

УДК 519.677

МОДЕЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ КОРРЕЛЯЦИОННОЙ АДАПТОМЕТРИИ С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДОВ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ¹⁾

© 2003 г. В. Н. Разжевайкин, М. И. Шпитонков

(119991 Москва, ул. Вавилова, 40, ВЦ РАН)

e-mail: razz@ccas.ru

Поступила в редакцию 17.04.00 г.

Переработанный вариант 01.08.01 г.

Излагаются подходы к математическому моделированию механизмов, лежащих в основе широко используемых в биологии и медицине методов корреляционной адаптометрии. Построение базируется на конструкциях, лежащих в основе описания структурированных биологических систем, включая разработанную для них технику использования свойств эволюционной оптимальности. Приводятся примеры использования одного из таких методов к оценке воздействия факторов среды на конкретные биологические популяции. Библ. 12.

1. ВВЕДЕНИЕ

Изменение корреляций между физиологическими параметрами организмов при возникновении внешней нагрузки на популяцию в настоящее время может считаться уже достаточно проверенным научным фактом эмпирического характера [1]–[4]. Попытки конструирования подхода для объяснения этого явления на уровне математического моделирования, базирующиеся на использовании принципов эволюционной оптимальности и адаптации в условиях полифакториальности [5], нашли свое отражение в работах [6], [7], где помимо чисто теоретических результатов представлена также методика корреляционного анализа конкретных данных.

Наше исследование определенным образом опирается на результаты, изложенные в упомянутых работах, особенно на те из них, которые относятся к практическим рассмотрениям. Однако есть ряд принципиальных отличий в концептуальной основе используемого здесь подхода к математическому моделированию исследуемых явлений.

1. В предлагаемом нами подходе в центре внимания оказывается моделирование именно изменений корреляционных характеристик физиологических параметров популяции при изменении влияния на нее внешних факторов, а не каких-либо других процессов, позволяющих давать концептуальное объяснение подобным изменениям. Основой для этого служит представление о популяции как о совокупности особей, распределенных в области пространства параметров, имеющих подходящие законы перераспределения.

2. Механизмы адаптации к внешним воздействиям могут быть самыми произвольными. В частности, они могут полностью отсутствовать или же, наоборот, отвечать тем или иным условиям оптимальности. Во всяком случае, исключается необходимость запрограммированного учета всевозможных воздействий, который, на наш взгляд, крайне нереалистичен в условиях локального эволюционного отбора.

3. Мы стараемся избегать подходов, основанных на жестких математических конструкциях. Это означает, что мы в большей степени демонстрируем возможности использования методов математического моделирования для описания конкретных биологических явлений и взаимосвязей, чем для конструирования реальных прогностически значимых моделей.

2. КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ

Рассмотрим некую абстрактную популяцию, особи которой могут отличаться друг от друга не только своим местоположением в пространстве, но и некоторыми индивидуальными признаками. Эти признаки могут быть дискретными, непрерывными, в большей или меньшей степени

¹⁾Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (код проекта 01-01-00965).

связанными друг с другом или имеющими большее или меньшее значение с точки зрения динамики численности популяции. В случае изолированной популяции ее описание как динамического ансамбля частиц в пространстве признаков могло бы быть достаточно точно реализовано в терминах теории меры. При этом в условиях достаточно большой численности сосредоточенные меры достаточно точно (в слабом смысле, т.е. при их трактовке как функционалов на пространстве функций от признаков) могли бы быть аппроксимированы непрерывными функциями распределения (для непрерывных параметров). Наличие жестких (или не очень) взаимосвязей между параметрами при этом соответствовало бы сосредоточению задающих мер на (соответственно, в окрестности) многообразиях, определяющих эти взаимосвязи. Область допустимых значений параметров вполне естественно в такой конструкции считать ограниченной. Заметим, что справедливость этой гипотезы, достаточно сомнительной на больших временах, демонстрирующей существенные результаты эволюционного процесса, вполне очевидна во временных рамках одного поколения (все рекордсмены наперечет). Кроме того, для некоторых параметров (таких, как, например, температура) существуют естественные (физические) границы, переход через которые принципиально исключает возможность биологического существования. Границу допустимой области вполне естественно считать рубежом, через который особи в живом виде перейти не могут. При приближении к нему они либо гибнут (в случае отсутствия биологического контроля за этим приближением), либо тормозят свое движение и даже откатываются назад (в случае наличия сильных контролируемых механизмов адаптационного типа, позволяющих компенсировать неблагоприятные изменения). Возможные промежуточные варианты соответствуют различной степени развитости адаптационных механизмов.

Заметим, что при такой интерпретации адаптации учитываемые параметры следует относить не к разряду внешних и даже не к разряду внутренних реакций организма на внешние воздействия, а лишь к разряду внутренних, отвечающих за процесс функционирования организма на физиологическом (и даже клеточном) уровне. Так, например, уменьшение содержания кислорода в поступающем воздухе приводит также к уменьшению его концентрации в крови и затем – как ответной реакции организма – к учащению сердцебиения, компенсирующего его подачу к отдельным клеткам. Параметром здесь может служить лишь численная характеристика последней, так что ее первоначальное сокращение в результате описанного внешнего воздействия и последующее восстановление в результате ответной (адаптационной) реакции организма вполне соответствует описанной выше схеме приближения к границе области допустимости и последующего отката от нее.

Законы, управляющие перемещениями единичной особи в пространстве параметров, должны выводиться вполне естественным образом из конкретных математических моделей, относящихся к динамике этих параметров.

Схема, обозначенная выше, помимо своей неподъемности с точки зрения возможностей ее содержательного наполнения и теоретического исследования имеет один принципиальный недостаток: она непригодна для исследований в масштабах популяций как из-за расплывчатости сравнительно небольшого ансамбля по области весьма большой размерности (этот недостаток можно было бы преодолеть, рассматривая динамику мер, соответствующих вероятностным распределениям), так и по причине взаимного наложения погрешностей, связанных с неточностью как конкретных параметров, так и (полу-)эмпирических законов, определяющих динамику изменения последних.

Чтобы сделать описанную схему более или менее реалистичной, следует, на наш взгляд, проделать следующие упрощения.

Во-первых, максимально упростить учет законов, определяющих динамику изменения параметров особи. При этом схема, конечно, автоматически переходит в разряд иллюстративных, однако она тем не менее будет по-прежнему отражать качественные свойства динамики распределений. Так, например, если перемещение особей на каком-то многообразии в пространстве параметров имеет характер блужданий, то процесс таких перемещений можно было бы считать марковским с достаточно простыми управляющими законами. В этом случае влияние внешних воздействий, приводящих к возникновению смещений в некотором направлении, можно было бы учитывать посредством введения коэффициента сноса, соответствующего этому смещению. Не стоит напоминать, что наиболее удобными с точки зрения анализа являются линейные модели.

