \\ a & b \end{vmatrix}.$$

Если кривая $\{\xi(p), \eta(p)\}$ была проведена трансверсально к векторному полю $\{a, b\}$ — т. е. она нигде не

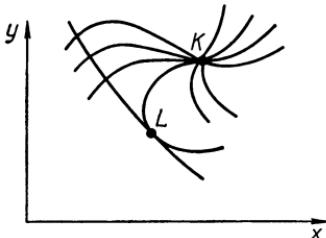


Рис. 121. Два ограничения на построение координатной сетки

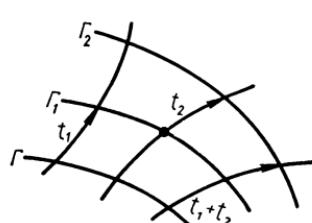


Рис. 122. Образование координатной сетки

касалась его, — то $J \neq 0$ и построение проведено правильно, получена (разумеется в достаточно малой окрестности регулярной точки) правильная система координат.

Понятно, что указанное построение неосуществимо в окрестности любой особой точки и речь идет только о локальном построении в окрестности регулярной точки. В регулярной точке можно взять вектор $\{a, b\}$, провести другой вектор под углом к нему (трансверсально), привести гладкую кривую с такой касательной и быть уверенным, что из соображений непрерывности некоторая дуга вблизи будет оставаться трансверсальной. Какие при этом нужны ограничения, поясняется рис. 121, где точка K — самопересечение траекторий, точка L — двузначность из-за касания.

Полезно понять элементарную групповую основу всех предыдущих построений. Сдвиги по времени вдоль траекторий динамической системы образуют группу пре-

образований фазового пространства

$$f(f(\xi, t_1), t_2) = f(\xi, t_1 + t_2).$$

Если обозначить сдвиг T_t , где t — величина сдвига, то это свойство записывается весьма просто так:

$$T_{t_1} T_{t_2} = T_{t_1 + t_2}$$

Наглядно это можно представить себе следующим образом. Берем дугу Γ и сдвигаем все ее точки вдоль траекторий на время t_1 . Получаем дугу Γ_1 , сдвигаем ее на время t_2 и получаем дугу Γ_2 . Групповое свойство состоит в том, что дугу Γ_2 можно получить прямо из дуги Γ сдвигом на $t_1 + t_2$ (рис. 122).

Линейные уравнения в частных производных. Теоретический анализ. Рассмотрим линейное однородное уравнение в частных производных

$$\begin{aligned} a_1(x_1, \dots, x_n) \frac{\partial u}{\partial x_1} + a_2(x_1, \dots, x_n) \frac{\partial u}{\partial x_2} + \dots + \\ + a_n(x_1, \dots, x_n) \frac{\partial u}{\partial x_n} = 0. \end{aligned} \quad (5.36)$$

Чтобы понять, какую для него нужно получить задачу Коши, разберем пример, когда $a_1 = 1; a_2 = 0; a_n = 0$.

Получим простейшее уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial x_1} = 0.$$

Из него вытекает

$$u = \Phi(x_2, \dots, x_n).$$

Иными словами, решение зависит от всех переменных, кроме первого. Итак, еще раз показана дополнительная роль уравнения и начальных данных. Начальные данные поставляют ту информацию, которой недостает для однозначного определения решения.

Так, в трехмерном пространстве уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial x} = 0,$$

которое имеет общее решение

$$u = \Phi(y, z),$$

необходимо дополнить начальными данными. При $x = 0$, т. е. в плоскости (y, z) , зададим произвольную функцию от y и z

$$u(x, y, z)|_{x=0} = F(y, z).$$

Окончательно решение

$$u(x, y, z) = F(y, z).$$

Следовательно, в этом простом случае начальные данные просто дают ответ.

Покажем, как это сделать в общем случае. Чтобы не загромождать изложения, будем использовать векторные обозначения.

Итак, дано уравнение

$$a_1 \frac{\partial z}{\partial x_1} + \cdots + a_n \frac{\partial z}{\partial x_n} = 0.$$

Запишем его в векторной форме

$$(\bar{a}, \operatorname{grad} z) = 0$$

и запишем соответствующую систему обыкновенных уравнений

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}).$$

228 Удобно пользоваться следующим приемом. Записать уравнение

$$\begin{aligned} a_1(x_1, \dots, x_n) \frac{\partial z}{\partial x_1} + a_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \times \\ \times \frac{\partial z}{\partial x_2} + \cdots + a_n(x_1, \dots, x_n) \frac{\partial z}{\partial x_n} = 0 \end{aligned}$$

и затем точно под каждым членом написать «перевернутый», заменив знаки «+» знаками равенства:

$$\frac{dx_1}{a_1(x_1, \dots, x_n)} = \frac{dx_2}{a_2(x_1, \dots, x_n)} = \cdots = \frac{dx_n}{a_n(x_1, \dots, x_n)}.$$

Построим решение этой системы

$$\bar{x} = \bar{f}(\bar{\xi}, t).$$

Функция \bar{f} удовлетворяет уравнению

$$\frac{\partial \bar{f}}{\partial t} = \bar{a}(\bar{f}) \quad (5.37)$$

и начальным данным

$$\bar{f}(\bar{\xi}, 0) \equiv \bar{\xi}. \quad (5.38)$$

Рассмотрим теперь произвольную гиперповерхность Γ , которая не должна касаться поля \bar{a} (свойство трансверсальности). Ее зададим векторным уравнением

$$\bar{\xi} = \bar{\xi}(\bar{p}).$$

Размерность параметров \bar{p} равна $(n - 1)$, поверхность Γ — это $(n - 1)$ -поверхность в n -мерном пространстве.

Вводим затем замену переменных

$$\bar{x} = \bar{f}(\bar{\xi}(\bar{p}), q) = F(\bar{p}, q). \quad (5.39)$$

В новых координатах (\bar{p}, q) система записывается в канонической форме:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{d\bar{p}}{dt} = 0; \\ \frac{dq}{dt} = 1. \end{array} \right\}$$

Подчеркнем еще раз, что p имеет $(n - 1)$ -компоненту, q — скаляр.

Для проверки найдем уравнение, которому удовлетворяет \bar{x} в силу замены переменных и системы для \bar{p}, q . Дифференцируя (5.33) по t , имеем

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{\partial \bar{F}}{\partial \bar{p}} \cdot \frac{d\bar{p}}{dt} + \frac{\partial \bar{F}}{\partial q} \cdot \frac{dq}{dt}.$$

229

Подставляя вместо \bar{p} и q их значения, получим

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{\partial \bar{F}}{\partial q}.$$

Вспомним выражение F через \bar{f} (5.39):

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{\partial \bar{f}}{\partial q},$$

а также то, что q стоит в f только на месте аргумента t и что

$$\frac{\partial \bar{f}}{\partial q} = \bar{a}(\bar{f})$$

в силу одного из двух основных свойств \bar{f} (5.37). Так как $\bar{f} = x$, то окончательно получаем

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x}),$$

что и требовалось.

Осталось показать, что замена переменных взаимно однозначна. Вычислим для этого якобиан замены переменных

$$J = \det \frac{\partial \bar{x}}{\partial (\bar{p}, q)} = \det \frac{\partial \bar{F}(\bar{p}, q)}{\partial (\bar{p}, q)}.$$

Подставим вместо \bar{F} его выражение через \bar{f} (5.39):

$$J = \det \frac{\partial \bar{f}(\xi(\bar{p}), q)}{\partial (\bar{p}, q)} = \det \left| \frac{\partial \bar{f}}{\partial \bar{p}}, \frac{\partial \bar{f}}{\partial q} \right|.$$

Вычислим якобиан в точке на поверхности Γ , где $\bar{f} \equiv \xi$, а производную $\frac{\partial \bar{f}}{\partial q}$ можно всегда заменить на \bar{a} :

$$J = \det \left| \frac{\partial \xi}{\partial \bar{p}}, \bar{a} \right|.$$

Теперь ясно видно, зачем нужно условие трансверсальности — векторы $\frac{\partial \xi}{\partial p_i}$ лежат в касательной плоскости к Γ , и чтобы якобиан был отличен от нуля необходимо, чтобы вектор \bar{a} не лежал в плоскости Γ .

Доказательство (точнее говоря, набросок доказательства) завершено, и найдена замена переменных

230

$$\bar{x} = \bar{F}(\bar{p}, q),$$

приводящая систему

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \bar{a}(\bar{x})$$

к канонической форме:

$$\frac{dp}{dt} = 0; \quad \frac{dq}{dt} = 1.$$

Получено, следовательно, в общем случае правило построения решения однородного линейного уравнения с частными производными.

Коэффициенты уравнения определяют траектории, по которым начальные данные переносятся без изменения с заданной поверхности Γ .

Практические методы. Понижение порядка. С теоретической точки зрения полное решение линейного уравнения с частными производными

$$a_1 \frac{\partial u}{\partial x_1} + \cdots + a_{n-1} \frac{\partial u}{\partial x_{n-1}} + a_n \frac{\partial u}{\partial x_n} = 0$$

и полное решение системы обыкновенных уравнений

$$\frac{dx_1}{a_1} = \dots = \frac{dx_{n-1}}{a_{n-1}} = \frac{dx_n}{a_n} =$$

эквивалентные задачи.

Однако при построении конкретного решения эти две задачи существенно различаются. Знание одной траектории в системе обыкновенных уравнений обычно ничего не дает для отыскания другой траектории.

Совсем иное дело — знание частного решения уравнения в частных производных, позволяющее понизить порядок системы. Это становится понятным, если вспомнить, что каждое решение уравнения есть первый интеграл системы

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dt} u(x_1(t), \dots, x_n(t)) = \\ &= \frac{\partial u}{\partial x_1} \frac{dx_1}{dt} + \dots + \frac{\partial u}{\partial x_{n-1}} \frac{dx_{n-1}}{dt} + \frac{\partial u}{\partial x_n} \frac{dx_n}{dt} = \\ &= a_1 \frac{\partial u}{\partial x_1} + \dots + a_{n-1} \frac{\partial u}{\partial x_{n-1}} + a_n \frac{\partial u}{\partial x_n} = 0. \end{aligned}$$

Поэтому, если известно хоть одно решение

$$u(x_1, \dots, x_{n-1}, x_n) = C,$$

то можно одно из переменных выразить через остальные и подставить в систему. Можно считать (перенумеровав 231 переменные в противном случае), что удалось исключить

$$x_n = \Phi(x_1, \dots, x_{n-1}, C).$$

Тогда можно отбросить последнее уравнение, подставив в правые части остальных вместо x_n найденное выражение:

$$\frac{dx_1}{b_1} = \dots = \frac{dx_{n-1}}{b_{n-1}}.$$

Здесь

$$b_i(x_1, \dots, x_{n-1}) = a_i(x_1, \dots, x_{n-1}, \Phi(x_1, \dots, x_{n-1}, C)).$$

Соответственно понижается на единицу и число независимых переменных в уравнении с частными производными.

Пусть нам удалось найти несколько первых интегралов:

$$I_1(x_1, \dots, x_n) = C_1;$$

$$I_2(x_1, \dots, x_n) = C_2;$$

$$\dots \dots \dots \dots \dots;$$

$$I_k(x_1, \dots, x_n) = C_k.$$

Тогда произвольная функция от этих интегралов есть снова первый интеграл

$$I(x_1, \dots, x_n) = \Phi(I_1, \dots, I_k).$$

Это сразу вытекает из теоремы о дифференцировании сложной функции,

$$\frac{dI}{dt} = \frac{\partial \Phi}{\partial I_1} \frac{dI_1}{dt} + \dots + \frac{\partial \Phi}{\partial I_k} \frac{dI_k}{dt},$$

а также из предположения, что I_1, \dots, I_k суть первые интегралы, т. е.

$$\frac{dI_1}{dt} = 0, \dots, \frac{dI_k}{dt} = 0.$$

Предположим теперь, что удалось найти $n - 1$ независимых первых интегралов. Это дает прямой способ решения задачи Коши для системы.

Не останавливаясь на деталях, поясним главную идею. Пусть Γ есть поверхность, на которой заданы начальные данные. Предположим, что ее уравнение задано в виде линии уровня некоторой функции

$$\Gamma(x_1, \dots, x_n) = 0.$$

Пусть далее на этой поверхности заданы начальные данные

$$u|_{\Gamma} = F(x_1, \dots, x_n).$$

232 При этом не существенно, какие значения принимает функция F вне поверхности $\Gamma = 0$.

Рассмотрим теперь систему уравнений относительно x_1, \dots, x_n

$$\left. \begin{array}{l} I_1(x_1, \dots, x_n) = I_1; \\ \dots \dots \dots \dots \dots; \\ I_{n-1}(x_1, \dots, x_n) = I_{n-1}; \\ \Gamma(x_1, \dots, x_n) = 0. \end{array} \right\} \quad (5.40)$$

Условие трансверсальности вместе с условием независимости первых интегралов можно записать в виде одного неравенства

$$\left| \begin{array}{c} \frac{\partial I_1}{\partial x_1} \dots \frac{\partial I_1}{\partial x_{n-1}} \frac{\partial I_1}{\partial x_n} \\ \dots \dots \dots \dots \dots \\ \frac{\partial I_{n-1}}{\partial x_1} \dots \frac{\partial I_{n-1}}{\partial x_{n-1}} \frac{\partial I_{n-1}}{\partial x_n} \\ \frac{\partial \Gamma}{\partial x_1} \dots \frac{\partial \Gamma}{\partial x_{n-1}} \frac{\partial \Gamma}{\partial x_n} \end{array} \right| \neq 0,$$

которое совпадает (по теореме о неявной функции) с условием разрешимости системы (5.40) относительно x_1, \dots, x_n . Будем считать, что все происходит в достаточно малой окрестности регулярной точки на поверхности $\Gamma = 0$. Константы в первых интегралах выбирают так, чтобы все они равнялись нулю в этой точке. Тогда числа I_1, I_2, \dots, I_{n-1} можно рассматривать как координаты на поверхности $\Gamma = 0$, причем начало координат находится именно в опорной точке.

Применяя теорему о неявной функции, получаем n соотношений:

$$\begin{aligned} x_1 &= \varphi_1(I_1, \dots, I_{n-1}); \\ \dots &\dots \dots \dots \dots \dots \dots; \\ x_{n-1} &= \varphi_{n-1}(I_1, \dots, I_{n-1}); \\ x_n &= \varphi_n(I_1, \dots, I_{n-1}), \end{aligned} \quad (5.41)$$

которые задают уравнение поверхности $\Gamma = 0$ в координатах

$$I_1, I_2, \dots, I_{n-1}.$$

В этом построении пока не использовалась функция $F(x_1, \dots, x_n)$, задающая начальные данные. Наше построение позволяет решить любую задачу Коши для заданного уравнения.

Определим функцию u следующим образом:

$$u(x_1, \dots, x_n) = F(\varphi_1, \dots, \varphi_n), \quad (5.42) \quad 233$$

где $\varphi_1, \dots, \varphi_n$ — выражения x_i через I_1, \dots, I_{n-1} (см. формулы (5.41)), но теперь вместо чисел I_1, \dots, I_{n-1} снова подставлены функции от x_1, \dots, x_n (первые интегралы):

$$\begin{aligned} I_1 &= I_1(x_1, \dots, x_n); \\ \dots &\dots \dots \dots \dots \dots \dots; \\ I_{n-1} &= I_{n-1}(x_1, \dots, x_n). \end{aligned}$$

Это есть решение заданного уравнения, т. е. функция от его первых интегралов. Кроме того, на поверхности $\Gamma = 0$ эта функция принимает заданные значения — следовательно, она представляет собой решение задачи Коши.

Обычно изложенная процедура дает наиболее прямой путь решения задачи Коши.

Общее квазилинейное уравнение. Метод погружения. Рассмотрим общий метод сведения квазилинейного неоднородного уравнения к однородному линейному, но в пространстве большего числа измерений. Этот метод часто называют методом погружения.

Итак, рассмотрим самое общее квазилинейное уравнение

$$a_1(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial u}{\partial x_1} + \dots + a_n(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial u}{\partial x_n} = \\ = a(x_1, \dots, x_n, u), \quad (5.43)$$

которое линейно по производным (именно в этом смысле термина квазилинейность), но нелинейно по функции u и содержит свободный член (в смысле свободный от производных).

Предположим, что найдено решение этого уравнения

$$u = f(x_1, \dots, x_n).$$

Рассмотрим в $(n+1)$ -пространстве (u, x_1, \dots, x_n) функцию

$$w = f(x_1, \dots, x_n) - u$$

и найдем все частные производные этой функции:

$$\frac{\partial w}{\partial x_i} = \frac{\partial f}{\partial x_i}; \quad \frac{\partial w}{\partial u} = -1.$$

Умножая $\frac{\partial w}{\partial x_i}$ на a_i , $\frac{\partial w}{\partial u}$ на $a(x_1, \dots, x_n, u)$ и суммируя, получим

234

$$a_1(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial w}{\partial x_1} + \dots + a_n(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial w}{\partial x_n} + \\ + a(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial w}{\partial u} \equiv a_1(x_1, \dots, x_n, u) \times \\ \times \frac{\partial f}{\partial x_1} + \dots + a_n(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial f}{\partial x_n} - a(x_1, \dots, x_n, u). \quad (5.44)$$

Это тождество выполнимо при всех значениях (x_1, \dots, x_n, u) .

Если теперь в $(n+1)$ -пространстве рассмотреть только интересующую нас поверхность

$$u = f(x_1, \dots, x_n),$$

то правая часть этого тождества обратится в нуль.

Итак, мы получим следующий результат. Если $f(x_1, \dots, x_n)$ удовлетворяет квазилинейному уравнению (5.43), то разность

$$w = f - u$$

удовлетворяет однородному линейному уравнению

$$\sum_i a_i \frac{\partial w}{\partial x_i} + a \frac{\partial w}{\partial u} = 0. \quad (5.45)$$

Следует, впрочем, подчеркнуть, что линейное уравнение выполнено не во всем $(n+1)$ -пространстве, а только на нулевой поверхности уровня функции w . Но поскольку нас интересует только зависимость u от x_1, \dots, x_n , то этого вполне достаточно, ибо переменные x_1, \dots, x_n могут изменяться совершенно произвольно.

Рассмотрим обратную ситуацию. Возьмем произвольное решение

$$w = F(x_1, \dots, x_n, u)$$

линейного уравнения и произвольную поверхность уровня функции w . Достаточно ограничиться нулевой поверхностью, ибо вычитание константы из решения линейного уравнения дает снова решение

$$\tilde{F} - C = F.$$

Итак, рассмотрим

$$F(x_1, \dots, x_n, u) = 0. \quad (5.46)$$

Докажем, что функция u , определенная соотношением (5.46), удовлетворяет квазилинейному уравнению (5.43). 235
Уравнение (5.46) определяет u как функцию (x_1, \dots, x_n) . Предполагаем, конечно, что рассматривается окрестность точки, в которой

$$\frac{\partial F}{\partial u} \neq 0.$$

На основании теоремы о дифференцировании неявной функции имеем

$$\frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{\partial F}{\partial u} \cdot \frac{\partial u}{\partial x_i} = 0.$$

Умножая на a_i и складывая, получим

$$\sum_{i=1}^n a_i \frac{\partial F}{\partial x_i} + \frac{\partial F}{\partial u} \sum_{i=1}^n a_i \frac{\partial u}{\partial x_i} = 0.$$

Так как функция F удовлетворяет уравнению (5.45), то:

$$\sum_{i=1}^n a_i \frac{\partial F}{\partial x_i} = -a \frac{\partial F}{\partial u},$$

следовательно,

$$\sum_{i=1}^n \left(a_i \frac{\partial u}{\partial x_i} - a \right) \frac{\partial F}{\partial u} = 0.$$

Но по предположению $\frac{\partial F}{\partial u} \neq 0$ и на этот множитель можно сократить, после чего получаем уравнение (5.43)

$$\sum_{i=1}^n a_i \frac{\partial u}{\partial x_i} - a = 0.$$

Тем самым доказано обратное утверждение — любая поверхность уровня каждого решения линейного уравнения порождает решение квазилинейного уравнения.

Поэтому решение неоднородного квазилинейного уравнения сведено к решению однородного линейного уравнения в пространстве большего (на единицу) числа измерений.

Таким образом, процессы распространения, описываемые квазилинейным уравнением в частных производных

$$a_1(x_1, \dots, x_n, u) \frac{\partial u}{\partial x_1} + \dots + a_n(x_1, \dots, x_n, u) \times \\ \times \frac{\partial u}{\partial x_n} = a(x_1, \dots, x_n, u),$$

236

сводятся к переносу начальных данных вдоль траекторий двойственной системы

$$\frac{dx_1}{a_1(x_1, \dots, x_n, u)} = \dots = \frac{dx_n}{a_n(x_1, \dots, x_n, u)} = \\ = \frac{du}{a(x_1, \dots, x_n, u)}$$

обыкновенных дифференциальных уравнений.

5.2. УРАВНЕНИЯ В ЧАСТНЫХ ПРОИЗВОДНЫХ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Классификация уравнений. Нелинейное уравнение в частных производных второго порядка может быть представлено в следующем общем виде:

$$F(x_1, \dots, x_n, \varphi, \varphi_{x_1}, \dots, \varphi_{x_n}, \varphi_{x_1 x_1}, \dots, \varphi_{x_n x_n}) = 0, \quad (5.47)$$

где x_1, \dots, x_n — независимые переменные; φ — искомая функция; φ_{x_l} — частная производная первого порядка

по переменной x_i ; $\Phi_{x_i x_k}$ — частная производная второго порядка по переменным x_i , x_k .

Если уравнение (5.47) линеаризовать, его можно представить в виде (по повторяющимся индексам — суммирование):

$$A_{ik}\Phi_{x_i x_k} + B_i\Phi_{x_l} + C\Phi = D, \quad (5.48)$$

где

$$A_{lk} = \frac{\partial F}{\partial \Phi_{x_i x_k}}; \quad B_i = \frac{\partial F}{\partial \Phi_{x_l}}; \quad C = \frac{\partial F}{\partial \Phi}.$$

Уравнение вида (5.48) называют линейным неоднородным уравнением в частных производных второго порядка, если A_{ik} , B_i , C , D являются функциями только независимых переменных x_1, \dots, x_n . Если коэффициенты A_{ik} , B_i , C , D зависят не только от x_1, \dots, x_n , но и от функции Φ и ее производных первого порядка, то соответствующее уравнение второго порядка называют квазилинейным.

Частным случаем уравнения (5.48) является уравнение с постоянными коэффициентами.

Выпишем члены уравнения (5.48), содержащие вторые производные:

$$A_{ik}\Phi_{x_i x_k},$$

и рассмотрим квадратичную форму

$$A_{ik}x_i x_k = 0. \quad (5.49)$$

237

Как известно из соответствующих разделов алгебры, квадратичную форму (5.49) путем преобразования координат можно привести к виду, в котором будут содержаться только квадратичные члены

$$\alpha_i \xi_i^2 = 0. \quad (5.50)$$

Это же преобразование координат приведет уравнение (5.48) к виду

$$\alpha_i \Phi_{\xi_i \xi_i} + \dots = 0. \quad (5.51)$$

Классификация уравнений в частных производных второго порядка связана с особенностями коэффициентов α_i , входящих в уравнение (5.51). Иными словами, отнесение уравнения в частных производных второго порядка к определенному типу связано с нахождением характеристических чисел матрицы коэффициентов при вторых производных (A_{ik}).

Уравнение называют *эллиптическим*, если все коэффициенты квадратичной формы (5.50) имеют один знак и при этом ни один из них не равен нулю. Уравнение относят к *гиперболическому* типу, если форма (5.50) имеет все коэффициенты одного знака, за исключением одного коэффициента, имеющего противоположный знак.

Если же при приведении квадратичной формы к сумме квадратов хотя бы один коэффициент оказывается равным нулю, уравнение относят к *параболическому* типу.

В случае, если коэффициенты α_i являются функциями координат, то принадлежность уравнения к определенному типу связывают с областью пространства R_n , в которой соблюдаются соответствующие условия.

Если в одной части рассматриваемой области пространства R_n уравнение имеет один тип, а в другой части — иной, то уравнение относят к *смешанному* типу.

Следует отметить, что невырожденные преобразования независимых переменных не могут (в соответствии с теоремой Ковалевской) изменить тип уравнения.

Приведенные типы уравнений не исчерпывают всех возможных вариантов уравнений в частных производных. Однако рассматриваемые типы наиболее широко применяются в естественных науках и наиболее хорошо изучены.

238 Эллиптические, гиперболические и параболические уравнения описывают процессы, весьма различающиеся по своей природе. Методы их решения также различны.

Канонический вид уравнений. Путем замены переменных линейное уравнение в частных производных второго порядка с постоянными коэффициентами может быть приведено к каноническому виду, в котором коэффициенты при смешанных производных второго порядка равны нулю, а коэффициенты при остальных вторых производных равны ± 1 . Если же коэффициенты являются переменными, приведение к каноническому виду возможно только в каждой точке пространства R_n .

Рассмотрим канонический вид уравнений в частных производных второго порядка в следующем случае: коэффициенты постоянны, число независимых переменных равно двум ($n = 2$).

Уравнение эллиптического типа согласно определению будет иметь следующий канонический вид:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_2^2} + \dots = 0. \quad (5.52)$$

Аналогично гиперболическое уравнение может быть представлено в каноническом виде:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_1^2} - \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_2^2} + \dots = 0. \quad (5.53)$$

Вводя новые независимые переменные

$$\xi = \frac{x_1 + x_2}{2}; \quad \eta = \frac{x_1 - x_2}{2}, \quad (5.54)$$

гиперболическое уравнение можно привести к виду:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial \xi \partial \eta} + \dots = 0. \quad (5.55)$$

Параболическое уравнение имеет следующий канонический вид:

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_1^2} + \dots = 0. \quad (5.56)$$

Опущенные члены содержат производные порядка, меньшего двух.

