ГЛАВА I • ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ

ТЕОРЕТИКО-ГРУППОВЫЕ СВОЙСТВА МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ В БИОЛОГИИ

Ю. А. Данилов

Важность идей симметрии и уравнений диффузии с нелинейным распределенным источником (нелинейной диффузии, или диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества) как основы математических моделей морфогенеза и структурообразования была осознана довольно давно. Однако по давней традиции оба подхода — симметрийный, или групповой, и нелинейно-диффузионный — существовали независимо. Примерами работ первого направления могут служить знаменитые книги д'Арси Томпсона [Thompson, 1942] и Вейля [1968], примерами второго — ставшие классическими труды А. Н. Колмогорова, И. Г. Петровского и Н. С. Пискунова [1937] и Тьюринга [Turing, 1952].

Между тем, если под симметрией понимать не только симметрию внешних форм или внутреннего строения живого организма, но и инвариантность самой математической модели относительно некоторых преобразований входящих в нее величин, то открывается возможность синтеза обоих направлений. Проникновение идей симметрии в теорию уравнений нелинейной диффузии позволяет классифицировать источники по запасу допускаемых ими преобразований, находить группу уравнения с источником заданного вида, по известной группе уравнения строить инвариантные и частично-инвариантные решения, делать важные выводы о существовании и несуществовании в данной математической модели автоволновых процессов определенного типа, находить более простые системы, которые могут служить поставщиками решений для более сложных систем, строить модели, обладающие заранее заданной симметрией и решать многие другие не менее важные задачи.

В настоящей задаче теоретико-групповой (симметрийный) подход использован для построения групповой классификации источников в уравнении Колмогорова—Петровского—Пискунова

$$u_t = Du_{xx} + F(u) \tag{1}$$

и в системе Тьюринга

$$u_t = D_1u_{xx} + F_1(u, v), \qquad v_t = D_2v_{xx} + F_2(u, v), \tag{2}$$

а также для выяснения числа предельных циклов в сосредоточенной системе

$$u_t = F_1(u, v), \qquad v_t = F_2(u, v), \tag{3}$$

где F_1 и F_2 — квадратичные полиномы.

МЕТОД ЛИ

Техническую основу используемого нами подхода составляет теория Ли групповых свойств дифференциальных уравнений.

Пусть

$$S(x, u) = 0 \tag{4}$$

— система дифференциальных уравнений, обыкновенных или в частных производных (возможно, состоящая из одного уравнения). Здесь x — все независимые переменные, u — все подлежащие определению зависимые переменные системы. *Говорят*, что система (2) допускает преобразования

$$\begin{aligned} x' &= f(x, u; \alpha), & u' &= \varphi(x, u; \alpha); \\ x'|_{\alpha=0} &= 0, & u'|_{\alpha=0} &= 0, \end{aligned} \tag{5}$$

если она инвариантна относительно перехода от исходных (нештрихованных) величин к штрихованным. Совокупность преобразований (5) образует группу G, называемую группой, допускаемой системой (4).

В зависимости от выбора системы (4) преобразования (5) могут быть достаточно сложными. Теория Ли позволяет существенно упростить изучение группы G, допускаемой системой (4), сводя ее к изучению так называемой алгебры Ли L инфинитезимальных операторов

$$X = \xi(x, u)\frac{\partial}{\partial x} + \eta(x, u)\frac{\partial}{\partial u}, \tag{6}$$

где

$$\xi = \frac{\partial f}{\partial \alpha}\bigg|_{\alpha=0}, \qquad \eta = \frac{\partial \varphi}{\partial \alpha}\bigg|_{\alpha=0}, \tag{7}$$

порожденных преобразованиями (5). Подчеркнем, что коэффициенты ξ и η инфинитезимальных операторов (так же как и функции f и φ, задающие конечные преобразования) зависят только от x, u, но не зависят от производных функций u по x. Требование инвариантности системы (4) относительно преобразований (5) позволяет указать алгоритм для получения определяющих уравнений, которым удовлетворяют ξ и η. Эти уравнения, как правило (хотя и не всегда), проще исходной системы (4). Решая их, можно без каких бы то ни было дополнительных предположений, учитывающих содержательную интерпретацию системы (4) (ее физический, биологический, химический смысл) найти коэффициенты ξ и η и по известной алгебре Ли L восстановить группу G.