Во-вторых, считать, что имеется сравнительно небольшое число непрерывных параметров, связанных с динамикой численности популяций. Этого можно добиться, выбирая в исходном наборе параметров меньший набор, отвечающий обозначенным здесь свойствам, и рассматривая

проекцию исходной системы на соответствующее ему подпространство. В силу линейности динамики, эта процедура везде пройдет корректно, кроме, быть может, того места, которое относится к проектированию границ области допустимости. Однако вряд ли имеет смысл учитывать количество параметров больше, чем учитывается в реальном эксперименте. Вполне естественно также считать области цилиндрическими, если неизвестна детальная структура их границ, что является наиболее типичным случаем. Более того, жесткие взаимосвязи интересны лишь постольку, поскольку интересна возможность наблюдения корреляционных эффектов под действием вектора внешних воздействий на существенном удалении от границы области. Такие ситуации могут возникать только в окрестности точек особенностей многообразия взаимосвязей (по направлению этого вектора), что требует знания его структуры, а это, в свою очередь, требует достаточно хороших нелинейных моделей, описывающих свойства параметров. Для наиболее употребительных, т.е. линейных, взаимосвязей такая возможность теряется. Поэтому мы будем считать, что жесткие связи у параметров отсутствуют.

В-третьих, исследовать только самые простые (крайние) случаи модельной постановки задачи для самых простых выпуклых областей с тем, чтобы отразить лишь основные тенденции при тех или иных реконструкциях рассматриваемых моделей.

3. БАЗОВАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Будем для определенности считать параметры распределения моделируемой системы непрерывными. Считаем также, что число n этих параметров конечно и множество их допустимых значений ограничено, так что каждый набор может быть описан некоторым элементом $x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n$. При этом ограниченная область Ω (область гомеостазиса) является фиксированной (что соответствует малости рассматриваемых характерных времен по сравнению с временами эволюционных изменений) и имеет достаточно гладкую границу $\partial\Omega$. Последнее требование является чисто техническим и далеко не всегда выполняется даже для областей, являющихся проекциями областей на гладких многообразиях. Более того, такое ограничение исключает возможность рассмотрения в качестве области положительного конуса (что является основой для учета синергичных групп (см. [7]). Однако в его оправдание следует отметить, что, в отличие от внешних факторов, внутренние физиологические параметры организма крайне редко имеют в качестве своих допустимых значений нулевые.

Далее будем считать, что изменения параметров отдельно взятой особи могут быть описаны непрерывным марковским процессом диффузионного типа. В отсутствие сноса их динамика соответствует картине, возникающей при броуновском движении частиц (в нашей постановке – особей в области допустимости параметров). В условиях полного отсутствия информации о механизмах, управляющих их перемещениями, это вполне приемлемая модель, тем более что она рассматривается не для изолированной особи, а для популяции в целом, так что всякие неточности в учете перемещений особи, не имеющие систематического характера (систематические составляющие можно отнести к вектору сноса), в среднем нейтрализуются или, более детально, укладываются в распределение, близкое к нормальному, которое как раз и соответствует механизмам, определяющим диффузионный марковский процесс. Тогда для переходной плотности вероятности рассматриваемого марковского процесса, которую в условиях большой численности популяции можно ассоциировать с плотностью распределения численности самой популяции в обозначенной области пространства параметров $u(x, t)$, будем предполагать выполненным уравнение Колмогорова–Фоккера–Планка

$$\partial_t u = -(\nabla_x, bu) + a\Delta_x u. \quad (3.1)$$

Здесь $a > 0$ – постоянный коэффициент диффузии, $b = b(x, t)$ – вектор направленного сноса, о котором речь пойдет чуть ниже, $\nabla_x = (\partial_{x_1}, \dots, \partial_{x_n})$, $\partial_{x_i} = \partial/\partial x_i$, Δ_x – оператор Лапласа по x .

Изолированность популяции для такой модели соответствует только случаю непроницаемости границ, что в адаптационной интерпретации является крайне искусственным предположением. Другой крайний случай нулевых граничных условий соответствует полному отсутствию адаптации. Для такой математической модели стационарные решения, кроме нулевых, отсутствуют. Однако вместо них можно рассматривать экспоненциально убывающие ($\sim e^{-\lambda_1 t}$, где $-\lambda_1$ – первое собственное значение оператора правой части в (3.1) при таких краевых условиях, рассматриваемого, например, в пространстве $L_2(\Omega)$) с точностью до временной составляющей, что соответствует стационарным решениям в модели (3.1) с членом $\lambda_1 u$, добавленным в правую

часть. Именно такой смысл будет ниже вкладываться в понятие стационарного решения и для других (промежуточных) случаев. Основой для этого может служить тот факт, что характерное время установления таких (квази-)стационарных решений $T_2 = \lambda_2^{-1}$ ($\lambda_2 > \lambda_1$, λ_2 – второе собственное значение указанного выше оператора) меньше (в экспоненциальном смысле) характерного времени их временных изменений $T_1 = \lambda_1^{-1}$. Для удобства (что достигается изменением масштаба времени) мы можем считать такую величину λ_1 достаточно малой (т.е. T_1 – большим).

Рассмотрим сначала модель системы, находящейся в эволюционно установившемся состоянии, сформировавшемся при отсутствии внешних воздействий. Это не означает временную стационарность системы, а лишь соответствует тому, что в своем эволюционном развитии система приспособилась к ситуации, в которой внешние воздействия отсутствуют. На уровне модели это означает, что в члене, отвечающем за направленный снос, отсутствуют составляющие, ответственные за внешние возмущения. Отсутствие внешних воздействий вовсе не означает отсутствия какой бы то ни было возможности адаптации к ним. Отметим еще раз, что адаптация здесь понимается на уровне физиологических процессов организма, так что не исключается возможность приближения параметров отдельного организма к границе допустимой зоны и даже переход через нее, что соответствует летальной исходу. Такая летальность означает, что за пределами допустимой области концентрация живых особей равна нулю. Использование непрерывных в окрестности этой области распределений означает выполнение однородных граничных условий Дирихле

$$u|_{\partial\Omega} = 0. \tag{3.2}$$

Что касается возможности адаптации особей на физиологическом уровне, то в модели она может быть учтена посредством члена направленного сноса от границы области вовнутрь ее, причем этот член должен быть отличным от нуля лишь в достаточно малой окрестности границы. Интуитивно ясно, что для малой толщины слоя, составляющего такую окрестность, с увеличением члена направленного сноса от границы должна в пределе возникать ситуация, когда при отсутствии внешних воздействий в правой части (3.1) присутствует только диффузионный член, а краевые условия, быть может, на границе меньшей области соответствуют условиям непроницаемости через границу. В дальнейшем такой предельный случай будет обозначаться как случай непроницаемости.

4. АДАПТАЦИЯ, ЭВОЛЮЦИОННАЯ ОПТИМАЛЬНОСТЬ И ГРАНИЧНЫЕ УСЛОВИЯ

В настоящем разделе покажем, как на основе базовой модели (3.1), (3.2) и принципов эволюционной оптимальности можно построить модель, в которой границы области могут с некоторой точностью рассматриваться как непроницаемые. Основная идея заключается в том, что в окрестности этой границы предполагаются включенными механизмы отталкивания от нее, которые могут интерпретироваться как механизмы реализации адаптационных свойств организма при приближении его параметров к границе области гомеостаза. Поскольку структура формирования таких механизмов носит эволюционный характер, то вполне естественно определять их параметры на основе принципов эволюционной оптимальности. Возможность применения таких принципов к моделям типа (3.1) была рассмотрена в [8].