Краевые задачи. Решение уравнений в частных производных второго порядка может быть получено, если сформулированы некоторые дополнительные условия, называемые краевыми. Краевые условия в каждом частном случае определяются особенностями рассматриваемого процесса. Физические, биологические и другие процессы приводят к большому разнообразию краевых задач, постановка которых существенно зависит также от типа уравнения в частных производных, описывающего рассматриваемый процесс.

239

Решение дифференциального уравнения с учетом краевых условий называют решением соответствующей краевой задачи.

Существует широкий класс краевых задач, в которых границы не являются неподвижными (например, задача Стефана). В этом случае помимо граничных условий должно быть также задано уравнение, описывающее движение границ, на которых определены краевые условия.

Рассмотрим краевые задачи, наиболее часто встречающиеся в приложениях.

Так, *краевая задача Коши* формулируется следующим образом. Пусть в пространстве R_n задана некоторая гладкая поверхность C . Краевые условия (так называе-

мые условия Коши), задаваемые на поверхности C , имеют вид:

$$\varphi|_C = \varphi_1(x_1 \cdots x_n); \quad (5.57)$$

$$\frac{\partial \varphi}{\partial l} \Big|_C = \varphi_2(x_1 \cdots x_n); \quad (5.58)$$

$$x \in C,$$

где l — некоторое направление, некасательное к C ;

φ_2 — непрерывная функция, заданная на C ; φ_1 — непрерывно дифференцируемая функция, заданная на поверхности C . Поверхность C часто называют поверхностью Коши.

При постановке конкретных задач в естественных науках независимые переменные часто могут быть разделены на временную и пространственные. В этом случае иногда различают граничные условия, заданные на некоторых поверхностях в пространстве координат, и начальные условия, заданные в фиксированный момент времени.

Для уравнения параболического типа

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} = \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x^2} \quad (5.59)$$

240 условие Коши может быть представлено в виде

$$\varphi|_{t=0} = \varphi_0(x). \quad (5.60)$$

Условие Коши (5.60) позволяет решить уравнение (5.59) для случая процесса, протекающего в неограниченном пространстве.

Если же пространство, в котором рассматривается процесс, является ограниченным, должны быть добавлены дополнительные краевые условия, т. е. приходим к так называемым смешанным задачам. При постановке смешанной краевой задачи к условию Коши (5.60) добавляют краевые условия, задаваемые на пространственной границе рассматриваемой области.

Пусть C — граница рассматриваемой пространственной области. Краевые условия на этой границе могут быть сформулированы в различных формах, соответствующих постановке задачи. Например, может быть задана искомая функция на этой границе

$$\varphi|_C = \varphi_1(x, t), x \in C. \quad (5.61)$$

Иным примером краевого условия является задание потока на границе области:

$$A_{jk} \frac{\partial \varphi}{\partial x_k} \cos(n, x_j)|_C = \varphi_2(x, t), \quad (5.62)$$

где n — внешняя нормаль к поверхности C . Разумеется, возможны и более сложные краевые условия.

Обратимся теперь к постановке краевой задачи для уравнения гиперболического типа (называемого часто волновым уравнением)

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial t^2} = \Delta \varphi. \quad (5.63)$$

При решении краевой задачи Коши для уравнения гиперболического типа (в случае бесконечной области) должны быть сформулированы два начальных условия:

$$\varphi|_{t=0} = \varphi_0(x); \frac{\partial \varphi}{\partial t}|_{t=0} = \varphi_1(x). \quad (5.64)$$

Кроме того, если область, в которой ищется решение, является конечной, должны быть сформулированы дополнительные краевые условия, например, аналогичные условиям (5.61) и (5.62). В таком виде краевая задача для волнового уравнения называется смешанной.

Краевые задачи для уравнения эллиптического типа разделяют на внешние (в этом случае решение определено в бесконечной области) и внутренние, если решение определено в конечной области. 241

Краевые условия для *внутренней задачи Дирихле* формулируются в виде

$$\varphi|_C = \varphi_0(x), \quad x \in C,$$

где C — кусочно-гладкая граница области, в которой ищется решение уравнения

$$\Delta \varphi = f(x, t).$$

Краевые условия для *внутренней задачи Неймана* имеют вид:

$$\frac{\partial \varphi}{\partial n} = \varphi_1(x), \quad x \in C,$$

где n — нормаль к поверхности C .

Отметим, что приведенные формулировки краевых задач не являются наиболее общими и не исчерпывают всех возможных постановок задач, приводящих к ин-

тегрированию уравнений эллиптического, параболического и гиперболического типов.

Для всех перечисленных краевых задач доказаны теоремы существования и единственности решений.

Во многих приложениях уравнений в частных производных второго порядка коэффициенты, входящие в уравнение, являются кусочно-непрерывными функциями независимых переменных или, что часто встречается, кусочно-постоянными функциями.

В этой ситуации удобно разбить область, в которой отыскивается решение, на зоны, в каждой из которых уравнение имеет постоянные коэффициенты. Решение для всей области может быть получено путем решения частных задач с соответствующими дополнительными граничными условиями, заданными на поверхностях, разделяющих введение зоны. В большинстве случаев введенные дополнительные условия, заданные на границах зон, формулируются как требование непрерывности искомых функций, а также соответствующих потоков.

Применение аппарата уравнений в частных производных второго порядка в биологии имеет определенные особенности, которые могут быть установлены при рассмотрении примеров, приводимых ниже. Главные из этих особенностей таковы.

242

Во-первых, уравнения в частных производных второго порядка, к которым приводят биологические задачи, как правило, являются нелинейными или квазилинейными. Аналитическое решение таких уравнений может быть получено только в очень редких случаях. Поэтому при решении биологических задач широко применяют численные методы.

Во-вторых, существенной особенностью биологических приложений уравнений в частных производных второго порядка является распространенность краевых задач, в которых граничные условия определены на движущихся границах.

В математической биологии большое распространение получили также методы нахождения асимптотических решений.

Следует напомнить, что один из весьма интересных методов нахождения асимптотического решения квазилинейного уравнения параболического типа был предложен А. Н. Колмогоровым, И. Г. Петровским и Н. С. Пискуновым [4], которые исходили из чисто биологической

задачи распространения гена, обладающего селективным преимуществом, с учетом миграций особей. В дальнейшем этот метод получил применение в физике горения, в различных областях техники, а также в иных биологических задачах (например, в теории распространения возбуждения по нервному волокну, теории воспалительных процессов).

Ниже излагаются конкретные применения уравнений в частных производных второго порядка для решения биологических задач.

5.3. ПРИМЕНЕНИЕ УРАВНЕНИЙ ПАРАБОЛИЧЕСКОГО ТИПА ДЛЯ РЕШЕНИЙ ЗАДАЧ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

Математическая модель воспалительного процесса в начальной стадии. Для этой модели используется линейное уравнение параболического типа с постоянными коэффициентами. В основу математической модели динамики воспалительного процесса инфекционной этиологии могут быть положены уравнения баланса инфекционных агентов, вызывающих воспаление [16]:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = - \operatorname{div} \bar{j} + f^+ - f^-, \quad (5.65)$$

где n — коэффициент диффузии инфекционных агентов; \bar{j} — вектор потока инфекционных агентов; f^+ — функция источников, определяющая число инфекционных агентов, возникающих в единице объема в единицу времени; f^- — функция стоков, определяющая число инфекционных агентов, погибающих в единице объема в единицу времени.

Если рассматривать механизм транспорта инфекционных агентов в диффузационном приближении, вектор потока \bar{j} можно выразить через градиент концентрации инфекционных агентов так:

$$\bar{j} = -\kappa \operatorname{grad} n, \quad (5.66)$$

где κ — коэффициент диффузии инфекционных агентов.

Таким образом, уравнение (5.65) примет вид

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \Delta n + f^+ - f^-. \quad (5.67)$$

Чтобы представить функции f^+ и f^- в явном виде, необходимо привлечь результаты микробиологических

и иммунологических исследований. При выращивании микроорганизмов в какой-либо среде обычно выделяют следующие основные стадии развития популяции: лаг-фаза, фаза экспоненциального роста, период, в течение которого рост численности популяции происходит с постоянной скоростью ($\frac{dn}{dt} = \text{const}$), период, в течение которого численность популяции стационарна, период депрессии популяции, сопровождающийся уменьшением ее численности. Такой характер развития популяции микроорганизмов связан с действием ряда факторов, ограничивающих рост численности. К этим факторам относятся, в частности, истощение запаса питательных веществ в среде, накопление продуктов жизнедеятельности микроорганизмов, а также веществ, поступающих в среду вследствие разложения погибших микроорганизмов. В случае развития популяции патогенных микроорганизмов *in vivo* к факторам, задерживающим развитие популяции, следует добавить иммунную реакцию организма.

В течение фазы экспоненциального роста популяции ее численность изменяется по закону

$$N = N_0 e^{\alpha t},$$

244 где N_0 — начальная численность популяции; $\alpha = \frac{1}{N} \times \times \frac{dN}{dt}$ — коэффициент, определяющий относительную скорость роста численности популяции.

Коэффициент α связан с промежутком времени между двумя следующими друг за другом делениями клетки соотношением

$$\alpha = \frac{\ln 2}{T},$$

где T — средний промежуток времени между двумя последовательными делениями (период генерации). Следует иметь в виду, что величина коэффициента α зависит не только от особенностей рассматриваемой разновидности микроорганизмов, но и от физико-химических условий, в которых находится популяция. Обычно в каждом конкретном случае могут быть выделены лимитирующие факторы.

Рассматривая развитие популяции патогенных микроорганизмов *in vivo*, в большинстве случаев можно

считать иммунную, т. е. защитную, реакцию основным фактором, ограничивающим размножение микроорганизмов. Случай, в которых должны быть учтены и иные факторы, будут рассмотрены ниже. Таким образом, изучая динамику популяции *in vivo*, что и составляет предмет математической модели воспалительного процесса, можно считать, что рост численности при отсутствии иммунной реакции происходил бы по закону:

$$f^+ = \alpha n. \quad (5.68)$$

Определение явного вида функции f^- связано с рассмотрением иммунной реакции организма и взаимодействия иммунных агентов с инфекционными. Разумеется, при этом должны быть учтены как гуморальные, так и клеточные механизмы иммунитета. В большинстве известных математических моделей [9] функцию f^- представляют в простейшем виде так:

$$f^- = \delta N_{\text{им}} N_{\text{инф}},$$

где $N_{\text{им}}$ — численность иммунных агентов; $N_{\text{инф}}$ — численность инфекционных агентов; δ — коэффициент, определяющий эффективность иммунного бактерицидного воздействия.

В рассматриваемом нами случае

$$f^- = \beta n, \quad 245 \quad (5.69)$$

где β — коэффициент иммунной активности.

Возможность представления функции f^- — в виде выражения (5.69) связана с тем, что при многих воспалительных процессах, прошедших начальную стадию, может быть выделен промежуток времени, в течение которого концентрация иммунных агентов в очаге воспаления практически не изменяется во времени.

Если в начальной стадии воспалительного процесса существенную роль играет запаздывание иммунного ответа, учет кинетики иммунного ответа может быть осуществлен путем замены коэффициента иммунной активности β соответствующей функцией времени.

Таким образом, с учетом выражений (5.68) и (5.69) уравнение (5.67) принимает вид

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \Delta n + \gamma n, \quad (5.70)$$

где

$$\gamma = \alpha - \beta.$$

Рассмотрим начальную стадию воспалительного процесса. В этом случае область воспаления можно приблизенно принять одномерной и, следовательно, начальное распределение концентраций инфекционных агентов представить в виде

$$n(x, 0) = \varphi(x). \quad (5.71)$$

Таким образом, следует решить задачу Коши для уравнения (5.70) с краевым условием (5.71).

Произведя замену функции

$$U(x, t) = n(x, t) e^{-\nu t}, \quad (5.72)$$

получим для функции $U(x, t)$ уравнение

$$\frac{\partial U}{\partial t} = \kappa \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}. \quad (5.73)$$

Для решения задачи воспользуемся *методом Фурье*. Представим решение уравнения (5.73) в виде произведения

$$U(x, t) = X(x) T(t). \quad (5.74)$$

Подставляя (5.74) в уравнение (5.73), получим следующие уравнения для функций $X(x)$ и $T(t)$:

$$\underline{246} \quad \left. \begin{array}{l} T' + \kappa \lambda^2 T = 0; \\ X'' + \lambda^2 X = 0, \end{array} \right\} \quad (5.75)$$

где λ^2 — так называемый параметр разделения.

Решения уравнений (5.75) имеют вид:

$$\left. \begin{array}{l} T = A e^{-\kappa \lambda^2 t}; \\ X = B e^{i \lambda x} + C e^{-i \lambda x}. \end{array} \right\} \quad (5.76)$$

Сумма частных решений вида (5.76) также удовлетворяет уравнению (5.73) вследствие его линейности, т. е.

$$U = \int_{-\infty}^{\infty} A(\lambda) e^{-\kappa \lambda^2 t + i \lambda x} d\lambda. \quad (5.77)$$

Функцию $A(\lambda)$ можно определить с помощью начального условия

$$U(x, 0) = \int_{-\infty}^{\infty} A(\lambda) e^{i \lambda x} d\lambda = \varphi_0(x). \quad (5.78)$$

Таким образом, $A(\lambda)$ является Фурье-трансформанной функцией $U(x, 0)$. Поэтому

$$A(\lambda) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \varphi_0(\xi) e^{-i\lambda\xi} d\xi. \quad (5.79)$$

Воспользовавшись выражением (5.79), представим решение (5.77) в виде

$$U(x, t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \varphi_0 d\xi \int_{-\infty}^{\infty} e^{-i\lambda\xi + i\lambda(x-\xi)} d\lambda, \quad (5.80)$$

или

$$U(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2\sqrt{\pi\lambda t}} e^{-\frac{(x-\xi)^2}{4\lambda t}} \varphi_0(\xi) d\xi. \quad (5.81)$$

Функция

$$\frac{1}{2\sqrt{\lambda\pi t}} e^{-\frac{(x-\xi)^2}{4\lambda t}}$$

является решением уравнения теплопроводности и носит название фундаментального решения этого уравнения.

Рассматривая начальную стадию воспалительного процесса, удобно представить распределение концентраций инфекционных агентов в начальный момент времени в виде

$$\varphi_0(\xi) = N_0 \delta(\xi), \quad (5.82)$$

где N_0 — число инфекционных агентов в начальный момент; δ — функция Дирака.

Для начального условия, формулируемого в виде (5.82), решение (5.81) имеет вид

$$U(x, t) = \frac{N_0}{2\sqrt{\pi\lambda t}} e^{-\frac{x^2}{4\lambda t}}. \quad (5.83)$$

Возвращаясь к искомой функции $n(x, t)$ с помощью выражения (5.72), найдем

$$n(x, t) = \frac{N_0}{2\sqrt{\pi\lambda t}} e^{yt - \frac{x^2}{4\lambda t}}. \quad (5.84)$$

Заметим, что излагаемая модель воспалительного процесса применима только при условии гомогенности воспалительного очага. Если, как следствие воспалительного процесса возникают зоны некроза, математическая модель должна быть соответственно обобщена.

Решение (5.84) может быть применено также при списании динамики плотности популяции при учете миграции особей [29]. Решение (5.84) описывает динамику популяции в случае справедливости закона Мальтуса, В действительности, как правило, наблюдается уменьшение скорости роста численности при ее приближении к определенному (максимальному) значению. В этом случае нестационарное распределение плотности популяции с учетом миграции и изменения скорости роста численности соответствующей логистической кривой, определяется решением уравнения

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \gamma n (n_{\max} - n),$$

где n_{\max} — максимальная плотность популяции.

Это уравнение является нелинейным. Скеллам [43] нашел численные решения аналогичного уравнения в двухмерном случае

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + \gamma n (n_{\max} - n). \quad (5.85)$$

248 Математическая модель, основой которой является уравнение (5.85), была успешно применена для описания распространения видов, завезенных в новый ареал.

Начальная стадия воспалительного процесса, при которой процесс вызван точечным источником инфекции, при условии однородности и изотропности области должна описываться решением, обладающим сферической симметрией.

В этом случае уравнение (5.67) примет вид

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \left(\frac{\partial^2 n}{\partial r^2} + \frac{2}{r} \cdot \frac{\partial n}{\partial r} \right) + \gamma n.$$

Начальное условие имеет вид

$$n(r, 0) = \varphi(r).$$

В точке $r = 0$ должно быть задано дополнительное граничное условие. С учетом симметрии это условие может быть представлено в виде

$$r = 0; \frac{\partial n}{\partial r} = 0.$$

Метод, аналогичный изложенному выше, позволяет найти решение этой задачи, которое для начального условия

$$n(r, 0) = n_0 \delta(r)$$

имеет вид

$$n = \frac{n_0}{\frac{3}{(4\pi\kappa t)^{\frac{3}{2}}}} e^{\gamma t - \frac{r^2}{4\kappa t}}, \quad (5.86)$$

где n_0 — начальное количество инфекционных агентов, поступивших в воспалительный очаг в начальный момент времени.

В выражении (5.86) коэффициент γ характеризует относительную скорость размножения популяции инфекционных агентов.

Как известно, в начальный период при отсутствии приобретенного ранее иммунитета, размножение популяции инфекционных агентов (в частности микобактерий туберкулеза) происходит с постоянной относительной скоростью. Однако в дальнейшем возникает иммунная реакция, снижающая скорость роста численности популяции инфекционных агентов.

Если зависимость от времени коэффициента γ известна, решение (5.86) принимает вид

$$n(r, t) = \frac{n_0}{\frac{3}{(4\pi\kappa t)^{\frac{3}{2}}}} \exp \left[\int_0^t \gamma(t) dt - \frac{r^2}{4\kappa t} \right].$$

249

Модель транспорта кислорода. Количественное описание ряда биологических процессов связано с отысканием решения уравнения параболического типа с постоянными коэффициентами, заданного в ограниченной области пространства. Таковы, в частности, нестационарные процессы транспорта кислорода в эритроцитах, капиллярах. Теории этих процессов посвящен ряд работ Роутона [39, 40, 41].

В приближенной модели, предложенной Роутоном [39], рассматривается нестационарная диффузия кислорода в плоский слой гемоглобина с учетом кинетики оксигениации гемоглобина. Соответствующее уравнение имеет вид

$$\kappa \alpha \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} = \alpha \frac{\partial p}{\partial t} + kp, \quad (5.87)$$

где $k = k'y$; p — парциальное давление; α — растворимость кислорода; k' — константа скорости реакции

оксигенации гемоглобина; y — концентрация гемоглобина; κ — коэффициент диффузии кислорода.

Уравнение (5.87) соответствует рассмотрению начальной стадии процесса, в которой кинетикой распада оксигемоглобина можно пренебречь, а концентрацию гемоглобина y считать не зависящей от времени и координаты x ($y = y_0$).

Решение уравнения (5.87) может быть получено, в частности, со следующими краевыми условиями:

$$\left. \begin{array}{l} t = 0, p(x, 0) = 0; \\ x = 0, p(0, t) = p_b; \\ x = b, \frac{\partial p}{\partial x} = 0. \end{array} \right\} \quad (5.88)$$

Решение уравнения (5.87) с краевыми условиями (5.88), полученное методом Фурье или с помощью преобразования Лапласа, таково:

$$p = p_b = \left. \begin{array}{l} \frac{\operatorname{ch} \sqrt{\frac{k}{\kappa}} x}{\operatorname{ch} \sqrt{\frac{k}{\kappa}} b} - \frac{2}{b} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(-1)^n \frac{2n+1}{2b} \lambda}{\left(\frac{2n+1}{2b} \lambda\right)^2 + \frac{k}{\kappa}} \times \\ \times \cos\left(\frac{2n+1}{2b} \lambda x\right) \exp\left[-\left(\frac{2n+1}{2b} \lambda\right)^2 \frac{\kappa}{\alpha} t - \frac{k}{\alpha} t\right] \end{array} \right\}. \quad (5.89)$$

Выражение (5.89) позволяет найти концентрацию кислорода в эритроците

$$c = \frac{\alpha}{b} \int_0^b pdx = \frac{\alpha}{b} p_b \left[\sqrt{\frac{\kappa}{k}} \operatorname{th}\left(\sqrt{\frac{k}{\kappa}} b\right) - \right. \\ \left. - \frac{2}{b} \sum_0^{\infty} \frac{1}{\left(\frac{2n+1}{2b} \pi\right)^2 \frac{k}{\kappa}} \exp\left\{-\left(\frac{2n+1}{2b} \pi\right)^2 \frac{\kappa}{\alpha} t - \frac{k}{\alpha} t\right\} \right].$$

В более поздних работах [40, 41] Роутон рассматривает нестационарные процессы диффузии газов в тканевом цилиндре при одновременном учете кинетики химических реакций.

Предполагается, что перенос газов осуществляется из капилляра в объем ткани, ограниченный двумя коаксиальными цилиндрическими поверхностями.

Уравнение диффузии

$$\kappa \left(\frac{\partial^2 p}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \cdot \frac{\partial p}{\partial r} \right) = \alpha \frac{\partial p}{\partial t} + k(p - p_0) + m, \quad (5.90)$$

где m — константа, определяющая скорость поглощения или выделения газа; p_0 — парциальное давление в начальный момент времени (предполагается однородное начальное распределение по объему тканевого цилиндра). Прочие обозначения совпадают с приведенными выше

Краевые условия:

$$\left. \begin{array}{l} t = 0, p = p_0 = \text{const}; \\ r = b, p = p_b = \text{const}; \\ r = a, \frac{\partial p}{\partial r} = 0. \end{array} \right\} \quad (5.91)$$

Как и в предыдущей задаче, рассматривается только начальный период нестационарного процесса.

Решение уравнения (5.90) с граничными условиями (5.91) имеет вид

$$\begin{aligned} p &= p_0 - \frac{m}{k} + \left(p_b - p_0 + \frac{m}{k} \right) \times \\ &\times \frac{I_0 \left(r \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) K_1 \left(a \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) + I_1 \left(a \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) K_0 \left(r \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right)}{I_0 \left(b \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) K_1 \left(a \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) + I_1 \left(a \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right) K_0 \left(b \sqrt{\frac{k}{\alpha}} \right)} + \frac{251}{251} \\ &+ \pi \sum_{n=1}^{\infty} \left[\frac{\frac{m}{k} - \frac{p_b - p_0 + \frac{m}{k}}{1 + \frac{kb^2}{\alpha x_n^2}}}{1 + \frac{kb^2}{\alpha x_n^2}} \right] \times \\ &\times \frac{J_0(x_n) Y_0 \left(x_n \frac{r}{b} \right) - J_0 \left(x_n \frac{r}{b} \right) Y_0(x_n)}{\left[\frac{J_0(x_n)}{J_1(\theta x_n)} \right]^2 - 1} \times \\ &\times \exp \left[- \left(\frac{\alpha x_n^2}{ab^2} + \frac{k}{\alpha} \right) t \right], \end{aligned} \quad (5.92)$$

где I и J — функции Бесселя первого рода; K и Y — функции Бесселя второго рода; $\theta = \frac{a}{b}$; x_n — положительный действительный n -й корень трансцендентного уравнения $J_0(x) Y_1(\theta x) - Y_0(x) J_1(\theta x) = 0$.

Заметим, что решение (5.92) может быть применено и для описания нестационарных процессов транспорта не только кислорода, но и других газов, растворимых в тканях. Если рассматривается транспорт кислорода, химическая реакция первого порядка, кинетику которой определяет второй член в правой части уравнения (5.90), обусловлена взаимодействием кислорода и миоглобина.

Решения, описывающие стационарное распределение парциального давления кислорода в системе микроциркуляции, будут рассмотрены ниже.

Математическая модель вялотекущего воспалительного процесса при наличии зоны некроза. В биологических приложениях уравнений в частных производных весьма часто встречаются уравнения, коэффициенты которых являются кусочно-постоянными функциями пространственных координат.

В качестве примера рассмотрим математическую модель вялотекущего воспалительного процесса, развивающегося в гетерогенной зоне, или, иными словами, при наличии сформировавшейся зоны некроза. Медленное течение воспалительного процесса позволяет считать, что граница, отделяющая область некроза от остальных частей очага воспаления, остается практически неподвижной. В рассматриваемом случае уравнение, описывающее воспалительный процесс, имеет вид

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \Delta n + \gamma(x, y, z) n, \quad \gamma = \alpha - \beta,$$

где n — концентрация инфекционных агентов; κ — коэффициент диффузии инфекционных агентов; $\alpha(x, y, z)$ — коэффициент, характеризующий скорость размножения инфекционных агентов; $\beta(x, y, z)$ — коэффициент, учитывающий иммунные и другие воздействия, приводящие к смертности инфекционных агентов.

В случае гетерогенной зоны воспаления коэффициенты α и β могут быть приближенно представлены в виде кусочно-постоянных функций координат. Рассмотрим основные факторы, приводящие к существенному отличию величины коэффициента $\gamma = \alpha - \beta$ в зоне некроза от его значения в остальной части воспалительного очага.

В зону некроза иммунные агенты не проникают, поэтому величина коэффициента β для этой зоны определяется главным образом токсическими эффектами,

связанными с биохимическими особенностями среды. Основными факторами, приводящими к бактерицидным или бактериостатическим воздействиям в зоне некроза, являются продукты распада погибших клеток и самих инфекционных агентов, а также токсические вещества, выделяемые инфекционными агентами. Кроме того, в зоне некроза, как правило, изменены условия газового обмена, что также может приводить к бактерицидным и бактериостатическим эффектам. Например, на микробактерии туберкулеза весьма существенное бактериостатическое воздействие оказывает снижение парциального давления кислорода, наблюдающееся в зоне казеоза. Таким образом, величина параметра γ в зоне некроза существенно отлична от величины того же параметра в остальных зонах в очаге воспаления, в которых эта величина определяется в основном иммунными воздействиями.

Рассмотрим одномерную математическую модель воспалительного процесса, протекающего в гетерогенной области, состоящей из двух зон:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \kappa \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + (\alpha - \beta) n, \quad (5.93)$$

$$\kappa = \kappa_1, \beta = \beta_1, x_1 < x \leq x_f; \quad (5.94)$$

$$\kappa = \kappa_2, \beta = \beta_2, x_f \leq x \leq x_2, \quad (5.95)$$

— 253 —

где x_1 — координата границы некроза; x_f — координата границы зон некроза и грануляции; x_2 — координата границы зоны грануляции.

