ПРИЛОЖЕНИЕ. КИНЕТИКА ОТБОРА

П. 1. ДЕМОН ДАРВИНА

◆

Хорошо известен демон Максвелла. Он придуман для мысленного эксперимента, состоящего в том, что демон пропускает из одного сосуда с газом в другой только быстрые молекулы, а обратно — только медленные. Тем самым этот демон понижает энтропию, не совершая сколько-нибудь заметной работы. Известна и разгадка этого парадокса — при наличии демона газ уже не образует изолированную систему. Если энтропия газа понижается, то энтропия демона должна возрастать, а энтропия системы «газ + демон», по крайней мере, не уменьшаться. Трудно вычислить энтропию демона, но если заменить его на какое-либо механическое устройство, то подсчет станет возможным. Прекрасный пример такого подсчета дал в своих лекциях Р. Фейнман [1], заменив демона прозаическим храповиком с собачкой. Оказалось, что суммарная энтропия в этом случае действительно растет, как ей и положено.

А. Азимову [2] принадлежит образный термин «демон Дарвина» для описания роли естественного отбора в эволюции живых организмов. Аналогия демона Максвелла и демона Дарвина состоит в следующем. Ошибки при передаче наследственной информации неизбежны. Большинство таких ошибок ведет к ухудшению. Если бы не было отбора, то беспорядок, возникающий в результате мутаций, все возрастал бы от поколения к поколению. Этот процесс, кстати, можно описать как повышение статистической энтропии. Естественный отбор является тем демоном, который отбирает одни варианты, отбрасывает другие и в целом не дает статистической энтропии чрезмерно возрастать.

Цель этого приложения — изложить основные математические результаты о динамике естественного отбора. Автор полагает, что динамика отбора может рассматриваться как ветвь неравновесной термодинамики. Основная черта живого — размножение, производство себе подобных, поэтому одним из средств понять динамику отбора является изучение кинетики больших автокаталитических систем, которое и предпринято ниже.

Многие идеи в следующем изложении принадлежат Дж. Б. С. Холдейну [3, 4]. Позднее они неоднократно переоткрывались [5, 6]. Значительная часть приводимых результатов впервые опубликована в работе [7]. Ряд важных случаев с большим числом экологических примеров независимо разобран в монографии

Ф. Н. Семевского и С. М. Семенова [8] (см. также [9—11]). Своим интересом к этим задачам автор обязан В. А. Охонину.

Начиная с раздела П.3 изложение становится более математизированным, чем в основном тексте книги, однако большинство необходимых сведений все же не выходит за рамки глав 1 и 5 книги Л. В. Канторовича и Г. П. Акилова [12].

П.2. НАСЛЕДУЕМЫЕ ПЕРЕМЕННЫЕ

Ясное и однозначное понимание важнейшего для биологии явления наследования пока не достигнуто, несмотря на значительные успехи. Несколько упрощая, можно сформулировать ядро наиболее узкой из распространенных точек зрения следующим образом. Существуют дискретные единицы наследственной информации, однозначно связанные со своими материальными носителями — генами. Гены отождествляются с определенными участками нуклеиновых кислот. За редким исключением гены передаются от родителей потомкам без изменений. Все остальное не наследуется.

Такое или близкое понимание наследования упускает из виду многие свойства, которые в естественных условиях передаются по наследству и соответственно подвержены действию отбора, хотя генетически не предопределены. Проще всего привести пример из области этологии — передаваемые от поколения к поколению формы поведения могут и не быть «зафиксированными в генах». Есть и более интригующие примеры биологического характера [13, 14], связанные отчасти с известной дискуссией о наследовании приобретенных признаков. Дальнейшее не имеет никакого отношения к этой дискуссии. Естественный отбор действует на свойства, которые, мало изменяясь, передаются от особи к особи, от поколения к поколению, независимо от механизма передачи. Наша цель — изучение отбора, поэтому далее принята очень широкая трактовка наследования.

Попытаемся определить наследование с помощью соображений о характерных временах. Сначала договоримся толковать понятие «свойство особи» достаточно широко, чтобы можно было говорить, например, о свойстве «иметь в хромосомах такой-то ген» или «иметь возможность родить ребенка с данным признаком в фенотипе». Естественно, предполагается, что наличие или отсутствие любого свойства допускает в принципе экспериментальную проверку. Пусть τ — некоторый масштаб времени. Наиболее интересен тот случай, когда τ значительно превосходит время жизни особи или, слабее, время достижения репродуктивного возраста — впрочем, обычно это величины одного порядка. Будем считать *свойство наследуемым*, если из отсутствия обладающих им особей в начальный момент времени в изолированной популяции следует, что за время $\leqslant\tau$ такие особи и не появятся с вероятностью, близкой к 1.

Прежде чем обсуждать содержательный смысл этого определения, подчеркнем, что оно во многом неформально, как и большинство определений в естественных науках. Наивно было бы полагать, что такую науку, как биология, можно изложить на формальном языке, давая определения той степени однозначности, которая принята в математике. Самое слабое место в приведенном определении — неясность термина «изолированная». Тут есть близкая аналогия с такой хорошо разработанной и в высшей степени формализованной наукой, как механика Ньютона. Если при выборе систем отсчета, в которых справедливы законы механики, не обращаться к конкретным физическим телам, например к неподвижным звездам, как, по сути, делал Ньютон, и пытаться тем не менее дать конструктивный критерий выбора таких систем, то обязательно возникают сложности, вызванные отсутствием критерия изолированности. Все определения инерциальных систем отсчета [15—17] связаны в конечном итоге с тем, что в них если воздействием на данное тело других тел можно пренебречь, то тело движется равномерно и прямолинейно. Использование внешне более точных формулировок типа: «если сумма действующих сил равна нулю, то...»— логически не вполне оправдано, так как сила определяется через ускорение, измеренное в инерциальной системе отсчета. Возможность пренебречь воздействием других тел на движение данного — изолированность невозможно установить, если не знать законов взаимодействия. Но, строго говоря, выяснить эти законы можно, только имея в своем распоряжении инерциальные системы отсчета, в которых ускорение обусловлено взаимодействием. Налицо порочный круг: чтобы установить законы взаимодействия, необходимо иметь критерии инерциальности системы отсчета, а для получения таких критериев нужно знать законы взаимодействия. Однако этот порочный круг не помешал механике успешно развиваться. Дело в том, что во многих отношениях уже система отсчета, связанная с Землей, достаточно инерциальна, система, связанная с Солнцем,— тем более. Воспользовавшись этим, можно было изучать законы механики уже в системе отсчета Земли, вводя при необходимости поправки на неинерциальность. Механика демонстрирует нам метод борьбы с подобными формальными неувязками в определении изолированности — метод последовательных приближений.

В рассматриваемом определении наследования изолированность в конечном итоге означает, что материальные носители свойства не могут проникнуть извне. Что это за носители и какими они могут быть — на этот вопрос не существует общего ответа. Детально изучая механизм осуществления интересующего нас свойства, с одной стороны, и накапливая знания о воможных носителях наследуемых свойств — с другой, мы будем приближаться к пониманию того, какие системы при изучении данного свойства можно считать изолированными, изолированность каких сомнительна, а какие заведомо не изолированы. Подчеркнем, что для многих наследуемых свойств следует различать само свойство и его явное внешнее проявление: бациллоносительство и болезнь, наличие гена и его фенотипическое проявление и др.

Введенное определение наследуемого свойства негативно и состоит в отрицании возможности его «самозарождения». Именно «несамозарождаемость»— основное отличие наследуемых свойств от ненаследуемых. Заметим, что сформулированному определению удовлетворяет, например, свойство человека «быть больным гриппом». Так, если создать популяцию здоровых людей, изолированную от всех носителей вирусов гриппа барьером, непроницаемым для вируса, то никто из этих людей гриппом не заболеет, вирус самозародиться не может (напомним, что рассматриваются процессы, длительность которых ограничена сверху временем τ, а невозможность события означает малую вероятность его реализации за это время).

Можно было бы избавиться от подобных инфекционных примеров наследования, потребовав дополнительно, например, чтобы из наличия у особи наследуемого свойства вытекало его наличие по крайней мере у одного из ее родителей, с очевидным переносом этого требования и на случай бесполого размножения (напомним, что «свойства» трактуются очень широко). Однако подобное требование прямого наследования слишком ограничительно. Оно исключает, например, передачу наследственной информации с помощью плазмид [18], так как перенос плазмиды от клетки к клетке может происходить не только при делении от родительской клетки к дочерним, но и при коньюгации — см. [18].

Перенос плазмиды с помощью коньюгации напоминает передачу инфекции, заражение. Трудно придумать разумное общее определение наследуемости, которое бы включало передачу наследственной информации с помощью плазмид, но исключало бы из числа наследуемых свойств «быть больным инфекционным заболеванием». Да и не нужно, а этот факт следует принять к сведению.

Итак, если подходить к появлению наследования феноменологически, то получаем несколько увеличенный список наследуемых свойств. Если же подходить к наследованию со стороны материальных носителей наследственной информации, то возникает риск излишне сузить этот список, исключив те свойства, для которых материальный носитель наследственной информации еще не описан, а также такие явления, как наследование культуры.

Можно представить, что особи характеризуются набором значений ряда переменных. Те переменные, для которых свойство «значение переменной принадлежит данному множеству» наследуется, будем называть наследуемыми переменными. Обычно рассматриваются не все множества значений переменных, а некоторые их классы, чаще всего — измеримые и замкнутые множества. Примером наследуемой переменной может служить последовательность нуклеотидов в молекуле нуклеиновой кислоты, рассматриваемая как слово в конечном алфавите. Ввиду большой длины этого слова может оказаться полезным приближение, в котором оно считается бесконечным. При большой частоте кроссинговеров молекулы ДНК уже не являются с достаточной точностью наследуемыми, и их место занимают супергены — участки, с малой вероятностью разрывающиеся при кроссинговерах и содержащие часто несколько генов.

П.3. ЭКСТРЕМАЛЬНЫЙ ПРИНЦИП

Простейший класс моделей, для которых можно выделить наследуемые переменные, строится так. Предполагается, что всё ненаследуемое не особенно существенно. Точнее, предполагается, что на интересующих нас временах по ненаследуемым свойствам устанавливается равновесие или (шире) перемешивание — так, чтобы можно было производить усреднение, исключая ненаследуемые свойства из уравнений. Для конкретных ситуаций это, несомненно, нуждается в обосновании.

Здесь мы запишем уравнения динамики распределения по значениям наследуемых переменных, стремясь выделить простейшую ситуацию, доступную для анализа.

Пусть задано одно пространство значений наследуемых переменных X. Предположим, что X — метрическое пространство с метрикой ρ, без изолированных точек и компактное. Компактность важна для всех содержательных результатов и, кроме того, естественна, так как в реальности существует конечный набор значений наследуемых переменных, а компактность тесно связана с существованием конечных ε-сетей для любого $\varepsilon > 0$, т. е. возможностью аппроксимации X конечным множеством. Можно ослабить условие компактности, заменив его, например, счетной компактностью. Заметим, что X не обязательно является многообразием. Интересен и тот случай, когда X вполне несвязно, например, является пространством бесконечных слов в топологии прямого произведения: близкие слова — те, которые имеют отличия только в далеких символах — буквах.