При проведении последующих построений будем оставаться в рамках базовой модели (3.1), (3.2), однако параметр, задаваемый функцией $b(x)$, будет иметь уже иную биологическую интерпретацию. Внешние воздействия предполагаются отсутствующими. В конце этого раздела будут приведены соображения, позволяющие восстановить учет внешних воздействий.

Будем для простоты считать в (3.1), что $a \equiv \text{const} > 0$, $b(x) \equiv 0$ при $d(x, \partial\Omega) > \delta > 0$, $b(x) = b \nabla_x d(x, \partial\Omega)$ при $d(x, \partial\Omega) \leq \delta$. Здесь $d(x, \partial\Omega)$ – расстояние от точки x области Ω до ее границы, $b = \text{const} > 0$, $\delta = \text{const} > 0$. При этом δ выбирается из условия $\delta^{-1} \gg \max_{s \in \partial\Omega} |k(s)|$, где $k(s)$ – максимальная кривизна $\partial\Omega$ в точке s (непрерывная для случая гладкой границы функция на компакте).

Включим в (3.1) также механизмы воспроизводства популяции, задаваемые членом eu в правой части. В результате получим уравнение

$$\partial_t u = a \Delta u + eu - (\nabla_x, b(x)u) \tag{4.1}$$

с краевыми условиями (3.2). То, что функция $b(x)$ является разрывной, непринципиально, ибо уравнение (4.1) можно трактовать в слабом смысле. Здесь параметры e и b являются популяционными: e определяет плодовитость в популяции, b – активность механизмов адаптации при приближении особи к границе области гомеостаза.

Заметим, что оператор L_λ , где $\lambda = \{e, b\}$, задающий правую часть (4.1) как $L_\lambda u$ с краевыми условиями (3.2), является самосопряженным относительно скалярного произведения

$$(u, v) = \int_{\Omega} \exp(Q(x)) u(x) v(x) dx, \quad \text{где } Q(x) = \min\{d(x, \partial\Omega), \delta\}(b/a),$$

так что его спектр является дискретным (в силу ограниченности области Ω) набором вещественных собственных значений, имеющим единственную точку сгущения в $-\infty$. Пусть $\kappa(e, b)$ – максимальное собственное значение оператора L_λ , соответствующее выбранным значениям параметров e и b . Имеется единственная собственная функция \bar{u}_λ , соответствующая этому собственному значению:

$$L_\lambda \bar{u}_\lambda = \kappa(\lambda) \bar{u}_\lambda, \quad (4.2)$$

где $\bar{u}_\lambda = \bar{u}_\lambda(x) \geq 0$, $\bar{u}_\lambda(x) \neq 0$. Величину $\kappa(\lambda)$ далее будем называть максимальным показателем экспоненциального роста. Задача эволюционной оптимальности заключается в следующем. Будем придавать популяционным параметрам значения из некоторого множества Λ в пространстве параметров, нумеруемого индексом $\lambda \in \Lambda$. Затем вместо одного исходного уравнения (например, (4.1), (3.2)) рассмотрим систему уравнений, нумеруемых этим индексом (для случая (4.1) можно считать, что лишь для конечного набора λ будет выполнено $u_\lambda(x, t) \neq 0$). Предположим, что некоторому номеру $\bar{\lambda} \in \Lambda$ соответствует максимальный показатель экспоненциального роста по времени в задаче (4.1), (3.2), равный нулю. В линейном случае положительные показатели экспоненциального роста приводят к неограниченному росту решений. Включение механизмов лимитирования (например, конкуренции) позволяет ограничить этот рост до конечных величин. В результате возникает некоторое стационарное распределение. Если оно линейно устойчиво, то спектр оператора линеаризации совокупной системы, ограниченного на подпространство, соответствующее какой-либо из отсутствующих в этом положении компонент, будет лежать строго внутри левой полуплоскости, в то время как само нетривиальное распределение сохранившегося вида будет элементом ядра этого оператора, так что относящееся к этому виду максимальное собственное значение будет максимальным по отношению к соответствующим величинам для других видов.

Итак, пусть стационарное решение $\bar{u}_{\bar{\lambda}}(x)$ задачи (4.1), (3.2) является собственной функцией оператора $L_{\bar{\lambda}}$ правой части (4.1), соответствующей максимальному собственному значению $\kappa(\bar{\lambda})$, равному нулю. При этом другой выбор значений популяционных параметров $\lambda \neq \bar{\lambda}$ должен давать отрицательное $\kappa(\lambda)$ в силу предположения об исчезновении соответствующих им видов, так что

$$\kappa(\lambda) \leq \kappa(\bar{\lambda}) = 0, \quad \lambda \in \Lambda. \quad (4.3)$$

Чтобы вместо двухпараметрического семейства Λ параметров $\{e, b\}$ ограничиться однопараметрическим семейством, следует выделить какую-либо взаимосвязь, определяемую условием типа равенства. Если получаемое в результате такой операции семейство может быть однозначно охарактеризовано одним параметром (например, b), то именно по отношению к нему можно будет решать оптимизационную задачу (4.3), подставив вытекающее из связи выражение для второго параметра.

Для установления такой взаимосвязи воспользуемся принципом “сохранения энергии” для индивидуальной особи популяции. Имеется в виду следующее. Общее количество энергоресурса, получаемого отдельной особью у сходных (т.е. описываемых параметрами из Λ) видов, считается постоянным. Часть его идет на поддержание основного обмена, часть – на выполнение основных индивидуальных функций, часть – на процесс адаптации в случае приближения к границе гомеостаза и часть – на выполнение популяционных (репродуктивных) функций. Если все части, кроме последних двух, характеризуемых, соответственно, параметрами b и e , считать неизменными, то означенным выше условием типа равенства следует считать постоянство некоторой функции $P(e, b)$, монотонно возрастающей по e и b .

Пусть K_1 – удельные энергозатраты на воспроизводство, K_2 – на восстановление ресурса, затраченного на адаптацию в условиях нахождения в пограничной зоне (т.е. в области $\Omega_\delta = \{x \in \Omega: d(x, \partial\Omega) < \delta\}$). Считая, что затраченный ресурс пропорционален среднему времени, проведенному одной особью в указанной зоне, которое, в свою очередь, пропорционально доле индивидуумов, находящихся в ней, мы можем записать

$$P(e, b) = K_1 e + K_2 b R_\delta(b) = \text{const}, \tag{4.4}$$

где

$$R_\delta(b) = U_b^\delta / U_b, \quad U_b^\delta = \int_{\Omega_\delta} \bar{u}_b(x) dx, \quad U_b = \int_{\Omega} \bar{u}_b(x) dx,$$

$\bar{u}_b(x)$ – положительное стационарное решение линейной задачи (4.1), (3.2), полученное для некоторого подходящего значения постоянного параметра e . Поскольку для оператора L_λ

$$\kappa(e, b) = \kappa(0, b) + e, \tag{4.5}$$

то, в силу приведенных выше рассуждений, такое значение e определяется единственным образом (поэтому вместо $\bar{u}_\lambda(x)$ с $\lambda = \{e, b\}$ мы пишем $\bar{u}_b(x)$).