Если исходная система содержит произвол (например, в рассматриваемых далее случаях заранее не задан вид источников), то им можно воспользоваться для расширения группы G, решив задачу о групповой классификации произвольных элементов системы, т. е. выяснив, в каких случаях, помимо обычного набора преобразований, система допускает дополнительные преобразования.

Действуя на любое решение системы (4), преобразования (5) переводят его в какое-то другое решение той же системы. Однако пространство решений системы (4) в общем случае неоднородно относительно допускаемой ею группы G, или, что то же, группа G действует на пространстве решений, вообще говоря, интранзитивно. Это означает, что хотя преобразования (5) переводят решения системы (4) в решения той же системы, для любого решения системы (4) не обязательно найдется преобразование (5), которое переводило бы его в любое заранее заданное решение той же системы.

Преобразования (5) позволяют находить решения, зависящие от меньшего по сравнению с общим случаем числа переменных. Новые переменные представляют собой инварианты группы G или ее подгрупп H_i.

Определение симметрии системы (4), по Ли, не единственно возможное. Известны и другие определения симметрии дифференциальных уравнений, позволяющие для систем определенного вида (например, для линейных систем) находить более широкую группу, чем G. Известны также методы решения уравнений отдельных типов, позволяющие находить более общие решения, чем метод Ли. Тем не менее метод Ли обладает одним несравнимым достоинством, позволяющим ему успешно конкурировать с более широкими определениями симметрии и с более мощными методами решения дифференциальных уравнений: он обладает универсальностью, т. е. применим к любым системам, независимо от числа входящих в них уравнений, порядка производных, нелинейности и т. п., и это выгодно отличает его от более специфичных определений симметрии и методов решения уравнений, использующих индивидуальные особенности системы (4).

СИММЕТРИЯ УРАВНЕНИЯ КОЛМОГОРОВА — ПЕТРОВСКОГО — ПИСКУНОВА

Как известно, линейное уравнение диффузии — уравнение (1) с $F(u) \equiv 0$ — непригодно для описания автоволновых процессов (и, следовательно, не может служить математической моделью структурообразования или морфогенеза): любое начальное распределение со временем расплывается, переходит в пространственно-однородное. А. Н. Колмогоров и др. [1937] обнаружили, что уравнение (1) обладает решением, в корне отличающим его от линейного уравнения диффузии, а именно решением типа бегущей волны. Скотт [1977] посвятил этому важному открытию следующие прочувственные строки: «Если оглянуться назад, то окажется, что математики упустили прекрасную возможность получить важные научные результаты только потому, что игнорировали изучение нелинейного уравнения диффузии. Исключением была работа Колмогорова, Петровского и Пискунова, посвященная уравнению (1), которое было связано с биологической задачей о диффузии популяций (уравнение (1) должно быть, по-видимому, названо уравнением КПП). Они показали, что любое начальное возмущение в виде перепада стремится к одному и тому же уединенному стационарному решению вида

$$u(x, t) = u_т(x - vt), \quad v = \text{const}. \tag{8}$$

Авторы изучили это решение с помощью фазовой плоскости и получили в явном виде выражение для скорости v.

То, что математики не сумели своевременно изучить уравнение (1), не может быть объяснено слабостью их техники перед лицом огромных математических трудностей. ...Выполненные Буссинеском, а также Кортевегом и де Фризом теоретические исследования уединенных волн на воде, описанных Скоттом — Расселом, свидетельствуют о достаточном понимании сути дела. ...Препятствие, вероятно, заключалось в том, что математики автоматически перенесли вывод о неволновом поведении решений линейного дифференциального уравнения на нелинейный случай. ...Чтобы иметь наглядный пример нелинейной диффузии, нам нет необходимости обращаться к экзотическим примерам: достаточно взять обыкновенную свечу, веками освещавшую рабочие столы ученых. Диффузия тепла от пламени освобождает от воска все новые участки фитиля, которые в свою очередь загораются и служат источниками тепла» (с. 288).