Различие величин коэффициентов диффузии микроорганизмов в рассматриваемых зонах воспалительного процесса обусловлено тем, что механизмы переноса могут иметь в этих зонах принципиально различающуюся природу. Так, в зоне некроза механизм переноса обусловлен в значительной мере броуновским движением микроорганизмов. В зонах же, в которых сохранена система микроциркуляции, перенос микроорганизмов может осуществляться кровью или лимфой.

В общем случае границы зон подвижны, т. е. их координаты x_1 , x_f , x_2 являются функциями времени. Эти функции могут быть заданы или могут определяться решением задачи, если заданы уравнения, определяющие закономерности движения границ зон. Здесь рассмотрим случай вялотекущего, хронического воспалительного

процесса, при котором границы зон могут приближенно приниматься неподвижными. Их можно считать неподвижными, если выполняется неравенство

$$\frac{\partial n}{\partial t} \gg v \frac{\partial n}{\partial x}, \quad (5.96)$$

где v — скорость движения границы зон.

С учетом сделанных замечаний решение задачи можно свести к интегрированию двух уравнений [18]:

$$x_1 < x \leqslant x_f, \frac{\partial n_1}{\partial t} = \kappa_1 \frac{\partial^2 n_1}{\partial x^2} + (\alpha - \beta_1) n_1; \quad (5.97)$$

$$x_f \leqslant x \leqslant x_2, \frac{\partial n_2}{\partial t} = \kappa_2 \frac{\partial^2 n_2}{\partial x^2} + (\alpha - \beta_2) n_2. \quad (5.98)$$

Обратимся к формулировке краевых условий рассматриваемой задачи. Одно из граничных условий вытекает из требования непрерывности концентрации инфекционных агентов и их потока на границе зон:

$$x = x_f, n_1 = n_2, \kappa_1 \frac{\partial n_1}{\partial x} = \kappa_2 \frac{\partial n_2}{\partial x}. \quad (5.99)$$

Прочие граничные условия связаны с особенностями рассматриваемого процесса. Если внутри зоны некроза имеется полость (например, каверна в случае воспалительного процесса туберкулезной этиологии), граничные условия имеют вид:

$$x = x_1, \frac{\partial n_1}{\partial x} = 0. \quad (5.100)$$

Поскольку протяженность зоны воспаления целесообразно выбирать так, чтобы она охватывала всю область, в которой имеются инфекционные агенты, можно принять, что на границе зоны воспаления поток инфекционных агентов отсутствует:

$$x = x_2, \frac{\partial n_2}{\partial x} = 0. \quad (5.101)$$

В качестве начального условия может быть принято простейшее условие, определяющее однородное распределение концентраций инфекционных агентов в начальный момент времени:

$$t = 0 \begin{cases} n_1(x, 0) = n_0; \\ n_2(x, 0) = n_0. \end{cases} \quad (5.102)$$

Система уравнений (5.97), (5.98) с краевыми условиями (5.99) — (5.101) может быть решена с помощью метода, основанного на применении интегрального преобразования Лапласа (так называемого операционного метода).

Метод решения уравнений в частных производных второго порядка, основанный на применении интегрального преобразования Лапласа, весьма удобен при решении сложных краевых задач для уравнений, коэффициенты которых являются кусочно-постоянными функциями. Этот метод позволяет свести задачу к интегрированию обыкновенных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами.

Умножим почленно уравнения (5.97) и (5.98) на e^{-pt} и проинтегрируем по времени в пределах $(0, \infty)$. Тогда уравнения (5.97), (5.98) примут вид:

$$\left. \begin{aligned} \kappa_1 u_1'' - (p - a_0) u_1 &= -n_0; \\ \kappa_2 u_2'' - (p + b) u_2 &= -n_0, \end{aligned} \right\} \quad (5.103)$$

где $a_0 = \alpha - \beta_1$; $b = \beta_2 - \alpha$; u_1 и u_2 — трансформанты Лапласа искомых функций n_1 и n_2 ;

$$\left. \begin{aligned} u_1(p, x) &= \int_0^{\infty} e^{-pt} n_1(x, t) dt; \\ u_2(p, x) &= \int_0^{\infty} e^{-pt} n_2(x, t) dt. \end{aligned} \right\} \quad \underline{255}$$

Умножая граничные условия (5.99) — (5.101) на e^{-pt} и интегрируя, получим граничные условия для уравнений (5.103):

$$\left. \begin{aligned} x = 0, u_1 &= u_2, \kappa_1 u_1' &= \kappa_2 u_2'; \\ x = -l, u_1' &= 0; \\ x = +l, u_2' &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (5.104)$$

Протяженности зон некроза и воспаления приняты одинаковыми.

Уравнения (5.103) являются обыкновенными дифференциальными уравнениями второго порядка с постоянными коэффициентами. Общее решение этих уравнений

имеет вид:

$$u_1 = A_1 \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} z + A_2 \operatorname{sh} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} z + \frac{n_0}{p-a_0}; \quad (5.105)$$

$$u_2 = B_1 \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} z + B_2 \operatorname{sh} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} z + \frac{n_0}{p+b}, \quad (5.106)$$

где $a_0 = \alpha - \beta_1$, $b = \beta_2 - \alpha$; $z = \frac{x}{e}$.

Коэффициенты A_1 , A_2 , B_1 , B_2 должны быть определены с помощью граничных условий (5.104).

Подставляя решения (5.105), (5.106) в уравнения (5.104), выражающие граничные условия, найдем величины коэффициентов A_1 , A_2 , B_1 , B_2 и получим:

$$u_1 = - \frac{(a_0 + b) n_0 \operatorname{th} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} (z+1)}{(p-a_0) \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_2}} W} + \frac{n_0}{p-a_0}; \quad (5.107)$$

$$\underline{256} \quad u_2 = \frac{(a_0 + b) n_0 \operatorname{th} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} (z-1)}{\sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} (p+b) \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}} W} + \frac{n_0}{p+b}, \quad (5.108)$$

где

$$W = \sqrt{\kappa_1(p-a_0)} \operatorname{th} \sqrt{\frac{p-a_0}{\kappa_1}} + \sqrt{\kappa_2(p+b)} \operatorname{th} \sqrt{\frac{p+b}{\kappa_2}}. \quad (5.109)$$

Трансформанты искомых функций (5.107), (5.108) являются мероморфными функциями. Пользуясь второй теоремой Хевисайда, найдем искомые функции:

$$n_1 = -(a_0 + b) n_0 \times \\ \times \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\operatorname{th} \sqrt{\frac{p_n+b}{\kappa_2}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p_n-a_0}{\kappa_1}} (z+1)}{(p_n-a_0) \sqrt{\frac{p_n+b}{\kappa_2}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p_n-a_0}{\kappa_1}} W'(p_n)} e^{p_n t}; \quad (5.110)$$

$$\times \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\operatorname{th} \sqrt{\frac{p_n - a_0}{\kappa_1}} \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p_n + b}{\kappa_2}} (z - 1)}{\sqrt{\frac{p_n - a_0}{\kappa_1}} (p_n + b) \operatorname{ch} \sqrt{\frac{p_n + b}{\kappa_2}} W'(p_n)} e^{p_n t}, \quad (5.111)$$

где

$$W'(p) = \frac{\operatorname{th} \sqrt{(p - a_0)/\kappa_1}}{2 \sqrt{(p + b)/\kappa_2}} + \frac{1}{2 \operatorname{ch}^2 \sqrt{(p - a_0)/\kappa_1}} + \\ + \frac{\operatorname{th} \sqrt{(p + b)/\kappa_2}}{2 \sqrt{(p + b)/\kappa_2}} + \frac{1}{2 \operatorname{ch}^2 \sqrt{(p + b)/\kappa_2}}.$$

Величины p_n являются корнями трансцендентного уравнения

$$W = \sqrt{\kappa_1(p - a_0)} \operatorname{th} \sqrt{\frac{p - a_0}{\kappa_1}} + \\ + \sqrt{\kappa_2(p + b)} \operatorname{th} \sqrt{\frac{p + b}{\kappa_2}} = 0. \quad (5.112)$$

Можно показать, что корни уравнения (5.112) удовлетворяют неравенствам:

$$\left. \begin{array}{l} a_0 - \frac{\pi^2 \kappa_1}{4} < p_1 < a_0; \\ a_0 - \frac{9\pi^2 \kappa_1}{4} < p_2 < a_0 - \pi^2 \kappa_1; \\ \dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots; \\ a_0 - \left(\frac{2n-1}{2} \pi \right)^2 \kappa_1 < p_n < a_0 - (n-1)^2 \pi^2 \kappa_1. \end{array} \right\} \quad (5.113)$$

257

Решение (5.110), (5.111) позволяет рассчитывать динамику воспалительного процесса, если известны коэффициенты α , β_1 , β_2 , κ_1 , κ_2 , входящие в уравнения. Оно позволяет также прогнозировать процесс. Как видно из решения (5.110), (5.111), необходимым и достаточным условием затухания процесса является отрицательность корней уравнения (5.112).

Уравнение (5.112) не будет иметь положительных корней, если выполняется условие

$$a_0 < \pi^2 \kappa_1 / 4. \quad (5.114)$$

Чтобы процесс прогрессировал, достаточно выполнения неравенства

$$a_0 > \pi^2 \kappa_1 / 4. \quad (5.115)$$

Следует отметить, что полученное решение может быть также применено для описания динамики популяции в гетерогенном ареале. Различие коэффициентов κ_1 , κ_2 , β_1 , β_2 в уравнениях (5.97) и (5.98) в этом случае может быть связано с различием свойств гомогенных зон, на которые можно разделить ареал. В частности, могут различаться концентрации хищников или плотности кормов, используемых особями рассматриваемого вида растительноядных.

Метод решения уравнений в частных производных второго порядка с помощью интегральных преобразований может быть успешно применен и при решении более сложных задач.

Такой случай встречается при рассмотрении воспалительного процесса, вызванного инфекционными агентами, скорость размножения которых неоднородно распределена по области воспаления. В частности, причиной неоднородности коэффициента размножения может являться неоднородность распределения в зоне воспаления вещества, лимитирующего процесс размножения.

Математическая модель воспалительного процесса в гетерогенной области с учетом распространения зоны некроза. На этом примере рассмотрена краевая задача с подвижными границами для уравнения параболического типа.

Такие задачи в большинстве случаев могут быть решены только с помощью численных методов. Исключение составляют, в частности, сравнительно простые задачи (например, задача Стефана), а также случаи, в которых представляет интерес асимптотическое решение.

Рассмотрим воспалительный процесс в гетерогенной зоне, при котором не выполняется неравенство (5.96), т. е.

$$\frac{\partial n}{\partial t} \sim v \frac{\partial n}{\partial x},$$

следовательно, задача должна решаться с учетом движения границ. Таким образом, уравнения (5.97), (5.98) должны быть решены с учетом граничных условий, заданных на подвижных границах.

Для описания движения границ необходимо дополнительное уравнение. Естественно связать движение границы зоны некроза с разрушающим воздействием инфекционных агентов на клетки в очаге воспаления. Скорость уничтожения клеток инфекционными агентами

принимаем пропорциональной концентрации инфекционных агентов [19], т. е.

$$\frac{\partial \sigma_2}{\partial t} = -Sn, \quad (5.116)$$

где σ_2 — концентрация сохранных клеток; S — коэффициент, определяющий интенсивность разрушающего воздействия инфекционных агентов на клетки, т. е. число клеток, уничтожаемых в единицу времени одним инфекционным агентом.

Если известно решение уравнений, описывающих воспалительный процесс, уравнение (5.116) позволяет установить зависимость от времени распределения сохранных клеток по очагу воспаления.

По определению зоны некроза как области, в которой отсутствуют сохранные клетки, уравнение, определяющее движение границы зоны, можно записать в виде

$$\sigma_2 = 0. \quad (5.117)$$

Таким образом, уравнения (см. (5.97) и (5.98)) и краевые условия в рассматриваемом случае принимают вид:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} = \kappa_1 \frac{\partial^2 n_1}{\partial x^2} + \gamma n_1; \quad (5.118)$$

$$\frac{\partial n_2}{\partial t} = \kappa_2 \frac{\partial^2 n_2}{\partial x^2} - \delta n_2; \quad (5.119) \quad \underline{259}$$

$$\frac{\partial \sigma_2}{\partial t} = -Sn_2; \quad (5.120)$$

$$x = x_f - l_1, \quad \frac{\partial n_1}{\partial x} = 0; \quad (5.121)$$

$$x = x_f, \quad n_1 = n_2, \quad \kappa_1 \frac{\partial n_1}{\partial x} = \kappa_2 \frac{\partial n_2}{\partial x}, \quad \sigma_2 = 0; \quad (5.122)$$

$$x = x_f + l_2, \quad \frac{\partial n_2}{\partial x} = 0, \quad \sigma_2 = \sigma^*, \quad (5.123)$$

где l_1 — протяженность зоны некроза; $\gamma = \alpha - \beta$; $\delta = \beta_2 - \alpha$; l_2 — протяженность зоны воспаления, за вычетом зоны некроза; σ^* — концентрация клеток в норме.

В дальнейшем для упрощения примем, что коэффициенты диффузии инфекционных агентов в обоих рассматриваемых зонах, а также протяженности зон равны, т. е.

$$\kappa_1 = \kappa_2 = \kappa; \quad l_1 = l_2 = l. \quad (5.124)$$

Произведем в уравнениях (5.118) — (5.120) замену функций и независимых переменных:

$$\begin{aligned}\tilde{n}_1 &= \frac{n_1}{n_0}; \quad \tilde{n}_2 = \frac{n_2}{n_0}; \quad \tilde{\sigma}_2 = \frac{\sigma_2}{\sigma^*}; \quad \tilde{x} = \frac{x}{l}; \\ \tilde{t} &= \frac{t}{t_s}.\end{aligned}\quad (5.125)$$

Величины n_0 , l , t_s выберем следующим образом:

$$l = \sqrt{\frac{x}{\gamma}}; \quad t_s = \frac{1}{\gamma}; \quad n_0 = \frac{\gamma \sigma^*}{S}. \quad (5.126)$$

При выборе безразмерных функций и независимых переменных в соответствии с (5.125), (5.126) уравнения (5.118) — (5.120) принимают более простой вид:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} = \frac{\partial^2 n_1}{\partial x^2} + n_1; \quad (5.127)$$

$$\frac{\partial n_2}{\partial t} = \frac{\partial^2 n_2}{\partial x^2} - \varphi n_2; \quad (5.128)$$

$$\frac{\partial \sigma_2}{\partial t} = -n_2, \quad (5.129)$$

где $\varphi = \frac{\delta}{\gamma}$.

260 В уравнениях (5.127) — (5.129) все искомые функции и независимые переменные являются безразмерными величинами (черточки над безразмерными величинами опущены). Границные условия (5.121), (5.122), (5.123) в безразмерных переменных принимают вид:

$$x = x_f - \psi_1, \quad \frac{\partial n_1}{\partial x} = 0; \quad (5.130)$$

$$x = x_f, \quad n_1 = n_2, \quad \frac{\partial n_1}{\partial x} = \frac{\partial n_2}{\partial x}, \quad \sigma_2 = 0; \quad (5.131)$$

$$x = x_f + \psi_2, \quad \frac{\partial n_2}{\partial x} = 0, \quad \sigma_2 = 1, \quad (5.132)$$

где $\psi_1 = l_1/l_0$; $\psi_2 = l_2/l_0$.

Система уравнений (5.127) — (5.129) в общем случае может быть решена, если заданы такие начальные условия:

$$n_1(x, 0) = \psi_1(x); \quad (5.133)$$

$$t = 0, \quad n_2(x, 0) = \psi_2(x); \quad (5.134)$$

$$\sigma_2(x, 0) = \psi_3(x), \quad (5.135)$$

где $\psi_1(x)$, $\psi_2(x)$, $\psi_3(x)$ — известные функции.

Однако при выполнении определенных условий, которые будут сформулированы ниже, система уравнений (5.127) — (5.129) имеет асимптотическое решение, обладающее следующими свойствами:

- 1) решение не зависит от времени в системе координат, двигающейся с некоторой скоростью v ;
- 2) скорость распространения «волны» не зависит от времени.

Таким образом, можно искать асимптотическое решение в виде функций, аргументом которых является

$$z = x - vt, \quad (5.136)$$

где v — безразмерная скорость распространения процесса, выраженная в единицах $\sqrt{\kappa\gamma}$.

Полагая неизвестные функции зависящими от аргумента (5.136), перейдем от уравнений (5.127) — (5.129) к следующей системе обыкновенных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами:

$$-vn'_1 = n_1 + n_1; \quad (5.137)$$

$$-vn'_2 = n_2 - \varphi n_2; \quad (5.138)$$

$$v\sigma' = n_2. \quad (5.139)$$

Штрихом обозначены производные по аргументу $z = x - vt$. Границные условия, необходимые для получения решения уравнений (5.137), (5.138), вытекающие из (5.130) — (5.132), имеют вид:

$$z = -\psi_1, \quad n'_1 = 0; \quad (5.140)$$

$$z = 0, \quad n_1 = n_2, \quad n'_1 = n'_2, \quad \sigma_2 = 0; \quad (5.141)$$

$$z = \psi_2, \quad n_2 = 0, \quad \sigma_2 = 1. \quad (5.142)$$

Общее решение уравнений (5.137), (5.138):

$$\left. \begin{aligned} n_1 &= A_{11}e^{\lambda_{11}z} + A_{12}e^{\lambda_{12}z}; \\ n_2 &= A_{21}e^{\lambda_{21}z} + A_{22}e^{\lambda_{22}z}, \end{aligned} \right\} \quad (5.143).$$

где величины λ_{ik} являются корнями характеристических уравнений:

$$\lambda^2 + v\lambda + 1 = 0; \quad (5.144)$$

$$\lambda^2 + v\lambda - \varphi = 0. \quad (5.145)$$

Решая характеристические уравнения (5.144), (5.145), найдем:

$$\lambda_{11} = -\frac{v}{2} + \sqrt{\frac{v^2}{4} - 1}; \quad (5.146)$$

$$\lambda_{12} = -\frac{v}{2} - \sqrt{\frac{v^2}{4} - 1}; \quad (5.147)$$

$$\lambda_{21} = -\frac{v}{2} + \sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}; \quad (5.148)$$

$$\lambda_{22} = -\frac{v}{2} - \sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}. \quad (5.149)$$

В частных случаях решение рассматриваемой задачи заметно упрощается. В качестве примера рассмотрим задачу, в которой вторая область (не являющаяся некротической) неограничена. Уравнения (5.137) — (5.139) сохраняются, а граничные условия (5.140) — (5.142) примут вид:

$$z = 0 \quad \begin{cases} n_1 = n_2, \\ n'_1 = n'_2, \end{cases} \quad (5.150)$$

$$n_2 = 0; \quad (5.151)$$

$$\sigma_2 = 0; \quad (5.152)$$

$$z = \frac{l_1}{l} = -\psi_1, \quad n'_1 = 0; \quad (5.153)$$

$$z \rightarrow \infty \quad \begin{cases} n'_2 \rightarrow 0, \\ \sigma_2 \rightarrow 1. \end{cases} \quad (5.154)$$

262 Особенности граничных условий (5.150) — (5.155) позволяют последовательно определить коэффициенты A_{tk} , входящие в решение (5.143).

Условие (5.154) позволяет представить решение (5.143) для функции n_2 в виде

$$n_2 = A_{21} e^{-\left[\frac{v}{2} + \sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}\right] z}, \quad (5.156)$$

или

$$n_2 = A_{21} e^{-\lambda z},$$

где

$$\lambda = \frac{v}{2} + \sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}.$$

Если рассматривается случай $\beta_2 > \alpha$, то $\varphi > 0$, следовательно, показатель экспоненты является действительным числом.

Зная решение (5.156), легко найти распределение сохранных клеток $\sigma_2(z)$ с помощью уравнения (5.139)

$$\sigma_2 = \frac{1}{v} \int n_2 dz + C = -\frac{A_{21}}{v\lambda} e^{-\lambda z} + C.$$

Постоянную интегрирования C найдем из условия (5.155):

$$\lim_{z \rightarrow \infty} \sigma_2(z) = 1,$$

откуда $C = 1$.

Таким образом,

$$\sigma_2 = 1 - \frac{A_{21}}{\lambda v} e^{-\lambda z}. \quad (5.157)$$

Коэффициент A_{21} найдем с помощью граничного условия (5.152)

$$\sigma_2(0) = 0; \quad v = \frac{A_{21}}{\lambda}. \quad (5.158)$$

Следовательно, распределение сохраненных клеток может быть представлено в виде

$$\sigma_2(z) = 1 - e^{-\lambda z}. \quad (5.159)$$

Заметим, что коэффициент A_{21} имеет смысл концентрации инфекционных агентов на границе зоны некроза (см. решение (5.156)). Следовательно, скорость распространения «волны», соответствующей асимптотическому решению (см. выражение (5.158)), прямо пропорциональна концентрации инфекционных агентов на границе зоны некроза.

Перейдем к решению уравнения (5.137) и рассмотрим случай $v < 2$. При скорости $v > 2$ решение, удовлетворяющее граничным условиям (5.150) — (5.155), не существует.

Решение уравнения (5.137) имеет вид

$$n_1 = e^{-\frac{vz}{2}} \left(A \cos z \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} + B \sin z \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} \right). \quad (5.160)$$

Здесь коэффициенты A, B могут быть определены с помощью граничных условий (5.150), (5.151) и (5.153).

Используя граничное условие (5.150) и решения (5.156) и (5.160), находим

$$z = 0; \quad n_1 = A = A_{21} = v\lambda. \quad (5.161)$$

С помощью граничного условия (5.151) получаем

$$B = -A_{21} \frac{\sqrt{\frac{v^2}{4} + \Phi}}{\sqrt{1 - \frac{v^2}{4}}}. \quad (5.162)$$

Пользуясь выражениями (5.161), (5.162) и (5.158), представим решение (5.160) в следующем виде:

$$n_1 = \lambda e^{-\frac{vz}{2}} \left[\cos \left(z \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} \right) - \frac{\sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}}{\sqrt{1 - \frac{v^2}{4}}} \sin z \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} \right]. \quad (5.163)$$

Таким образом, получено решение системы уравнений (5.137) — (5.139), определенное функциями (5.156), (5.157), (5.163). В это решение входит еще не определенный параметр: скорость распространения процесса v . Для ее определения воспользуемся граничными условиями (5.153), которые еще не были использованы. В результате получаем следующее трансцендентное уравнение:

$$\begin{aligned} & \left[\frac{v}{2} \frac{\sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi}}{\sqrt{1 - \frac{v^2}{4}}} - \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} \right] \operatorname{tg} \psi_1 \sqrt{1 - \frac{v^2}{4}} + \\ & + \left[\frac{v^2}{2} + \sqrt{\frac{v^2}{4} + \varphi} \right] = 0. \end{aligned} \quad (5.164)$$

Таким образом, скорость распространения «волны», соответствующей асимптотическому решению, определяется корнем трансцендентного уравнения (5.164).

Можно показать, что величина скорости, установленная таким образом, находится в пределах

$$0 < v \leqslant 2. \quad (5.165)$$

Уравнение (5.164) не имеет действительного корня $v > 2$.

5.4. АСИМПТОТИЧЕСКОЕ РЕШЕНИЕ НЕЛИНЕЙНОГО И КВАЗИЛИНЕЙНОГО УРАВНЕНИЯ ПАРАБОЛИЧЕСКОГО ТИПА

Математическая модель кавернозного туберкулезного воспаления, учитывающая влияние парциального давления кислорода как лимитирующего фактора. На этом примере рассмотрено асимптотическое решение

нелинейного уравнения параболического типа методом последовательных приближений (краевая задача с движимыми границами). Рассмотрим вначале обоснование математической модели кавернозной формы туберкулезного воспаления с точки зрения известных данных микробиологических и патофизиологических исследований. Важнейшим этапом в построении математической модели воспалительного процесса, вызванного определенным видом патогенных микробов, является установление лимитирующих факторов, действие которых существенно влияет на размножение инфекционных агентов. Как правило, лимитирующие факторы могут быть установлены в каждом частном случае путем анализа результатов микробиологических и патофизиологических исследований. В случае воспалительного процесса, вызываемого микобактериями туберкулеза, в определенных условиях лимитирующим фактором является парциальное давление кислорода в среде.

Как известно, микобактерии туберкулеза являются факультативными анаэробами. Приведем здесь основные данные, свидетельствующие о том, что парциальное давление кислорода существенно влияет на скорость размножения микобактерий туберкулеза.

1. Экспериментальные исследования зависимости относительной скорости размножения микобактерий туберкулеза *in vitro* в среде, содержащей глицерин, от парциального давления кислорода свидетельствуют о пропорциональности этих величин [26]:

$$\left. \begin{array}{l} \alpha = \alpha_0 p; \\ \alpha = \frac{\ln 2}{T}; \end{array} \right\} \quad (5.166)$$

где $\alpha_0 = 5$ [атм · сут]⁻¹; p — парциальное давление кислорода; T — период генерации микобактерий туберкулеза, т. е. промежуток времени между двумя следующими друг за другом делениями.

Соотношение (5.166) хорошо соответствует экспериментальным данным при изменении парциального давления кислорода в пределах 0,09...0,21 атм. Следует отметить, что пропорциональность скорости размножения парциальному давлению кислорода реализуется только в условиях, в которых преимущественную роль играют аэробные процессы.