Возникающая задача поиска оптимального значения b сводится, таким образом, к поиску $\bar{\lambda}$ из (4.3) при ограничениях (4.4). Исключая из (4.4) параметр e , получаем с учетом (4.5) задачу

$$F(b) = K_1 \kappa(0, b) - K_2 b R_\delta(b) \rightarrow \max_b \tag{4.6}$$

с ограничением (4.2) для $\lambda = (0, b)$. Поскольку изменение параметра e не влияет на ее решение, мы можем выбрать его апостериорно равным $-\kappa(0, b)$, сводя тем самым (4.2) к стационарному варианту (4.1) при краевых условиях (3.2). Стационарное уравнение (4.1) с $e = -\kappa(0, b)$ имеет вид (далее $\Omega' = \Omega \setminus \Omega_\delta$, $\bar{u}(x) = \bar{u}_b(x)$)

$$\begin{aligned} a\Delta\bar{u}(x) - b\nabla\bar{u}(x) - \kappa(0, b)\bar{u}(x) &= 0, \quad x \in \Omega_\delta, \\ a\Delta\bar{u}(x) - \kappa(0, b)\bar{u}(x) &= 0, \quad x \in \Omega'. \end{aligned} \tag{4.7}$$

Условия склейки на $\partial\Omega'$ определяются непрерывностью функции $u(x)$ и равенством нулю потока через $\partial\Omega'$:

$$b(x)u(x) = a(\nabla u_+(x) - \nabla u_-(x), \nu(x)), \tag{4.8}$$

где $\nu(x)$ – единичный вектор внешней (по отношению к Ω') нормали к $\partial\Omega'$ в точке $x \in \partial\Omega'$,

$$\nabla u_\pm(x) = \lim_{\epsilon \rightarrow +0} \nabla u(x \pm \epsilon\nu).$$

Соотношение (4.8) можно получить интегрированием (4.7) по обеим малым полукрестностям $\partial\Omega'$, использованием теоремы Стокса и последующим сужением полученных соотношений на $\partial\Omega'$.

Математическая постановка задачи эволюционной оптимальности сводится, таким образом, к поиску значения параметра b , максимизирующего функционал (4.6), у которого входящие параметры таковы, что имеет место (4.7), (4.8) в $\partial\Omega'$ и (3.2) на $\partial\Omega$. При этом неизвестными являются также функции $\bar{u}(x)$ и $\kappa(0, b)$.

Если $(b, \bar{u}(x) = \bar{u}_b(x), \kappa(0, b))$ – решение поставленной задачи, то, с учетом линейности, из (4.8) получаем, что $\bar{u}(x)$ является также решением второго уравнения (4.7) при краевых условиях

$$((\nu(x), \nabla u(x)) + \alpha_b(x)u(x))|_{x \in \partial\Omega'} = 0 \tag{4.9}$$

с некоторой подходящей функцией $\alpha_b(x)$.

Решение поставленной задачи проведем для случая, когда область Ω является n -мерным ($n \geq 2$) шаром радиуса R . Такое ограничение носит исключительно технический характер и связано с возможностью одномерных (вдоль радиуса) рассмотрений в силу свойств симметрии решений.

Итак, пусть $\Omega = \{x : |x| \leq R\}$. Будем рассматривать решения поставленной задачи, зависящие только от $r = |x|$. Тогда вместо первого уравнения (4.7) в $\Omega_\delta = \{x : R_\delta \leq |x| < R, R_\delta = R - \delta\}$ имеем

$$au'' + a(n-1)u'/r - bu' - b(n-1)u/r - \kappa(0, b)u = 0 \quad (4.10)$$

с краевыми условиями на $\partial\Omega = \{x : |x| = R\}$

$$u(R) = 0 \quad (4.11)$$

вместо (3.2) и в $\Omega' = \{x : |x| \leq R_\delta\}$ вместо второго уравнения (4.7) имеем

$$au'' + a(n-1)u'/r - \kappa(0, b)u = 0 \quad (4.12)$$

с краевыми условиями на $\partial\Omega' = \{x : |x| = R_\delta\}$

$$u'(R_\delta) + \alpha_b u(R_\delta) = 0 \quad (4.13)$$

вместо (4.9). Здесь штрихом отмечена производная по r : $u' = \partial_r u$.

Вместо (4.8) получим

$$au'(r)|_{r=R_{\delta+0}} - bu(R_\delta) = au'(r)|_{r=R_{\delta-0}}. \quad (4.14)$$

Функция $\bar{y}_b(r)$ должна удовлетворять условиям (4.10)–(4.12), (4.14) и быть непрерывной на отрезке $[0, R]$, что, в частности, означает ее ограниченность в нуле. Интегрируя (4.10) по r от R_δ до R с весом r^{n-1} , получаем

$$r^{n-1}[au'(r) - bu(r)]|_{R_{\delta+0}}^R = \kappa(0, b)U_{\delta+}(u), \quad (4.15)$$

где

$$U_{\delta+}(u) = \int_{R_\delta}^R r^{n-1} u(r) dr.$$

Из (4.14) и (4.15) получаем

$$a[R^{n-1}u'(R) - R_\delta^{n-1}u'(R_{\delta-0})] = \kappa(0, b)U_{\delta+}(u). \quad (4.16)$$

Интегрируя (4.12) с весом r^{n-1} по отрезку $[0, R_\delta]$, получаем

$$aR_\delta^{n-1}u'(R_{\delta-0}) = \kappa(0, b)U_{\delta-}(u), \quad (4.17)$$

где

$$U_{\delta-}(u) = \int_0^{R_\delta} r^{n-1} u(r) dr,$$

откуда с учетом (4.16) находим

$$aR^{n-1}u'(R) = \kappa(0, b)U(u), \quad (4.18)$$

где

$$U(u) = U_{\delta-}(u) + U_{\delta+}(u) = \int_0^R r^{n-1} u(r) dr.$$

Из положительности $u(r)$ и (4.11) в силу (4.18) получаем неположительность $\kappa(0, b)$ для любых b . Покажем, что $\kappa(0, b) < 0$ для любого конечного $b \geq 0$. Действительно, в силу доказанного, альтернативой может быть только $\kappa(0, b) = 0$ при некотором b , что в силу (4.18) влечет $u'(R) = 0$, откуда в силу (4.10)–(4.12) вытекает $u(r) \equiv 0$, что противоречит предположению о нетривиальном выборе неотрицательного $u(r)$.