Как показывает групповой анализ [Данилов, 1980a], уравнение (1) в общем случае (при произвольном выборе источника $F(u)$) допускает лишь сдвиги по пространственной переменной и времени, т. е. преобразования (5) вида

$$x' = x + \alpha, \quad t' = t + \alpha. \tag{9}$$

Нетрудно убедиться в том, что уравнение (1) действительно допускает эти преобразования: для этого достаточно заметить, что коэффициенты уравнения (1) не зависят явно от пространственной переменной и времени. Теория Ли позволяет утверждать нечто большее: она не только дает алгоритм для нахождения легко проверяемых преобразований (9), но и гарантирует, что других преобразований, которые не изменяли бы вид уравнения (1) при произвольном источнике $F(u)$, не существует. Решение типа бегущей волны порождается линейной комбинацией

$$v\frac{\partial}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial t} \tag{10}$$

инфинитезимальных операторов преобразований (9). Доказательство существования наименьшей скорости $v_{мин}$, при которой бегущая волна устойчива, требует привлечения негрупповых соображений.

При $F = u^s$, $s \neq 1$, $s \neq 0$ (мы рассматриваем нелинейные источники) и $F = e^{Lu}$, $L \neq 0$ группа расширяется: в нее, помимо обычных сдвигов, входит преобразование подобия

$$t' = e^{2\alpha} t, \qquad x' = e^{\alpha} x \tag{11}$$

независимых переменных, сопровождаемое компенсирующим преобразованием функции $u' = e^{\frac{2}{1-s}\alpha} u$ (для $F = u^s$) и $u' = u - \frac{2}{L}\alpha$ (для $F = e^{Lu}$). Решения, инвариантные относительно преобразования подобия, называются автомодельными. Таким образом, из группового анализа уравнения (1) следует, что автомодельными решениями обладают только уравнения со степенными и экспоненциальными источниками.

При переходе к n-мерному случаю, помимо сдвигов по пространственным переменным и времени, уравнение

$$u_t = D\Delta u + F(u) \tag{12}$$

(n-мерный аналог уравнения (1) при произвольном источнике $F(u)$) допускает повороты в координатных плоскостях по пространственным переменным

$$x_l' = x_l \cos\alpha + x_m \sin\alpha, \qquad x_m' = -x_l \sin\alpha + x_m \cos\alpha. \tag{13}$$

Расширение группы происходит, как и в одномерном случае, лишь при источниках степенного и экспоненциального типов. Комбинируя повороты с растяжением (преобразованием подобия), мы получаем архимедову спираль в соответствующей координатной плоскости, а функция, зависящая от инвариантов движения по спирали, удовлетворяет обыкновенному дифференциальному уравнению, аналогичному для степенного источника уравнению Эмдена.

СИММЕТРИЯ СИСТЕМЫ ТЬЮРИНГА

Исходя из периодичности в распределении пятен на Dalmatium, сегментации кольчатых червей и образования венчиков щупалец у гидроидов, а также закономерностей филлотаксиса, Тьюринг [Turing, 1952] предположил, что особенности протекания явлений морфогенеза можно объяснить взаимной диффузией и реакцией особых веществ, которые он назвал морфогенами.

В простейшем случае двух морфогенов реакция между ними происходит лишь при достижении некоторой пороговой концентрации одного морфогена в другом. Все явление в целом, по Тьюрингу, аналогично образованию колец Лизеганга. Сначала морфогены диффундируют каждый из своего резервуара. По достижении пороговой концентрации между морфогенами происходит химическая реакция. В результате содержание одного морфогена в другом обедняется: концентрация падает ниже пороговой. Через некоторое время концентрация (уже в новом месте, расположенном дальше от исходного резервуара) вновь достигает порогового значения, происходит реакция морфогенов и т. д.