Точки фазового пространства — меры, согласованные с топологией, т. е. меры Радона. Каждая такая мера определяется как непрерывный линейный функционал на пространстве $C(X)$ непрерывных функций на X. Значение функционала, соответствующего мере μ, на функции f обозначим $\int\limits_X f(x)\,d\mu(x)$. Каждой мере μ сопоставляется ее носитель $\operatorname{supp}\mu$ — наименьшее замкнутое подмножество X, обладающее тем свойством, что $\int\limits_X f(x)\,d\mu(x) = 0$, если $f(x) = 0$ на $\operatorname{supp}\mu$. Нас будут интересовать только неотрицательные меры $\mu \geqslant 0$. Пространство мер обозначается $M(X)$, неотрицательных мер — $M_+(X)$. В реальной ситуации полная численность, биомасса либо другая экстенсивная величина ограничена сверху — существует такое $N > 0$, что для всех имеющих смысл распределений μ будет $\int\limits_X d\mu(x) \leqslant N$. Множество всех таких неотрицательных мер обозначим $M_N(X)$. Если $Y \subset X$, то обозначим $M_N(Y)$ совокупность тех мер μ из $M_N(X)$, для которых $\operatorname{supp}\mu \subset Y$. Естественное фазовое пространство — $M_N(X)$ при некотором достаточно большом N. По заданному распределению μ и значению абиотических факторов $s \in S$ каждому $x \in X$ сопоставляется коэффициент размножения $k_{\mu s}(x)$.

Эта функция непрерывна на X. Пространство S далее не конкретизируется, предполагается только его компактность. На пространстве мер выбирается слабая или, в терминологии Бурбаки, широкая топология. В слабой топологии $\mu_i \to \mu$, если для любой непрерывной функции f имеет место сходимость

$$\int\limits_X f(x)\, d\mu_i(x) \to \int\limits_X f(x)\, d\mu(x).$$

Далее постоянно используется то, что $M_N(X)$ компактно в слабой топологии.

Отображение K, ставящее в соответствие паре μ, s непрерывную функцию $k_{\mu s}(x) \in C(X)$, предполагается непрерывным по совокупности аргументов. Предположим сначала, что $s = \text{const}$, и запишем простейшее уравнение с наследованием

$$\dot{\mu} = K(\mu)\mu. \tag{П.1}$$

Относительно K предполагается, что при $\int\limits_X d\mu(x) = N$ выполнено неравенство $\int\limits_X K(x)\, d\mu(x) < 0$, поэтому множество $M_N(X)$ положительно инвариантно относительно (П.1): начавшись в нем, траектории из него на положительных временах не выходят. Оставим в стороне тривиальные в данном случае теоремы существования и единственности решения $\mu(t) \in M_N(X)$ задачи Коши для (П.1) на полуоси $[0, \infty)$ при $\mu(0) \in M_N(X)$.

Наиболее примечательное свойство выписанных уравнений состоит в том, что согласно им носитель меры μ со временем не увеличивается и сохраняется. Этот своеобразный закон сохранения совместно с другими свойствами (П.1) приводит к тому, что носители предельных при $t \to \infty$ распределений весьма бедны.

Из возможных вопросов о динамике распределений на больших временах наиболее важным кажется вопрос об ω-предельных распределениях. Пусть $\mu(t)$ — решение (П.1) с начальными условиями $\mu(0) = \mu_0 \in M_N(X)$. Мера μ^* называется *ω-предельной* для этого решения, если существует такая последовательность $t_i \to \infty$, что $\mu(t_i) \to \mu^*$. Совокупность всех ω-предельных мер для данных начальных условий обозначим $\omega(\mu_0)$.

Теорема П.1. *Пусть* $\mu_0 \in M_N(x)$, $\mu^* \in \omega(\mu_0)$. *Тогда в замкнутом выпуклом компактном множестве функций* $\overline{\text{co}}\, K(M_N(\text{supp}\,\mu_0))$ *найдется такая функция* f, *что* $f(x) \leqslant 0$ *при* $x \in \text{supp}\,\mu_0$ *и* $f(x) = 0$ *при* $x \in \text{supp}\,\mu^*$.

Здесь $\overline{\text{co}}$ обозначает замкнутую выпуклую оболочку, а $K(M_N(\text{supp}\,\mu_0))$ — совокупность всех коэффициентов размножения, соответствующих мерам из $M_N(X)$ с носителями — подмножествами $\text{supp}\,\mu_0$.

Согласно теореме П.1 для любого $\mu^* \in \omega(\mu_0)$ найдется такая функция $f \in \overline{\text{co}}\, K(M_N(\text{supp}\,\mu_0))$, что точки носителя предельного распределения являются точками максимума f на носителе начального распределения. Строится эта функция f так. Пусть $\mu(t)$ — решение с начальными условиями $\mu(0) = \mu_0$, $t_i \to \infty$, $\mu(t_i) \to \mu^*$. Рассмотрим последовательность средних коэффициентов размножения на отрезках $[0, t_i]$:

$$k_i = \frac{1}{t_i} \int_0^{t_i} K(\mu(t))\, dt. \qquad (П.2)$$

Из нее можно выделить сходящуюся подпоследовательность, так как все ее элементы лежат в компактном множестве $\overline{\mathrm{co}}\, K(M_N(\mathrm{supp}\, \mu_0))$. Можно выбрать в качестве f предел любой такой последовательности. Таким образом, f — один из средних коэффициентов размножения на полуоси $[0, \infty)$. Подчеркнем, что средний коэффициент размножения в системах вида (П.1) не всегда единствен.

Докажем, что $f(x) \leqslant 0$ при $x \in \mathrm{supp}\, \mu_0$ и $f(x) = 0$ при $x \in \mathrm{supp}\, \mu^*$. Заметим, что

$$\mu(t) = \mu_0 \exp \int_0^t K(\mu(\tau))\, d\tau. \qquad (П.3)$$

Пусть последовательность (П.2) сходится к f: $k_i \to f$. При этом $\mu_0 \exp(t_i k_i) \to \mu^*$. Предположим, что $f(x) = a > 0$ при некотором $x \in \mathrm{supp}\, \mu_0$. Тогда существует такое $\varepsilon > 0$, что $f(y) \geqslant a/2$ при $\rho(x, y) > \varepsilon$. Поэтому, начиная с некоторого i_0, при $i > i_0$, $\rho(x, y) < \varepsilon$ выполнено $k_i(y) \geqslant a/3$ и $\exp(t_i k_i) \geqslant \exp(t_i a/3)$. Это противоречит существованию предела $\lim \mu_0 \exp(t_i k_i)$. Таким образом, $f(x) \leqslant 0$, если $x \in \mathrm{supp}\, \mu_0$. Предположим теперь, что $x \in \mathrm{supp}\, \mu^*$, $f(x) < 0$. Тогда аналогично в некоторой открытой окрестности x коэффициент $\exp(t_i k_i)$ равномерно стремится к нулю и, следовательно, эта окрестность лежит вне $\mathrm{supp}\, \mu^*$. Полученное противоречие заканчивает доказательство теоремы.

Доказанная простая теорема — экстремальный принцип — является основным инструментом для изучения поведения решений (П.1) при $t \to \infty$. Интересная особенность: полученный экстремальный принцип относится только к носителям предельных распределений и характеризует их независимо от того, каковы значения меры; носитель и значения как бы отделяются друг от друга. Динамика значений при фиксированном носителе — это, например, обычная динамика численностей. Отличие носителя предельной при $t \to \infty$ меры от носителя начального распределения — это и есть отбор, прореживание начального разнообразия. Поэтому известная «теорема Фишера о естественном отборе» (см. [20, 21]) не есть, собственно, теорема об отборе, а относится именно к динамике значений, в данном случае — генных частот.

Доказанный экстремальный принцип дает критерий того, может ли совокупность точек из X быть носителем предельного распределения при заданном начальном. Носители предельных распределений μ^* определяются как подмножества множеств нулевых максимумов функций из выпуклого компактного множества $\overline{\mathrm{co}}\, K(M_N(\mathrm{supp}\, \mu_0))$ на носителе начального распределения. Однако любое замкнутое подмножество X может быть множеством точек максимума непрерывной функции. Поэтому не вполне ясно, насколько велико может быть предельное при $t \to \infty$ разнообразие. Легко привести примеры, когда оно не убывает. Простейшие из них: $K(\mu) \equiv 0$ либо $K(\mu) \equiv 1 - \int_X d\mu(x)$. Можно придумать и более сложные примеры, но, как будет показано далее, цена таким примерам невелика — все они нетипичны в весьма сильном точном смысле.

Интересен также вопрос о том, каким может быть объединение носителей всех ω-предельных распределений, соответствующих данному начальному. Пусть $\mu_0 \in M_N(X)$. Обозначим

$$B(\mu_0) = \bigcup_{\mu \in \omega(\mu_0)} \operatorname{supp} \mu. \qquad (\text{П.4})$$

Точка $x \in B(\mu_0)$ тогда и только тогда, когда x принадлежит носителю какого-нибудь ω-предельного распределения из $\omega(\mu_0)$. Если $P \subset C(X)$ — замкнутое множество непрерывных функций, то обозначим

$$[P] = \left\{ \sup_{\varphi \in M} \{\varphi(x)\} \mid M \text{—компактное подмножество } P \right\}. \qquad (\text{П.5})$$

Множество $[P]$ состоит из функций $f_M(x) = \sup_{\varphi \in M} \varphi(x)$, где M пробегает все компактные подмножества P. Все функции из $[P]$ непрерывны. Если P компактно, то $[P]$ также компактно. Если P выпукло, то $[P]$ тоже выпукло.

Теорема П.2. *Пусть $\mu_0 \in M_N(X)$. Тогда в выпуклом компактном множестве функций $[\overline{\operatorname{co}} K(M_N(\operatorname{supp} \mu_0))]$ найдется такая функция f, что $f(x) \leqslant 0$ при $x \in \operatorname{supp} \mu_0$ и $f(x) = 0$ при $x \in B(\mu_0)$.*

Функция f в теореме П.2 строится так [8]:

$$f(x) = \lim_{T \to \infty} \sup_{t \geqslant T} \frac{1}{t} \int_0^t K(\mu(\tau))(x)\, d\tau, \qquad (\text{П.6})$$

где $\mu(t)$ — решение (П.1), $\mu(0) = \mu_0$, $K(\mu(t'))(x)$ — значение функции $K(\mu(t'))$ в точке x.