Обозначим теперь через $\bar{\kappa}(\alpha_b)$ максимальное собственное значение к краевой задачи (4.12), (4.13) в области Ω' . Из вариационных свойств собственных значений вытекает монотонное убывание функции $\bar{\kappa}$, так что $\bar{\kappa}(\alpha_b) \geq \bar{\kappa}(\infty) = \kappa_m > -\infty$, где κ_m – максимальное собственное значение

однородной краевой задачи Дирихле для уравнения (4.12) в области Ω' . Поскольку α_b в (4.13) выбирается так, чтобы $\bar{\kappa}(\alpha_b) = \kappa(0, b)$, то приведенное рассуждение позволяет установить следующие априорные оценки:

$$-\infty < \kappa_m \leq \kappa(0, b) < 0 \quad \forall b \geq 0. \tag{4.19}$$

Дальнейшие рассуждения направлены на получение верхних и нижних оценок функции $\kappa(0, b)$.

Во-первых, заметим, что функция $\kappa(0, b)$ является непрерывной по аргументу b . Это следует, например, из непрерывности точечного спектра оператора по отношению к подчиненным ему возмущениям (см. [9]).

Во-вторых, в силу (4.19) и указанной непрерывности, для любого $B > 0$ найдется $\varepsilon(B) > 0$ такое, что

$$\kappa(0, b) < -\varepsilon(B) < 0 \quad \forall b \in [0, B]. \tag{4.20}$$

Выберем B так, чтобы

$$B(n-1) > -R\kappa_m. \tag{4.21}$$

Тогда в силу (4.19) имеем

$$b(n-1) > -r\kappa(0, b) \quad \forall b > B, \quad r \leq R. \tag{4.22}$$

Фиксируем теперь $v_0 = -au'(R) > 0$ и рассмотрим систему

$$\partial_y w = v/a, \quad \partial_y v = (bq + \kappa)w + (q - b/a)v \tag{4.23}$$

с $w(y) = u(R - y)$, $q = (n - 1) / (R - y)$, $\kappa = \kappa(0, b)$ и начальными условиями

$$w(0) = 0, \quad v(0) = v_0 \tag{4.24}$$

на отрезке $y \in [0, \delta]$. Эта система получена из уравнения (4.10) заменой переменной $r = R - y$ с учетом (4.11). В случае выполнения (4.21), (4.22) она сохраняет положительный квадрант $\{w \geq 0, v \geq 0\}$ фазовой плоскости, что позволяет находить для ее решений верхние и нижние оценки:

$$w_-(y) \leq w(y) \leq w_+(y), \quad v_-(y) \leq v(y) \leq v_+(y), \tag{4.25}$$

где $(w_{\pm}(y), v_{\pm}(y))$ – соответственно, верхнее и нижнее решения системы (4.23), (4.24), полученные заменой в (4.23) величин q и κ на, соответственно, q_{\pm} и κ_{\pm} , где $q_+ = (n - 1)/R_{\delta}$, $q_- = (n - 1)/R$, $\kappa_+ = 0$, $\kappa_- = \kappa_m$.

Система (4.23), (4.24) имеет с $q = \text{const}$ решение вида

$$w(y) = (sb)^{-1} v_0 (e^{\lambda_1 y} - e^{\lambda_2 y}), \tag{4.26}$$

где $s = [(a^{-1} + q/b)^2 + 4\kappa/(ab)]^{1/2}$, $\lambda_{1,2} = (b/a - q \pm bs)/2$.

Решение для $w_{\pm}(y)$ получается из (4.26) заменой q и κ на q_{\pm} и κ_{\pm} соответственно. Нетрудно видеть, что в силу (4.21), (4.22) будет выполнено неравенство $\lambda_1(\pm)\lambda_2(\pm) < 0$.

Теперь можно построить верхнюю и нижнюю оценки U^{\pm} для функции $U(u)$ из (4.18).

Начнем с нижней оценки. В качестве таковой для $U_{\delta+}$ из (4.15) можно взять $U_{\delta+}^- = 0$. Для оценки $U_{\delta-}$ из (4.17) заметим, что, согласно принципу максимума для эллиптических уравнений, положительности u и (4.18), $u(r) \geq u(R_{\delta})$ при $r \in [0, R_{\delta}]$, так что, с учетом (4.25), (4.26),

$$U_{\delta-}(u) \geq \int_0^{R_{\delta}} r^{n-1} u(R_{\delta}) dr \geq w_-(\delta) R_{\delta}^n / n \geq v_0 C_- \exp(\lambda_1^- - \varepsilon b),$$

где $\varepsilon > 0$ может быть выбрано произвольно малым, $\lambda_1^- = L_- b + O(1)$ при $b \rightarrow \infty$, $L_- > 0$; $C_- > 0$ зависит только от выбора ε , B и входных параметров (то же относится и ко всем последующим C с другими индексами). Итак, имеем

$$U(u) \geq v_0 C_- \exp[(L_- - \varepsilon)b + O(1)]. \tag{4.27}$$

Для верхних оценок имеем, в силу (4.25), (4.26),

$$U_{\delta+}^+ = \int_0^{\delta} (R-y)^{n-1} w(y) dy \leq R^{n-1} \int_0^{\delta} w_+(y) dy \leq v_0 C_+^+ \exp(\lambda_1^+ + \varepsilon b),$$

где $\varepsilon > 0$ произвольное, $\lambda_1^+ = l_+ b + O(1)$ при $b \rightarrow \infty$, $l_+ > 0$.

Для оценки сверху $U_{\delta-}$ представим $u(r)$ в области $r \in [0, R_{\delta}]$ в виде $U(r) = u(R_{\delta}) + z(r)$. Как мы видели, $u(R_{\delta}) \leq w_+(\delta)$, а $z(R_{\delta}) = 0$, $z(r) \geq 0$, $r \leq R_{\delta}$, так что $z'(R_{\delta}) \leq 0$. Кроме того, в силу (4.16) и (4.19), для $z'(R_{\delta}) = u'(R_{\delta} - 0)$ имеем $-z'(R_{\delta}) \leq v_0(R_{\delta}/R)^{n-1}/a = C_- v_0$. Более того, функция $z(r)$ выпукла, поскольку $\Delta z(r) \leq 0$, так что $z(r) \leq C_- v_0(R_{\delta} - r)$, $r \in [0, R_{\delta}]$. Интегрирование последнего неравенства с весом r^{n-1} по $[0, R_{\delta}]$ задает верхнюю оценку части $U_{\delta-}$, соответствующую z , через v_0 и входные данные.

Построение верхней оценки для

$$\int_0^{R_{\delta}} r^{n-1} u(R_{\delta}) dr$$

принципиально ничем не отличается от построения нижней оценки для $U_{\delta-}(u)$ (см. выше). Поэтому для $U_{\delta-}(u)$ имеем $U_{\delta-}(u) \leq v_0 \{ C_+^- \exp(\lambda_1^+ + \varepsilon b) + C_- z R_{\delta}^{n+1} / [n(n+1)] \}$; так что окончательно

$$U(u) \leq v_0 C_+ \exp[(l_+ + \varepsilon)b + O(1)]. \quad (4.28)$$

Из (4.27) и (4.28) с учетом (4.18) получаем

$$\exp[(-l_+ - \varepsilon)b + O(1)] \leq |\kappa(0, b)| \leq \exp[(-l_- + \varepsilon)b + O(1)]. \quad (4.29)$$

(Здесь мы уже не пишем константы перед экспонентами, загоняя их в символы $O(1)$.) Эти неравенства выполнены для достаточно больших b (по крайней мере, больших B , где B из (4.22)).