Тьюринг показал, что система (2) по своим свойствам также резко отличается от своего линейного аналога — системы с нулевыми источниками: при некотором выборе источников однородное по пространству стационарное состояние системы (2) неустойчиво. Тьюринг обнаружил шесть типов асимптотического поведения однородного стационарного состояния, из которых два реализуются при числе морфогенов не менее трех. Несмотря на ограниченность и появление более сложных моделей, система Тьюринга и ее многочисленные специализации продолжают служить одной из основных математических моделей морфогенетических процессов и структурообразования.

Не исключено, что к своей модели морфогенеза Тьюринг, создавший абстрактную модель универсального автомата, которая позволила уточнить важные понятия вычислимой функции и алгоритмически разрешимой проблемы, пришел в результате размышлений над проблемами возникновения структур и самовоспроизводящихся автоматов. О том, что такие размышления не были чужды другому создателю современной теории автоматов, свидетельствует Беркс, воссоздавший по записям фон Неймана модель самовоспроизводящегося автомата [фон Нейман, 1971].

Групповые свойства системы Тьюринга, как и следовало ожидать, оказываются аналогичными групповым свойствам уравнения (1), но типы источников, допускающих расширение группы, отличаются большим разнообразием из-за наличия двух морфогенов [Данилов, 1980б]. Помимо сдвигов по пространственным переменным и времени, системы Тьюринга допускают преобразования подобия (сопровождаемое соответствующим преобразованием функций) лишь в том случае, если источники принадлежат к одному из следующих типов.

1. Степенные источники

$$F_1 = u^s v^t, \qquad F_2 = u^k v^l, \tag{14}$$

не вырождающиеся в линейные. Преобразования подобия имеют вид:

$$t' = e^{2\alpha} t, \qquad x' = e^{\alpha} x, \qquad u' = e^{m\alpha} u, \qquad v' = e^{n\alpha} v, \tag{15}$$

где m и n — решения системы линейных уравнений;

$$(s-1)\ m + tn = -2, \qquad km + (l-1)\ n = -2. \tag{16}$$

2. Экспоненциальные источники, не вырождающиеся в константы.

$$F_1 = e^{L_1 u + L_2 v}, \qquad F_2 = e^{L_3 u + L_4 v}. \tag{17}$$

Преобразования подобия имеют вид:

$$t' = e^{2\alpha} t, \qquad x' = e^{\alpha} x, \qquad u' = u + m\alpha, \qquad v' = v + n\alpha, \tag{18}$$

где m и n — решения системы линейных уравнений.

$$L_1 m + L_2 n = -2, \qquad L_3 m + L_4 n = -2. \tag{19}$$

3. Источники смешанного (экспоненциально-степенного) типа. Если функция входит в источник как степень, то при преобразовании подобия независимых переменных она преобразуется мультипликативно (умножается на множитель $e^{k\alpha}$ с соответствующим k). Если функция входит в источник как экспонента, то при преобразовании подобия независимых переменных она преобразуется аддитивно (приобретает слагаемое $N\alpha$ с соответствующим N). Поэтому каждая из функций может входить в источники либо в виде степени, либо в виде экспоненты, но не в виде степени и экспоненты одновременно. Следовательно, возможны два варианта экспоненциально-степенных источников: в одном из них u входит в степень, v — в экспоненту, в другом u входит в экспоненту, v — в степень.