П.4. ТИПИЧНЫЕ СВОЙСТВА КОМПАКТНЫХ МНОЖЕСТВ НЕПРЕРЫВНЫХ ФУНКЦИЙ И ТЕОРЕМЫ ОБ ОТБОРЕ

Пусть рассматривается некоторый класс объектов, для конкретности — систем дифференциальных уравнений. Пожалуй, первый вопрос, который можно задать: существуют ли интересные свойства, присущие всем объектам этого класса? Однако часто список таких общих свойств очень беден — в достаточно широких классах встречаются «исключения из многих правил». Чтобы выяснить, действительно ли это редкие исключения, поступают так. Определяют пренебрежимые множества. Если множество систем, не обладающих данным свойством, пренебрежимо, то свойство называют типичным, говорят, что им обладают «почти все» системы, принадлежащие данному классу, что это свойство выполнено «почти всегда». Типичных свойств, естественно, больше, чем общих, не допускающих исключений, поэтому иногда возникает надежда построить содержательную теорию типичных свойств даже в том случае, когда теория общих свойств бедна. Что означает «почти всегда» и «почти все», нуждается, конечно, в строгом определении, и выбор между различными вариантами этих определений далеко не всегда однозначен, а утверждения, типичные в одном смысле, могут быть редкими, исключительными в другом. Это, однако, не мешает теории типичных свойств занимать почетное положение в динамике [22—25], дифференциальной топологии (см., например, [26]) и в других областях математики. В частности, на соображениях типичности построена теория особенностей дифференцируемых отображений (катастроф) [27—29]. Подчеркнем, что в подходе, основанном на типичности, исключительные объекты не описываются (это может оказаться сверхсложной задачей), утверждается только бедность их множества.

Используя теорему П.1, мы покажем, что в типичном случае разнообразие, представленное в отдельном предельном при $t \to \infty$ распределении, существенно меньше, чем все X. Будет также сделана *попытка количественно оценить эффективность отбора*. В частности, нас будет интересовать вопрос о соотношении носителя одного ω-предельного распределения и объединения всех носителей ω-предельных распределений, соответствующих данному начальному.

Что же касается неоднозначного выбора определения типичности, то доказываемые утверждения будут типичны в очень сильном смысле, покрывающем, как кажется автору, различные возможные требования интуиции.

Определения типичности проводятся, как правило, следующим образом. Определяют семейство пренебрежимых подмножеств топологического пространства Q, удовлетворяющее условиям: любое подмножество пренебрежимого множества пренебрежимо; объединение счетного семейства пренебрежимых множеств пренебрежимо; никакое непустое открытое множество не является пренебрежимым. Типичным в Q называется свойство, которым обладают все элементы, кроме, может быть, элементов некоторого пренебрежимого множества из данного семейства.

В приложениях используют в основном два способа определения пренебрежимости и соответственно типичности. Согласно одному из них пренебрежимы множества первой категории — объединения счетных семейств нигде не плотных множеств, согласно другому — множества меры 0. Область применимости этих подходов разная: первый можно использовать для любых топологических пространств, обладающих свойством Бэра (ни одно непустое открытое множество не является множеством первой категории), второй — для пространств с мерой (причем мера никакого открытого множества не должна обращаться в 0). На деле подход, связанный с мерой, употребляют по большей части для конечномерных евклидовых пространств — в бесконечномерном случае выбор соответствующей меры и семейства пренебрежимых множеств неоднозначен, и кажется естественным использовать типичность в смысле категории. Заметим, однако, что на отрезке прямой множество полной меры Лебега может иметь первую категорию и, таким образом, быть пренебрежимым в смысле категории. Хорошее и доступное изложение вопросов о соотношении меры и категории дано в книге [30].

В связи с расхождением между различными видами типичности полезно использовать как можно более сильные определения типичности — как можно меньше пренебрежимых множеств.

Пусть Q — банахово или, шире, бэровское отделимое пространство. Назовем множество $Y \subset P$ *вполне пренебрежимым*, если для любого компактного пространства S множество тех непрерывных отображений $F : S \to Q$, для которых

$$F(S) \cap Y \neq \varnothing, \tag{П.7}$$

есть множество первой категории в пространстве непрерывных отображений $S \to Q$, наделенном топологией равномерной сходимости. Свойство полной пренебрежимости можно пояснить так: Y не пересекается почти ни с каким компактом — любое такое пересечение можно устранить малым шевелением.

В конечномерных евклидовых пространствах вполне пренебрежимо только пустое множество. В бесконечномерных банаховых пространствах вполне пренебрежимых множеств больше. Таковыми являются, например, компактные множества, замкнутые подпространства бесконечной коразмерности, а также суммы компактов с такими подпространствами. Отсюда следует, в частности, аналитическая пренебрежимость компактных множеств [31].

Далее, если не оговорено противное, *типичными* называются свойства, которыми обладают все элементы рассматриваемого пространства, за исключением точек какого-нибудь вполне пренебрежимого множества.

Пусть X — компактное метрическое пространство без изолированных точек, $C(X)$ — пространство непрерывных функций на X, P — компактное метрическое пространство, Q — банахово пространство непрерывных отображений $P \to C(X)$ в топологии равномерной сходимости. Если $f \in C(X)$, то $\|f\| = \max_{x \in X} |f(x)|$, если $K \in Q$, то

$$\|K\| = \max_{y \in P} \|K(y)\| = \max_{y \in P, x \in X} |K(y)(x)|,$$

где $K(y)(x)$ — значение функции $K(y)$ в точке $x \in X$.

Нас будут интересовать такие вопросы:

каковы типичные в Q свойства множеств нулей на X функций из $\overline{\text{co}}\, K(P)$ и $[\overline{\text{co}}\, K(P)]$?

каковы типичные в Q свойства множеств точек максимума на X функций из $\overline{\text{co}}\, K(P)$ и $[\overline{\text{co}}\, K(P)]$?

Теорема П.3 [7]. *Типичным является следующее свойство отображений K: множество нулей любой функции $f \in \overline{\text{co}}\, K(P)$ нигде не плотно в X.*

Теорема П.3′. *Типичным является следующее свойство отображений* K: *множество нулей любой функции* $f \in [\overline{\mathrm{co}}\, K(P)]$ *нигде не плотно в* X.

Для любой непрерывной на X функции f обозначим $\arg\max f$ множество точек глобального максимума f на X — тех точек, где f принимает максимальное значение.

Теорема П.4 [7]. *Для любой последовательности чисел* $\varepsilon_n > 0$, $\varepsilon_n \to 0$, *типичным является следующее свойство отображений* K: *для всякого* $\delta > 0$ *существует такое натуральное* n, *что, какова бы ни была функция* $f \in \overline{\mathrm{co}}\, K(P)$, *найдется конечное подмножество* $\{x_1, \ldots$ $\ldots, x_n\} \subset X$, *для которого*

$$\mathrm{dist}\,(\arg\max f, \{x_1, \ldots, x_n\}) < \delta\varepsilon_n, \qquad (\text{П.8})$$

здесь dist — *расстояние Хаусдорфа между множествами*:

$$\mathrm{dist}\,(R, P) = \max\left\{\sup_{x \in P} \inf_{y \in R} \rho(x, y), \sup_{y \in R} \inf_{x \in P} \rho(x, y)\right\}.$$

Аналогичная теорема верна и для $[\overline{\mathrm{co}}\, K(P)]$.

Теорема П.4′. *Для любой последовательности чисел* $\varepsilon_n > 0$, $\varepsilon_n \to 0$, *типичным является следующее свойство отображений* K: *для всякого* $\delta > 0$ *существует такое натуральное* n, *что, какова бы ни была функция* $f \in [\overline{\mathrm{co}}\, K(P)]$, *найдется конечное подмножество* $\{x_1, \ldots$ $\ldots, x_n\} \subset X$, *для которого справедливо* (П.8).

Теоремы П.3′, П.4′ сильнее, чем П.3, П.4. Уже для гладких функций на компактных многообразиях верны только теоремы П.3, П.4. Для бесконечно дифференцируемых функций теорема П.4 допускает усиление с заменой «почти конечности» (быстрой аппроксимации конечными множествами) на конечность.

Используем теоремы о типичных свойствах непрерывных функций для изучения системы (П.1). При этом компактное пространство X без изолированных точек будет являться моделью наследуемого разнообразия — пространством значений наследуемых переменных. Компактным пространством P будет служить $M_N(X)$ — множество неотрицательных мер Радона μ на X, для которых $\int_X d\mu(x) \leqslant N$. На пространстве мер фиксируется слабая топология сопряженного пространства (в терминологии Бурбаки — широкая топология). Банахово пространство Q — пространство непрерывных отображений $M_N(X) \to C(X)$ в топологии равномерной сходимости. Особое значение имеет подмножество $Q_N \subset Q$, состоящее из тех $K \in Q$, для которых

$$\int_X K(\mu)(x)\, d\mu(x) < 0 \quad \text{при} \quad \int_X d\mu(x) = N; \qquad (\text{П.9})$$

Q_N — открытое в Q множество.

Далее словосочетание «почти для всех $K \in Q_N$» означает: «для всех $K \in Q_N$, за исключением вполне пренебрежимого множества».

Теорема П.5. *Почти для всех* $K \in Q_N$ *носитель любого* ω-*предельного распределения* (П.1) $\mu^* \in M_N(X)$ *нигде не плотен в* X.

Теорема П.5'. *Почти для всех $K \in Q_N$ и любого $\mu_0 \in M_N(X)$ объединение носителей всех $\mu^* \in \omega(\mu_0)$ (множество $B(\mu_0)$) нигде не плотно в X.*

Теоремы П.5, П.5' следуют из теорем П.3, П.3' соответственно. Используя теоремы П.4, П.4', получаем результаты об отборе из большого начального разнообразия.

Пусть $\varepsilon_n > 0$, $\varepsilon_n \to 0$,— произвольная последовательность.

Теорема П.6. *Почти для всех $K \in Q_N$ при любом $\delta > 0$ существует такое натуральное n, что для произвольных $\mu_0 \in M_N(X)$, $\mu^* \in \omega(\mu_0)$, если $\operatorname{supp} \mu_0 = X$, то найдется конечное множество $\{x_1, \ldots, x_n\} \subset X$, отстоящее от $\operatorname{supp} \mu^*$ не более чем на $\delta\varepsilon_n$:*

$$\operatorname{dist}(\operatorname{supp} \mu^*, \{x_1, \ldots, x_n\}) < \delta\varepsilon_n. \qquad (\text{П.10})$$

Теорема П.6'. *Почти для всех $K \in Q_N$ при любом $\delta > 0$ существует такое натуральное n, что для произвольного $\mu_0 \in M_N(X)$ если $\operatorname{supp} \mu_0 = X$, то найдется конечное множество $\{x_1, \ldots, x_n\}$, отстоящее от $B(\mu_0)$ не более чем на $\delta\varepsilon_n$:*

$$\operatorname{dist}(B(\mu_0), \{x_1, \ldots, x_n\}) < \delta\varepsilon_n. \qquad (\text{П.11})$$

Теоремы П.5', П.6' утверждают бедность множеств $B(\mu_0)$ и выглядят сильнее, чем П.5, П.6. Если X — гладкое многообразие, а коэффициенты разложения — C^2-гладкие функции x, то теоремы, аналогичные П.5', П.6', уже несправедливы. Пример тому приведен в следующем разделе. Для бесконечно дифференцируемых коэффициентов размножения теорема П.6 допускает усиление с заменой «почти конечности» (быстрой аппроксимации конечными множествами) носителей ω-предельных распределений на их конечность.