2. Численность популяции микобактерий туберкулеза возрастает значительно быстрее при ингаляционном заражении, чем при внутривенном. Это обстоятельство можно объяснить, если учесть, что при ингаляционном заражении микобактерии туберкулеза размножаются в среде, в которой парциальное давление кислорода близко к альвеолярному (около 0,14 атм), в то время как при внутривенном введении микобактерий они вначале периода развития размножаются в среде, в которой парциальное давление кислорода заметно ниже (около 0,09 атм). Данные, приведенные в работах Кона, Лури, Канаи, Ниффенджера и Юмана, Сивера и Юмана, в которых исследовалась зависимость от времени численности популяции микобактерий туберкулеза при различных методах их введения, позволяют оценить относительную скорость размножения при ингаляционном и внутривенном заражении соответственно [24, 28, 35, 36, 42]:

$$\alpha \sim (0,7 \dots 0,9) \frac{1}{\text{сут}} ; \quad \alpha \sim 0,4 \frac{1}{\text{сут}} .$$

3. Исследование процесса протекания легочного туберкулеза у морских свинок, кроликов и мышей при изменении парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе (в условиях барокамеры) показало, что уменьшение парциального давления кислорода приводит к значительному снижению наблюдавшихся поражений легких [38, 42].

4. Анализ клинических данных свидетельствует о том, что все особенности процесса, которые приводят к снижению парциального давления кислорода в воспалительном очаге, способствуют более легкому течению процесса. В частности, к более легкому течению процесса приводит блокированность каверны, при которой затруднен доступ кислорода к очагу (парциальное давление кислорода в полости блокированной каверны не превышает 0,08 атм.). Заметим, что лечебная эффективность так называемой коллапсотерапии, при которой создаются нарушения проходимости бронхов, ведущих к кавернам, может рассматриваться как следствие снижения величины парциального давления кислорода в очаге воспаления. Приведенные данные свидетельствуют о том, что существуют условия как *in vivo*, так и *in vitro*, при которых в определенной области изменения концентрации кислорода, следовательно, парциального дав-

ления кислорода в ткани (примерно 0,09...0,14 атм), наблюдается существенная зависимость периода генерации микобактерий туберкулеза от парциального давления кислорода.

Одним из основных условий, определяющих область применения выражения (5.166), является достаточно низкая концентрация глюкозы. Как известно, при высоких концентрациях глюкозы (например, у больных диабетом) наблюдается обострение туберкулеза.

Поскольку парциальное давление кислорода является одним из факторов, лимитирующих размножение микобактерий туберкулеза, математическая модель воспалительного процесса туберкулезной этиологии должна учитывать распределение парциального давления кислорода по области воспаления. Необходимость включения в математическую модель уравнения, описывающего распределение парциального давления кислорода, вытекает из существенной неоднородности этого распределения. Парциальное давление кислорода распределено относительно однородно только в области, в которой сохранены капилляры. В зоне казеоза сеть капилляров отсутствует и распределение парциального давления кислорода определяется, главным образом, диффузией кислорода, а также его поглощением микобактериями туберкулеза в зоне казеоза. Кислород поступает в зону казеоза путем диффузии через поверхности, ограничивающие эту зону. Поглощение кислорода в зоне казеоза определяется в основном потреблением кислорода микобактериями туберкулеза.

Эксперименты, проведенные *in vitro* [30], показали, что количество кислорода, поглощаемого микобактериями туберкулеза в единицу времени, существенно зависит от парциального давления кислорода. Эта зависимость может быть аппроксимирована следующим образом:

$$\gamma = \gamma_m \frac{p}{p + p^*}, \quad p^* = 25 \cdot 10^{-3} \text{ атм.} \quad (5.167)$$

Однако, если выполняется условие $p \gg p^*$, то потребление кислорода практически не зависит от парциального давления кислорода и составляет γ_m .

Здесь γ — количество кислорода, поглощаемого в сутки микробактериями туберкулеза, имеющими 1 мг сухой массы; γ_m — величина γ при парциальном давлении кислорода, имеющемся в атмосферном воздухе

Таким образом, учет действия лимитирующего фактора приводит к следующей системе уравнений, описывающей воспалительный процесс туберкулезной этиологии в гетерогенной зоне [19]:

1) в зоне казеоза:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} = \kappa \nabla^2 n_1 + (\alpha_0 p_1 - \beta_1) n_1, \quad (5.168)$$

$$\frac{\partial p_1}{\partial t} = \kappa_{O_2} \nabla^2 p_1 - \gamma^*(p_1) n_1; \quad (5.169)$$

2) в зоне грануляционной ткани:

$$\frac{\partial n_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 n_2 + (\alpha p_2 - \beta_2) n_2, \quad (5.170)$$

$$\frac{\partial \sigma_2}{\partial t} = -S n_2. \quad (5.171)$$

Система уравнений (5.168) — (5.171) дополнена по сравнению с системой уравнений (5.127) — (5.129) уравнением (5.169), решение которого определяет распределение парциального давления кислорода по зоне казеоза. В уравнении (5.169)

$$\gamma_m^* = \frac{\gamma_m}{K_{O_2}}; \quad \gamma_{(p)}^* = \gamma_m^* \frac{p}{p + p^*},$$

268 где K_{O_2} — коэффициент растворимости кислорода в казеозе.

В соответствии с законом Генри

$$C_{O_2} = K_{O_2} p,$$

где C_{O_2} — концентрация кислорода (прочие обозначения совпадают с принятыми выше). В уравнениях (5.168) и (5.170) по сравнению с уравнениями предыдущего параграфа дополнительно учтена зависимость скорости размножения микобактерий туберкулеза от парциального давления кислорода.

Система уравнений (5.168) — (5.171) описывает воспалительный процесс туберкулезной этиологии, протекающий в гетерогенной зоне (кавернозная форма) с учетом лимитирующего влияния парциального давления кислорода. Однако воспалительные процессы иной этиологии, вызываемые инфекционными агентами, размножение которых лимитируется некоторым субстратом, перемещающимся вследствие диффузионного механизма, описываются с помощью аналогичной математической модели.

Обратимся теперь к постановке краевой задачи. В рассматриваемом случае граничные условия должны быть сформулированы также для уравнения (5.169), описывающего распределение парциального давления кислорода. В зоне грануляционной ткани парциальное давление кислорода распределено однородно и составляет p_2 . В силу непрерывности распределения парциального давления кислорода краевое условие на границе зоны казеоза и грануляционной ткани имеет вид:

$$x = x_f + l_2; \quad p = p_2.$$

Краевое условие на границе зоны казеоза и полости каверны определяется особенностями связи этой полости с окружающим пространством.

Если полость каверны не сообщается с атмосферой (так называемая закрытая каверна), в ней устанавливается такое парциальное давление кислорода, при котором поток кислорода из зоны казеоза в полость равен нулю. Таким образом, приходим к следующему граничному условию:

$$x = x_f - l_1; \quad \frac{\partial p_1}{\partial x} = 0.$$

Если же полость каверны является открытой (т. е. сообщается с атмосферой) или частично блокированной, в полости устанавливается некоторое парциальное давление кислорода, величина которого определяется условиями связи полости с окружающей средой

$$x = x_f - l_1; \quad p = p_{cav},$$

где p_{cav} — парциальное давление кислорода в полости каверны.

Для случая одномерного процесса система уравнений (5.168) — (5.171) принимает вид:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} = \kappa_1 \frac{\partial^2 n_1}{\partial x^2} + (\alpha_0 p_1 - \beta_1) n_1; \quad (5.172)$$

$$\kappa_{O_2} \frac{\partial^2 p_1}{\partial x^2} = \gamma^* (p_1) n_1; \quad (5.173)$$

$$\frac{\partial n_2}{\partial t} = \kappa_2 \frac{\partial^2 n_2}{\partial x^2} + (\alpha_0 p_2 - \beta_2) n_2; \quad (5.174)$$

$$\frac{\partial \sigma_2}{\partial t} = - S n_2. \quad (5.175)$$

В уравнении (5.173) опущена производная по времени от парциального давления кислорода. Оценка показывает, что нестационарный член в уравнении диффузии кислорода в рассматриваемом случае составляет величину порядка 10^{-3} от диффузионного члена $\kappa_{O_2} \nabla^2 p_1$. Соответствующая оценка дает

$$\frac{\frac{\partial p_1}{\partial t}}{\kappa_{O_2} \nabla^2 p_1} \sim \frac{l_1 v}{\kappa_{O_2}} \sim 10^{-3},$$

где l_1 — толщина зоны казеоза; κ_{O_2} — коэффициент диффузии кислорода; v — скорость роста каверны.

Краевые условия имеют вид:

$$x = x_f - l_1 \begin{cases} \frac{\partial n_1}{\partial x} = 0, \\ \frac{\partial p_1}{\partial x} = 0 \quad \text{или} \quad p_1 = p_{cav}; \end{cases} \quad (5.176)$$

$$x = x_f \begin{cases} n_1 = n_2, \\ \kappa_1 \frac{\partial n_1}{\partial x} = \kappa_2 \frac{\partial n_2}{\partial x}, \\ p_1 = p_2; \\ \sigma_2 = 0; \end{cases} \quad (5.177)$$

$$x = x_f + l_2 \begin{cases} \frac{\partial n_2}{\partial x} = 0, \\ \sigma_2 = \sigma_m. \end{cases} \quad (5.180)$$

$$(5.178)$$

$$(5.179)$$

$$(5.180)$$

$$(5.181)$$

$$(5.182)$$

$$(5.183)$$

270

Введем безразмерные функции и переменные:

$$\tilde{x} = \frac{x}{l_0}; \quad \tilde{t} = \frac{t}{t_0}; \quad \tilde{n}_1 = \frac{n_1}{n_0}; \quad \tilde{p}_1 = \frac{p_1}{p_0}; \quad \tilde{\sigma}_2 = \frac{\sigma_2}{\sigma_0};$$

$$\tilde{n}_2 = \frac{n_2}{n_0}.$$

Величины масштабных множителей n_0 , $t_0 p_0$, используемые в дальнейшем, таковы:

$$l_0 = l_1, \quad t_0 = (\alpha_0 p_2 - p_1)^{-1}; \quad n_0 = (\alpha_0 p_2 - \beta_1) \frac{\sigma_m}{S};$$

$$p_0 = p_2; \quad \sigma_0 = \sigma_m.$$

В безразмерных переменных уравнения (5.168) — (5.171), а также граничные условия (5.176) — (5.183) примут вид:

$$\frac{\partial \tilde{n}_1}{\partial \tilde{t}} = \tilde{\kappa}_1 \frac{\partial^2 \tilde{n}_1}{\partial \tilde{x}^2} + a(p_1) \tilde{n}_1; \quad (5.184)$$

$$\kappa_0 \frac{\partial^2 \tilde{p}_1}{\partial \tilde{x}^2} = \gamma^*(\tilde{p}_1) \tilde{n}_1; \quad (5.185)$$

$$\frac{\partial \tilde{n}_2}{\partial \tilde{t}} = \tilde{\kappa}_2 \frac{\partial^2 \tilde{n}_2}{\partial \tilde{x}^2} - b_2 \tilde{n}_2; \quad (5.186)$$

$$\frac{\partial \tilde{\sigma}_2}{\partial \tilde{t}} = -\tilde{n}_2. \quad (5.187)$$

В уравнениях (5.184) — (5.187) приняты следующие обозначения:

$$\alpha_1 = \alpha_0 p_2 / A; \quad \beta_1 = \alpha_1 - 1; \quad \tilde{\beta}_2 = \beta_2 / A; \quad l^* = l_2 / l_1;$$

$$\kappa_0 = \frac{\kappa_{0,1}}{A l_1^2}; \quad \tilde{\kappa}_{1,2} = \frac{\kappa_{1,2}}{A l_1^2}; \quad p_c = \frac{p_{cav}}{p_2};$$

$$\gamma_{(p)}^* = \frac{\gamma_m \sigma^*}{S p_2} \frac{p}{p + p_*}; \quad \bar{p}_* = \frac{p_*}{p^2}; \quad a(p_1) = \alpha_0 p_2 - \beta_1;$$

$$b_2 = \tilde{\beta}_2 - \alpha_1; \quad A = \alpha_0 p_2 - \beta_1.$$

— 271 —

В дальнейшем черточки над безразмерными величинами опущены. Граничные условия, соответственно, могут быть представлены в виде:

$$x = x_f - 1 \left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial n_1}{\partial x} = 0, \\ \frac{\partial p}{\partial x} = 0, \\ \text{или } p = p_c; \end{array} \right.$$

$$x = x_f \left\{ \begin{array}{l} n_1 = n_2, \\ \kappa_1 \frac{\partial n_1}{\partial x} = \kappa_2 \frac{\partial n_2}{\partial x}, \\ \sigma = 0; \end{array} \right. \quad (5.188)$$

$$x = x_f + l^* \left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial n_2}{\partial x} = 0, \\ \sigma = 1. \end{array} \right.$$

По аналогии с методом, примененным в предыдущем параграфе, будем искать асимптотическое решение задачи, т. е. предположим, что все искомые функции зависят от аргумента $z = x - vt$, где, как и раньше, v — скорость распространения «волны», определяющей асимптотическое решение. Тогда уравнения (5.184) — (5.187) и граничные условия (5.188) примут вид:

$$\ddot{n}_1 + \chi_1 v n'_1 + (\alpha_0^* p_1 + \beta_0^*) n_1 = 0; \quad (5.189)$$

$$\ddot{p}_1 - g_0 n_1 = 0; \quad (5.190)$$

$$\ddot{n}_2 + \chi_2 v n'_2 + (\alpha_1 - \beta_2) \chi_2 n_2 = 0; \quad (5.191)$$

$$v\sigma' = n_2, \quad (5.192)$$

где

$$\alpha_0^* = \frac{\alpha_1}{\chi_1}; \quad \beta_0^* = \frac{\beta_1}{\chi_1}; \quad \chi_{1,2} = \chi_{1,2}^{-1}; \quad g_0 = \frac{\gamma_0}{\chi_0}.$$

Граничные условия принимают вид:

$$z = -1 \begin{cases} n'_1 = 0, \\ p' = 0, \text{ или } p = p_c; \end{cases} \quad (5.193)$$

$$z = 0 \begin{cases} n_1 = n_2, \\ \chi_1 n'_1 = \chi_2 n'_2, \end{cases} \quad (5.195)$$

$$\begin{cases} p = 1, \\ \sigma = 0; \end{cases} \quad (5.196)$$

$$\begin{cases} \sigma = 0; \end{cases} \quad (5.197)$$

$$z \rightarrow \infty \begin{cases} n'_2 \rightarrow 0, \\ \sigma \rightarrow 1. \end{cases} \quad (5.199)$$

272

$$(5.200)$$

При записи граничных условий (5.199), (5.200) принято, что зона грануляции имеет бесконечную протяженность. Это предположение упрощает решение задачи, не внося заметной погрешности.

Штрихами здесь обозначено дифференцирование по переменной z . Система обыкновенных дифференциальных уравнений (5.189) — (5.192) является нелинейной. Ее решение может быть получено с помощью метода последовательных приближений. В первом приближении примем величину парциального давления кислорода, входящую в уравнение (5.184), постоянной, т. е. $p = p_k$. Решив задачу в первом приближении, можно найти в следующем приближении распределение парциального давления по зоне казеоза (уравнение (5.185)), а затем, воспользовавшись этим решением, найти распределения концентраций $n_1(z)$ и $n_2(z)$ во втором приближении.

Метод решения задачи в первом приближении практически совпадает с примененным в предыдущем параграфе. Решение, полученное таким образом, имеет вид:

$$n(z, p_k) = n_f e^{-\frac{1}{2} \chi_1 v z} \frac{\sin [\omega_0 (1+z) + \varphi]}{\sin (\omega_0 + \varphi)}; \quad (5.201)$$

$$n_2(z, p_k) = n_f e^{-\lambda_0 z}; \quad (5.202)$$

$$\sigma(z, p_k) = 1 - e^{-\lambda_0 z}, \quad (5.203)$$

где

$$\varphi = \arcsin (\omega_0 / \omega_{0m}); \quad \omega_0 = \sqrt{\omega_{0m}^2 - \left(\frac{1}{2} \chi_1 v \right)^2};$$

$$\omega_{0m} = \sqrt{\alpha_0^2 p_k - \beta_0^2}; \quad \lambda_0 = \frac{1}{2} [\chi_2 v + \sqrt{(\chi_2 v)^2 + 4 \chi_2 (\beta_2 - \alpha_1)}]$$

$$n_f = n_1(0) = n_2(0) -$$

концентрация микобактерий туберкулеза на границе зон казеоза и грануляционной ткани.

Скорость распространения волны определяется корнем уравнения

$$\frac{\sin \omega_0}{\sin (\omega_0 + \varphi)} = \frac{\chi_2}{\chi_1} \lambda_0(v). \quad (5.204)$$

Величина n_f определяется, если известна скорость 273 распространения волны, т. е.

$$n_f = v \lambda_0. \quad (5.205)$$

Пользуясь решением (5.202), выражением (5.205) и уравнением (5.190) с граничными условиями (5.194) и (5.197), можно найти в первом приближении распределение парциального давления кислорода по зоне казеоза:

$$p(z, p_k) = S_0 \left\{ e^{-q\omega_0 z} [(q^2 - 1) \sin \eta + 2q \cos \eta] + \right. \\ \left. + \frac{\omega_{0m}^2}{\omega_0} (\cos \varphi + q \sin \varphi) z + S_1 \right\}, \quad (5.206)$$

где

$$\eta = \varphi + \omega_0 (1+z); \quad q = \frac{\chi_1 v}{2 \omega_0}; \quad S_0 = \frac{g_0 \omega_0^2 n_f}{\omega_{0m}^4 \sin (\omega_0 + \varphi)}. \quad .$$

Если каверна блокирована,

$$S_1 = -(q^2 - 1) \sin (\omega_0 + \varphi) - 2q \cos (\omega_0 + \varphi).$$

В случае открытой каверны

$$S_1 = p_c/S_0 - e^{q\omega_0} \left[\left(q^2 + \frac{\omega_0}{\omega_{\text{ом}}} q - 1 \right) \sin \varphi + \left(2q + \frac{\omega_0}{\omega_{\text{ом}}} \right) \cos \varphi \right].$$

Распределение концентраций микобактерий туберкулеза в первом приближении можно найти, если воспользоваться распределением парциального давления кислорода (5.206), определить с его помощью среднее парциальное давление кислорода в зоне казеоза и соответственно уточнить параметры, входящие в решение (5.201) — (5.204).

Заметим, что трансцендентное уравнение (5.204) имеет действительный корень не при произвольных значениях входящих в него коэффициентов. Условия, при которых уравнение (5.204) имеет действительный корень, являются в то же время условиями существования асимптотического решения. Анализируя эти условия [19], можно составить представление о связи величин параметров, характеризующих процесс, с прогнозом воспаления.

274

Как видно из рис. 123, могут быть выделены три области (I—III) значений коэффициента иммунной активности β_2 . В первой из них $\beta_2 < \alpha_1$, т. е. скорость размножения микобактерий туберкулеза в зоне казеоза превышает скорость их уничтожения иммунными агентами, следовательно, процесс резко прогрессирует, скорость роста каверны возрастает во времени. В этом случае асимптотическое решение в виде волны, двигающейся с постоянной скоростью, отсутствует.

Развитие каверны с постоянной скоростью будет происходить, если коэффициент иммунной активности находится в пределах

$$\alpha_1 < \beta_2 < \beta_{\text{кр}} = \alpha_1 + \frac{\chi_2 (\omega_{\text{ом}} \operatorname{tg} \omega_{\text{ом}})^2}{\chi_1^2}.$$

Это неравенство определяет область существования рассматриваемого вида асимптотического решения, если $\omega_{\text{ом}} < \frac{\pi}{2}$.

Третья область значений β_2 определяется неравенством

$$\beta_2 > \beta_{\text{кр}} = \alpha_1 + \frac{\gamma_2}{\chi_1^2} (\omega_{\text{ом}} \operatorname{tg} \omega_{\text{ом}})^2$$

и соответствует затуханию процесса, т. е. уменьшению скорости роста каверны.

Если выполняется неравенство

$$\omega_{\text{ом}} > \frac{\pi}{2},$$

то существует только две области значений β_2 . В этом случае затухание процесса не может происходить.

Асимптотическое решение, описывающее воспаление туберкулезной этиологии с учетом влияния распределения парциального давления кислорода, иллюстрируется рис. 124—127.

Как видно из рис. 124, основная часть популяции микобактерий туберкулеза сосредоточена в зоне некроза ($z < 0$). В зоне грануляции наблюдается экспоненциальное уменьшение концентрации микобактерий туберкулеза по мере удаления от зоны казеоза. Концентрация сохранных клеток легочной ткани резко убывает при приближении к зоне некроза (рис. 125).

Распределение парциального давления кислорода по области воспаления представлено на рис. 126. Как видно из этого рисунка, парциальное давление кислорода имеет минимум примерно в середине зоны казеоза.

Решая трансцендентное уравнение (5.204) при различных величинах коэффициента иммунной активности, можно найти зависимость скорости роста каверны от этого коэффициента. Соответствующие данные представлены на рис. 127.

При увеличении коэффициента иммунной активности от 1 до 3 сут⁻¹, скорость роста каверны уменьшается в три раза. Поскольку в зоне казеоза иммунные агенты практически отсутствуют, механизм уничтожения микобактерий туберкулеза связан не только с бактерицидным действием иммунных агентов, но и с переносом микобактерий туберкулеза из зоны казеоза в зону грануляции. Поэтому при дальнейшем увеличении коэффициента иммунной активности происходит лишь сравнительно небольшое уменьшение скорости роста каверны. Это связано с тем, что бактерицидный эффект лимитируется переносом микобактерий туберкулеза из зоны казеоза.

Заметим, что асимптотическое решение (5.201) — (5.203) позволяет также анализировать влияние ряда внешних факторов на развитие воспаления.

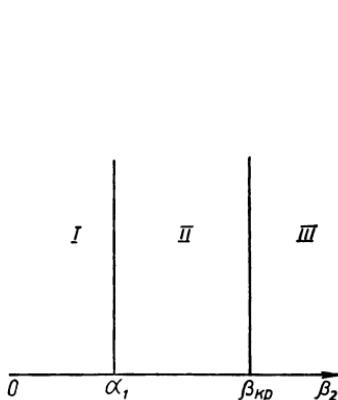


Рис. 123. Области значений коэффициента иммунной активности.

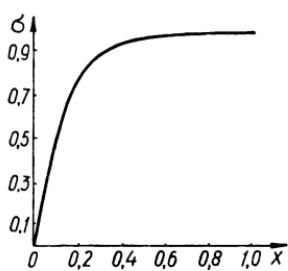


Рис. 125. Концентрация сохранных клеток.

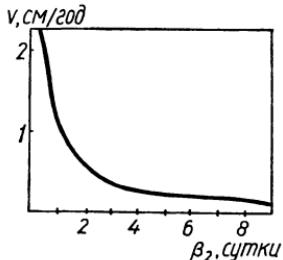


Рис. 127. Зависимость скорости роста каверны от коэффициента иммунной активности.

Рис. 128. Распределение концентраций микобактерий туберкулеза.

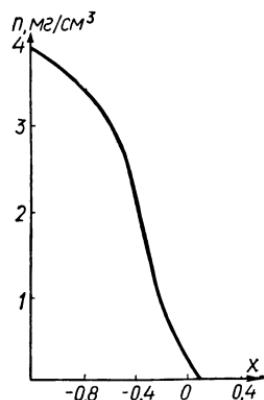


Рис. 124. Распределение микробактерий по очагу воспаления.

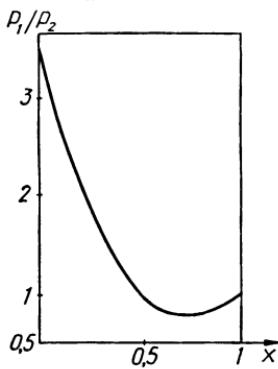
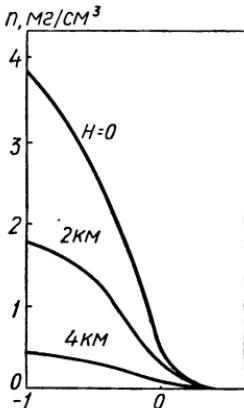


Рис. 126. Распределение парциального давления.



На рис. 128 представлено распределение концентраций микобактерий туберкулеза при различных высотах над уровнем моря и, следовательно, при различных парциальных давлениях кислорода во вдыхаемом воздухе.

В расчетах, результаты которых приведены на рис. 123 — 128, приняты следующие величины параметров:

$$\alpha_0 = 6 \text{ атм}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}; \quad \beta_1 = 0,4 \text{ сут}^{-1}; \quad \beta_2 = 1 \text{ сут}^{-1}; \\ l_1 = 0,2 \text{ см}; \quad \gamma = 10 \text{ атм} \cdot \text{см}^2 / (\text{мг} \cdot \text{сут}), \quad \kappa_1 = \kappa_2 = \\ = 5 \cdot 10^{-4} \text{ см}^2/\text{сут}.$$

Расчеты проводились для случая открытой каверны.

Распространение доминантного гена, обладающего селективным преимуществом (с учетом миграции). Рассмотрим, следуя А. Н. Колмогорову, И. Г. Петровскому и Н. С. Пискунову [4], некоторую популяцию, существующую в одномерном ареале. Примером подобной ситуации является берег, на котором обитают животные с малой подвижностью. Если в генофонде популяции в результате мутации появляется ген, обладающий селективным преимуществом, в дальнейшем будет происходить постепенное распространение этого гена. Предположим, что рассматриваемые особи диплоидны. Частоты, с которыми встречаются особи с различными наборами генов, таковы:

$$aa \rightarrow p^2; \\ Aa \rightarrow 2pq; \\ AA \rightarrow q^2; \quad q = 1 - p.$$

Если мутантный ген a является доминантным, то частоты наборов после отбора будут таковы:

$$aa \rightarrow (1 + m) p^2; \\ Aa \rightarrow 2(1 + m) pq; \\ AA \rightarrow q^2,$$

где $1 + m$ — селективный коэффициент гена a .

Если коэффициент селективности мало отличается от единицы, т. е. $m \ll 1$, то приращение частоты p за одно поколение определяется выражением

$$\Delta p = mpq^2.$$

Поскольку распространение мутантного гена обусловлено как его селективным преимуществом, так и миграцией по ареалу, которая предполагается однородной (коэффициент диффузии не зависит от координаты), распределение частоты мутантного гена определяется решением квазилинейного уравнения параболического типа [4, 25]:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \kappa \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + mp(1-p)^2, \quad (5.207)$$

где κ — постоянный коэффициент, имеющий смысл коэффициента диффузии особей.