3а. $$F_1 = u^{s_1} e^{L_1 v}, \qquad F_2 = u^{s_2} e^{L_2 v}. \tag{20}$$

Преобразования подобия

$$t' = e^{2\alpha} t, \qquad x' = e^{\alpha} x, \qquad u' = e^{k\alpha} u, \qquad v' = v + l\alpha, \tag{21}$$

где k и l — решения системы линейных уравнений:

$$k(s_1 - 1) + lL_1 = -2, \qquad ks_2 + lL_2 = -2. \tag{22}$$

3б. $$F_1 = e^{L_1 u} v^{S_1}, \qquad F_2 = e^{L_2 u} v^{S_2}. \tag{23}$$

Преобразования подобия:

$$t' = e^{2\alpha} t, \qquad x' = e^{\alpha} x, \qquad u' = u + k\alpha, \qquad v' = e^{l\alpha} v, \tag{24}$$

где k и l — решения системы линейных уравнений:

$$kL_1 + ls_1 = -2, \qquad kL_2 + l(s_2 - 1) = -2. \tag{25}$$

Преобразования подобия порождают автомодельные решения, зависящие от $x/\sqrt{t}$.

В неодномерном случае комбинации поворотов и преобразования подобия позволяют получать спиральные решения.

ПРЕДЕЛЬНЫЕ ЦИКЛЫ В СИСТЕМЕ ТЬЮРИНГА С КВАДРАТИЧНЫМИ ИСТОЧНИКАМИ

Как было показано выше, группы, допускаемые уравнением (1) с системой Тьюринга, довольно бедны преобразованиями. Это обстоятельство, казалось бы, должно значительно обесценивать применение групповых методов к анализу сложных систем, где режим, обладающий сколько-нибудь заметной симметрией, должен считаться скорее исключением, чем правилом.

Однако получение инвариантных и частично инвариантных решений далеко не исчерпывает возможности групповых методов. Как будет показано ниже, даже в том случае, когда система не допускает никаких преобразований, кроме тождественного, метод Ли позволяет делать важные заключения, например, о числе и характере типов автоволновых режимов. Продемонстрируем это на важном примере — системе Тьюринга (2) с квадратичными источниками.

Долгое время считалось, что в такой системе, точнее в соответствующей ей точечной системе (3), не существует механизма, способного нарушить устойчивость термодинамической ветви и привести к возникновению автоволнового процесса.

Такое мнение подкреплялось отчасти тем, что к числу систем (3) с квадратичными нелинейностями принадлежит известная модель Вольтерры—Лотки [Lotka, 1965; Вольтерра, 1976], обладающая при

$$u_t = k_1u - k_2uv, \qquad v_t = k_3uv - k_4v \tag{26}$$

$u > 0$, $v > 0$ особой точкой типа центр. Выведенная из состояния равновесия, соответствующего этой точке, система (26) начинает совершать вокруг него колебания. Амплитуда и период этих колебаний, принадлежащих термодинамической ветви, зависят от интенсивности внешнего воздействия. Система (26) консервативна, она обладает первым интегралом, представимым в аналитическом виде [Гаузе, Витт, 1934].

Возникает вопрос: какова минимальная нелинейность, при которой в системе (3) существует предельный цикл (термодинамическая ветвь теряет устойчивость)?

Николис и Пригожин [1979] утверждают, что потеря устойчивости термодинамической ветви может происходить в системе (3) при нелинейности не ниже кубической. Им принадлежит знаменитая тримолекулярная модель, или брюсселятор, с кубической нелинейностью:

$$u_t = kA - (k_2B + k_4)\,u + k_3u^2v, \qquad v_t = k_2Bu - k_3u^2v, \tag{27}$$

в которой предельный цикл существует и, следовательно, возможна потеря устойчивости, приводящая к образованию истинно диссипативной структуры в отличие от колебаний в модели Вольтерры—Лотки, принадлежащих термодинамической ветви.

В выборе (или по крайней мере в обосновании выбора) нелинейности в брюсселяторе важную роль сыграла следующая теорема: в двухстадийной реакции с моно- и бимолекулярными стадиями и двумя промежуточными продуктами не может существовать предельный цикл, внутри которого находился бы неустойчивый узел или неустойчивый фокус.

Авторы брюсселятора нарушили условия теоремы, введя стадию с тримолекулярной реакцией, в которой участвуют оба промежуточных продукта. Существуют и другие способы нарушения условий теоремы, каждое из которых существенно в том смысле, что при нарушении его теорема утрачивает силу.