Сформулированные теоремы об отборе утверждают бедность разнообразия при $t \to \infty$. Чаще всего конечно все наследуемое разнообразие, как потенциальное, так и предельное, поэтому к утверждениям теорем о нигде не плотности и «почти конечности» следует отнестись с осторожностью. Мы мотивировали компактность рассматриваемого пространства X тем, что X заменяет конечное разнообразие, которое можно представить как достаточно мелкую ε-сеть в X. Так не являются ли теоремы об отборе утверждениями о возможности возврата к достаточно мелкой ε-сети? В таком случае их содержание следовало бы признать тривиальным.

Чтобы разобраться в поставленном вопросе, полезно как-нибудь оценить выживающее при $t \to \infty$ разнообразие.

П.5. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА: НАСКОЛЬКО ВЕЛИКО ПРЕДЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ?

Для оценки эффективности отбора воспользуемся таким соображением: в реальности вряд ли имеет смысл говорить о точном виде коэффициентов $K(\mu)$. На самом деле они определимы только с конечной точностью. Подчеркнем, что эта неточность не сводится к ошибкам эксперимента, коэффициенты обычно в принципе точно неопределимы. Описание реальности с помощью моделей в биологии возможно лишь с конечной ошибкой модели. Поэтому возникает такая точка зрения: реальный смысл имеет не одно отображение, ставящее мере μ в соответствие коэффициент размножения $K(\mu)$, а некоторая область отображений W, некоторая окрестность данного отображения. Иногда подобная точка зрения оказывается более конструктивной. Продемонстрируем это. Напомним, что на множестве отображений K: $M_N(X) \to C(X)$ зафиксирована топология равномерной сходимости и соответственно $\|K\| = \sup \|K(\mu)\|$, где верхняя грань берется по всем $\mu \in M_N(X)$, а $\|K(\mu)\|$ — максимум на X непрерывной функции $|K(\mu)(x)|$.

Будем искать ответы на два вопроса:

1. Насколько велики носители отдельных ω-предельных распределений, отвечающих начальному разнообразию $\operatorname{supp} \mu_0 = X$?
2. Насколько велико объединение носителей ω-предельных распределений, отвечающих начальному разнообразию $\operatorname{supp} \mu_0 = X$?

В излагаемом подходе одно отображение K: $M_N(X) \to C(X)$ заменяется областью таких отображений $W \subset Q_N$. В связи с этим поставленные вопросы нуждаются в уточнении: нужно указать, какие величины, связанные с областью W, мы будем оценивать. Для каждого $K \subset Q_N$ определим величины $\mathscr{E}(K)$ — верхнюю грань мощности носителей ω-предельных распределений (П.1) μ^*, соответствующих начальному разнообразию $\operatorname{supp} \mu_0 = X$, и $\Delta(K)$ — верхнюю грань мощности $B(\mu_0)$, объединений носителей мер из $\omega(\mu_0)$, при $\operatorname{supp} \mu_0 = X$:

$$\begin{aligned} &\mathscr{E}(K) = \sup \{|\operatorname{supp} \mu^*| \mid \mu^* \in \omega(\mu_0), \quad \operatorname{supp} \mu_0 = X\}, \\ &\Delta(K) = \sup \{|B(\mu_0)| \mid \operatorname{supp} \mu_0 = X\}, \end{aligned} \qquad \text{(П.12)}$$

где $|\ |$ обозначена мощность множества.

Для каждого множества $W \subset Q_N$ положим

$$\mathscr{E}(W) = \min_{K \in W} \mathscr{E}(K), \quad \Delta(W) = \min_{K \in W} \Delta(K).$$

Величины $\mathscr{E}(W)$, $\Delta(W)$ относятся к элементам W с самым бедным предельным разнообразием. Если для одного $K \subset Q_N$ $\mathscr{E}(K)$ и $\Delta(K)$ могут быть бесконечными кардинальными числами, то для любого непустого открытого $W \subset Q_N$ $\mathscr{E}(W)$ и $\Delta(W)$ — конечные числа. Для гладких многообразий X и дважды (или более) дифференцируемых коэффициентов размножения конечность $\Delta(W)$ уже, вообще говоря, не имеет места, но конечность $\mathscr{E}(W)$ сохраняется.

Оценки чисел $\mathscr{E}(W)$, $\Delta(W)$ будем делать сверху. Пусть область W, заменяющая одно отображение K, есть ε-окрестность некоторого $K_0 \subset Q_N$. Вероятно, это наиболее естественный способ задания W — указывается K_0 и величина ошибки $\varepsilon > 0$. Оценка сверху $\mathscr{E}(W)$, $\Delta(W)$ может быть получена с помощью двух последовательностей $\varepsilon_n(K_0) \geqslant 0$, $\varepsilon_n(K_0) \to 0$, и $\delta_n(K_0) \geqslant 0$, $\delta_n(K_0) \to 0$. Строятся эти последовательности так. Во всякой окрестности K_0 в Q_N найдется такое K, что для некоторого натурального n

$$K(\mu) = f_0 + \psi_1(\mu) f_1 + \ldots + \psi_n(\mu) f_n, \qquad \text{(П.13)}$$

где $f_0, f_1, \ldots, f_n \in C(X)$ не зависят от μ, $\psi_1, \psi_2, \ldots, \psi_n$ — непрерывные числовые функции на $M_N(X)$. Для каждого натурального n существует такое $\varepsilon_n(K_0) \geqslant 0$, что при $\varepsilon > \varepsilon_n(K_0)$ в ε-окрестности K_0 существует K вида (П.13), а при $\varepsilon < \varepsilon_n(K_0)$ — нет. Число $\varepsilon_n(K_0)$ — n-й поперечник компакта $K_0(M_N(X))$. Если $\varepsilon_n(K_0) = 0$, то K_0 имеет вид (П.13).

Для любого $\delta > 0$ и каждого $K_0 \in Q_N$ существует такое конечное множество $B \subset X$, что справедливо неравенство

$$\max_{x \in X} \min_{b \in B} \max_{f \in K_0(M_N(X))} |f(x) - f(b)| < \delta. \qquad (\text{П.14})$$

Пусть $\delta_n(K_0) \geqslant 0$ — такое число, что при $\delta > \delta_n(K_0)$ существует обладающее свойством (П.14) конечное множество B из n элементов, а при $\delta < \delta_n(K_0)$ такого множества не существует. Если $\delta_n(K_0) = 0$, то каждая функция из $K_0(M_N(X))$ принимает не более n значений.

Итак, есть две последовательности, характеризующие данное отображение $K \in Q_n$: $\varepsilon_0(K) \geqslant \varepsilon_1(K) \geqslant \ldots$; $\delta_1(K) \geqslant \delta_2(K) \ldots$ Первая из них характеризует точность приближения K такими отображениями, образы которых лежат в конечномерных линейных многообразиях. Вторая состоит из чисел, показывающих, насколько точно функции из $K(M_N(X))$ могут быть приближены своими значениями на конечных множествах. С помощью первой последовательности будут получены оценки числа точек в отдельном ω-предельном распределении, с помощью второй — в объединении ω-предельных распределений.

Теорема П.7. *Если $W \subset Q$ есть ε-окрестность K_0 и $\varepsilon > \varepsilon_n(K_0)$, то $\mathscr{E}(W) \leqslant n$.*

Теорема П.8. *Если $W \subset Q$ есть ε-окрестность K_0 и $\varepsilon > \delta_n(K_0)$, то $\Delta(W) \leqslant n$.*

Доказательство теоремы П.7 основано на следующей лемме. Сопоставим каждому набору из $(n+1)$-й функции $f_0, f_1, \ldots, f_n \in C(X)$ линейное многообразие в $C(X)$ из функций вида $f = f_0 + \alpha_1 f_1 + \ldots + \alpha_n f_n$, $\alpha_{1,\ldots,n}$ — числа. В этих линейных многообразиях нас будут интересовать те f, максимальное значение которых — нуль.

Лемма П.1. *В $(n+1)$-й степени $C(X)$ всюду плотно множество таких наборов $f_0, f_1, \ldots, f_n$, что любая функция $f = f_0 + \alpha_1 f_1 + \ldots + \alpha_n f_n$, максимум которой равен нулю, принимает нулевое значение не более чем в n точках X.*

Эта лемма допускает усиления с заменой всюду плотности на типичность в различных смыслах и обобщения на другие пространства функций, в частности на пространства дифференцируемых функций. Ее можно пояснить так. Обычно одна функция имеет одну точку глобального максимума, а соответствующее максимальное значение не равно нулю. В однопараметрическом семействе могут существовать такие функции, которые имеют две точки глобального максимума, причем так, что функции с двумя или более точками максимума есть и во всех достаточно близких семействах. Также может быть неустранимо малым возмущением существование в однопараметрическом семействе функции с нулевым максимумом и т. д.

«Обычно» здесь означает типичность в подходящем точном смысле, но, конечно, более слабую, чем та, которая связана со свойством полной пренебрежимости.

Для доказательства теоремы П.8 надо выбрать такое конечное множество $B \subset X$, что $|B| \leqslant n$ и справедливо (П.14) с $\delta < \varepsilon$. Далее строится такая функция $h \in C(X)$, что $\|h(x)\| < \varepsilon$ и для любого $x \in X \setminus B$ существует $b \in B$, для которого $h(b) + f(b) > h(x) + f(x)$ при $f \in K(M_N(X))$ (обратите внимание на порядок символов max и min в формуле (П.14)). Максимум на X любой функции из $[\mathrm{co}\,(K(M_N(X)) + h)]$ достигается только в точках B, и потому для всех μ_0 с носителем $\mathrm{supp}\,\mu_0 = X$ будет $B(\mu_0) \subset B$.

Построим пример, показывающий, как может быть малым (состоять из одной точки) носитель каждого ω-предельного распределения $\mu \in \omega(\mu_0)$ ($\mathrm{supp}\,\mu_0 = X$) при том, что объединение этих носителей не мало.