Из (4.29) и (4.20) с учетом (4.19) следует, что при фиксированном K_2 и неограниченно возрастающем K_1 в (4.6) значение параметра b , при котором достигается максимум функции $F(b)$, будет неограниченно увеличиваться, а соответствующее ему значение $\kappa(0, b)$ стремиться к нулю. Поскольку при этом α_b из (4.13) экспоненциально убывает (ибо $\alpha_b = -u'(R_{\delta})/u(R_{\delta}) \leq C_- v_0 \exp[(l_- - \varepsilon)b + O(1)]$), то краевые условия (4.13) будут все в большей степени приближаться к краевым условиям непроницаемости.

Биологический смысл увеличения коэффициента K_1 при фиксированном K_2 заключается в увеличении “стоимости” репродуктивного процесса по сравнению с затратами на адаптацию. Если для малых его значений максимум функции $F(b)$ может достигаться при малом b (возможно, даже равном нулю), что означает невыгодность (в энергетическом смысле) затрат на адаптацию в ущерб плодовитости, то при большом K_1 применение защитных механизмов, означающих увеличение b , является более эффективным. На многочисленных биологических примерах, подтверждающих эти качественные выводы, мы останавливаться не будем.

Далее заметим, что второй член в (4.6) был выписан только в качестве возможного примера. Его вид ни в каких дальнейших рассуждениях не фигурировал (нам потребовалась только его непрерывность на всей полуоси $b \geq 0$). Более детальные рассмотрения показывают, что та его форма, которая была использована в (4.6), позволяет находить для каждого конкретных $K_{1,2}$ некоторое конечное $b \geq 0$, реализующее максимум в (4.6). При другом выборе второго члена в (4.6) (например, в случае, когда он выходит на константу при $b \rightarrow \infty$ быстрее, чем $\exp[-(l_+ - \varepsilon)b]$), можно добиться того, что максимум $F(b)$ достигается при $b \rightarrow \infty$ для конечных K_1 . Такой вариант соответствует реализации (в смысле финальной стадии эволюционного процесса) краевых условий непроницаемости с чистом виде. Случай произвольного вида этого члена фактически уже был рассмотрен и проинтерпретирован выше. В дальнейшем будут использоваться краевые условия непроницаемости в качестве удобной аппроксимации более реалистичных однородных условий для третьей краевой задачи; при этом подразумевается высокая стоимость энергозатрат на процесс биологического воспроизводства в популяции.

Приведем некоторые соображения, позволяющие объяснить полученные результаты “на пальцах” и прийти к некоторым дополнительным выводам, которые нам понадобятся ниже.

Увеличение (до бесконечности) параметра адаптации b с точки зрения возникающей в Ω' краевой задачи (4.7), (4.9) означает, как мы видели на разобранным примере, уменьшение (до нуля) абсолютной величины максимального собственного значения $\kappa(0, b)$, остающегося отрицательным при конечных b . Эта отрицательность имеет естественный биологический смысл, означающий, что допускается только выход из области Ω' (или, более точно, превышение числа особей, параметры которых покидают область Ω' , над числом тех, параметры которых попадают в нее извне). В такой интерпретации изменение знака κ было бы биологически бессмысленным. Это означало бы возможность обратного преимущественного перехода границы области гомеостазиса, т.е. превращение мертвых в живых. Для разобранным примера неравенство (4.19), как мы помним, вытекало из неотрицательности решения и нулевых граничных условий для области $\Omega \supset \Omega'$. Для этого же примера, как нетрудно видеть, $\alpha_b \geq 0$, что также означает возможность направления потока только наружу, но уже в каждой точке границы. Беря в качестве исходной гипотезу о возможности только таких краевых условий, при которых поток через границу в каждой точке направлен только наружу, мы можем использовать ее и для уравнений, отличающихся от (4.8) включением в левую часть конвективных членов. Как нетрудно видеть, неотрицательность α_b вдоль всей границы $\partial\Omega'$ является достаточным условием для неположительности $\kappa(0, b)$, так что для дальнейших рассуждений мы можем ограничиться только последней, более сильной гипотезой.

Если принять на вооружение эту дополнительную гипотезу, а вместо параметра b варьировать функцию $\alpha_b(s)$ из (4.9), $s \in \partial\Omega$, однозначно выражавшуюся в предыдущих рассмотренных через b в каждой точке s (такой подход, конечно, существенно расширил бы пространство варьируемых переменных, подлежащих вычислению из принципов эволюционной оптимальности, что в терминах адаптационных механизмов было бы эквивалентно замене поиска одного параметра b у функции $b(x) = b\nabla\partial(x, \partial\Omega)$ на поиск произвольной градиентной функции) с тем, чтобы получить максимум функции $P = K_1\kappa(\alpha) + K_2f(\alpha)$, где $\alpha = \alpha(s)$ из (4.9), а f – подходящим образом определенный функционал, то при ограниченном K_2 и неограниченном возрастающем K_1 можно было бы установить, что оптимальные $\alpha(s)$ вели бы себя таким образом, чтобы $|\kappa(\alpha(s))|$ убывал до нуля с ростом K_1 . Таким образом, при очень большой стоимости воспроизводства (большом K_1) эволюционно оптимальными являются краевые условия, близкие к условиям непроницаемости (совпадающие с ними в пределе при $K_1 \rightarrow \infty$). Напомним, что условия непроницаемости – это такие краевые условия, при которых поток через границу равен нулю. Поскольку, в силу гипотезы, поток через границу направлен только наружу, то, будучи непрерывной функцией от точки границы для указанной асимптотики, он должен стремиться к нулю (поскольку в противном случае κ не будет убывать до нуля – это следует из интегрирования конвективного аналога уравнения (4.8) по области Ω).

5. ИЗМЕНЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК В СЛУЧАЕ НЕПРОНИЦАЕМОСТИ ГРАНИЦ

Рассмотрим пример изменения корреляционных характеристик у системы частиц, совершающих случайные блуждания в выпуклой ограниченной области с гладкой непроницаемой границей, в случае возникновения направленного сноса. Как мы видели выше, такая система может быть описана уравнением (3.1), в котором параметры a и b могут считаться постоянными. При этом диффузионный параметр $a > 0$ характеризует интенсивность случайных блужданий, а параметр b – вектор сноса.

Поскольку для уравнения (3.1) поток характеризуется величиной $bu - a\nabla u$, то условие непроницаемости границы имеет вид

$$(bu - a\nabla u, \nu)|_{\partial\Omega} = 0, \tag{5.1}$$

где ν – вектор внешней нормали к точке границы $\partial\Omega$ области $\Omega \subset \mathbb{R}^n$.