Предполагая, что одно из веществ, участвующих в тримолекулярной стадии, имеется в избытке (резервуарное вещество, изменение концентрации которого в ходе реакции пренебрежимо мало), Эшер [Escher, 1975, 1979] построил пример системы (3) с квадратичными источниками

$$u_t = (k_1A - 2k_3)\,u^2 - k_2uv + k_2'B,$$
$$v_t = k_3u^2 - k_2uv - k_4v + k_2'B + k_4'D, \qquad (28)$$

допускающей при

$$k_1A = 7, \quad k_2 = 1, \quad k_2'B = 1,5,$$
$$k_3 = 2,5, \quad k_4 = 1, \quad k_4'D = 2,75, \qquad (29)$$

предельный цикл

$$10u^2 - 12uv + 4v^2 + 20u - 16v + 19 = 0. \qquad (30)$$

Таким образом, мнение о том, будто в двумерных системах (с двумя морфогенами) с квадратичными нелинейностями предельные циклы не существуют, ложно: автоволновые процессы могут возникать и в таких системах. Этот факт был известен в математике довольно давно и связан с кругом проблем, примыкающих к знаменитой 16-й проблеме Гильберта. Действительно, установив самый факт существования предельных циклов в системе (3) с квадратичными правыми частями, естественно поинтересоваться, какие варианты возникновения предельных циклов здесь могут представиться, т. е. сколько предельных циклов может быть у системы

$$u_t = \sum_{0\leqslant i+k\leqslant 2} a_{ik}u^iv^k, \qquad v_t = \sum_{0\leqslant i+k\leqslant 2} b_{ik}u^iv^k \qquad (31)$$

и, если их больше одного, то как они расположены?

Этот вопрос сталкивает с 16-й проблемой Гильберта [1969]: изучение числа, характера и взаимного расположения ветвей алгебраических кривых на плоскости (или полостей алгебраических поверхностей в пространстве).

Понятие группы, допускаемой дифференциальным уравнением или системой таких уравнений, в смысле Ли, позволяет свести эти родственные проблемы к одной.

Рассмотрим обыкновенное дифференциальное уравнение первого порядка

$$F(x, y, p) = 0, \qquad (32)$$

где $p = dy/dx$.

Главную линейную часть преобразований (5) в этом случае можно записать в виде

$$x' = x + \alpha\xi(x, y) + o(\alpha),$$
$$y' = y + \alpha\eta(x, y) + o(\alpha). \qquad (33$$

Подчеркнем еще раз, что коэффициенты ξ и η зависят только от выбора точки x, y. Под действием преобразования (33) производная p подвергнется преобразованию

$$p' = p + \alpha\zeta(x, y, p) + o(\alpha) \tag{34}$$

(так называемому продолженному преобразованию), где

$$\zeta(x, y, p) = \frac{\partial\eta}{\partial x} + p\left(\frac{\partial\eta}{\partial y} + \frac{\partial\xi}{\partial x}\right) - p^2\frac{\partial\xi}{\partial y}. \tag{35}$$

Важно отметить, что коэффициент ζ зависит только от x, y, p. Если в произвольной точке фазовой плоскости задать флаг (направление, или, что то же, p), то образ флага будет зависеть только от прообраза. Следовательно, задавая в фиксированной точке x, y различные p, мы будем получать одну и ту же точку x', y' с различными p', которые будут зависеть только от выбора значения p в исходной точке. Значит, если через точку P (x, y) провести две кривые с общей касательной, то в образе точки P — точке Q (x', y') — образы кривых также будут иметь общую касательную. В частности, дуга с контактом под действием преобразований (5) перейдет в дугу с контактом, а дуга без контакта — в дугу без контакта.

Если на плоскости xy построить огибающую семейства интегральных кривых, то ее образ относительно преобразований (5) будет огибающей образов интегральных кривых и, следовательно, преобразования (5) переводят предельный цикл в себя, хотя произвольная интегральная кривая под действием преобразований (5) переходит в какую-то, вообще говоря, другую, интегральную кривую.