Пусть X — компактное выпуклое подмножество R^n с непустой внутренностью. Зададим в окрестности X гладкое векторное поле $v(x)$ так, чтобы для некоторого $\varepsilon > 0$ и любого x, принадлежащего границе X, было $x + \varepsilon v(x) \in \mathrm{int}\,X$. Множество X положительно инвариантно относительно динамической (точнее, полудинамической) системы, заданной уравнениями $\dot{x} = v(x)$: начавшись в X при $t = 0$, решения этой системы не выходят из X и при $t > 0$. Построим на X систему (П.1) так, чтобы ее решения с начальным разнообразием $\mathrm{supp}\,\mu_0 = X$ превращались при $t \to \infty$ в узкие пики, движущиеся почти по траекториям системы $\dot{x} = v(x)$. «Почти» означает здесь: сколь угодно точно и точность возрастает при $t \to \infty$. Для любой меры μ из $M_N(X)$ обозначим:

$$M_0(\mu) = \int\limits_X d\mu(x) \text{ — полная «численность» (масса);}$$

$$M_1(\mu) = \int\limits_X x\,d\mu(x) \text{ — центр тяжести } \mu, \quad M_1(\mu) \in X;$$

$$M_2(\mu) = \int\limits_X x^2 d\mu(x).$$

Для любого $y \in R^n$ обозначим y^2 скалярный квадрат y: $y^2 = \sum\limits_i y_i y_i = (y, y)$. Запишем (П.1), полагая

$$K(\mu)(x) = -(x - v(M_1(\mu)))^2 M_0(\mu) + C(\mu), \tag{П.15}$$

где $C(\mu)$ — число, зависимость которого от μ выбрана так, чтобы $M_0(\mu)$ изменялось со временем в силу (П.1), (П.15) согласно уравнению Ферхюльста $\dot{M}_0 = (1 - M_0)M_0$:

$$C(\mu) = 1 - M_0(\mu) + M_2(\mu) - 2(M_1(\mu),\ v(M_1(\mu))) + M_0(\mu)v^2(M_1(\mu)). \tag{П.16}$$

Для любой функции времени $\varphi(t)$ обозначим:

$$\langle\varphi\rangle_t = \frac{1}{t}\int\limits_0^t \varphi(\tau)\,d\tau. \tag{П.17}$$

Пусть $\mu(t)$ — решение (П.1), $\mu(0)=\mu_0\in M_N(X)$. Средний коэффициент размножения, соответствующий этому решению, есть

$$\langle K(\mu)(x)\rangle_t = \langle C(\mu)\rangle_t - \langle M_0(\mu)\rangle_t (x - \langle M_0(\mu)\, v(M_1(\mu))\rangle_t / \langle M_0(\mu)\rangle_t)^2 - \\ - \langle M_0(\mu)\, v^2(M_1(\mu))\rangle_t + \langle M_0(\mu)\, v(M_1(\mu))\rangle_t^2 / \langle M_0(\mu)\rangle_t. \quad (\text{П.18})$$

При $t\to\infty$ будет $M_0\to 1$, поэтому для любого $\varepsilon>0$ существует такое $t(\varepsilon)$, что при $t>t(\varepsilon)$

$$\langle K(\mu)(x)\rangle_t = \langle C(\mu)\rangle_t - (1+\alpha)(x - \langle v(M_1(\mu))\rangle_t + \beta)^2 + \gamma, \quad (\text{П.19})$$

где $|\alpha(t)|$, $|\beta(t)|$, $|\gamma(t)|<\varepsilon$. Таким образом, при больших t точка максимума среднего на отрезке $[0, t]$ коэффициента размножения мало отличается от $\langle v(M(\mu))\rangle_t$. Пусть задана мера μ_0, $\operatorname{supp}\mu_0 = X$. Для любого $\varepsilon>0$ существует такое $t_0>0$, что при $t>t_0$

$$\int\limits_{\|x-\langle v(M_1(\mu))\rangle_t\|\leqslant\varepsilon} d\mu(x) \geqslant (1-\varepsilon)\int\limits_X d\mu(x), \quad (\text{П.20})$$

т. е. со временем почти вся мера $\mu(t)$ оказывается сосредоточенной в сколь угодно малой окрестности $\langle v(M_1)\rangle_t$. Скорость движения точки $\langle v(M_1(\mu))\rangle_t$ в логарифмическом времени есть

$$d\langle v(M_1(\mu))\rangle_t / d\ln t = v(M_1(\mu)) - \langle v(M_1(\mu))\rangle_t / t. \quad (\text{П.21})$$

При достаточно больших t в силу (П.20) $\langle v(M_1(\mu))\rangle_t$ сколь угодно мало отличается от M_1, поэтому для данного μ_0 ($\operatorname{supp}\mu_0 = X$) и любого $\varepsilon>0$ существует такое T, что при $t>T$

$$\|d\langle v(M_1(\mu))\rangle_t / d\ln t - v(\langle v(M_1(\mu))\rangle_t)\| < \varepsilon. \quad (\text{П.22})$$

Итак, при достаточно больших t центр тяжести $\mu(t)$ движется сколь угодно близко к траекториям системы $\dot{x}=v(x)$. Зависимость его положения от $\tau=\ln t$ есть так называемое ε-движение системы $dx/d\tau = v(x)$ [1], причем ε может быть выбрано сколь угодно малым для достаточно больших t. Чтобы получить ε-движение с заданным начальным условием $x_0\in X$, достаточно выбрать μ_0 в виде узкого гауссова пика с плотностью $a\exp - b(x-x_0)^2$ и $M_0=1$, $b\gg 1/\varepsilon^2$.

Если заменить $K(\mu)$ (П.15) на $K(\mu)+\delta K_1(\mu)$, предполагая, что для любой меры $\mu\in M_N(X)$ функция $K_1(\mu)$ — дважды непрерывно дифференцируема и все функции из $K_1(M_N(X))$, а также их частные производные первого и второго порядков равномерно ограничены в совокупности, то при достаточно малых δ поведение системы качественно не изменится. Именно: для любых $\varepsilon>0$, $\mu_0\in M_N(X)$ ($\operatorname{supp}\mu_0 = X$) существуют такие T, $\delta_0>0$, что при $t>T$, $\delta<\delta_0$ движение центра тяжести $\mu(t)$ — решения (П.1) с коэффициентом $K(\mu)+\delta K_1(\mu)$ и $\mu(0)=\mu_0$ — является ε-движением системы $dx/d\tau = v(x)$, $\tau=\ln t$. Чтобы получить ε-движение с заданными начальными условиями x_0, надо, как и выше, выбрать μ_0 в виде узкого гауссова пика с центром тяжести в x_0.

---

[1] *ε-движением* системы $dx/d\tau = v(x)$ называется функция $\varphi(\tau)$ на полуоси $[0, \infty)$ со значениями в X, обладающая тем свойством, что для любых $T>0$, $\tau\in[0, 1]$ норма $\|\varphi(\tau+T) - x(\tau, \varphi(T))\| < \varepsilon$, где $x(\tau, y)$ — решение системы с начальным условием $y = x(0, y)$.

Для рассмотренной системы с K вида (П.15) носитель любого ω-предельного распределения состоит из одной точки. Множество $B(\mu_0)$ определяется предельным поведением решений системы $\dot{x} = v(x)$ и может иметь, например, непустую внутренность.

П.6. УРАВНЕНИЯ ОХОНИНА

Пусть X — гладкое многообразие, а коэффициенты размножения — гладкие функции. Предположим также, что носитель начального распределения — все X: $\operatorname{supp}\mu_0 = X$. В этом случае почти всегда через достаточно большое время решение $\mu(t)$ уравнений (П.1) представляет собой совокупность узких пиков, движущихся по многообразию X. Это движение может идти при $t\to\infty$ к устойчивому распределению с конечным носителем, но возможна и более сложная динамика. Запишем уравнения движения пиков. Подчеркнем, что пики движутся «почти» вдоль решений этих уравнений — так же, как и в предыдущем разделе, скорости движения в логарифмическом времени $\tau=\ln t$ могут несколько отличаться от вычисляемых по правым частям. Впрочем, это отличие стремится к нулю при $t\to\infty$.

По прошествии достаточно большого времени положения пиков в X с любой наперед заданной точностью обычно являются точками максимума среднего коэффициента размножения $\langle k\rangle_t$. Предполагая невырожденность второго приближения $\langle k\rangle_t(x)$ в точках максимума, запишем для их движения

$$\begin{aligned} &\sum_j \varepsilon_{ij}^{\alpha}\dot{x}_j^{\alpha} = \partial k(\{x^{\alpha}\}, x)/\partial x_i\,\big|_{x=x^{\alpha}}, \\ &\dot{\varepsilon}_{ij}^{\alpha} = -\,\partial^2 k(\{x^{\alpha}\}, x)/\partial x_i\partial x_j\,\big|_{x=x^{\alpha}}, \end{aligned} \qquad \text{(П.23)}$$

где $\{x^{\alpha}\}$ — совокупность точек максимума $\langle k\rangle_t$,

$$\varepsilon_{ij}^{\alpha} = -\,t\partial^2\langle k\rangle_t/\partial x_i\partial x_j\,\big|_{x=x^{\alpha}},$$

$k(\{x^{\alpha}\}, x)$ — средний за большое время коэффициент размножения для движения на конечном носителе $\{x^{\alpha}\}$.

Выбор функции $k(\{x^{\alpha}\}, x)$ нуждается в дополнительном пояснении. Рассмотрим ограничение (П.1) на конечный носитель $\{x^{\alpha}\}$. В этом случае каждому x^{α} сопоставляется вещественная переменная — «численность» N_{α}, и можно записать

$$\mu = \sum_{\alpha} N_{\alpha}\delta(x - x^{\alpha}), \quad \dot{N}_{\alpha} = K(\mu)(x^{\alpha})N_{\alpha}, \qquad \text{(П.24)}$$

где $\delta(x-x^{\alpha})$ — единичная мера, сосредоточенная в точке x^{α} (дельта-функция). В уравнениях (П.24) набор $\{x^{\alpha}\}$ играет роль параметров. Если для данного набора $\{x^{\alpha}\}$ из любых или почти любых положительных начальных условий решения (П.24) стремятся к единственной устойчивой неподвижной точке с координатами N_{α}^{*}, то

$$k(\{x_{\alpha}\}, x) = K\Big(\sum_{\alpha} N_{\alpha}^{*}\delta(x - x^{\alpha})\Big)(x). \qquad \text{(П.25)}$$

Аналогично для стремления к устойчивому предельному циклу $N^*_\alpha(t)$ периода T

$$k(\{x^\alpha\}, x) = \frac{1}{T}\int\limits_0^T K\Big(\sum_\alpha N^*_\alpha(t)\,\delta(x - x^\alpha)\Big)(x)\,dt. \qquad (\text{П}.26)$$

Для более сложных аттракторов определение $k(\{x^\alpha\}, x)$ связано с выбором устойчивой операции инвариантного усреднения.

Пусть при $t \to \infty$ почти любое решение (П.24) стремится к одной из нескольких устойчивых по линейному приближению неподвижных точек. Номер такой неподвижной точки будем обозначать верхним индексом: N^i_α. Для каждого i можно, следуя (П.25), определить $k_i(\{x^\alpha\}, x)$, подставляя в эту формулу N^i_α вместо N^*_α. Соответственно в этом случае существует столько вариантов уравнений (П.23), сколько есть устойчивых неподвижных точек для динамики на конечном носителе (П.24). Каждая из этих систем уравнений описывает динамику движения пиков, складывающуюся в ходе отбора. В окрестностях точек бифуркации (П.24) по параметрам $\{x^\alpha\}$ уравнения (П.23) уже, строго говоря, не применимы, и для выяснения того, по какой ветви пойдет решение, следует возвращаться к исходной системе (П.1). Кроме этих бифуркаций на конечном носителе есть еще и другие. К ним относятся появление новых точек максимума $\langle k\rangle_t$ (рождение новых пиков вдали от $\{x^\alpha\}$) и вырождение матрицы ε^α_{ij}. В последнем случае второе приближение для $\langle k\rangle_t$ вблизи x^α уже неприменимо, и надо использовать следующие члены ряда Тейлора. На этом пути получаем описание дивергенции — распада пика на два и более.