Пусть $s(b) \in \partial\Omega$ – такая точка границы, что $\cos(b, \nu(s(b))) = 1$, т.е. векторы b и $\nu(s(b))$ параллельны. Поскольку область Ω выпуклая, а граница $\partial\Omega$ гладкая, то для любого вектора $b \in \mathbb{R}^n$ точка $s(b)$ существует, и только одна, в случае общего положения (поскольку множество векторов b , доставляющих такую единственность, является открытым всюду плотным множеством, то в случае ее нарушения вектор b всегда можно сколь угодно мало “пошевелить” по его направлениям, чтобы избавиться от этого нарушения).

Рассмотрим такой грубый случай: точка $s(b)$ является точкой Морса для $\partial\Omega$, т.е. если ввести в \mathbb{R}^n ортогональную систему координат с центром в $s(b)$ с компонентами (x_1, \dots, x_n) так, чтобы $-x_n$ было направлено вдоль b , то в окрестности $s(b)$ граница $\partial\Omega$ может быть представлена в виде

$$\partial\Omega = \left\{ x: x_n = \sum_{i=1}^{n-1} a_i x_i^2 + o(x^2) \right\},$$

где все $a_i > 0$ в силу выпуклости. В дальнейших рассуждениях будем игнорировать слагаемое $o(x^2)$, что допустимо в тем большей степени, чем больше по абсолютной величине вектор b , поскольку с его ростом масса (т.е. интеграл от плотности u по некоторому локальному объему в области Ω) все в большей степени будет концентрироваться в окрестности точки $s(b)$.

В случае возникновения устойчивого распределения решение задачи (3.1), (5.1) не будет зависеть от времени, так что мы можем ограничиться стационарным уравнением

$$a\Delta u - (b, \nabla u) = 0. \quad (5.2)$$

Решение задачи (5.2), (5.1) будем рассматривать в области

$$\Omega = \{x: x_n \geq A(x')\}, \quad \text{где } x' = (x_1, \dots, x_{n-1}), \quad A(x') = \sum_{i=1}^{n-1} a_i x_i^2.$$

Его можно искать в виде $u(x) = v(x_n)$, так что для $v(x_n)$ имеем

$$a v'' - b v' = 0, \quad x_n \geq A(x'), \quad -a v' + b v = 0, \quad x_n = A(x'). \quad (5.3)$$

В (5.3) первое уравнение вытекает из (5.2), а второе – из (5.1). Поскольку первое получается из второго формальным дифференцированием, то вся система (5.3) эквивалентна ее второму уравнению, рассматриваемому уже во всей области $x_n \geq A(x')$. Последнее имеет решение вида

$$v(x_n) = v_0 \exp(-b x_n / a). \quad (5.4)$$

Далее для расчета коэффициентов корреляции будем выбирать в качестве функции вероятностного распределения найденное решение $u(x)$. Заметим, что в вероятностной интерпретации функция $u(x)$ должна быть нормированной, т.е. $\int_{\Omega} u(x) dx = 1$, чего всегда можно добиться в силу линейности задачи (5.2), (5.1).

Поскольку предлагаемое последующее рассмотрение является элементарным, но очень громоздким в случае произвольной размерности n , то для упрощения выкладок и большей наглядности ограничимся случаем $n = 2$. Тогда мы можем полагать $x = x_n$, $y = x'$, так что $\Omega = \{(x, y): x \geq \alpha y^2\}$. Выберем пару переменных μ и η , линейно зависящих от x и y , так что $(\mu, \eta)^T = U(x, y)^T$. Будем считать, что матрица U ортогональна, т.е. $U^{-1} = U^T$. Это означает, что ортогональный репер (μ, η) получается из репера (x, y) поворотом на некоторый угол φ , так что если $U = \|m_{i,j}\|_{i,j=1,2}$, то $m_{11} = m_{22} = \cos \varphi = c$, $m_{21} = -m_{12} = \sin \varphi = s$.

Наша последующая цель – определить зависимость коэффициента корреляции между μ и η от величины b . Коэффициент корреляции будем рассчитывать по формуле

$$K(\mu, \eta) = M[(\mu - M\mu)(\eta - M\eta)] / \{M[(\mu - M\mu)^2]M[(\eta - M\eta)^2]\}^{1/2} \quad (5.5)$$

при условии нормировки $M1 = 1$. Здесь M – линейный интегральный оператор вида

$$M\psi(x, y) = \int_{\Omega} \psi(x, y) u(x, y) dx dy,$$

где $u(x, y)$ – решение задачи (5.2), (5.1).

В соответствии с (5.4), при $v_0 = 1$ имеем $u(x, y) = u(x) = \exp(-\gamma x)$, где $\gamma = b/a$. Из (5.5) видно, что выбор начала координат для системы $\{\mu, \eta\}$ не имеет значения, выражение для $K(\mu, \eta)$ не изменится при его перемещении. Поэтому полагаем, что оно совпадает с началом координат системы $\{x, y\}$.

Все дальнейшие выкладки базируются на следующем соотношении (см. [10, 3.381.4]):

$$M_{k,l} = M(x^k y^l) = \begin{cases} \int_0^\infty x^k e^{-\gamma x} \int_{-(x/a)^{1/2}}^{(x/a)^{1/2}} y^l dx dy = 0, & l \text{ нечетно,} \\ 2\Gamma(v)/[(l+1)\alpha^{(l+1)/2}\gamma^v], & v = k+1+(l+1)/2, \quad l \text{ четно.} \end{cases} \quad (5.6)$$

В (5.6) величины k, l целые неотрицательные, гамма-функция вычисляется только в полуцелых точках:

$$\Gamma(n+1/2) = (2n-1)!!\pi^{1/2}/2^n$$

(напомним, что $(2n-1)!! = 1 \cdot 3 \cdot 5 \cdot \dots \cdot (2n-1)$). Введем также обозначение $M_k = M_{k0}$. Нетрудно видеть, что $M\mu = m_{11}M_1, M\eta = m_{21}M_1, M(\mu - M\mu^2) = m_{11}^2(M_2 - M_1^2) + m_{12}^2M_{02}, M(\eta - M\eta)^2 = m_{21}^2(M_2 - M_1^2) + m_{22}^2M_{02}, M[(\mu - M\mu)(\eta - M\eta)] = m_{11}m_{21}(M_2 - M_1^2) + m_{12}m_{22}M_{02}$.