Нетрудно проверить, что при $\alpha \to 0$ отношение η/ξ стремится к p. Можно показать, что для системы типа (31) ξ и η — полиномы. Следовательно, предельные циклы можно искать, как связные компоненты алгебраической кривой

$$F\left(x, y, \frac{\eta}{\xi}\right) = 0. \tag{36}$$

Возвращаясь к нашей системе (3), мы получаем, что ее предельные циклы содержатся среди связных компонент алгебраической кривой

$$\eta \sum_{0 \leqslant i+k \leqslant 2} b_{ik}u^i v^k - \xi \sum_{0 \leqslant i+k \leqslant 2} a_{ik}u^i v^k = 0 \tag{37}$$

при дополнительном условии — инвариантности системы относительно преобразований (5) ($U = \sum\limits_{0 \leqslant k+i \leqslant 2} b_{ik}u^i v^k, \quad V = \sum\limits_{0 \leqslant k+i \leqslant 2} a_{ik}u^i v^k$)

$$\xi(VU_u - UV_u) + \eta(VU_v - UV_v) + \\ + U^2\frac{\partial\eta}{\partial u} + UV\left(\frac{\partial\eta}{\partial v} - \frac{\partial\xi}{\partial u}\right) - V^2\frac{\partial\xi}{\partial v} = 0. \tag{38}$$

По теореме Гарнака, число связных компонент алгебраической кривой степени n не превышает $1/2\,(n-1)(n-2) + 1$.

Результаты Тун Цзин-чжу [1962] позволяют детализировать относительное расположение предельных циклов. Каждая замкнутая траектория системы (3) с квадратичными правыми частями выпукла. Если в системе существуют два предельных цикла, то они либо расположены один внутри другого и сонаправлены, либо расположены один вне другого и имеют противоположную ориентацию. Если число предельных циклов равно трем, то они либо вложены один в другой и сонаправлены, либо два цикла вложены и сонаправлены, а третий лежит вне и имеет противоположную ориентацию.

Система (3) с квадратичными правыми частями не может обладать тремя предельными циклами, лежащими врозь, один вне другого, или двумя циклами, лежащими один вне другого внутри третьего.

Аналогичные утверждения справедливы и в том случае, если число предельных циклов больше 3.

ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В БИОЛОГИИ

С. Н. Малыгин

В настоящей статье речь пойдет о применении в биологии теории катастроф. Термин «теория катастроф» предложен французским топологом Томом [Thom, 1975] для обозначения широкой программы математического описания явлений, связанных с резкими скачками и качественным изменением картины исследуемого процесса. Том заложил основы общей теории устойчивости, применимой к математическим моделям различных типов. В сущности, эта общая теория совпадает с классической теорией бифуркаций динамических систем, развитой в исследованиях А. М. Ляпунова, Пуанкаре и А. А. Андронова. Том соединил с теорией бифуркаций идеи Уитни об особенностях гладких отображений, что привело, с одной стороны, к существенному математическому продвижению, а с другой — к систематическому применению развитой теории в других науках, в частности, в биологии. Следует подчеркнуть, что методы Тома, развивая, казалось бы, традиционные разделы математики, вроде дифференциального исчисления и устойчивости обыкновенных дифференциальных уравнений, содержат много новейшей математики (топология, алгебраическая геометрия, общая теория динамических систем и т. п.). Поэтому, хотя многие явления, предсказываемые теорией катастроф, можно обнаружить непосредственно (например, каустики видны невооруженным глазом), объяснение их выходит далеко за рамки, скажем, обычного университетского курса математики.

Некоторые авторы [Чиллингуорт, 1979] считают, что теория катастроф призвана качественно описывать явления. Разумеется, математический метод должен прежде всего отражать качественную сторону. Часто же количественные методы используются именно для того, чтобы дать по существу ответ чисто качественно-