Подчеркнем, что в биологической литературе основное внимание уделяется дивергенции, а другие бифуркации, например образование новых пиков вдали от имеющихся из фона малой численности, остаются неосмысленными. Роль фона отмечалась в работах А. А. Ляпунова с сотрудниками [32—34], посвященных численному моделированию эволюции и видообразования.

Учет различных бифуркаций может, вероятно, прояснить некоторые спорные вопросы теории эволюции.

П.7. УБЫВАЮЩИЕ МЕРЫ РАЗНООБРАЗИЯ

Существуют сотни работ, посвященные различным мерам разнообразия. Их краткий обзор дан, например, в книге [35]. Соответственно велико и разнообразие предлагаемых мер. Это объясняется отчасти тем, что критерии выбора здесь весьма приблизительны и неоднозначны. Наиболее популярная мера разнообразия — энтропия. Пусть распределение μ имеет непрерывную плотность относительно некоторой фиксированной меры μ_0: $\mu = \rho\mu_0$. Тогда энтропия μ относительно μ_0 есть

$$H = \int\limits_X \rho(x)\ln\rho(x)\,d\mu_0(x) = \int\limits_X \ln\rho(x)\,d\mu(x).$$

Здесь мы предложим меры разнообразия исходя из очень простого и ясного соображения — в ходе отбора разнообразие наследуемых переменных должно почти всегда монотонно уменьшаться. Конечно, энтропия в силу уравнений (П.1) почти всегда стремится к $-\infty$ при $t\to\infty$ для начального разнообразия X и $\operatorname{supp}\mu_0 = X$. Однако это стремление не обязательно монотонно.

Зафиксируем некоторую меру μ^*, $\operatorname{supp}\mu^* = X$. Ограничимся рассмотрением только тех распределений μ, которые имеют непрерывную плотность относительно μ: $\mu = \rho\mu^*$, $\rho\in C(X)$. В силу (П.1) это свойство сохраняется со временем.

Пусть $\mu_0 = \rho_0\mu^*$, $\mu(t) = \rho(t)\mu^*$ — решение (П.1) с начальными условиями $\mu(0) = \mu_0$, $k(t) = K(\mu(t))$. Тогда

$$d\ln\rho(t)/dt = k(t),\quad \rho(t) = \rho_0\exp(t\langle k\rangle_t), \tag{П.27}$$

где $\langle k\rangle_t = \frac{1}{t}\int\limits_0^t k(\tau)\,d\tau$.

Если существует непрерывный линейный функционал l на $C(X)$, отрицательный на всех функциях из $K(M_N(X))$, то функция $l(\ln\rho(t))$ монотонно убывает со временем:

$$dl(\ln\rho(t))/dt = l(k(t)) < 0. \tag{П.28}$$

Такой функционал существует, если выпуклое компактное множество $\overline{\mathrm{co}}\,K(M_N(X))$ не содержит нуля в $C(X)$ — функции, тождественно равной нулю. Это верно почти всегда. Более того [7], почти всегда существует такая мера с непрерывной плотностью $\psi\in C(X)$ относительно μ^*, что для любой функции $k\in K(M_N(X))$

$$\int\limits_X \psi(x)\,k(x)\,d\mu^*(x) < 0. \tag{П.29}$$

Отсюда сразу следует, что функция

$$H_\psi = \int\limits_X \psi(x)\ln\rho(x)\,d\mu^*(x) \tag{П.30}$$

убывает вдоль решений (П.1).

Набор таких функций ψ, что справедливо (П.29), почти всегда весьма богат. Пусть U_i — счетная база топологии X. Почти всегда для каждого U_i существует такая функция ψ_i, что $\psi_i(x) = 0$ при $x\notin U_i$ и выполнено (П.29) с $\psi = \psi_i$ [7]. С помощью этих функций можно получить еще одно доказательство теоремы об отборе.

Надо отметить, что функции H_ψ (П.30) по своему виду сильно напоминают энтропию, а еще в большей степени — такую функцию Ляпунова для цепей Маркова: $-\sum\limits_i p_i^*\ln(p_i/p_i^*)$, см. гл. 3.

П.8. ОБОБЩЕНИЯ

Простейшее обобщение уравнений (П.1) состоит в учете нестационарности среды (окружения). Предполагая динамику состояния окружения произвольной, приходим к дифференциальным включениям:

$$\dot{\mu} \in K(\mu, S)\mu, \tag{П.31}$$

где S — пространство состояний s, предполагается компактным, $K(\mu, s)$ — непрерывно зависящая от μ, s функция из $C(X)$ (коэффициент размножения), $K(\mu, s) = \{K(\mu, s) | s \in S\}$.

Решение включения (П.31) — такая гладкая зависимость $\mu(t)$, что в любой момент времени $\dot{\mu}$ принадлежит $K(\mu, s)$.

Заменяя в предыдущих теоремах (П.1) на (П.31), а $K(M_N(X))$ на $K(M_N(X) \times S)$, получаем аналоги этих теорем для дифференциальных включений и, таким образом, для нестационарного окружения.

Это обобщение тривиально математически, но его биологический смысл — нестационарность среды не отменяет действие отбора — осознается не всегда. Так, в прекрасной книге Солбригов [36] к числу «минимальных условий, необходимых для эволюции путем естественного отбора» отнесена «неизменность внешних условий» (с. 47). Это, к сожалению, неверно. Справедливо более слабое утверждение: переменность внешних условий может привести к увеличению выживающего разнообразия (а может, и не привести или даже вызвать его уменьшение).

Более интересное и не столь тривиальное обобщение получается при включении в рассмотрение ненаследуемых свойств. В простейших случаях приходим к уравнениям с векторными мерами. Не уменьшая общности, будем рассматривать системы с дискретным временем

$$\mu(n+1) = K(\mu(n))\mu(n). \tag{П.32}$$

Здесь n, $n+1$ — последовательные моменты времени, $\mu(n)$, $\mu(n+1) \in M_+^m(X)$ — m-компонентный вектор, каждая компонента которого μ_i — неотрицательная мера на пространстве значений наследуемых переменных X. Рассматриваются только такие μ, для которых полная численность не превосходит некоторого $N > 0$:

$$\sum_i \int_X d\mu_i(x) \leqslant N. \tag{П.33}$$

Множество $\mu \in M_+^m(X)$, удовлетворяющих (П.33), обозначаем $M_{Nm}(X)$. Отображение K ставит в соответствие каждой векторной мере $\mu \in M_{Nm}(X)$ непрерывную функцию на X со значениями во множестве положительных $m \times m$-матриц. Рассматриваются только такие K, для которых при любых $\mu \in M_{Nm}(X)$

$$\sum_{i,j} \int_X K_{ij}(\mu)(x)\, d\mu_j(x) < N. \tag{П.34}$$

На пространстве $M(X)$ фиксируется слабая топология сопряженного пространства, на $M^m(X)$ — топология прямого произведения, на пространстве непрерывных матриц — функций на X — топология равномерной сходимости, в которой оно совпадает с $(C(X))^{m^2}$. Отображение K предполагается непрерывным.

Пусть $\mu_0 \in M_{Nm}(X)$ — начальное распределение, $\mu(n)$ — соответствующее решение (П.32), $\mu(0) = \mu_0$. Говорят, что μ^* — ω-*предельное распределение* этого решения, если существует последовательность $n_i \to \infty$, для которой $\mu(n_i) \to \mu^*$. Совокупность всех ω-предельных распределений для данного начального обозначим $\omega(\mu_0)$.

Центральное место в теории уравнений (П.32) занимает следующий экстремальный принцип — аналог теоремы П.1. Наибольшее положительное собственное число положительной матрицы k обозначим $\lambda(k)$. Свяжем с отображением K последовательность компактных подмножеств $C(X)$:

$$U_1(K) = \{\lambda(K(\mu)) \mid \mu \in M_{Nm}(X)\},$$

$$\cdots$$

$$U_n(K) = \{[\lambda(K(\mu^1)K(\mu^2)\ldots K(\mu^n))]^{1/n} \mid \mu^1, \ldots, \mu^n \in M_{Nm}(X)\},$$

$$U_1(K) \subset U_2(K) \subset \ldots \subset U_n(K) \subset \ldots, \quad U_\infty(K) = \bigcup_{n=1}^{\infty} U_n(K),$$

$U(K) = \overline{U}_\infty(K)$ (черта обозначает замыкание).

Теорема П.9. *Множество $U(K)$ компактно; для любого ω-предельного распределения $\mu^* \in \omega(\mu_0)$ найдется такая функция $f \in U(K)$, что $f(x) = 1$ при $x \in \operatorname{supp}\mu^*$ и $f(x) \leqslant 1$ при $x \in \operatorname{supp}\mu_0$* $\left(\operatorname{supp}\mu = \bigcup_{i=1}^{m} \operatorname{supp}\mu_i\right)$.

Строится эта функция f так. Пусть $\mu(n)$ — решение (П.32), $\mu(0) = \mu_0$, $n_i \to \infty$, $\mu(n_i) \to \mu^*$. Рассмотрим последовательность функций

$$f_i = [\lambda(K(\mu(n_i - 1))K(\mu(n_i - 2))\ldots K(\mu(0)))]^{1/n_i}. \qquad (\text{П.35})$$

В силу компактности $U(K)$ из нее можно выделить сходящуюся подпоследовательность. Предел любой такой подпоследовательности можно выбрать в качестве f.

Доказательство теоремы проводится в два этапа. Сначала она доказывается для того частного случая, когда все матрицы $K(\mu)(x)$ имеют ранг 1. Сделать это не сложнее, чем для скалярных уравнений (П.1). Общий случай сводится к рассмотрению матриц ранга 1 с помощью следующей леммы.

Пусть D — компактное множество положительных $m \times m$-матриц, $k_n \in D$ $(n = 1, 2, \ldots)$ — произвольная последовательность элементов D, x, $y \in R^m$ — векторы с неотрицательными координатами, x, $y \neq 0$, $x_{n+1} = k_n x_n$, $y_{n+1} = k_n y_n$, $x_0 = x$, $y_0 = y$.