Предполагается, что миграция особей носит диффузионный характер.

Заметим, что в случае рецессивного гена, обладающего селективным преимуществом, уравнение (5.207) принимает вид

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \kappa \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + mp^2(1-p). \quad (5.208)$$

Особый интерес представляет случай, при котором в начальный момент мутантный ген занимает определенную территорию почти полностью. В то же время имеется также территория, которой мутантный ген еще не достиг и на которой, следовательно, $p \ll 1$. Между этими двумя областями лежит переходная область, которая вследствие действия отбора и миграции будет перемещаться с определенной скоростью.

Таким образом, в рассматриваемом случае решение уравнения (5.207) должно удовлетворять следующим условиям:

$$x \rightarrow \infty, \quad p(x, t) \rightarrow 0, \quad 1 - p \rightarrow 1; \quad (5.209)$$

$$x \rightarrow -\infty, \quad p(x, t) \rightarrow 1, \quad 1 - p \rightarrow 0; \quad (5.210)$$

$$p(x, t) \geq 0. \quad (5.211)$$

С целью удобства проведем замену переменных в уравнении (5.207), вводя безразмерные величины:

$$\tilde{x} = \sqrt{\frac{x}{\frac{\kappa}{m}}}; \quad \tilde{t} = mt. \quad (5.212)$$

Безразмерная скорость определяется выражением

$$\tilde{v} = \frac{v}{\sqrt{\kappa m}}. \quad (5.213)$$

Сохраняя для новых безразмерных переменных прежние обозначения, представим уравнение (5.207) в виде

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + p(1-p)^2. \quad (5.214)$$

Следуя методу Колмогорова — Петровского — Пискунова, будем искать решение уравнения в виде

$$p = p(x - vt) = p(z), \quad (5.215)$$

где

$$z = x - vt.$$

Таким образом, предполагается, что по истечении достаточно большого времени влияние начальных условий исчезает и устанавливается некоторое распределение концентраций мутантного гена, которое распространяется с постоянной скоростью и не зависит от времени в системе координат, движущейся с этой скоростью.

Функция $p(z)$ является решением нелинейного обыкновенного дифференциального уравнения второго порядка:

$$\frac{d^2 p}{dz^2} + v \frac{dp}{dz} + p(1-p)^2 = 0. \quad (5.216)$$

Скорость распространения «волны», соответствующей асимптотическому решению уравнения (5.214), входит в уравнение (5.216) как параметр. Возникает следующий существенный вопрос. Какова величина скорости распространения «волны», описываемой асимптотическим решением уравнения (5.214)?

Вначале установим область значений скорости v , при которых решение уравнения (5.216) может являться асимптотическим решением уравнения (5.214).

Очевидно, что искомое асимптотическое решение должно удовлетворять следующим условиям (см. условия (5.209) — (5.211)):

$$\begin{aligned} z \rightarrow \infty, \quad p(z) \rightarrow 0, \quad 1 - p(z) \rightarrow 1; \\ z \rightarrow -\infty, \quad p(z) \rightarrow 1, \quad 1 - p(z) \rightarrow 0; \\ p(z) \geq 0. \end{aligned} \quad (5.217)$$

В предельном случае $x \rightarrow \infty$ решение уравнения (5.216) стремится к $\varphi(z)$, являющемуся решением линейного дифференциального уравнения

$$\frac{d^2 \varphi}{dz^2} + v \frac{d\varphi}{dz} + \varphi = 0. \quad (5.218)$$

Решение уравнения (5.218) имеет вид:

$$\varphi = A e^{\lambda_1 z} + B e^{\lambda_2 z}, \quad (5.219)$$

где A и B — постоянные; λ_1 и λ_2 — корни характеристического уравнения

$$\lambda^2 + v\lambda + 1 = 0. \quad (5.220)$$

Отсюда

$$\lambda_{1,2} = -\frac{v}{2} \pm \sqrt{\frac{v^2}{4} - 1}. \quad (5.221)$$

Если выполняется условие

$$v < 2, \quad (5.222)$$

то характеристическое уравнение (5.220) имеет комплексно-сопряженные корни, а решение (5.219) оказывается знакопеременным, что противоречит условию (5.211).

Таким образом, асимптотическое решение уравнения (5.214) в виде «волны», распространяющейся со скоростью $v < 2$, не существует.

Решение уравнения (5.216), удовлетворяющее условию (5.217), существует; если величина скорости v находится в интервале

$$2 \leqslant v < \infty.$$

280

Представим себе случай, при котором можно по своему усмотрению формировать начальное условие задачи. Предположим, что начальное условие совпадает с распределением $p(z)$, которое является решением уравнения (5.216) при некотором значении скорости v^* , лежащем в интервале $2 \leqslant v^* < \infty$. Можно было бы предположить, что при таком начальном условии асимптотическое решение будет представлять собой волну, распространяющуюся со скоростью v^* .

В работе И. Г. Петровского, А. Н. Колмогорова, Н. С. Пискунова [4] показано, что подобные решения в некотором смысле неустойчивы. Устойчивым же асимптотическим решением является только то решение уравнения (5.216), которое соответствует минимальному значению скорости $v = 2$.

Точнее, результат, полученный Колмогоровым, Петровским и Пискуновым, таков. Пусть имеется квазилинейное уравнение вида:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + F(p), \quad (5.223)$$

где $F(p)$ — нелинейная достаточно гладкая функция, удовлетворяющая следующим условиям:

$$\left. \begin{array}{l} F(0) = F(1) = 0; \\ F(p) > 0; \\ F'(0) = \alpha > 0; \\ F'(p) < \alpha \text{ при } p > 0. \end{array} \right\} \quad (5.224)$$

Если для решения уравнения (5.223) заданы произвольные начальные условия такие, что:

$$\begin{aligned} p(x, 0) &\equiv 0 \text{ при } x \leq a; \\ 0 < p(x, 0) &< 1 \text{ при } a < x < b; \\ p(x, 0) &\equiv 1 \text{ при } x > b \end{aligned}$$

(a и b — произвольные действительные числа), то асимптотическое решение уравнения (5.223) имеет вид

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p(x, t) = p^*(z),$$

где $z = x - vt$, $v = 2$, а функция $p^*(z)$ является решением уравнения:

$$-v \frac{dp^*}{dz} = \frac{d^2 p^*}{dz^2} + F(p^*).$$

Таким образом, устойчивым является только асимптотическое решение, имеющее характер «волны», распространяющейся со скоростью $v = 2$, и это решение не зависит от характера начальных условий (если соблюдены сформулированные выше условия). 281

В п. 5.3 также было найдено асимптотическое решение вида $n(x - vt)$, однако скорость распространения там однозначно определялась граничными условиями задачи.

Метод получения асимптотических решений квазилинейного уравнения параболического типа получил применение также при решении задач, связанных с распространением возбуждения в нервных волокнах и пучках.

В этих задачах скорость распространения нервного импульса определяется при нахождении асимптотического решения уравнения Ходжкина — Хаксли.

5.5. АСИМПТОТИЧЕСКИЕ И ПЕРИОДИЧЕСКИЕ РЕШЕНИЯ СИСТЕМЫ НЕЛИНЕЙНЫХ УРАВНЕНИЙ ПАРАБОЛИЧЕСКОГО ТИПА

Динамика двух популяций (хищник — жертва) с учетом миграции. Как известно, система уравнений Вольтерра — Лотка, описывающих динамику двух популяций,

взаимодействующих по типу хищник — жертва, имеет вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \alpha_1 N_1 - \beta_1 N_1 N_2; \\ \frac{dN_2}{dt} &= \beta_2 N_1 N_2 - \alpha_2 N_2, \end{aligned} \right\}$$

где N_1 и N_2 — численности популяций жертв и хищников соответственно; α_1 и α_2 — коэффициенты, определяющие рождаемость жертв и смертность хищников соответственно; β_1 и β_2 — коэффициенты, определяющие соответственно смертность жертв и рождаемость хищников.

Если принять, что миграция особей носит характер случайных блужданий, уравнения, описывающие зависимость от времени пространственного распределения плотностей популяции, принимают вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial n_1}{\partial t} &= \kappa_1 \nabla^2 n_1 + \alpha_1 n_1 - \beta_1 n_1 n_2; \\ \frac{\partial n_2}{\partial t} &= \kappa_2 \Delta^2 n_2 + \beta_2 n_1 n_2 - \alpha_2 n_2, \end{aligned} \right\} \quad (5.225)$$

где $n_1(t, \vec{r})$, $n_2(t, \vec{r})$ — плотности популяций жертв и хищников соответственно; κ_1 и κ_2 — коэффициенты диффузии жертв и хищников соответственно.

282

Периодические и асимптотические решения уравнений (5.225) были исследованы Чоу и Тамом [23]. Их результаты излагаются ниже.

Введя новые функции в соответствии с выражениями:

$$\Phi_1 = \frac{\alpha_2}{\beta_2} n_1; \quad \Phi_2 = \frac{\alpha_1}{\beta_1} n_2, \quad (5.226)$$

уравнения (5.225) можно представить в более простом виде:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial \Phi_1}{\partial t} &= \kappa_1 \nabla^2 \Phi_1 + \alpha_1 \Phi_1 (1 - \Phi_2); \\ \frac{\partial \Phi_2}{\partial t} &= \kappa_2 \nabla^2 \Phi_2 + \alpha_2 \Phi_2 (\Phi_1 - 1). \end{aligned} \right\} \quad (5.227)$$

Если рассматривается замкнутый ареал, ограниченный кривой S , краевые условия имеют вид:

$$\Phi_i(0, x) = f_i(\bar{x}); \quad (5.228)$$

$$\left. \frac{\partial \Phi_i}{\partial n} \right|_S = 0, \quad i = 1, 2, \quad (5.229)$$

где $\frac{\partial \varphi_i}{\partial n}$ — производная по направлению нормали к кривой.

Стационарное распределение плотностей популяций должно удовлетворять уравнениям:

$$\kappa_1 \nabla^2 \varphi_1 + \alpha_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2) = 0; \quad (5.230)$$

$$\kappa_2 \nabla^2 \varphi_2 + \alpha_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1) = 0 \quad (5.231)$$

с граничным условием (5.228).

Очевидны два тривиальных стационарных решения уравнений (5.230) и (5.231):

$$\varphi_1 = \varphi_2 \equiv 0; \quad \varphi_1 = \varphi_2 \equiv 1.$$

Уравнение, решение которого определяет неоднородное стационарное распределение, можно найти, положив $\varphi_2 \equiv 0$ в уравнении (5.230):

$$\nabla^2 \varphi_1 = - \frac{\alpha_1}{\kappa_1} \varphi_1. \quad (5.232)$$

Уравнение (5.232) с граничным условием (5.229) имеет нетривиальное решение, если параметр $\frac{\alpha_1}{\kappa_1}$ принимает определенные дискретные значения.

Стационарное решение может быть представлено в виде ряда

$$\varphi_1 = \sum_{k=0}^{\infty} C_{1,k} \psi_k,$$

283

где ψ_k — собственные функции оператора (5.232), соответствующие собственным значениям λ_k .

Рассмотрим устойчивость стационарных решений уравнений (5.227). Для этого воспользуемся уравнениями, решения которых определяют отклонения от стационарных состояний:

$$\frac{\partial \delta \varphi_i^{(0)}}{\partial t} = \kappa_i \nabla^2 \delta \varphi_i^{(0)} - (-1)^i \alpha_i \delta \varphi_i^{(0)}; \quad (5.233)$$

$$\frac{\partial \delta \varphi_1^{(1)}}{\partial t} = \kappa_1 \nabla^2 \delta \varphi_1^{(1)} - \alpha_1 \delta \varphi_2^{(1)}; \quad (5.234)$$

$$\frac{\partial \delta \varphi_2^{(1)}}{\partial t} = \kappa_2 \nabla^2 \delta \varphi_2^{(1)} + \alpha_2 \delta \varphi_1^{(1)}, \quad (5.235)$$

где $\delta \varphi_1$, $\delta \varphi_2$ — отклонения от стационарных величин функций φ_1 и φ_2 . Индексы «0» и «1» обозначают рассмат-

риваемое стационарное состояние $\varphi_1 = 0; \varphi_2 = 0; \varphi_1 = 1; \varphi_2 = 1$, соответственно.

Решение уравнений (5.233) ($i = 1, 2$) определяют отклонения от стационарных состояний $\varphi_1 = 0; \varphi_2 = 0$, уравнений (5.234) и (5.235) — от стационарного состояния $\varphi_1 = 1; \varphi_2 = 1$.

Решения уравнений (5.233) — (5.235) должны удовлетворять граничным условиям, следующим из (5.228), (5.229):

$$\delta\varphi_i|_{t=0} = \delta f_i; \quad \left. \frac{\partial \delta\varphi_i}{\partial n} \right|_s = 0. \quad (5.236)$$

Представив решения уравнений (5.233) — (5.235) в виде ряда по собственным функциям ψ_k

$$\delta\varphi_i = \sum_{k=0}^{\infty} C_{ik}(t) \psi_k, \quad i = 1, 2,$$

можно свести задачу к решению системы обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{C}_{i,k}^{(0)} = -\lambda_k \kappa_i C_{i,k}^{(0)} - (-1)^i \alpha_i C_{i,k}^{(0)}; \quad (5.237)$$

$$\dot{C}_{1,k}^{(1)} = -\lambda_k \kappa_1 C_{1,k}^{(1)} - \alpha_1 C_{2,k}^{(1)}; \quad (5.238)$$

$$\dot{C}_{2,k}^{(1)} = -\lambda_k \kappa_2 C_{2,k}^{(1)} - \alpha_2 C_{1,k}^{(1)}. \quad (5.239)$$

284 Решение уравнений (5.237) — (5.239) имеет вид:

$$C_{i,k}^{(0)}(t) = C_{i,k}(0) \exp \{-[\lambda_k \kappa_i + (-1)^i \alpha_i] t\}; \quad (5.240)$$

$$C_{i,k}^{(1)}(t) = a_i e^{rt}, \quad (5.241)$$

где r — корень характеристического уравнения

$$r^2 + \lambda_k(\kappa_1 + \kappa_2)r + (\alpha_1 \alpha_2 + \lambda_k^2 \kappa_1 \kappa_2) = 0.$$

Исследование полученных решений показывает, что стационарное состояние $\varphi_1 = 0; \varphi_2 = 0$ неустойчиво ($\lambda_k \geq 0$). Поскольку $\operatorname{Re}(r) < 0$, стационарное состояние $\varphi_1 = 1; \varphi_2 = 1$ остается устойчивым. Решения (5.241) описывают осцилляции вблизи этого стационарного состояния.

Для нахождения периодических решений уравнений (5.227) с циклической частотой ω произведем замену переменной $\tau = \omega t$. Тогда уравнения (5.227) примут вид:

$$\omega \frac{\partial \varphi_1}{\partial \tau} = \kappa_1 \nabla^2 \varphi_1 + \alpha_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2);$$

$$\omega \frac{\partial \varphi_2}{\partial \tau} = \kappa_2 \nabla^2 \varphi_2 + \alpha_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1); \quad (5.242)$$

$$\varphi_i(\tau + 2\pi \bar{x}) = \varphi_i(\tau, \bar{x}).$$

Рассматривая малые колебания вблизи стационарного состояния $\varphi_1 = 1$, $\varphi_2 = 1$, можно представить решение в виде:

$$\varphi_i = 1 + \varepsilon \theta_i(\tau, \bar{x}, \varepsilon), \quad (5.243)$$

где ε — малый параметр.

Представим θ_i и ω в виде степенных рядов:

$$\omega(\varepsilon) = \omega_0 + \varepsilon \omega_1 + \varepsilon^2 \omega_2 + \dots;$$

$$\theta_i = \theta_{i,0}(\tau, \bar{x}) + \varepsilon \theta_{i,1}(\tau, \bar{x}) + \varepsilon^2 \theta_{i,2}(\tau, \bar{x}) + \dots. \quad (5.244)$$

Воспользовавшись выражением (5.243) и разложениями (5.244), получим следующую систему уравнений:

$$\left. \begin{array}{l} \omega_0 \frac{\partial \theta_{1,0}}{\partial \tau} - \kappa_1 \nabla^2 \theta_{1,0} + \alpha_1 \theta_{2,0} = 0, \\ \omega_0 \frac{\partial \theta_{2,0}}{\partial \tau} - \kappa_2 \nabla^2 \theta_{2,0} - \alpha_2 \theta_{1,0} = 0; \end{array} \right\} \quad (5.245)$$

$$\left. \begin{array}{l} \omega_0 \frac{\partial \theta_{1,m}}{\partial \tau} - \kappa_1 \nabla^2 \theta_{1,m} + \alpha_1 \theta_{2,m} = \\ = -\alpha_1 \sum_{i+k=m-1} \theta_{1,i} \theta_{2,k} - \sum_{i+k=m-1} \omega_{i+1} \frac{\partial \theta_{1,k}}{\partial \tau}, \\ \omega_0 \frac{\partial \theta_{2,m}}{\partial \tau} - \kappa_2 \nabla^2 \theta_{2,m} - \alpha_2 \theta_{1,m} = \\ = \alpha_2 \sum_{i+k=m-1} \theta_{1,i} \theta_{2,k} - \sum_{i+k=m-1} \omega_{i+1} \frac{\partial \theta_{2,k}}{\partial \tau}, \\ m \geqslant 1. \end{array} \right\} \quad (5.246)$$

— 285 —

Уравнения (5.245), (5.246) должны быть решены с учетом граничного условия

$$\left. \frac{\partial \theta_{i,k}}{\partial n} \right|_s = 0, \quad i = 1, 2, \quad k = 0, 1, 2, \dots,$$

и условия периодичности

$$\theta_{i,k}(\tau + 2\pi, \bar{x}) = \theta_{i,k}(\tau, \bar{x}).$$

Представив решение в виде

$$\theta_{t,0} = a_{t,0}^{(m)} \psi_m(\bar{x}) e^{i\tau} \quad m = 0, 1, 2, \dots, \quad (5.247)$$

из уравнений (5.245) получим

$$\omega_0^2 - i\lambda_m(\kappa_1 + \kappa_2)\omega_0 - (\alpha_1\alpha_2 + \kappa_1\kappa_2\lambda_m^2) = 0 \quad (5.248)$$
$$m = 0, 1, 2, \dots.$$

Рассматривая колебание малой амплитуды, можно показать, что периодическое решение для функций Φ_t описывает пространственно однородное состояние системы. Тот же результат может быть получен при рассмотрении колебаний вблизи стационарного состояния $\varphi_1 = 1; \varphi_2 = 1$ без ограничения амплитуды.

Таким образом, система уравнений Вольтерра — Лотки для двух популяций с учетом миграции в ограниченном ареале имеет периодические пространственно однородные решения.

Иные решения, в частности в виде движущихся «волн», могут существовать, если ареал не является ограниченным.

Динамика двух популяций без миграции жертв.
Решение задачи упрощается, если считать, что задача одномерна и принять $\kappa_1 \rightarrow 0$ (т. е. миграция жертв отсутствует). Этот случай реально соответствует ситуации, при которой подвижность жертв существенно меньше, чем подвижность хищников.

Уравнения (5.227) принимают вид:

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} = \alpha_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2); \quad (5.249)$$

$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} = \kappa_2 - \frac{\partial^2 \varphi_2}{\partial x^2} + \alpha_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1). \quad (5.250)$$

Интегрируя уравнение (5.249), находим

$$\varphi_1(t, x) = f_1(x) \exp \left\{ \alpha_1 t - \alpha_1 \int_0^t \varphi_2(\tau, x) d\tau \right\}, \quad (5.251)$$

где $f_1(x)$ — начальное распределение жертв.

Можно найти асимптотическое решение уравнений (5.249), (5.250) в виде волны, распространяющейся со скоростью v . Для этого введем, как и в предыдущих

параграфах, новую, так называемую автомодельную переменную:

$$z = x - vt,$$

где v — скорость распространения «волны».

Примем начальное распределение жертв в виде

$$f_1(x) = a \exp(-b|x|), \quad a, b > 0.$$

Тогда решение (5.251) и уравнение (5.250) можно представить в форме:

$$\varphi_1 = a \exp \left\{ -b \left(x - \frac{\alpha_1}{b} t \right) + \frac{\alpha_1}{v} \int_z^x \varphi_2 \left(\frac{x-z'}{v}, x \right) dz' \right\}; \quad (5.252)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varphi_2}{\partial t} = \kappa_2 \frac{\partial^2 \varphi_2}{\partial x^2} - \alpha_2 \varphi_2 \left\{ 1 - a \exp \left[-b \left(x - \frac{\alpha_1}{b} t \right) + \right. \right. \\ \left. \left. + \frac{\alpha_1}{v} \int_z^x \varphi_2 \left(\frac{x-z'}{v}, x \right) dz' \right] \right\}. \end{aligned} \quad (5.253)$$

Легко видеть, что асимптотические решения в виде волны, распространяющейся с постоянной скоростью v , можно получить только, положив $v = \frac{\alpha_1}{b}$.

Кроме того, предположим, что выполняется условие

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \int_z^\infty \left| \varphi_2 \left[\frac{x-y}{v}, x \right] - \theta_2(y) \right| dy = 0$$

(условие регулярности $\varphi_{1,2}$ при $x \rightarrow \infty$). Переходя в (5.252) и (5.253) к пределу при $x \rightarrow \infty, t \rightarrow \infty$, получим следующие уравнения для функций $\theta_1(z)$ и $\theta_2(z)$, являющихся асимптотическими решениями уравнений (5.249) и (5.250) соответственно:

$$\theta_1(z) = a \exp \left\{ -bz + b \int_z^\infty \theta_2(y) dy \right\}; \quad (5.254)$$

$$\kappa_2 \theta_2' + v \theta_2' - \alpha_2 \theta_2 \left\{ 1 - a \exp \left[-bz + b \int_z^\infty \theta_2(y) dy \right] \right\} = 0. \quad (5.255)$$

Уравнения (5.254) и (5.255) принимают более простой вид, если z велико. Соответствующая приближенная

форма уравнений (5.254) и (5.255) такова:

$$\theta_1(z) = ae^{-bz}; \quad (5.256)$$

$$\kappa_2\theta_2'' + v\theta_2' - \alpha_2\theta_2(1 - ae^{-bz}) = 0. \quad (5.257)$$

Уравнение (5.257) можно еще более упростить, введя обозначения:

$$\kappa = \frac{2}{b} \sqrt{\frac{\kappa_2}{\alpha_2}}; \quad m = \frac{b - 2v}{b\kappa_2}$$

и новую переменную

$$\eta = \frac{2}{b} \sqrt{\frac{a\alpha_2}{\kappa_2}} e^{-\frac{bz}{2}}.$$

Тогда

$$\eta^2 \frac{d^2\theta_2}{d\eta^2} + m\eta \frac{d\theta_2}{d\eta} + (\eta^2 - \kappa^2)\theta_2 = 0. \quad (5.258)$$

Если $m = 1$ или $b^2 = \frac{2\alpha_1}{1 - \kappa_2} > 0$, уравнение (5.258) совпадает с уравнением Бесселя и, следовательно, в этом случае его решение имеет вид

$$\theta_2(\eta) = kJ_x(\eta), \quad (5.259)$$

где J_x — функция Бесселя первого рода κ -го порядка.

288 Для больших z можно воспользоваться асимптотическим выражением функции Бесселя

$$\theta_2(z) = \frac{k}{\Gamma(\kappa + 1)} \left(\frac{a\alpha_2}{b^2\kappa^2} \right)^{\frac{\kappa}{2}} e^{-\sqrt{\frac{\alpha_2}{\kappa_2}} z}. \quad (5.260)$$

Таким образом, выражения (5.256) и (5.260) определяют приближенное асимптотическое решение, имеющее вид волны, распространяющейся со скоростью v .

Точное асимптотическое решение для случая $\kappa_1 = 0$ может быть получено путем численного интегрирования уравнений (5.254) и (5.255). Последнее из них может быть преобразовано к виду

$$\begin{aligned} & \kappa_2\theta_2'' + \theta_2''[v\theta_2 - b\kappa_2\theta_2(1 + \theta_2) - \kappa_2\theta_2'] + \\ & + \theta_2'[bv\theta_2(1 + \theta_2) - v\theta_2'] - b\alpha_2(1 + \theta_2)\theta_2^2 = 0. \end{aligned} \quad (5.261)$$

Решение уравнения (5.261) определяет асимптотическое решение одномерной задачи в случае $\kappa_1 = 0$. Если $\kappa_1 \neq 0$, асимптотическое решение одномерной задачи в виде бегущей волны может быть получено путем

численного интегрирования уравнений (см. уравнения (5.230) и (5.231)):

$$\left. \begin{array}{l} x_1\theta_1'' + \omega\theta_1' + \alpha_1\theta_1(1 - \theta_2) = 0; \\ x_2\theta_2'' + \omega\theta_2' + \alpha_2\theta_2(\theta_1 - 1) = 0. \end{array} \right\} \quad (5.261a)$$

Результаты численного решения задачи Чоу и Тамом [23] представлены на рис. 129, где представлено распределение плотностей популяций хищников φ_2 и жертв φ_1 в фиксированный момент времени. Кривые рис. 129 демонстрируют «волну погони и бегства», как ее называют Чоу и Там.

Рис. 130 иллюстрирует формирование «волн» хищника. Рассмотрен случай малой подвижности жертв.

К аналогичной математической задаче приводит рас-

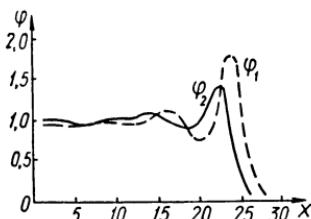


Рис. 129. Распределение плотности популяций хищников и жертв.

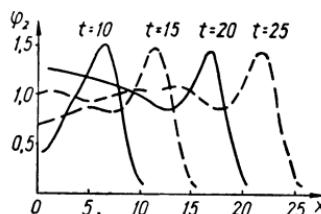


Рис. 130. Случай малой подвижности жертв.