Положим $\Gamma_l = \Gamma(l/2), l$ целое. Тогда $M_{00} = 2\Gamma_3/(\alpha\gamma^3)^{1/2}$. Это равенство при условии нормировки $M_{00} = 1$ дает $(\alpha\gamma^3)^{1/2} = 2\Gamma_3$, так что с учетом (5.6) получаем

$$M_1 = \Gamma_5/\Gamma_3\gamma, \quad M_2 = \Gamma_7/\Gamma_3\gamma^2, \quad M_{02} = \Gamma_5/(\alpha\Gamma_3).$$

Положим

$$M' = M_2 - M_1^2 = (\Gamma_7\Gamma_3 - \Gamma_5^2)/\gamma^2\Gamma_3^2 > 0.$$

Тогда для $K(\mu, \eta)$ имеем

$$K(\mu, \eta) = cs(M' - M_{02})/[(c^2M' + s^2M_{02})(s^2M' + c^2M_{02})]^{1/2}.$$

Видно, что знаменатель здесь заключен между M' и M_{02} . В числителе выражение $M' - M_{02} = (\alpha\gamma^2\Gamma_3^2)^{-1}[(\Gamma_7\Gamma_3 - \Gamma_5^2)\alpha - \gamma\Gamma_3\Gamma_5]$ меняет знак при возрастании γ (а значит, и b) от 0 до ∞ . В частности, при $cs > 0$ (например, когда угол ϕ острый) $K(\mu, \eta)$ пробегает значения от 1 (при $\gamma \rightarrow 0$) до -1 (при $\gamma \rightarrow \infty$). Изменение α от 0 до ∞ при фиксированном γ дает противоположный эффект. В случае $cs < 0$ (тупой угол ϕ) направление изменения коэффициента корреляции меняется на противоположное.

Пример: $\phi = \pi/4$. Тогда $c = s = 1/2^{1/2}, K(\mu, \eta) = (M' - M_{02})/(M' + M_{02}) = [\alpha(\Gamma_7\Gamma_3 - \Gamma_5^2) - \gamma\Gamma_3\Gamma_5]/[\alpha(\Gamma_7\Gamma_3 - \Gamma_5^2) + \gamma\Gamma_3\Gamma_5] \rightarrow 1$ при $b \rightarrow 0$ ($\alpha \rightarrow \infty$) и стремится к -1 при $b \rightarrow \infty$ ($\alpha \rightarrow 0$).

Замечание. Сходимость $K \rightarrow 1$ при $b \rightarrow 0$ является артефактом параболической аппроксимации границы области в окрестности экстремальной (относительно направления вектора сноса) точки. Как отмечалось выше, эта аппроксимация тем точнее, чем больше b . При $b \rightarrow 0$ существенное влияние на K оказывает форма области. Так, например, в случае, когда Ω – круг, при $b = 0$ для ортогональных μ и η имеем $K(\mu, \eta) = 0$. Поскольку малая дуга окружности достаточно точно в окрестности одной из своих точек аппроксимируется подходящей параболой, то для такой области мы будем наблюдать увеличение абсолютной величины коэффициента корреляции от 0 до 1.

Вполне естественно ожидать аналогичное поведение для абсолютной величины и при выборе областей другой геометрической формы. В случае пространства более высокой размерности аналогом этой величины являются функции веса корреляционного графа, которые и вычисляются в натуральных экспериментах на конкретных объектах.

6. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИМЕРЫ

Рассмотрим два примера применения результатов предыдущих разделов к конкретным биологическим системам.

1. Исследовалось влияние сильного внешнего воздействия на антиоксидантную систему (АОС) организма кролика. АОС – это система, участвующая в нейтрализации токсического действия свободных радикалов и некоторых других соединений на органы и ткани живых организмов.

мов. В качестве внешнего воздействия опытная группа кроликов подвергается огромной холестериновой нагрузке (количество холестерина превышает его значение при обычном рационе кроликов примерно в 10 раз). Контрольную группу кроликов кормят обычным пищевым рационом. После забития кроликов получают данные по различным биохимическим показателям в некоторых органах. В качестве биохимических показателей, характеризующих АОС, были взяты следующие: супероксиддисмутаза, каталаза, глутатионпероксидаза, диеновые конъюгаты, глутатионредуктаза, малоновые диальдегиды, витамины групп *A* и *E*. Исследование математической задачи, моделирующей динамику этих показателей, было проведено в работе [11]. В настоящей статье мы вычисляем вес корреляционного графа, рассчитываемого как сумма весов его ребер:

$$G = \sum_{|r_{i,j}| \geq 0.5} |r_{i,j}|,$$

где $r_{i,j}$ – коэффициент корреляции между i -м и j -м показателями. Принимались во внимание достоверные коэффициенты корреляции не ниже 0.5. Основной вывод, установленный при проведении корреляционного анализа, заключается в том, что у кроликов, подвергшихся внешней нагрузке, G примерно в 1.3 раза превосходит тот же показатель у кроликов, такой нагрузке не подвергавшихся. Данный результат вполне удовлетворительно согласуется с выводами предыдущих разделов об увеличении корреляционных взаимосвязей параметров организма при внешнем стрессе.

2. Исследовалось поведение различных видов растений в дубняке разной степени деградации (под воздействием вытаптывания). В качестве объектов выбраны популяции растений вороньего глаза, копытня, медуницы и зеленчука. В качестве исследуемых параметров были взяты следующие: высота побегов, длина корней, диаметр корней, число корней, площадь листвы, площадь корней и объем корней. Внешнее воздействие (вытаптывание) было двух видов: умеренное и сильное. Корреляционный анализ показал, что при умеренном вытаптывании вес корреляционного графа увеличился от 1.35 до 3.5 раза в зависимости от вида растений по сравнению с ненарушенным травяным покровом. При сильном вытаптывании G еще увеличился от 1.2 до 1.8 по сравнению с умеренным воздействием. Более подробно с результатами примера 2 можно ознакомиться в [12].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баевский Р.М. Прогнозирование состояний на границе нормы и патологии. М.: Медицина, 1979.
2. Крылов В.М., Вельтищев Ю.С., Петрушина А.Д., Чимаров В.М. Липидный обмен у детей. Красноярск: Медицина, 1985.
3. Панин Л.Е. Энергетические аспекты адаптации. Л.: Медицина, 1978.
4. Султанов Ф.Ф., Григорьев А.Г., Колояров П.Г. К оценке напряженности регуляторных механизмов при интенсивных тепловых воздействиях разной продолжительности // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. № 3. С. 3–8.
5. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат, 1982.
6. Горбань А.Н., Манчук В.Т., Петушкова Е.В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности // Пробл. экологич. мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1987. С. 187–198.
7. Сапожников А.Н., Смирнова Е.В., Булыгин Г.В., Скобелева С.Ю. Эколого-эволюционные основы корреляционной адаптометрии // Эволюционное моделирование и кинетика. Новосибирск: Наука, 1992. С. 220–242.
8. Разжевайкин В.Н. Устойчивость и эволюционная экстремальность: приложения квазилинейной теории к конкретным распределенным биологическим системам. М.: ВЦ РАН, 1994.
9. Като Т. Теория возмущений линейных операторов. М.: Мир, 1973.
10. Градштейн И.С., Рыжик И.М. Таблицы интегралов, сумм, рядов и произведений. М.: Наука, 1971.
11. Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И., Мальцев Г.Ю. Моделирование метаболических процессов, связанных с факторами среды. М.: ВЦ РАН, 1994.
12. Карманова И.В., Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Применение методики корреляционной адаптометрии к оценке реакции травянистых видов к стрессовым нагрузкам // Докл. РАН, Сер. биол. 1996. Т. 346. № 3. С. 424–426.