Лемма П.2 (теорема 3.2). *Для любого компактного множества положительных матриц D и всякого $\varepsilon > 0$ существует такое q, что для всех последовательностей $k_n \in D$ и произвольных ненулевых неотрицательных векторов x, $y \in R^m$ при $n > q$*

$$\left\| \frac{x_n}{\|x_n\|} - \frac{y_n}{\|y_n\|} \right\| < \varepsilon. \qquad (\text{П.36})$$

Доказательство. Справедливость леммы не зависит от выбора нормы в R^m, поэтому положим $\|x\| = \sum_i |x_i|$. Для вектора x с неотрицательными координатами $\|x\| = \sum_i x_i$. Стандартный симплекс в R^m состоит из векторов $\{z | z_i \geqslant 0, \|z\| = 1\}$. Рассмотрим преобразования квадрата стандартного симплекса с помощью положительной $m \times m$-матрицы A, полагая по определению

$$A(z^1, z^2) = \left(\frac{Az^1}{\|Az^1\|}, \frac{Az^2}{\|Az^2\|}\right). \tag{П.37}$$

Определим метрику на квадрате стандартного симплекса: $\rho((x^1, x^2), (y^1, y^2)) = \|x^1 - y^1\| + \|x^2 - y^2\|$. Для положительного вектора x положим $\gamma(x) = (\min_i x_i)/(\max_i x_i)$ — отношение минимальной координаты x к максимальной. Для положительной матрицы $A = (a_{ij})$

$$\gamma(A) = \min_j [(\min_i a_{ij})/(\max_i a_{ij})], \tag{П.38}$$

$\gamma(A)$ — минимум $\gamma(a_j)$, где a_j — столбцы A. Если $A > 0$, $B \geqslant 0$, $x \geqslant 0$, $x \neq 0$, то $\gamma(Ax) \geqslant \gamma(A)$, $\gamma(AB) \geqslant \gamma(A)$.

Утверждение 1. *Пусть* $\|z^1 - z^2\| = \varkappa > 0$, $\gamma = \gamma(A)$. *Существует такое* $\varepsilon = \varepsilon(\gamma, \varkappa) > 0$, *что*

$$\rho((z^1, z^2), A(z^1, z^2)) > \varepsilon. \tag{П.39}$$

Доказательство. Предположим противное. Воспользуемся тем, что при умножении A на положительное число $A(z^1, z^2)$ не изменяется. Положим $\max_j \sum_i a_{ij} = 1$. В этом случае согласно предположению для некоторых $\varkappa > 0$, $\gamma > 0$ существуют сходящиеся последовательности $A_i \to A^*$, $z^1_{(i)} \to z^1$, $z^2_{(i)} \to z^2$, обладающие такими свойствами:

$$A_i > 0, \ \gamma(A_i) \geqslant \gamma, \ z^1_{(i)}, \ z^2_{(i)} > 0, \ \|z^1_{(i)}\| = \|z^2_{(i)}\| = 1, \ \|z^1_{(i)} - z^2_{(i)}\| \geqslant \varkappa,$$
$$\rho\left(\left(z^1_{(i)}, z^2_{(i)}\right), \ A\left(z^1_{(i)}, z^2_{(i)}\right)\right) \to 0. \tag{П.40}$$

Отсюда получаем z^1, z^2 — собственные векторы A^*. Они различны ($\|z^1 - z^2\| \geqslant \varkappa$) и строго положительны ($\gamma(z^{1,2}) \geqslant \gamma$). Соответствующие собственные значения также положительны и равны $\|Az^{1,2}\|$. Любой столбец a^*_i из A^* либо нулевой, либо строго положительный с $\gamma(a^*_i) \geqslant \gamma$. Множество положительных столбцов A^* непусто, поэтому A^* имеет только один положительный собственный вектор (с точностью до умножения на скаляр). Это легко следует из теоремы Перрона — Фробениуса. Полученное противоречие доказывает утверждение 1.

Обозначим $\gamma^T(A) = \gamma(A^T)$. Заметим, что для $A > 0$, $B \geqslant 0$, $B \neq 0$ выполнено $\gamma^T(BA) \geqslant \gamma^T(A)$.

Утверждение 2. *Пусть* $\gamma > 0$, $\varepsilon > 0$. *Существует такое* $\delta = \delta(\varepsilon, \gamma)$, *что для любых векторов с неотрицательными координа-*

тами $x \geqslant 0$, $z \geqslant 0$, *если* $\|x\| = \|z\| = 1$, $\|x - z\| \leqslant \delta$, $A > 0$ — *положительная матрица*, $\gamma^\tau(A) \geqslant \gamma$, *то*

$$\left\| \frac{Ax}{\|Ax\|} - \frac{Az}{\|Az\|} \right\| < \varepsilon. \qquad (\text{П.41})$$

Доказательство. Предположим противное. Поскольку справедливость (или несправедливость) (П.41) и величина $\gamma^\tau(A)$ не изменяются при умножении A на положительное число, выберем нормировку $\max\limits_j \sum\limits_i a_{ij} = 1$ — максимум суммы элементов A, принадлежащих одному столбцу, равен 1. Согласно предположению существуют такие последовательности $x_{(i)} \to x^*$, $z_{(i)} \to x^*$, $A_i \to A^*$, что $x_{(i)}$, $z_{(i)} \geqslant 0$, $\|x_{(i)}\| = \|z_{(i)}\| = 1$, $A_i > 0$, $\gamma^\tau(A_i) \geqslant \gamma$ и

$$\left\| \frac{A_i x_{(i)}}{\|A_i x_{(i)}\|} - \frac{A_i z_{(i)}}{\|A_i z_{(i)}\|} \right\| \geqslant \varepsilon. \qquad (\text{П.42})$$

Если $A > 0$, $\gamma^\tau(A) \geqslant \gamma$, $x \geqslant 0$, $\|x\| = 1$, то в силу принятой нормировки $1 \geqslant \|Ax\| \geqslant \gamma$, поэтому

$$\frac{A_i x_{(i)}}{\|A_i x_{(i)}\|} \to \frac{A^* x^*}{\|A^* x^*\|}, \quad \frac{A_i z_{(i)}}{\|A_i z_{(i)}\|} \to \frac{A^* x^*}{\|A^* x^*\|},$$

что противоречит (П.42). Утверждение доказано.

Согласно утверждению 1 для любого $\gamma > 0$ у каждой точки (z^1, z^2) квадрата стандартного симплекса в R^m, не лежащей на диагонали $\Delta = \{(z, z)\}$ $(z^1 \neq z^2)$, существует такая окрестность V, что для любой положительной матрицы A с $\gamma(A) \geqslant \gamma$

$$A(z^1, z^2) \notin V. \qquad (\text{П.43})$$

Утверждение 2 демонстрирует своеобразную устойчивость диагонали Δ: для любой окрестности диагонали W_1 и всякого $\gamma > 0$ существует такая ее окрестность $W_2 \subset W_1$, что для произвольной положительной матрицы A с $\gamma^\tau(A) \geqslant \gamma$

$$AW_2 \subset W_1. \qquad (\text{П.44})$$

Лемма П.2 следует из доказанных утверждений и того, что $\gamma(AB) \geqslant \gamma(A)$, $\gamma^\tau(AB) \geqslant \gamma^\tau(B)$.

Замечание. Не составляет труда перенести лемму П.2 на случай систем с непрерывным временем. Возможны также бесконечномерные обобщения. Здесь мы не будем на этом останавливаться.

П.9. АВТОСИНХРОНИЗАЦИЯ КЛЕТОЧНОГО ДЕЛЕНИЯ

Гипотеза о непрерывном разнообразии по отношению ко многим биологическим задачам является идеализацией, позволяющей лучше понять действие естественного отбора. Иногда все же наследуемое разнообразие на самом деле непрерывно. Рассмотрим популяцию микроорганизмов одного вида, взаимодействующую с окружением, например популяцию патогенных микроорганизмов в организме больного. Основой дальнейшего являются два упрощающих предположения: период времени, затрачиваемый на полный цикл развития, у всех микроорганизмов одинаков; различия между ними в данный момент времени связаны только с разницей фаз развития.

По окончании цикла развития данный микроорганизм исчезает и появляются несколько в начальной фазе. Пусть T — длительность цикла развития. Каждому микроорганизму соответствует наследуемая переменная — момент его возникновения по $\mathrm{mod}\, T$ — такое число $\tau \in [0, T)$, что момент возникновения t_0 есть $nT + \tau$, n — целое. Пусть s — вектор состояния окружения, множество возможных значений s компактно, μ — мера, описывающая распределение микроорганизмов по τ. В простейшем случае можно описать изменение меры μ и вектора s при сдвиге по времени на период T такой разностной системой

$$\begin{aligned} \mu(nT+T) &= k(\mu(nT),\ s(nT))\mu(nT), \\ s(nT+T) &= Q(\mu(nT),\ s(nT)), \end{aligned} \tag{П.45}$$

где $k(\mu, s)$ — гладкая функция $\tau \in [0, T]$, непрерывно зависящая от μ, s, $k(\mu, s)(0) = k(\mu, s)(T)$ и аналогично для производных по τ:

$$k^{(j)}(\mu, s)(0) = k^{(j)}(\mu, s)(T),$$

$Q(\mu, s)$ непрерывно зависит от μ, s.

Для этих уравнений также можно доказать теорему об отборе.

Проанализируем простейший вариант (П.45). Предположим, что состояние среды квазистационарно — s есть функция от μ. Коэффициент размножения k запишем как экспоненту линейной функции от μ:

$$\mu(nT+T) = \mu(nT)\exp\left[k_0 - \int_0^T k_1(\tau - \tau')\, d\mu(nT)(\tau')\right] \tag{П.46}$$

где $k_0 = \mathrm{const}$, $k_1(\theta)$ — периодическая функция θ с периодом T, описывающая взаимное влияние микроорганизмов со сдвигом фаз θ.

Ввиду инвариантности (П.46) относительно сдвига начала отсчета времени непосредственно использовать теоремы предыдущих разделов не удается. Существуют однородные стационарные состояния, для которых μ — произведение константы на меру Лебега. Такое однородное стационарное состояние $d\mu_0 = n_0 d\tau$ находится из условия равенства коэффициента размножения единице:

$$n_0 = k_0 \Big/ \int_0^T k_1(\theta)\, d\theta \stackrel{\mathrm{def}}{=} k_0/(b_0 T). \tag{П.47}$$

Исследуем устойчивость этого состояния по линейному приближению. Для малых отклонений $\Delta\mu$ получаем уравнение ($d\mu_0 = n_0 d\tau$):

$$\Delta\mu(nT+T) = \Delta\mu(nT) - \mu_0 \int_0^T k_1(\tau - \tau')\, d\Delta\mu(nT)(\tau'). \tag{П.48}$$

Изучим спектр оператора A правой части (П.48) в $L^2(0, T)$. Оператор A в $L^2(0, T)$ можно привести в базисе из векторов $e_0 = 1$, $e_{sn} = \sin(2\pi n\tau/T)$, $e_{cn} = \cos(2\pi n\tau/T)$ к блочно-диагональному виду. Именно, вектор e_0 — собственный, соответствующее собственное число $\lambda_0 = 1 - n_0 b_0 T$. Двумерные подпространства, порожденные векторами e_{sn}, e_{cn} для каждого n A-инвариантны. Ограничение A на такое инвариантное подпространство есть

$$A_n = \begin{pmatrix} 1 - n_0 b_n T/2 & -n_0 a_n T/2 \\ n_0 a_n T/2 & 1 - n_0 b_n T_0 2 \end{pmatrix}$$

$$\left(k_1(\theta) = b_0 + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \sin(2\pi n\theta/T) + b_n \cos(2\pi n\theta/T)) \right).$$

Соответствующие собственные числа $\lambda_{n1,2} = 1 - n_0 b_n T/2 \pm i n_0 a_n T/2$. Если хоть один косинус — коэффициент Фурье для $k_1(\theta)$ отрицателен, то однородное стационарное распределение заведомо неустойчиво. Множество функций, все косинус-коэффициенты Фурье которых положительны, очевидно, пренебрежимо, поэтому однородное распределение по фазам τ, как правило, неустойчиво.