смотрение диффузии двух веществ, сопровождающееся химическими реакциями [32]. Заметим, что и это явление также имеет биологическое значение, которое связано не только с распространностью процессов такого рода в клетках и на уровне органов и тканей, но и с механизмами морфогенеза [45]. Тьюринг впервые предложил модель морфогенеза, в рамках которой процесс объяснялся диффузией морфогенетических факторов (морфогенов), совмещенной с химическими реакциями.

5.6. РЕШЕНИЕ УРАВНЕНИЙ ЭЛЛИПТИЧЕСКОГО ТИПА

Стационарное распределение биологически активных веществ в клетке. В физиологии клетки существенную роль играют диффузионные процессы. Концентрации биологически активных веществ, продуцируемых клет-

ками, а также потребляемых ими, в соответствии с диффузионными закономерностями распределяются определенным образом по объему клетки.

Рассмотрим диффузию в клетке, окруженной жидкой средой и имеющей сферическую форму [37]. Уравнения диффузии имеют вид:

$$D_1 \nabla^2 c_1 + q = \frac{\partial c_1}{\partial t}; \quad (5.262)$$

$$D_2 \nabla^2 c_2 = \frac{\partial c_2}{\partial t}, \quad (5.263)$$

где c_1 — концентрация рассматриваемого вещества внутри клетки; c_2 — концентрация рассматриваемого вещества в пространстве, окружающем клетку; q — количество рассматриваемого вещества, продуцируемого в единице объема клетки в единицу времени; $D_{1,2}$ — коэффициенты диффузии.

Уравнения (5.262), (5.263) описывают случай неоднородного распределения продукции биологически активных веществ по объему клетки. Если рассматривается случай стационарного распределения концентраций, уравнения (5.262), (5.263) примут вид:

$$D_1 \nabla^2 c_1 + q = 0; \quad (5.264)$$

$$D_2 \nabla^2 c_2 = 0. \quad (5.265)$$

290

Границные условия задачи имеют вид:

$$r = r_0 \begin{cases} D_1 \frac{dc_1}{dr} = D_2 \frac{dc_2}{dr}; \\ -D_1 \frac{dc_1}{dr} = n(c_1 - c_2), \end{cases} \quad (5.266)$$

где r_0 — радиус клетки; D_2 — коэффициент диффузии в окружающей среде; n — проницаемость клеточной мембранны.

Учитывая сферическую симметрию задачи, представим уравнения (5.264), (5.265) в виде:

$$D_1 \left(\frac{d^2 c_1}{dr^2} + \frac{2}{r} \frac{dc_1}{dr} \right) + q = 0; \quad (5.268)$$

$$\frac{d^2 c_2}{dr^2} + \frac{2}{r} \frac{dc_2}{dr} = 0. \quad (5.269)$$

Таким образом, сферическая симметрия задачи позволяет свести ее к решению обыкновенных дифферен-

циальных уравнений (5.268), (5.269). Эти уравнения превращаются в уравнения с постоянными коэффициентами, если произвести замены функций:

$$\tilde{c}_1 = c_1 r; \quad \tilde{c}_2 = c_2 r. \quad (5.270)$$

Для функций \tilde{c}_1 и \tilde{c}_2 уравнения (5.268), (5.269) принимают вид:

$$\frac{d^2\tilde{c}_1}{dr^2} = -\frac{q}{D_1} r; \quad (5.271)$$

$$\frac{d^2\tilde{c}_2}{dr^2} = 0. \quad (5.272)$$

Решения уравнений (5.271), (5.272) таковы:

$$\tilde{c}_1 = \frac{q}{6D_1} r^3 + A_1 r + B_1; \quad (5.273)$$

$$\tilde{c}_2 = A_2 r + B_2, \quad (5.274)$$

где A_1, B_1, A_2, B_2 — коэффициенты, величины которых должны быть определены с помощью граничных условий (5.266), (5.267), а также других условий, вытекающих из особенностей процесса.

Возвращаясь к прежним функциям c_1 и c_2 , найдем:

$$c_1 = \frac{q}{6D_1} r^2 + A_1 + \frac{B_1}{r}; \quad (5.275)$$

$$c_2 = A_2 + \frac{B_2}{r}. \quad (5.276)$$

Равенство $B_1 = 0$ вытекает из требования ограниченности рассматриваемой функции. Коэффициент A_2 , очевидно, определяет концентрацию c_0 рассматриваемого вещества в окружающем пространстве, т. е. $A_2 = c_0$. Постоянные A_1 и B_1 должны быть определены с помощью граничных условий (5.266), (5.267):

$$A_1 = c_0 + \frac{qr_0}{3n} + \frac{qr_0^2}{6D_1} + \frac{qr_0^2}{3D_2}; \quad (5.277)$$

$$B_2 = \frac{qr_0^3}{3D_2}. \quad (5.278)$$

Таким образом, решения принимают следующий окончательный вид:

$$c_1 = c_0 + \frac{qr_0}{3n} + \frac{q}{6D_1} (r_0^2 - r^2) + \frac{qr_0^2}{3D_2}; \quad (5.279)$$

$$c_2 = c_0 + \frac{qr_0^3}{3D_2} \cdot \frac{1}{r}. \quad (5.280)$$

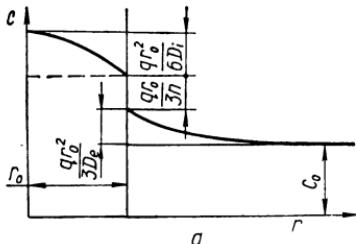


Рис. 131. Распределение концентраций в клетке: а — $q > 0$; б — $q < 0$.

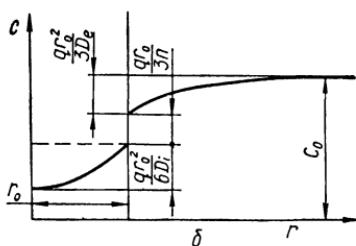
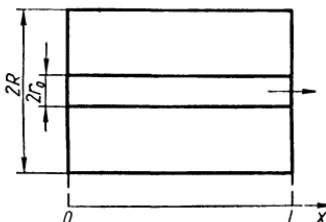


Рис. 132. Цилиндрический капилляр.



Решение представлено на рис. 131. Как видно из этого рисунка, на границе клетки наблюдается разрыв непрерывности концентраций.

На рис. 131, а представлен случай $q > 0$, т. е. в объеме клетки происходит продуцирование рассматриваемого вещества. Если же в объеме клетки рассматриваемое вещество поглощается ($q < 0$), то стационарное распределение концентраций имеет вид, представленный на рис. 131, б.

Транспорт кислорода в системе микроциркуляции. Транспорт кислорода в системе микроциркуляции является одним из процессов, лимитирующих важнейшие физиологические функции. В частности, нормальный транспорт кислорода в системе микроциркуляции миокарда необходим для обеспечения адекватной сократительной способности сердечной мышцы.

В микроциркуляторном транспорте кислорода наиболее существенны следующие факторы и процессы:

диффузия кислорода в «тканевом цилиндре», называемом также крогоуским цилиндром;

перенос кислорода кровью, текущей по капилляру; зависимость поглощения кислорода тканью от парциального давления кислорода в ткани;

перенос кислорода в ткани за счет диффузии оксимиоглобина (последние два фактора играют значительную роль при гипоксии).

Таким образом, в норме для описания транспорта кислорода можно воспользоваться уравнением диффузии с учетом поглощения кислорода тканью и его переноса кровью в капилляре.

Роль последнего фактора учитывается путем формулировки соответствующего краевого условия на границе тканевого цилиндра и капилляра.

Рассмотрим цилиндрический капилляр, окруженный тканевым цилиндром (рис. 132).

Уравнение, описывающее стационарную диффузию с учетом однородного распределения потребления кислорода тканью, имеет вид (в цилиндрической системе координат)

$$\kappa \alpha \left[\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \cdot \frac{\partial p}{\partial r} \right] = \gamma, \quad (5.281)$$

где p — парциальное давление кислорода; κ — коэффициент диффузии кислорода; γ — количество кислорода, потребляемого в единице объема ткани в единицу времени; α — коэффициент растворимости кислорода в ткани.

На всех поверхностях, являющихся границами тканевого цилиндра, за исключением внутренней поверхности, омываемой кровью, граничные условия таковы:

$$x = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial x} = 0; \quad (5.282)$$

$$x = L, \quad \frac{\partial p}{\partial x} = 0; \quad (5.283)$$

$$r = R, \quad \frac{\partial p}{\partial r} = 0. \quad (5.284)$$

Граничное условие, определенное на цилиндрической поверхности $r = r_0$, требует дополнительного рассмотрения.

Выделим участок капилляра с координатой x и длиной Δx . Уравнение, выражающее закон сохранения вещества, в рассматриваемом случае имеет вид

$$v\pi r_0^2 [c(x) - c(x + \Delta x)] = -2\pi r_0 \Delta x \kappa \alpha \frac{\partial p}{\partial r} \Big|_{r=r_0}, \quad (5.285)$$

где c — концентрация кислорода в крови; v — скорость крови в капилляре; r_0 — радиус капилляра.

Деля уравнение (5.285) на $v\pi r_0^2 \Delta x$ и переходя к пределу при $\Delta x \rightarrow 0$, получим

$$\frac{\partial c}{\partial x} = -\frac{2\kappa\alpha}{v r_0} \cdot \frac{\partial p}{\partial r} \Big|_{r=r_0}. \quad (5.286)$$

Концентрацию кислорода в крови можно выразить через парциальное давление кислорода так:

$$c = \gamma c_s S(p), \quad (5.287)$$

где γ — кислородная емкость эритроцита; c_s — концентрация эритроцитов в крови; $S(p)$ — равновесная степень насыщения гемоглобина кислородом при парциальном давлении кислорода p .

294 Если пренебречь неоднородностью распределения парциального давления кислорода в капилляре, уравнение (5.286) с учетом (5.287) можно представить в виде:

$$r = r_0, \quad \frac{dS(p)}{dp} \frac{\partial p}{\partial x} = \frac{2\kappa\alpha}{\gamma c_s v r_0} \cdot \frac{\partial p}{\partial r}, \quad (5.288)$$

$$p(L) = p_a = \text{const},$$

где p_a — парциальное давление кислорода в артериальной крови.

Таким образом, транспорт кислорода в системе микроциркуляции описывается решением уравнения эллиптического типа (5.281) с граничными условиями (5.282) — (5.284) и (5.288).

Решение задачи существенно упрощается, если заметить, что длина тканевого цилиндра примерно в 10 раз превосходит его радиус. В этом случае в первом приближении можно пренебречь продольной диффузией по сравнению с радиальной. Следовательно, в рассматриваемом приближении уравнение (5.281) принимает

вид обыкновенного дифференциального уравнения

$$\frac{d^2 p}{dr^2} + \frac{1}{r} \cdot \frac{dp}{dr} = \frac{\gamma}{\kappa \alpha}. \quad (5.289)$$

Решение этого уравнения [22, 33, 44]

$$p(x, r) = p(x, r_0) - \frac{\gamma}{\kappa \alpha} \left[\frac{R^2}{q} \ln \frac{r}{r_0} - \frac{r^2 - r_0^2}{4} \right]. \quad (5.290)$$

Решение (5.290) удовлетворяет граничному условию (5.284). Функция $p(x, r_0)$ должна быть определена так, чтобы было удовлетворено граничное условие (5.286).

Подставляя решение (5.290) в (5.286), получим:

$$c(x) = c_a - \frac{\gamma}{\nu r_0^2} [R^2 - r_0^2] x, \quad (5.291)$$

где c_a — концентрация кислорода в артериальной крови.

Концентрация кислорода $c(x)$ и парциальное давление кислорода в крови $p(x)$ в равновесном состоянии связаны соотношением (5.287).

Если ввести функцию, обратную $S(p)$, т. е.

$$p = \varphi(s),$$

то парциальное давление кислорода определится выражением

$$p = \varphi \left(\frac{c}{\gamma c_3} \right). \quad (5.292) \quad 295$$

Пользуясь выражениями (5.291) и (5.292), представим решение (5.290) в виде

$$p(x, r) = \varphi \left\{ \frac{1}{\gamma c_3} \left(c_a - \frac{\gamma}{r_0^2 \nu} [R^2 - r_0^2] x \right) \right\} - \frac{\gamma}{\kappa \alpha} \left[\frac{R^2}{2} \ln \frac{r}{r_0} - \frac{r^2 - r_0^2}{4} \right]. \quad (5.293)$$

Заметим, что функция $S(p)$, определяющая зависимость равновесной степени насыщения гемоглобина кислородом от парциального давления кислорода, может быть представлена в виде:

$$S(p) = \frac{k p^n}{1 + k p^n},$$

или

$$S(p) = [1 - \exp(-\delta p)]^2,$$

где

$$n = 2,9; \quad k = 6 \cdot 10^{-5} (\text{мм рт. ст.})^{-2,9}; \\ \delta = 0,435 (\text{мм рт. ст.})^{-1}.$$

Решение рассматриваемой задачи может быть получено с учетом зависимости потребления тканью кислорода от парциального давления кислорода. Если принять, что эта зависимость может быть аппроксимирована линейной функцией, уравнение (5.281) примет вид [22]

$$\kappa \alpha \left[\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \cdot \frac{\partial p}{\partial r} \right] = E + Fp, \quad (5.294)$$

где E и F — коэффициенты.

Решение уравнения (5.294)

$$p(x, r) + \frac{E}{F} = \\ = \left[p(x, r_0) + \frac{E}{F} \right] \frac{k_1(\beta R) I_0(\beta r) + I_1(\beta R) k_0(\beta r)}{k_1(\beta R) I_0(\beta r_0) + I_1(\beta R) k_0(\beta r_0)}, \quad (5.295)$$

где I_n и k_n — модифицированные функции Бесселя n -го порядка первого и второго рода соответственно.

Решение (5.295) содержит функцию $p(x, r_0)$, которая определяется с помощью граничного условия (5.286). Это условие в рассматриваемом случае принимает вид:

296

$$\int_{c_a}^c \frac{dc}{\Phi \frac{c}{\gamma c_3} + \frac{\gamma}{S}} = \frac{2\kappa}{v r_0} E;$$

$$E = \beta \frac{k_1(\beta R) I_1(\beta r_0) - I_1(\beta R) k_1(\beta r_0)}{k_1(\beta R) I_0(\beta r_0) - I_1(\beta R) k_0(\beta r_0)}. \quad (5.296)$$

Зная функцию $c(x)$, можно найти

$$p(x, r_0) = \Phi \left(\frac{c}{\gamma c_3} \right).$$

Таким образом, стационарное распределение парциального давления кислорода в системе микроциркуляции определяется решениями (5.293) и (5.295) в приближении, при котором пренебрегают продольной диффузии. Однако эффект влияния продольной диффузии на микроциркуляцию может быть учтен с помощью метода последовательных приближений. Для этого подставим в член $\frac{\partial^2 p}{\partial x^2}$, входящий в уравнение (5.281)

и учитывающий продольную диффузию, решение, полученное в первом приближении (5.293).

Уравнение (5.281) принимает вид

$$\frac{d^2 p_{II}}{dr^2} + \frac{1}{r} \cdot \frac{dp_{II}}{dr} = \\ = \frac{\gamma}{\kappa \alpha} - \frac{1}{c_9 r_0^2 v} [R^2 - r_0^2] \varphi''(\omega), \quad (5.297)$$

где $\omega = c_a - \frac{\gamma}{r_0^2 v} [R^2 - r_0^2] x$; p_{II} — распределение парциального давления кислорода во втором приближении.

Решение уравнения (5.297) с учетом граничных условий (5.284) и (5.286) может быть получено численными методами. При достаточно удачной аппроксимации функции $\varphi(\omega)$ может быть получено также аналитическое решение. Аналогичный метод может быть применен при рассмотрении систем микроциркуляции с различными схемами пространственного распределения капилляров.

Метод, аналогичный изложенному, применен при математическом моделировании транспорта кислорода в системе легочной микроциркуляции [17]. Особенностью этой задачи является иное направление потока кислорода — из альвеолярного пространства через альвеолярно-капиллярную мембрану в легочный капилляр. К перечисленным выше факторам, играющим значительную роль в переносе кислорода в системе тканевой микроциркуляции; для случая легочной микроциркуляции должна быть добавлена кинетика оксигенации гемоглобина.

Глава 6
**МЕТОДЫ
 СОСТАВЛЕНИЯ
 УРАВНЕНИЙ
 ДИНАМИКИ
 БИОЛОГИЧЕСКИХ
 СИСТЕМ**

**6.1 МОДЕЛИРОВАНИЕ
 ДИНАМИКИ
 НЕРВНЫХ
 ПРОЦЕССОВ
 НА ЭЛЕМЕНТАРНОМ
 УРОВНЕ**

Возможности дифференциальных уравнений как аппарата моделирования. Как было показано, обыкновенные дифференциальные уравнения могут отразить различные виды динамики биосистем. Во-первых, динамику биосистем в ответ на внешнее воздействие при постоянных или слабо меняющихся коэффициентах уравнений. Во-вторых, изменение реакции биосистем при динамическом изменении коэффициентов уравнения, отражающем, например, адаптивные или эволюционные факторы.

При составлении уравнений динамики следует учитывать много факторов, влияющих на вид дифференциального уравнения или системы дифференциальных уравнений. Схема взаимодействия биосистемы с окружающей средой (входными воздействиями) позволяет сделать выбор существенных и несущественных переменных биосистемы и определить взаимосвязи переменных между собой и с входными воздействиями [7]. Задача выбора вида дифференциального уравнения или системы является довольно сложной и в зависимости от постановки задачи и целей исследования можно получить линейные, нелинейные, однородные, неоднородные, обыкновенные или в частных производных уравнения в качестве модели. Здесь покажем влияние на вид дифференциальных уравнений, описывающих один и тот же биопроцесс, различных предположений, гипотез, результатов экспериментов, использова-

ние различных физико-химических закономерностей и законов, а также возможности дифференциальных уравнений отображать один и тот же процесс с различной биологической глубиной. Отметим, что часто повышение биологической содержательности позволяет уменьшить математическую сложность модели. Поэтому при изучении того или иного биологического процесса следует обращать внимание на биологический смысл уравнений.

Описание формы потенциала действия. На рис. 133 приведена типичная форма потенциала действия нерва в ответ на раздражение короткими импульсами электрического тока. В данном случае импульс внешнего раздражения может быть принят за правую часть модели динамики изменения потенциала u нерва. Время является независимой переменной. Вид кривой изменения потенциала нерва после окончания действия раздражения говорит о том, что линейное дифференциальное уравнение первого порядка с постоянными коэффициентами не может быть принято в качестве модели. Если искать математическую модель, аппроксимирующую кривую изменения потенциала нерва, оставаясь в классе линейных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами, то математической моделью минимальной сложности может быть дифференциальное уравнение второго порядка [4]:

$$\begin{cases} \frac{d^2u}{dt^2} + a_1 \frac{du}{dt} + a_0 u = \begin{cases} V & \text{при } 0 \leq t \leq \tau, \\ 0 & \text{при } t \geq \tau; \end{cases} \\ u(0) = u_0; \\ u'(0) = 0. \end{cases} \quad (6.1)$$

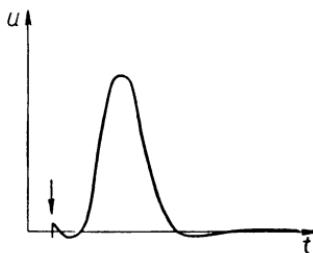


Рис. 133. Типичная форма потенциала действия нерва.

где u — потенциал нерва; V — амплитуда стимула; τ — время действия стимула; a_1 , a_0 — коэффициенты размерности и пропорциональности.

Легко показать, что уравнение (6.1) должно быть полным. В самом деле, если положить равным нулю коэффициент a_0 , то решение уравнения после окончания действия стимула будет неравным нулю и никогда не вернется к исходному u_0 уровню.

Если положить равным нулю коэффициент a_1 , то решение уравнения (6.1) будет незатухающим колебательным, что не наблюдается в эксперименте. Раздражающий стимул, определяющий импульсную правую часть уравнения (6.1), действует только на интервале времени τ . Поэтому потенциал действия определяется решением неоднородного дифференциального уравнения во время действия стимула и решением однородного уравнения после его окончания.

Математическая модель динамики изменения потенциала действия нерва в ответ на кратковременный раздражающий стимул позволяла получить хорошую аппроксимацию формы потенциала действия, но в виде уравнения (6.1) не позволяла учесть известные из нейрофизиологии свойства возбуждения нерва. К этим свойствам относились: абсолютная рефрактерность — нечувствительность нерва к добавочным раздражениям на переднем фронте потенциала действия; экспоненциальная зависимость максимума потенциала действия от амплитуды стимула; относительная рефрактерность — зависимость максимума второго потенциала действия от времени раздражения на заднем фронте потенциала действия. Формальный учет этих свойств привел к усложнению правой части и никак не отразился на виде самого дифференциального уравнения или на его коэффициентах. Математическая модель аппроксимации второго потенциала действия нерва с формальным учетом основных свойств имеет вид [6]:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d^2u}{dt^2} + a_1 \frac{du}{dt} + a_2 u = \begin{cases} \psi(V) z \theta(u') V_0, & 0 \leq t \leq \tau, \\ 0, & t > \tau; \end{cases} \\ \varphi(V) = \frac{u_m + \Delta}{u_m} [1 - e^{-\frac{1}{\mu}(V-V_0)}]; \\ z = k_0 - k_1 u(t_{0t}); \\ \theta(u') = \begin{cases} 0 & \text{при } u'(t) \geq 0, \\ 1 & \text{при } u'(t) < 0; \end{cases} \\ k_0 = \frac{V_p}{V_0}, \end{array} \right. \quad (6.2)$$

где V^0 — порог раздражения; μ — константа, характеризующая включение волокон нерва в зависимости от амплитуды входного сигнала; u_m — экспериментальное

максимальное значение амплитуды потенциала действия; V_0 — экспериментальное значение амплитуды стимула, дающего максимальный ответ; V_p — расчетное значение амплитуды стимула, дающего максимальный ответ; k_1 — коэффициент, косвенно учитывающий момент подачи второго стимула и амплитуду второго потенциала действия; $u_m + \Delta$ — теоретическое максимальное значение при $V \rightarrow \infty$.

Таким образом, теоретическая модель потенциала действия нерва состоит из системы (6.1), применяемой для расчета первого потенциала действия, или последующего потенциала действия после окончания всех переходных процессов с правой частью вида $\psi(V) k_0 V_0$, учитывающей зависимость амплитуды потенциала действия от амплитуды стимула. Система уравнений (6.2) применяется для расчета каждого второго потенциала действия, если вызывающий его стимул приходится на абсолютную или относительную рефрактерную фазы. При этом в правую часть вводится функция $\theta(u')$, учитывающая свойства абсолютной рефрактерности, и функция z , учитывающая свойства относительной рефрактерности, а время начинает отсчитываться с момента действия второго стимула. Следовательно, существенное усложнение правой части позволило формально учесть основные свойства возбуждения нерва, не повышая порядка основного однородного дифференциального уравнения и не изменяя коэффициенты. Однако это не позволило повысить биологическую содержательность самой модели динамики.

Модель динамики возбуждения аксона. Повышение возможностей экспериментального исследования процесса возбуждения позволило разработать мембранный ионную теорию. Согласно этой теории изменение потенциала нервной мембранны определяется суммарным ионным током через мембрану. Ходжкин и Хаксли показали, что полный ионный ток через мембрану состоит из токов натрия, калия и остальных ионов и емкостного тока [21, 27]:

$$I_m = C \frac{du}{dt} + I_{Na} + I_K + I_L, \quad (6.3)$$

где I_m — полный ток; I_{Na} — ток ионов натрия, входящих внутрь аксона; I_K — ток ионов калия, входящих в наружную среду; I_L — ток остальных ионов; u — потенциал мембранны; C — удельная емкость мембранны.

Отдельные ионные токи выражаются через проводимости следующим образом:

$$I_{\text{Na}} = g_{\text{Na}}(u - u_{\text{Na}}); \quad I_{\text{K}} = g_{\text{K}}(u - u_{\text{K}}); \\ I_t = g_t(u - u_t), \quad (6.4)$$

где

$$u_{\text{Na}} = E_{\text{Na}} - u_0; \quad u_{\text{K}} = E_{\text{K}} - u_0; \quad u_t = E_t - u_0;$$

E_{Na} , E_{K} , E_t — равновесные потенциалы соответствующих ионов; u_0 — абсолютное значение потенциала покоя; g_{Na} , g_{K} , g_t — проводимости мембранны для соответствующих ионов.

В процессе возбуждения проводимости мембранны g_{K} и g_{Na} не остаются постоянными (рис. 134). При составлении уравнений динамики проводимостей, отражающих эксперимент, А. Ходжкин и А. Хаксли формально применили три линейных дифференциальных уравнений первого порядка относительно вспомогательных переменных m , n , h :

302

$$\left. \begin{aligned} \frac{dn}{dt} + (\alpha_n + \beta_n)_n &= \alpha_n; \\ \frac{dm}{dt} + (\alpha_m + \beta_m)_m &= \alpha_m; \\ \frac{dh}{dt} + (\alpha_h + \beta_h)h &= \alpha h; \\ \alpha_n &= 0,01(V + 10) \frac{1}{e^{\frac{V+10}{10}} - 1}; \\ \beta_n &= 0,125e^{\frac{V}{80}}; \\ \alpha_m &= 0,1(V + 25) \frac{1}{e^{\frac{V+25}{10}} - 1}; \\ \beta_m &= 4e^{\frac{V}{18}}; \\ \alpha_h &= 0,07e^{\frac{V}{18}}; \\ \beta_h &= \frac{1}{e^{\frac{V+30}{10}} + 1}, \end{aligned} \right\} \quad (6.5)$$

где V — фиксированный мембранный потенциал.

Сами проводимости выражаются через вспомогательные переменные следующим образом:

$$g_K = \bar{g}_K n^4; \quad g_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h, \quad (6.6)$$

где \bar{g}_K , \bar{g}_{Na} — постоянные, имеющие размерность проводимости.

Уравнение (6.3) для полного ионного тока получено А. Ходжкиным и А. Хаксли из представления нервной мембранны с помощью эквивалентной электрической схемы, содержащей параллельно включенные мембранные емкость и сопротивления с источниками тока для каждого типа иона [27]. Следовательно, динамика изменения потенциала мембрани аксона представлена математической моделью, учитывающей определенные физические закономерности. Дальнейшее описание динамики проводимостей проведено формальным образом (уравнения (6.5) и (6.6)) из условия совпадения расчетных и экспериментальных данных.

А. Ходжкин и А. Хаксли считали, что описать начальный участок изменения калиевой проводимости (рис. 134, а) можно с помощью решения дифференциального уравнения третьего или четвертого порядка. Однако применять дифференциальное уравнение столь высокого порядка показалось им нецелесообразным. Они считали, что полезным упрощением является нелинейное преобразование, проведенное над решением дифференциального уравнения первого порядка. Для калиевой проводимости решение дифференциального уравнения первого порядка относительно вспомогательной переменной n возведено в четвертую степень (первое уравнение (6.6)). Для натриевой проводимости решение дифференциального уравнения первого порядка относительно вспомогательной переменной m возводилось в третью степень и умножалось на решение дифференциального уравнения первого порядка относительно h (второе уравнение (6.6)). Следует отметить, что для учета нарастания калиевой проводимости прием введения решения уравнения первого порядка в степень не всегда является удачным. В данном случае этот прием сработал потому, что на начальном участке абсолютное значение вспомогательной переменной $n < 1$.

С точки зрения моделирования процесса возбуждения интерес представляет физиологическая трактовка введенных чисто формальным путем вспомогательных переменных n , m и h .

Как отмечали в своей работе (1952 г.) А. Ходжкин и А. Хаксли, они при составлении уравнений динамики не ставили перед собой какой-либо особой задачи, кроме задачи наилучшей аппроксимации экспериментальных данных. И в этой же работе они не удержались от того, чтобы дать физиологическую интерпретацию этим переменным. Они предположили, что ионы калия проходят через мембрану только тогда, когда четыре молекулы некоторого вещества открывают калиевую пору мембранны. Ионы натрия могут проходить через натриевую пору, если у поры есть три активирующие молекулы (переменная m) и отсутствует одна инактивирующая молекула (переменная h). Любопытно, что в 1960 г. К. Коль и Дж. Мур аппроксимировали натриевую проводимость введением решения относительно переменной n в 25-ю степень. Это показывает, что трактовка формально вводимых в математическую модель переменных и коэффициентов должна проводиться с большой осторожностью.

Модель динамики проводимости. Оправданное с точки зрения аппроксимации экспериментальных данных введение вспомогательных динамических переменных для определения проводимостей не поддается достаточно правдоподобному физиологическому обоснованию. Кроме того, вряд ли можно считать оправданной гипотезу о независимости динамики натриевой и калиевой проводимости друг от друга. Эта взаимосвязь неизбежно должна проявляться на уровне влияния перераспределения внутриаксонного потенциала на калиевый и натриевый потоки. Если взаимосвязь между проводимостями существует, то это должно было бы найти оправдание в экспериментальных данных.

Обратимся к кривым динамики калиевой и натриевой проводимостей, полученным А. Ходжкиным и А. Хаксли в эксперименте (см. рис. 134). Кривая калиевой проводимости для всех фиксированных потенциалов мембранны имеет точку перегиба, которая по времени находится в районе 1 мс. Кривая натриевой проводимости всегда имеет явно выраженный максимум, по времени совпадающей с точкой перегиба калиевой проводимости. На рис. 135 представлены совмещенные графики изменения этих проводимостей для трех значений фиксированного потенциала мембранны. Поведение этих кривых согласовано по времени так, что можно считать $g_K(t)$ — функцией, а $g_{Na}(t)$ — ее производной; или $g_{Na}(t)$ —

функцией, а $g_K(t)$ — интегралом от нее. Таким образом, достаточно построить модель динамики какой-либо одной проводимости, а другую определить соответствующим преобразованием.

Кривые проводимости по отношению к ионам калия являются типичными S-образными кривыми, которые

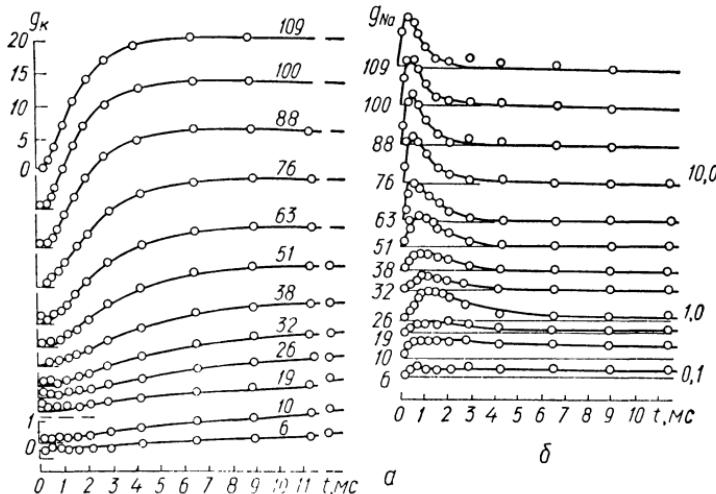


Рис. 134. Экспериментальные изменения проводимостей: а — натриевой; б — калиевой.

с достаточной степенью точности аппроксимируются решением линейного неоднородного уравнения с постоянными коэффициентами. Поэтому можно было бы для калиевой проводимости построить модель динамики с помощью дифференциального уравнения второго порядка. Формализуем рассуждения следующим образом. Изменение натриевой проводимости пропорционально скорости изменения калиевой [1, 21]:

$$\frac{dg_K}{dt} = k_1 g_{Na}, \quad (6.7)$$

где k_1 — коэффициент размерности и пропорциональности.

Как показывают физиологические эксперименты, более быстрое развитие во времени получает натриевая проводимость по сравнению с калиевой. Поэтому можно считать, что внешнее раздражение или фиксированный потенциал в первую очередь действует на проводимость

по отношению к ионам натрия. Вместе с тем на натриевую проводимость должно оказывать влияние изменение калиевого потока. Следует также учесть то, что рост натриевой проводимости ограничивается определенными структурными параметрами. Эти соображения формально можно записать следующим образом:

$$\frac{dg_{\text{Na}}}{dt} = kV - a_1 g_{\text{Na}} - a_0 g_{\text{K}}, \quad (6.8)$$

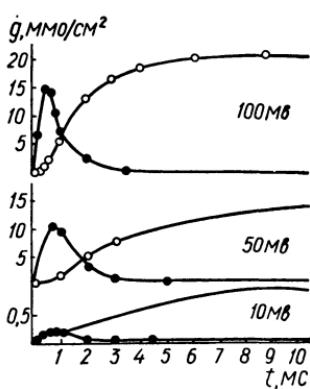


Рис. 135. Совмещенные графики проводимостей

306

где k , a_1 , a_0 — коэффициенты размерности и пропорциональности; V — внешнее раздражение, фиксированный потенциал.

Таким образом, динамика проводимостей описывается системой двух дифференциальных уравнений первого порядка (6.7) и (6.8). Если эту систему разрешить относительно калиевой проводимости, получим линейное неоднородное дифференциальное уравнение второго порядка

$$\frac{d^2g_{\text{K}}}{dt^2} + a_1 \frac{dg_{\text{K}}}{dt} + a_0 k_1 g_{\text{K}} = k k_1 V. \quad (6.9)$$

Очевидно, решение уравнения (6.9) позволяет получить S-образную кривую изменения $g_{\text{K}}(t)$, а производная от этого решения — $g_{\text{Na}}(t)$.

Полученная выше модель динамики (6.7) и (6.8) позволяет существенно упростить модель динамики изменения потенциала аксона, полученную А. Ходжкиным и А. Хаксли. Модель динамики проводимостей не требует введения формальных вспомогательных переменных n , m и h и позволяет заменить системы (6.5) и (6.6), состоящие из 11 уравнений, системой (6.7) и (6.8), состоящей из двух уравнений. Эта модель дает хорошее совпадение с экспериментальными данными А. Ходжкина и А. Хаксли [1, 21]. Отметим, что изменение потенциала мембраны аксона описывается линейным дифференциальным уравнением первого порядка с переменными коэффициентами [1, 21, 27].

Модель динамики синаптических процессов. Рассмотрим исходные физиологические предпосылки, на которых основаны синаптические процессы. Считается, что синаптический процесс начинается с выделения медиатора в синаптическую щель. Поверхность субсинаптической мембранны, на которую действует медиатор, определяется размерами и конфигурацией пресинаптического окончания. Действие медиатора состоит в активации пор субсинаптической мембранны. Считается, что поры мембранны специфичны для ионов натрия, калия и хлора. Каждый этот одновалентный ион несет один элементарный заряд, равный заряду электрона. Ионы внутри и вне клетки подвержены действию двух сил, определяемых концентрационным градиентом для данного иона и полевым градиентом, зависящим от разности потенциалов на мембране. Активация пор мембранны медиатором означает, что ионы получают возможность проходить через поры с определенной скоростью. Текущее значение скорости зависит от изменения градиента концентрации для данного иона в районе синапса и суммарного изменения потенциала мембранны за счет движения всех трех ионов. Понятно, что ионы по-разному воздействуют на изменение потенциала мембранны. Поток ионов натрия изменяет мембранный потенциал в сторону деполяризации. Противоположным образом действуют потоки ионов калия и хлора. Общее изменение потенциала под синапсом определяется алгебраической суммой вкладов каждого ионного потока.

Для составления уравнений динамики ионных потоков через мембрану необходимо рассмотреть несколько процессов. Во-первых, нужно составить уравнения изменения скорости движения ионов во времени в зависимости от градиента концентраций поля. Далее следует рассмотреть конкретную работу каждой из пор, специфичной для своего иона. Затем на площади, соответствующей активированной поверхности субсинаптической мембранны, нужно определить ионные потоки соответствующих ионов через все поры. Производительность всех пор определяет в то же время общее число ионов, перемещающихся через мембрану и изменяющих концентрацию в локальном участке, прилегающем к субсинаптической мембрани. В зависимости от величины каждого ионного потока и определяется суммарный эффект изменения мембранныго потенциала под синапсом по знаку и величине.

Скорость движения каждого иона определяется суммой двух составляющих: диффузионным дрейфом и дрейфом в поле [10]. Если использовать упрощения теории постоянного поля, то можно записать выражения для скоростей движения ионов в следующем виде [2]:

$$\begin{aligned} u_{\text{Na}} &= a_1 \frac{b_{\text{Na}}}{a} \left(\frac{kT}{e} \ln \frac{[\text{Na}]_{\text{out}}}{[\text{Na}]_{\text{in}}} - V \right); \\ u_{\text{K}} &= a_1 \frac{b_{\text{K}}}{a} \left(\frac{kT}{e} \ln \frac{[\text{K}]_{\text{in}}}{[\text{K}]_{\text{out}}} + V \right); \\ u_{\text{Cl}} &= a_1 \frac{b_{\text{Cl}}}{a} \left(\frac{kT}{e} \ln \frac{[\text{Cl}]_{\text{out}}}{[\text{Cl}]_{\text{in}}} + V \right), \end{aligned} \quad (6.10)$$

где u_{Na} , u_{K} , u_{Cl} — скорости движения соответствующих ионов; k — постоянная Больцмана; e — заряд электрона; T — абсолютная температура; V — мембранный потенциал; a — толщина мембраны; a_1 — поправочный коэффициент, компенсирующий упрощение при интегрировании; b_{Na} , b_{K} , b_{Cl} — подвижность соответствующих ионов; $[\text{Na}]_{\text{out}}$, $[\text{K}]_{\text{out}}$, $[\text{Cl}]_{\text{out}}$ — концентрации ионов в синаптической щели; $[\text{Na}]_{\text{in}}$, $[\text{K}]_{\text{in}}$, $[\text{Cl}]_{\text{in}}$ — концентрации ионов внутри клетки.

308 Каждая пора в единицу времени способна пропустить определенное количество ионов. Это количество определяет производительность поры

$$N_i = \frac{u_i}{l_i},$$

где u_i — скорость движения соответствующего иона (натрия, калия, хлора); l_i — расстояние между соответствующими ионами в пространстве, из которого ионы входят в пору.

Перемещение ионов через мембрану приводит к перераспределению числа ионов, следовательно, концентраций в синаптической щели и прилегающей к субсинаптической мембране области цитоплазмы. Число ионов, прошедших через поверхность субсинаптической мембраны, имеющей m_i пор, специфичных для i -го иона, за время Δt , определяется так:

$$\Delta n_i = m_i N_i \Delta t,$$

или в дифференциальной форме

$$\frac{dn_i}{dt} = m_i N_i = m_i \frac{u_i}{l_i}.$$

Тогда изменение числа ионов в области высокой n_1 и низкой n_2 концентрации определяется интегралом

$$n_{ij}(t) = n_{ij}^0 \mp \frac{m_i}{l_i} \int u_i dt, \quad j = 1, 2. \quad (6.11)$$

Как указано выше, ионы, движущиеся через поры, переносят электрические заряды. Изменение заряда во времени определяет ионный ток. Для одновалентного иона ток i через пору определяется следующим образом:

$$i = \frac{dQ}{dt} = eN = e \frac{u}{l}. \quad (6.12)$$

Полный ток через все поры рассматриваемой поверхности

$$I_t = \frac{em_i}{l_i} u_i. \quad (6.12)$$

Изменение потенциала мембранны связано с током через емкость мембранны C формулой

$$C \frac{dV_i}{dt} = I_t, \quad (6.13)$$

где V_i — составляющая разности потенциалов, вызванная данным ионным током.

Таким образом, получена модель динамики синаптического процесса, основанная на учете физико-химических закономерностей ионов, движущихся под действием концентрационного и полевого градиентов. Для каждого иона модель динамики состоит из системы уравнений, включающей соответствующее уравнение (6.10) и уравнения (6.11) — (6.13). Эти системы можно привести к полной системе, содержащей уравнения для ионных токов и суммарного потенциала субсинаптической мембранны [2]:

$$\left. \begin{aligned} I_{\text{Na}} &= \frac{a_1 em_{\text{Na}} b_{\text{Na}}}{a l_{\text{Na}}^{\text{out}}} \left[\frac{kT}{e} \ln \frac{10^3 A v [\text{Na}]_{\text{out}}}{n_{\text{Na}}^0 + \frac{1}{e} \int I_{\text{Na}} dt} - \right. \\ &\quad \left. - V_{\text{n.p}} - \frac{1}{C} \int (I_{\text{Na}} - I_{\text{K}} - I_{\text{Cl}}) dt \right]; \\ I_{\text{K}} &= \frac{a_1 em_{\text{K}} b_{\text{K}}}{a l_{\text{K}}^{\text{in}}} \left[\frac{kT}{e} \ln \frac{n_{\text{K}}^0 - \frac{1}{e} \int I_{\text{K}} dt}{10^3 A v [\text{K}]_{\text{out}}} + \right. \end{aligned} \right\} \quad (6.14)$$

$$+ V_{\text{п.п}} + \frac{1}{C} \int (I_{\text{Na}} - I_{\text{K}} - I_{\text{Cl}}) dt \Bigg];$$

$$I_{\text{Cl}} = \frac{a_1 e m_{\text{Cl}} b_{\text{Cl}}}{a b_{\text{Cl}}^{\text{out}}} \left[\frac{kT}{e} \ln \frac{10^3 A v [\text{Cl}]_{\text{out}}}{n_{\text{Cl}}^0 + \frac{1}{e} \int I_{\text{Cl}} dt} + \right.$$

$$\left. + V_{\text{п.п}} + \frac{1}{C} \int (I_{\text{Na}} - I_{\text{K}} - I_{\text{Cl}}) dt \right],$$

где A — число Авогадро; v — область цитоплазмы, прилегающая к субсинаптической мембране; $V_{\text{п.п}}$ — потенциал покоя клетки.

Система (6.14) получена в предположении, что концентрация в синаптической щели не изменяется.

Уравнение суммарного изменения потенциала субсинаптической мембранны записывается следующим образом:

$$C \frac{dV}{dt} = I_{\text{Na}} - I_{\text{K}} - I_{\text{Cl}}, \quad V_0 = V_{\text{п.п}}. \quad (6.15)$$

Уравнения (6.14) и (6.15) составляют модель динамики синаптического процесса. Решая систему этих уравнений, можно определить ионные токи и изменение мембранных потенциала под синапсом. Легко видеть, что знак и величина моносинаптического потенциала определяются кроме функциональных изменений, связанных с токами, еще и структурными параметрами — числом пор для ионов натрия, калия и хлора. Естественно, что в зависимости от конфигурации пресинаптического окончания на субсинаптической мемbrane могут открываться поры деполяризующей и реполяризующей систем в определенном соотношении. Это соотношение, в свою очередь, влияет на знак и величину моносинаптического потенциала. К сожалению, в силу малых размеров пор в настоящее время невозможно прямо подсчитать число пор на мембране клетки. В нейрофизиологическом эксперименте удается лишь измерить суммарный функциональный эффект. В этом случае система уравнений (6.14) и (6.15) может быть использована для решения обратной задачи — по заданному функциональному эффекту определить соотношения числа пор для натриевой и калиево-хлорной систем.

Рассмотренные выше примеры показывают, как глубина исходных предпосылок влияет на методику составления уравнений динамики биопроцессов. Во-первых, чем более глубокое физико-химическое содержание несут

исходные предпосылки, тем меньше в математической модели формальных коэффициентов, требующих доопределения. Во-вторых, сложность последней системы не является искусственной, а вытекает из естественных физико-химических соображений.

6.2. МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ БИОЦЕНОЗОВ

Модель простейших взаимосвязей. В последние годы в связи с проблемами охраны окружающей среды все большее внимание уделяется применению математического моделирования в экологии, созданию математической теории популяций, биоценозов, а также биогеоценозов. Эта область науки ведет свое начало от работ Вольтерра [46] и Лотки [34]. Они положили в основу математической теории популяций уравнение баланса численности или биомассы рассматриваемых популяций. При этом функции, определяющие рождаемость и смертность, выбирались в наиболее простом виде, удовлетворяющем определенным требованиям, связанным с рассматриваемым типом воздействия популяций.

Так простейшая система уравнений, описывающая динамику двух взаимосвязанных популяций (конкуренция двух видов, борющихся за общую пищу), имеет вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 [\varepsilon_1 - \gamma_1 (\lambda_1 N_1 + \lambda_2 N_2)]; \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 [\varepsilon_2 - \gamma_2 (\lambda_1 N_1 - \lambda_2 N_2)], \end{aligned} \right\} \quad (6.16)$$

где N_1 и N_2 — численность популяций; ε_1 , ε_2 — коэффициенты, характеризующие скорость размножения; γ_1 , γ_2 — коэффициенты, учитывающие смертность особей двух видов вследствие их взаимодействия. В более общем случае коэффициенты ε_1 , ε_2 , γ_1 , γ_2 могут являться функциями численностей популяций N_1 и N_2 .

Если рассматривается взаимодействие двух видов, один из которых пожирает второй (хищник—жертва), система уравнений Вольтерра имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2); \\ \frac{dN_2}{dt} &= -N_2 (\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1), \end{aligned} \right\} \quad (6.17)$$

где N_1 — численность популяции жертв; N_2 — численность популяции хищников.

Как видно из уравнений (6.16) и (6.17), в теории Вольтерра скорости изменения численностей популяций представлены в виде функций от численности этих популяций.

В дальнейшем математические модели вольтерровского типа получили развитие в следующих основных направлениях:

1) обобщение уравнений (6.16) и (6.17) с целью описания особенностей, наблюдающихся в природе взаимодействий популяций друг с другом и с окружающей средой [31];

2) изучение сложных систем (биоценозов).

В процессе обобщения математических моделей Вольтерра были предложены многочисленные модификации этих уравнений. В число факторов, дополнительно учитываемых в рамках модифицированных математических моделей популяций, входят внутривидовая конкуренция за пищу, ограниченность «аппетита» хищника и его способности к размножению, нелинейная зависимость скорости воспроизведения от численности популяций, различные «типы активности», проявляемые особями (размножение, добыча кормов, накопление жира и другие), наличие узких мест, ограничивающих размножение (лимитирующие факторы).

312

Математические модели Вольтерра позволяют объяснить целый ряд общих особенностей динамики популяций и биоценозов, исследовать их устойчивость [5, 12]. Этому способствует, с одной стороны, высокая общность уравнений Вольтерра и, с другой стороны, предельная простота описания взаимодействия популяций, которая облегчает анализ качественных особенностей динамики процесса. В то же время математические модели типа Вольтерра именно в силу своей общности не позволяют рассматривать влияние на динамику популяции многочисленных параметров, определяющих структурно-функциональную организацию особей и экологические условия. Это объясняется тем, что в систему уравнений типа Вольтерра входят феноменологические коэффициенты, величины которых могут рассматриваться как результат некоторого интегрального учета влияния многих биологических факторов на рождаемость и смертность особей. Установление связи коэффициентов, входящих в уравнение Вольтерра, со структурно-функциональными пара-

метрами соответствующих видов и величинами, характеризующими экологические условия, представляют собой самостоятельную и притом весьма трудную задачу.

Поэтому представляется целесообразным создание математических моделей популяций и биоценозов, с помощью которых можно было бы рассматривать влияние экологических условий и видоспецифических структурно-функциональных параметров на динамику популяций. Разумеется, соответствующие математические модели, достаточно адекватно учитывающие влияние многих параметров, оказываются сложными. Возможность изучения влияния особенностей структурно-функциональной организации особей на динамику популяций достигается ценой столь значительного усложнения математического аппарата, что рассмотрение общих свойств систем с помощью таких моделей становится весьма затрудненным.

Моделирование динамики популяций и биоценозов с учетом структурно-функциональных параметров особей и экологических условий. Поскольку влияние экологических условий является многофакторным, целесообразно выделить некоторые наиболее существенные механизмы взаимосвязи экологических условий и динамики популяций. Анализ данных экологических исследований позволяет установить, что наиболее существенный механизм воздействия внешних условий связан с необходимостью обеспечения энергетических и белковых потребностей особей. Это обстоятельство приводит к необходимости введения в математическую модель биоценоза уравнения, выражающего закон сохранения энергии в процессе развития биоценоза. В то же время представляется целесообразным связать параметры, характеризующие рождаемость и смертность особей с динамическими переменными, определяющими состояние энергетического баланса популяции.

Разумеется, в рамках математической модели невозможно отразить влияние многочисленных биологических и физико-химических параметров на динамику популяции. Подобные модели неизбежно являются приближенными и в рамках этих моделей могут быть учтены только некоторые, наиболее существенные, факторы. Более того, рассмотрение влияния некоторого конкретного фактора на динамику популяции может приводить к необходимости соответствующей модификации математической модели

биоценоза. Однако, общая схема математической модели биоценоза, в основу которой положены физико-химические и биологические закономерности, формулируемые в рамках уравнения энергетического баланса популяции, сохраняется неизменной при рассмотрении влияния широкого класса биологических параметров на динамику биоценоза.

Во всех известных математических моделях популяций, основным уравнением является уравнение баланса численности или биомассы популяции

$$\frac{dN}{dt} = (\lambda - \mu) N, \quad (6.18)$$

где λ — коэффициент рождаемости; μ — коэффициент смертности. Уравнение (6.18) соответствует случаю однородной популяции, т. е. не учитывает возрастного распределения.

Можно также составить балансное уравнение, описывающее изменение численности определенной возрастной группы популяции, если рассматривается возрастное распределение. В этом случае величины λ и μ являются функциями возраста.

Коэффициент рождаемости может быть определен, если известна плодовитость самок $g(\tau, t)$:

314

$$\lambda(t) = \int_0^{\infty} \sigma^F(\tau, t) g(\tau, t) d\tau, \quad (6.19)$$

где $\sigma^F(\tau, t) d\tau$ — доля самок в популяции в возрасте от τ до $\tau + d\tau$.

Данные биологических исследований свидетельствуют о том, что величины λ и μ зависят от многих параметров, определяющих особенности особей рассматриваемого вида и экологические условия. В число этих параметров входят: численность популяции (точнее — число особей, приходящихся на единицу площади ареала — так называемая плотность популяции), упитанность животных, возраст особей и другие. Поскольку плотность популяции влияет на рождаемость и смертность главным образом через упитанность (если рассматривать область изменения плотности популяции, в которой «стрессовые заболевания» не проявляются), можно рассматривать приближенную математическую модель, в которой основным фактором, влияющим на рождаемость, является вес тела особи или, точнее, отклонение веса тела от неко-

торой определенной видоспецифической величины, зависящей от возраста.

Коэффициент смертности зависит от тех же параметров, что и рождаемость, и от некоторых дополнительных: подвижности особей, обусловленной необходимостью добывать пищу, и др. При дефиците кормов, который наблюдается в периоды дисперсии популяции, смертность значительно возрастает.

Таким образом, можно выделить два параметра, существенно влияющих на коэффициенты рождаемости и смертности: возраст и отклонение массы тела от нормальной для данного возраста величины. Для учета влияния возраста необходимо применять математическую модель популяции, учитывающую возрастное распределение особей.

Учет же влияния изменения массы тела особей требует введения в математическую модель дополнительного уравнения, которое должно описывать динамику массы тела особей. Имеется в виду средняя величина веса тела особей определенной возрастной группы.

Физический подход к энергетике популяции позволяет сформулировать следующее уравнение, выражающее закон сохранения энергии:

$$\frac{dP}{dt} = \frac{\Delta W}{c_b}, \quad (6.20) \quad \underline{315}$$

где P — средняя масса тела; ΔW — энергетический дисбаланс; c_b — средняя калорийность тела особи.

Энергетический дисбаланс ΔW определяется разностью между мощностью, полученной особью с усвоенной пищей, и мощностью, затрачиваемой организмом для удовлетворения всех потребностей, кроме увеличения массы тела:

$$\Delta W = \Pi c - W, \quad (6.21)$$

где Π — количество пищи, добываемой особью в единицу времени; c — средняя эффективная калорийность пищи; W — средняя мощность, необходимая для существования особи.

Энергетические потребности особи определяются, главным образом, следующими факторами: совершение механической работы, обусловленной в основном добыванием пищи, теплоотдача в окружающую среду, сохранение минимальной функциональной активности орга-

нов и тканей в состоянии покоя, выделение из организма веществ (лактация, линька и другие).

Таким образом, среднюю мощность, потребляемую особью, можно представить в виде:

$$W = W_m + W_0 + W_t + W_c + \sum_s \frac{d(c_s P_s)}{dt}, \quad (6.22)$$

где W_m — мощность, потребляемая особью для совершения ею механической работы; W_0 — основной обмен; W_c — мощность, связанная с так называемым калоригеническим действием пищи; W_t — дополнительная тепловая мощность, необходимая для сохранения температуры тела вне термонейтральной зоны; $\sum_s \frac{d(c_s P_s)}{dt}$ — суммарная мощность, обусловленная выделением веществ.

Все величины, входящие в правую часть уравнения (6.22), должны быть представлены в виде функций от основных динамических переменных (плотность популяции, средний вес тела особи и других), а также от параметров, определяющих структурно-функциональную организацию особи и экологические условия.

Мощность W_m может быть выражена через механическую мощность $W_{\text{мех}}$, развиваемую особью:

$$W_m = \frac{W_{\text{мех}}}{\eta}, \quad (6.23)$$

где η — коэффициент полезного действия мышц; W_m — полная мощность, потребляемая мышцами ($0 < \eta < 1$).

Таким образом, из полной мощности W_m , потребляемой мышцами, только часть $W_m \eta = W_{\text{мех}}$ превращается в механическую мощность. Оставшаяся часть потребляемой мощности $W_m (1 - \eta) = W_{\text{мех}} \frac{1-\eta}{\eta}$ выделяется в организме в виде теплоты и должна быть передана через поверхность тела в окружающую среду.

Механическую мощность, развиваемую особью, можно связать с количеством пищи, добываемой в единицу времени. Ограничивааясь простейшей гипотезой о линейном характере этой зависимости, запишем

$$W_{\text{мех}} = \zeta \Pi, \quad (6.24)$$

где ζ — коэффициент, характеризующий энергетические затраты, связанные с добыванием пищи.

Коэффициент ζ , в свою очередь, можно связать с другими параметрами:

$$\zeta = \alpha_{\zeta} \frac{P}{y}, \quad (6.25)$$

где P — масса тела особи; y — плотность кормов, т. е. масса кормов, приходящихся на единицу площади ареала; α_{ζ} — видоспецифический коэффициент.

Выражение (6.25) является приближенным. К этому соотношению приводит простейшее физическое рассмотрение вопроса.

Основной обмен W_0 , как известно, определяется энергетическими потребностями особи в покое, если температура среды лежит в пределах термонейтральной зоны.

Если известны температура, поверхность тела T_s и температура окружающей среды T_e , тепловая энергия, теряемая особью в единицу времени в связи с теплоотдачей в окружающую среду определяется выражением:

$$W_T = k_0 S (T_s - T_e), \quad (6.26)$$

где k_0 — коэффициент теплоотдачи; S — площадь поверхности тела.

С помощью выражения (6.26) может быть определен теплообмен как в термонейтральной зоне, так и вне ее.

Воспользовавшись выражением, связывающим поверхность и массу тела особи

$$S = \alpha P^{2/3},$$

получим следующее выражение для основного обмена:

$$W_0 = k_0 \alpha (T_s - T_{c_1}) P^{2/3} = k_2 P^{2/3}, \quad (6.27)$$

где T_{c_1} — нижняя граница термонейтральной зоны.

При увеличении температуры окружающей среды от T_{c_1} до T_{c_2} (верхней границей термонейтральной зоны) тепловая мощность особи не изменяется. Величина основного обмена W_0 определяется физиологическими факторами.

Вместо выражения (6.27) целесообразно применять эмпирическую формулу, более точно описывающую зависимость основного обмена от массы тела особи:

$$W_0 = \chi_0 P^{3/4}, \quad (6.28)$$

где $\chi_0 = 70$ кал/(кг^{3/4} · сут).

Если температура среды меньше, чем нижняя граница термонейтральной зоны, необходимы дополнительные затраты энергии (W_t), связанные с необходимостью сохранения температуры тела:

$$W_t = \begin{cases} W_t - W_0, & T_e < T_c; \\ 0, & T_e \geq T_c, \end{cases} \quad (6.29)$$

где W_t и W_0 определяются выражением (6.26) и (6.28) соответственно. Дополнительная мощность W_t определяется условиями (6.29), если особь находится в состоянии покоя и натощак. При совершении механической работы, а также после приема пищи появляются дополнительные источники мощности, наличие которых уменьшает величину W_t :

$$W_t^* = \begin{cases} W_t - \left(W_c + W_{\text{мех}} \frac{1-\eta}{\eta} \right), & W_t > W_c + W_{\text{мех}} \frac{1-\eta}{\eta}; \\ 0, & W \leq W_c + W_{\text{мех}} \frac{1-\eta}{\eta}, \end{cases} \quad (6.30)$$

где W_c — дополнительная мощность, выделяющаяся вследствие калоригенического действия пищи.

318 Мощность $W_{\text{мех}} \frac{1-\eta}{\eta}$, составляющая часть мощности W_m , диссирирует в организме вследствие неполного преобразования химической энергии в механическую, совершаемого в мышцах.

Таким образом, энергетический дисбаланс можно представить в виде:

$$\Delta W_1 = \Pi(c - \zeta) - W_0 - W_t - \sum_s \frac{d(c_s P_s)}{dt} \quad (6.31)$$

при условии

$$W_t > W_c + \frac{1-\eta}{\eta} \zeta \Pi; \quad (6.32)$$

$$\Delta W_2 = \Pi \left(c - \frac{\zeta}{\eta} \right) - W_0 - W_c - \sum_s \frac{d(c_s P_s)}{dt} \quad (6.33)$$

при условии

$$W_t \leq W_c + \frac{1+\eta}{\eta} \zeta \Pi. \quad (6.34)$$

Заметим, что при выполнении условия (6.32) справедливо неравенство

$$\Delta W_1 < \Delta W_2.$$

При выполнении условия (6.33) справедливо противоположное неравенство

$$\Delta W_1 \geq \Delta W_2.$$

Если заданы экологические условия, энергетический дисбаланс питания определяется наименьшей из величин ΔW_1 , ΔW_2 :

$$\Delta W = \min \{\Delta W_1, \Delta W_2\}.$$

Выражения (6.31) и (6.34) могут быть обобщены с учетом ряда дополнительных факторов (например, выкармливание потомства) [20].

Как видно из выражения (6.25), мощность, затрачиваемая особью на добывание пищи, существенно зависит от плотности кормов. Для случая травоядных речь идет о плотности растительных кормов, для случая хищников — о плотности популяции жертв.

Поэтому для полного описания динамики популяции к системе уравнений должно быть добавлено дополнительное уравнение, решение которого определяет динамику средней плотности корма.

Для случая растительных кормов балансовое уравнение имеет вид

$$\frac{dy}{dt} = \psi(y, t) - \varphi \rho \rho, \quad (6.35) \quad \underline{319}$$

где y — плотность растительных кормов, т. е. вес растительной массы, потребляемой рассматриваемым видом животных, на единице площади ареала; $\psi(y, t)$ — скорость воспроизводства кормов; φ — коэффициент, учитывающий повреждения, наносимые кормам; ρ — плотность популяции травоядных.

Таким образом, в рассматриваемом приближении в предположении, что основным звеном, через которое осуществляется влияние экологических условий на динамику популяции, является изменение среднего веса тела особей, уравнения динамики популяций должны включать уравнения трех видов:

уравнения баланса численности или биомассы популяций;

уравнения баланса кормов, потребляемых популяциями;

уравнения, выражающие закон сохранения энергии для всех элементов рассматриваемого биоценоза.

Для случая однородной популяции растительноядных животных система уравнений имеет вид:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= [\lambda(\rho, P) - \mu(\rho, v, P)]\rho; \\ \frac{dP}{dt} &= \frac{\Delta W}{c_b}; \\ \frac{dy}{dt} &= \psi(y, t) - \varphi \Pi \rho. \end{aligned} \right\} \quad (6.36)$$

В уравнения (6.36) входят функции $\lambda(\rho, P)$, $\mu(\rho, v, P)$, $\psi(y, t)$ и другие, конкретный вид которых может быть установлен путем анализа и обобщения данных экологических исследований.

Составной частью системы уравнений (6.36) являются выражения (6.31) — (6.34), определяющие энергетический дисбаланс питания через динамические переменные и другие параметры, величины которых могут быть измерены прямыми методами.

Уравнения (6.36) являются детерминистическими. Предполагается также, что в рацион животных входит один вид кормов, а биотоп изолирован, т. е. миграция животных не рассматривается. Уравнения (6.36) не учитывают сезонности размножения, т. е. предполагается, что размножение происходит непрерывно.

320

Последнее ограничение может быть снято, если соответственно обобщить систему уравнений (6.36). С учетом возрастного распределения система уравнения (6.36) примет вид:

$$\left. \begin{aligned} \rho_j &= -\mu_j \theta_j; \\ \dot{P}_j &= \Delta W_j / c_{b_j}; \\ y &= \psi(y, t) - \sum_i \varphi_i \Pi_i \rho_i, \end{aligned} \right\} \quad (6.37)$$

где величины с индексом j относятся к j -й возрастной группе популяции; $j = (1, \theta)$, где θt_p — предельный возраст животных.

Возраст особей j -й группы находится в пределах:

$$(j-1)t_p \leq \tau_j < jt_p,$$

где t_p — промежуток времени между двумя следующими друг за другом циклами воспроизведения.

Решение уравнений (6.36) может быть получено, если сформулированы начальные и граничные условия:

$$\left. \begin{array}{l} \rho_j(St_p) = \rho_{j-1}(St_p - 0), \\ P_j(St_p) = P_{j-1}(St_p - 0); \\ y(St_p) = y(St_p - 0); \\ \rho_1(St_p) = \frac{1}{2} \sum_{i=2}^{\theta} \rho_i(St_p) n[(j-1)t_p, St_p]; \\ P_1(St_p) = P_1^0; \\ \rho_j(0) = \rho_j^0, \\ P_j(0) = P_j^0; \\ y(0) = y_0, \quad S = 0, 1, 2, \dots, \end{array} \right\} \quad j = (\overline{2-\theta}) \quad (6.38)$$

где P_1^0 — начальная масса новорожденных; $n(\tau, t)$ — средняя численность потомства, приносимого самкой возраста τ в момент времени t .

Система уравнений (6.37) может быть легко обобщена на случай биоценоза, в состав которого входят популяции хищников и растительноядных, а также несколько разновидностей растительных кормов.

Системы уравнений (6.36) и (6.37) получены с использованием биологических, физических и химических закономерностей, играющих существенную роль в развитии биоценозов. К сожалению, острый дефицит данных биологических исследований, результаты которых носят количественный характер, приводит к значительным трудностям при идентификации математической модели. Тем не менее в ряде случаев решение системы уравнений может быть доведено до численных результатов.

Существенной особенностью рассмотренной модели биоценоза численности популяции является зависимость динамики численности популяции от ряда структурно-функциональных параметров особей. Эта особенность позволяет решать задачу определения величин структурно-функциональных параметров, устанавливающихся в ходе естественного отбора.

В качестве иллюстрации применения изложенной математической модели приведем результаты расчетов динамики численности популяции лосей в замкнутом биотопе (рис. 136).

Система уравнений (6.36) использована в следующем конкретном виде:

$$\left. \begin{array}{l} \dot{\rho} = (\lambda - \mu) \rho; \\ \dot{P} = \Delta W / c_b; \\ \dot{y} = k(y_m - y) - \varphi \Pi \rho. \end{array} \right\} \quad (6.39)$$

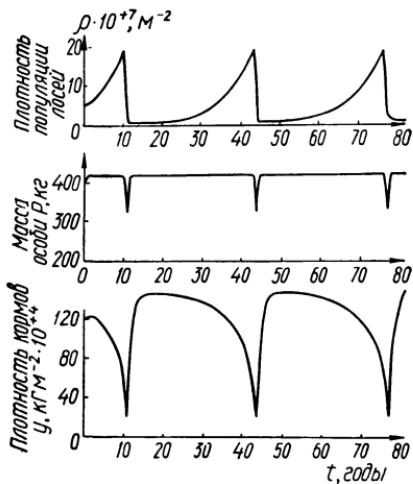


Рис. 138. Динамика популяций лосей (расчет).

322

Зависимость функций λ и μ от других переменных на основе анализа биологических данных принята в виде:

$$\left. \begin{array}{l} \lambda = \begin{cases} 0, & P < 0,7P_m; \\ 0,3 \frac{P - 0,7P_m}{P_m}, & P \geq 0,7P_m; \end{cases} \\ \mu = a_1 \frac{\Pi}{y} e^{-a_2 P} + f(P) + 0,15; \\ f(P) = \begin{cases} 0, & P > P_m; \\ 50(1 - P/P_m), & 0,4P_m \leq P < P_m; \\ 30, & P < 0,4P_m. \end{cases} \end{array} \right\} \quad (6.40)$$

Энергетический дисбаланс ΔW определялся уравнениями:

$$\left. \begin{array}{l} \Delta W_1 = \Pi(c - \zeta) - 1,4W_0; \\ \Delta W_2 = \Pi\left(c - \frac{\zeta}{\eta}\right) - W_0; \\ \Delta W = \min \{\Delta W_1, \Delta W_2\}, \end{array} \right\} \quad (6.41)$$

где

$$\Pi = \begin{cases} \Pi^0 + \alpha_+ \left(\frac{A}{\zeta} - \Pi^0 \right), & \Delta W(A/\zeta) \geq 0; \\ \alpha_- \cdot \frac{A}{\zeta}, & \Delta W(A/\zeta) < 0; \end{cases}$$

$$\Pi^0 = \max \left\{ \frac{W}{c - \zeta/\eta}, \frac{1.4W_0}{c - \zeta} \right\}.$$

Коэффициенты α_+ и α_- , определяющие пищедобывающее поведение лосей, имеют вид:

$$\alpha_+ = \begin{cases} 1, & P < P_k; \\ \tilde{\alpha}_+ (1 - P/P_m), & P \geq P_k; \end{cases}$$

$$\alpha_- = \begin{cases} 0, & c \leq \zeta; \\ \min \{1, \max \{\Pi_t/\Pi_{\max}, 0\}\}, & \zeta \leq c \leq \zeta/\eta; \\ 1, & c > \frac{\zeta}{\eta}. \end{cases}$$
(6.42)

Основной обмен W_0 и коэффициент ζ , характеризующий затраты энергии на добывание пищи, определены выражениями (6.25) и (6.28). Коэффициент A , входящий в выражение (6.41), определяет величину максимальной, допустимой физиологически механической мощности, которую особь может развивать достаточно долго. Зная величину коэффициента A , можно установить границу между благоприятными и неблагоприятными экологическими условиями (для рассматриваемой популяции).

Пусть $W_{\text{мех}}$ — величина механической мощности, необходимой для добывания в единицу времени количества пищи, обеспечивающего энергетические (или белковые, если они являются лимитирующим фактором) потребности особи. Тогда, очевидно, экологические условия можно считать благоприятными, если выполняется неравенство

$$W_{\text{мех}} \leq A,$$

и, следовательно, животное способно удовлетворять свои энергетические потребности.

При выполнении условия $W_{\text{мех}} < A$ особь не реализует свою максимальную мощность, а количество добываемой пищи при этом определяется пищедобывающим поведением, которое приближенно определено выражениями (6.41) и (6.42) (для лосей).

При выполнении неравенства

$$W_{\text{мех}} > A$$

особь не в состоянии полностью удовлетворять свои энергетические потребности и, следовательно, экологические условия можно считать неблагоприятными.

Иными словами, при неблагоприятных экологических условиях дисбаланс питания ΔW отрицателен даже при максимальном потреблении пищи и в соответствии с уравнением (6.20) происходит убыль веса тела особи $\left(\frac{dP}{dt} < 0\right)$, т. е.:

$$\Delta W (\Pi_{\max}) < 0, \quad (6.43)$$

где $\Pi_{\max} = A/\zeta$ — максимальное количество пищи, которое может добывать особь в единицу времени в заданных экологических условиях.

Соответственно, условие благоприятности экологических условий можно представить в виде

$$\Delta W (\Pi_{\max}) > 0. \quad (6.44)$$

В благоприятных экологических условиях количество пищи, добываемой особью в единицу времени, находится в пределах:

$$\Pi^0 < \Pi < \Pi_{\max}, \quad (6.45)$$

где Π — минимальное количество пищи, которое необходимо добывать особи для полного удовлетворения энергетических потребностей. Величина Π^0 , очевидно, определяется условием полного удовлетворения энергетических потребностей:

$$\Delta W (\Pi^0) = 0. \quad (6.46)$$

Таким образом, «свобода» в выборе пищедобывательного поведения может приводить к изменению количества пищи, добываемой в единицу времени от Π^0 до Π_{\max} . Для количественного определения пищедобывательного поведения удобно ввести соответствующий коэффициент α_+ (см. (6.42)):

$$\Pi = \Pi^0 + \alpha_+ (\Pi_{\max} - \Pi^0). \quad (6.47)$$

Таким образом, на двух примерах показаны методы составления уравнений динамики биопроцессов с использованием физико-химических закономерностей. Вместе с тем эти примеры иллюстрируют широкие возможности метода дифференциальных уравнений при математическом моделировании биосистем, существенно отличающихся друг от друга.

**СПИСОК
ЛИТЕРАТУРЫ**

325

1. Антомонов Ю. Г. Принципы нейродинамики.— Киев : Наук. думка, 1974.—198 с.
2. Антомонов Ю. Г., Котова А. Б. Введение в структурно-функциональную теорию нервной клетки.— Киев : Наук. думка, 1976.— 263 с.
3. Березин И. С., Жидков Н. П. Методы вычислений.— М. : Наука, 1966.— Т. 1, 632 с.; Т. 2. 639 с.
4. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме.— Бюлл. Москов. госуд. ун-та. Секция А. Математика и механика. 1937, т. 1, вып. 6, с. 1—26.
5. Логофет Д. О., Свирижев Ю. М. Устойчивость в моделях взаимодействия популяций.— Проблемы кибернетики, 1976, вып. 32, с. 83—95.
6. Математические модели возбуждения. Киев : Наук. думка, 1965.—147 с.
7. Методы математической биологии. Кн. I. Общие методы анализа биологических систем.— Киев: Вища школа, 1980, 239 с.
8. Методы математической биологии. Кн. 2. Методы синтеза алгебраических и вероятностных моделей биологических систем.— Киев : Вища школа, 1980.
9. Молчанов А. М. Многобарьерный иммунитет.— Биофизика, 1971, 16, вып. 3, с. 482—487.
10. Мирдель Г. Электрофизика.— М.: Мир, 1972.— 608 с.
11. Петровский И. Г. Лекции об уравнениях с частными производными.— М. : Гостехиздат, 1953.— 360 с.
12. Свирижев Ю. М. Об иерархической устойчивости биологических сообществ.— В кн.: Математическое моделирование морских экосистем.— Киев : Наук. думка, 1974, с. 44—46.
13. Смирнов В. И. Курс высшей математики.— Л.—М : Гостехиздат, 1951.— 620 с.
14. Соболев С. Л. Уравнения математической физики.— М. : Гостехиздат, 1954.— 440 с.

15. Тихонов А. Н., Самарский А. Л. Уравнения математической физики.—М., Наука, 1972.—724 с.
16. Ханин М. А. Математические модели воспалительных процессов.—Вопросы кибернетики (проблемы биомедицинской кибернетики), 1975, вып. 12, с. 169—179.
17. Ханин М. А., Бухаров И. Б. Математическая модель диффузии кислорода в легких с учетом кинетики оксигенации гемоглобина.—Информационные материалы АН СССР (Научный совет по комплексной проблеме «Кибернетика» АН СССР), 1972, № 9110, с. 95—101.
18. Ханин М. А. и др. Математическая модель популяции микробактерий туберкулеза.—В кн.: Модели структурно-функциональной организации биологических систем. М., 1972, с. 133—147.
19. Ханин М. А., Элькин Л. И. Математическая модель популяции микробактерий.—М.: Наука, 1976.—152 с.
20. Ханин М. А., Дорфман Н. Л., Бухаров И. Б., Левадный В. Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии.—М.: Наука, 1977.—187 с.
21. Элементы теории нейрона.—Киев: Наук. думка, 1966.—116 с.
22. Bailey H. R. Oxygen exchange between capillary and tissue: some equations describing countercurrent and nonlinear transport.—In: Physical bases of circulatory transport: regulation and exchange (eds E. B. Reeve, A. C. Guyton). W. B. Saunders Company, Philadelphia — London, 1967, p. 353—366.
23. Chow P. L., Tam W. C. Periodic and travelling wave solutions to Volterra — Lotka equations with diffusion.—Bull. Math. Biol., 1976, v. 38, p. 643—658.
24. Chon M. L. The generation time of tubercle bacillus *in vivo* after aerogenic in the guinea pig.—Am. Rev. Resp. Dis., 1969, v. 100, p. 104—105.

25. Fisher R. A. The wave of advance of advantageous genes.—Ann. Fugen., 1937, v. 7, p. 355—369.
26. Halpern B., Kirchheimer W. F. Studies on the growth of mycobacteria.—Am. Rev. Tuberc., 1954, v. 70, p. 665—671.
27. Hodgkin A. L., Huxley A. H. Quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve.—J. Physiol., 1952, 117, p. 500—514.
28. Kanai K. Detection of most originated acid phosphatase on the surface of «in vivo grown tubercle bacilli».—Jap. J. Med. Sci. Biol., 1967, v. 20, p. 73—90.
29. Kendall D. G. A form of wave propagation associated with the equation of heat conduction.—Proc. Camb. Phil. Soc. 1948, v. 44, p. 591—594.
30. Kempner W. Oxygen tension and the tubercle bacillus.—Am. Rev. Tubers., 1939, v. 40, p. 157—168.
31. Kolmogoroff A. N. Sulla teoria di Volterra della Lotta per esistenza.—Giorn. Ist. Ital. Attuari, 1936, t. 7, p. 74—80.
32. Koppell N., Howard L. N. Wave solutions to reaction — diffusion equations.—Stud. Appl. Math., 1973, v. 52, p. 291—328.
33. Krogh A. The number and distribution of capillaries in muscles with calculation of the oxygen pressure head necessary for supplying tissue.—J. Physiol. (London), 1919, v. 52, p. 409—415.

34. Lotka A. J. Elements of physical biology.— Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.—254 p.
35. Lurie M. Resistance to tuberculosis: experimental studies in native and acquired defensive mechanismus.— Cambridge: Harvard Univ. Press., 1964.— 312 p.
36. Niffenegger J., Joumans G. P. The effect of macrocyclon on the multiplication of tubercle bacilli in the lungs and spleen of mice.— Brit. J. Exper. Pathol., 1960, v. 41, p. 403—413.
37. Rashevsky N. Mathematical biophysics.— New York; Dover, 1960, v. 1—2, p. 348—410.
38. Rich A. R., Follis R. H. The effect of low oxygen tension upon the development of experimental tuberculosis.— Bull. John Hopkins Hosp., 1942, v. 71, p. 345—347.
39. Roughton F. J. W. Diffusion and chemical reaction velocity as joint factors in determining the rate of uptake of oxygen and carbon monoxide by the red blood corpuscle.— Proc. Roy. Soc. B., 1952, v. 111, p. 1—36.
40. Roughton F. J. W. Diffusion and chemical reaction in cylindrical and spherical systems of physiological interest.— Proc. Roy. Soc. B., 1952, v. 140, p. 203—229.
41. Roughton F. J. W. Diffusion and simultaneous chemical reaction velocity in haemoglobin solutions and red cell suspensions.— Progr. Biophys. Biophys. Chem., 1959, v. 9, p. 56—104.
42. Sever J. L., Youmans G. P. The relation of oxygen tension to virulence of tubercle bacilli and to acquired resistance in tuberculosis.— J. Infect. Dis., 1957, v. 101, p. 193—202.
43. Skellam J. C. Random dispersal in theoretical populations.— Biometrika, 1951, v. 38, p. 196—218.
44. Thews G. Über die mathematische Behandlung physiologischer Diffusionsprozesse in zylinderförmigen objekten.— Acta Biotheoretica (Leiden), 1953, v. 10, p. 105—136.
45. Turing A. M. The chemical basis of morphogenesis.— Phil. Trans. Roy. Soc., 1952, v. 237, p. 37—72.
46. Veltterra V. Lecous sur la Luttre pour la Vie.— Paris, 1931, 123 p. (руск. пер.: Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование). Постлесл. Ю. Н. Свирижева.— М.: Наука, 1976.— 285 с.).

МЕТОДЫ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

КНИГА 3

Методы синтеза динамических моделей биологических систем

Альберт Макарьевич МОЛЧАНОВ
Юрий Гурьевич АНТОМОНОВ
Алина Борисовна КОТОВА
Михаил Александрович ХАНИН

Под. ред. д-ра техн. наук
М. А. ХАНИНА

Редактор *И. В. Мисюренко*
Оформление художника
В. Г. Самсонова
Художественный редактор
С. П. Духленко
Технический редактор
И. И. Катков
Корректор
С. Я. Куроченко

Информ. бланк № 6533

Сдано в набор 30.05.80. Подп. в печ. 04.01.81.
БФ 11002. Формат 84×108^{1/32}. Бумага типогр.
№ 1. Лит. гарн. Выс. печать. 17,22. усл.
печ. л., 15,21 уч.-изд. л. Тираж 2000. экз.
Изд. № 5034 Зак № 1770. Цена 55 коп.

Головное издательство издательского объе-
динения «Вища школа». 252054, Киев-54,
ул. Гоголевская, 7.

Головное предприятие республиканского
производственного объединения
«Полиграфкинга» Госкомиздата УССР,
252057, Киев-57, Довженко, 3.