Модель (П.46) хороша тем, что для нее можно детально проследить динамику отбора на больших временах, если ограничиться конечным отрезком ряда Фурье функции $k_1(\theta)$.

Положим $k_1(\theta) = b_0 + a\sin(2\pi\theta/T) + b\cos(2\pi\theta/T)$. Чтобы численность не могла неограниченно возрастать, достаточно выполнения неравенства $b_0 > \sqrt{a^2 + b^2}$. Предположим также, что $b < 0$, исключив тем самым случай устойчивого однородного распределения. Обозначим $M_0(\mu) = \int_0^T d\mu(\tau)$, $M_c(\mu) = \int_0^T \cos(2\pi\tau/T)\, d\mu(\tau)$, $M_s(\mu) = \int_0^T \sin(2\pi\tau/T)\, d\mu(\tau)$, $\langle\mu\rangle_n = \frac{1}{n}\sum_{m=0}^{n-1} \mu(m\tau)$, и запишем $\mu(nT) = \mu$,

$$\begin{aligned} \mu(nT + T) = \mu \exp [k_0 - b_0 M_0(\mu) - \\ - (aM_c(\mu) + bM_s(\mu)) \sin(2\pi\tau/T) + \\ + (aM_s(\mu) - bM_c(\mu)) \cos(2\pi\tau/T)]; \end{aligned} \tag{П.49}$$

$$\begin{aligned} \mu(nT) = \mu(0) \exp [n[k_0 - b_0 M_0(\langle\mu\rangle_n) - \\ - (aM_c(\langle\mu\rangle_n) + bM_s(\langle\mu\rangle_n)) \sin(2\pi\tau/T) + \\ + (aM_s(\langle\mu\rangle_n) - bM_c(\langle\mu\rangle_n)) \cos(2\pi\tau/T)]]. \end{aligned} \tag{П.50}$$

Множитель, стоящий в (П.50) после $\mu(0)$, есть либо константа, либо функция с единственным максимумом на $[0, T)$. Пусть начальное распределение имеет носителем весь отрезок $[0, T)$ и является мерой с непостоянной гладкой плотностью относительно меры Лебега. Нетрудно видеть, что в рассматриваемом случае однородное распределение μ_0 не может быть ω-предельным для неоднородного начального распределения и при $n \to \infty$ распределение $\mu(nT)$ принимает вид узкого пика. Координата максимума этого пика τ^* с высокой при $n \to \infty$ точностью есть точка максимума показателя экспоненты в (П.50):

$$\tau^* \cong -\frac{T}{2\pi} \operatorname{arctg} \frac{aM_c(\langle\mu\rangle_n) + bM_s(\langle\mu\rangle_n)}{aM_s(\langle\mu\rangle_n) - bM_c(\langle\mu\rangle_n)}. \qquad (\text{П.51})$$

Численность $M_0(\mu)$ устанавливается практически постоянной, а сама мера с высокой точностью имеет вид распределения Гаусса:

$$\begin{aligned} &d\mu \cong M_0\sqrt{\varepsilon/\pi}\exp[-\varepsilon(\tau-\tau^*)^2]d\tau, \\ &M_0 = k_0/k_1(0) = k_0/(b_0+b), \qquad (\text{П.52}) \\ &\varepsilon^2 = n^2(2\pi/T)^4[(aM_c(\langle\mu\rangle_n) + bM_s(\langle\mu\rangle_n))^2 + (aM_s(\langle\mu\rangle_n) - bM_c(\langle\mu\rangle_n))^2]. \end{aligned}$$

В полученное выражение входит средняя мера $\langle\mu\rangle_n$, которую для данных начальных условий вычислить непросто. Можно, однако, поступить по-другому. Именно, полагая, что $\mu(nT)$ имеет указанный вид с $\varepsilon \gg 1/T^2$, выясним, какова мера $\mu(nT+T)$. Получим

$$\begin{aligned} &d\mu(nT+T) \cong M_0\sqrt{(\varepsilon+\Delta\varepsilon)/\pi}\exp[-(\varepsilon+\Delta\varepsilon)(\tau-\tau^*-\Delta\tau^*)^2]d\tau, \\ &\Delta\varepsilon \cong bM_0 2\pi^2/T^2, \quad \Delta\tau^* \cong aM_0 2\pi/(\varepsilon T). \qquad (\text{П.53}) \end{aligned}$$

Точность этого выражения возрастает с увеличением n. Величина $\Delta\varepsilon$ здесь не зависит от n, и так как $b<0$, ε линейно растет со временем. Величина τ^* соответственно изменяется как сумма гармонического ряда $(\mathrm{mod}\, T)$, т. е. как $\mathrm{const}\cdot\ln n\,(\mathrm{mod}\, T)$.

Интересен случай $b \geqslant 0$, $(1+n_0bT/2)^2 + (n_0aT/2)^2 > 1$. При этом однородное распределение неустойчиво, но поведение $\mu(n)$ при $n\to\infty$, $b>0$ уже нельзя описать как замедляющийся дрейф одного узкого пика. В этом случае могут существовать и гладкие устойчивые решения $\mu(nT)$, имеющие плотность вида $\gamma\exp(B\cos(2\pi(\tau - n\Delta\tau^*/T)))$. При больших a $(a^2 \gg b/M_0,\ a \gg b)$ можно найти B и τ^* в явном виде:

$$B \cong a^2M_0/(2b), \quad \Delta\tau^* \cong bT/(\pi a). \qquad (\text{П.54})$$

Эти решения — гладкие волны автосинхронизации. При $b>0$, $b\to 0$ гладкие волны становятся все более узкими пиками, а их стационарная скорость стремится к нулю. Если $b=0$, то с ростом n распределение $\mu(n)$ принимает вид медленно дрейфующего гауссова пика. Со временем он становится все круче, а его движение замедляется. Вместо линейного роста ε, имеющего место при $b<0$ (П.53), для $b=0$ приращение $\Delta\varepsilon \cong \mathrm{const}/\varepsilon$ и ε растет как $\mathrm{const}\cdot n^{1/2}$.

Дальнейшее исследование уравнения (П.46) выходит за рамки нашего изложения, имеющего своей целью продемонстрировать нестандартный пример наследования и связанные с ним эффекты.

Итак, при фиксированной длительности цикла размножения, как правило, возникает автосинхронизация размножения. Неясно, насколько часто встречается этот эффект в природе. Не исключено, что именно им объясняются периодические приступы некоторых болезней. По поводу взаимодействия патогенных микроорганизмов с иммунной системой хозяина см. монографию [37]. Если фиксирован не период T, а размер или масса, при которых происходит деление, то также возможны эффекты автосинхронизации [7]. Большая коллекция примеров автосинхронизации собрана в книге [38].

П.10. ПРИМЕЧАНИЯ

В математическом моделировании экологических процессов постепенно пробивает себе дорогу направление, основывающееся на теории естественного отбора. Заметным шагом на этом пути стала публикация книги [8]. Ее авторы утверждают (с. 35), что «в биологии вообще и в экологии в частности... имеется один-единственный закон — это закон естественного отбора Ч. Дарвина...». Вполне разделяя пафос этого утверждения, автор тем не менее полагает, что его формулировка нуждается в уточнении. Закон естественного отбора и связанные с ним принципы оптимальности выводим из действительно биологического закона, состоящего в наличии наследования. Именно наследование, передача наследственной информации является основным законом. Продолжая аналогию А. Азимова, можно сказать, что демон Дарвина — самодействующий. Его не нужно постулировать: где наследование, там и демон. Использованное очевидное условие ограниченности полной биомассы заведомо менее содержательно. Что же касается большого разнообразия, необходимого для нетривиальности утверждений об отборе, то динамика его возникновения понята сейчас не настолько хорошо, чтобы дать основания для развернутых математических построений.

Чтобы избежать путаницы с термином «наследование», несущим на себе груз многолетних дискуссий, подчеркнем еще раз, что с точки зрения отбора неважен механизм наследования, несущественны различия между тем, что «зафиксировано в генах» и, например, наследуемыми элементами культуры. Важно лишь отсутствие самозарождения и, возможно, достаточно большое «время жизни». С других же точек зрения, например с позиций молекулярной биологии, различия между формами наследования представляются очень большими, настолько, что все генетически не предопределенное часто называют и не наследуемым.

В популярном споре о том, что является единицей отбора: ген, суперген, особь, популяция или биоценоз [39—41], не существует однозначного теоретического решения в таких терминах. В действительности можно быть твердо уверенным, что отбираются коадаптированные наборы значений наследуемых переменных. Если на интересующих нас временах обменом генами между популяциями можно пренебречь, то отбираются популяции. Вероятно, это все же редко: если популяции одного вида взаимодействуют, то вряд ли они достаточно изолированы друг от друга в генетическом отношении, если же они не взаимодействуют, например имеют очень отдаленные ареалы, то неясно какой содержательный смысл имеет утверждение об отборе. Приведенное рассуждение, однако, не доказательство. Строго можно утверждать только одно: отбирается то, что наследуется. Важно обратить внимание и на другую сторону теорем об отборе и экстремальных принципов: не просто адаптация, а коадаптация. Значение наследуемой переменной не обязательно должно быть наилучшим само по себе. В результате отбора складывается такой набор значений, каждое из которых является наилучшим на фоне остальных, стоит изменить одно, и оптимальность других нарушается. Необходимо помнить еще об одном аспекте эволюции: изменении живыми существами среды обитания в очень больших масштабах.

Среди имеющихся предрассудков отметим абсолютизацию климаксных сообществ. Сукцессия не обязательно ведет к климаксу. Видовой и генетический состав сообщества не обязательно стремится к устойчивому стационарному состоянию. Это лишь частный случай возможной динамики. Даже если он встречается намного чаще прочих, это не означает существование закона, запрещающего другие варианты.

Что же касается различных экстремальных принципов в биологии, не связанных явным образом с коэффициентами размножения и соответственно с отбором, то ясно одно: либо связь есть, но скрытая и ее можно выявить, либо такой экстремальный принцип есть плод воображения, не имеющий отношения к действительности. Исключения составляют принципы, заимствованные из физики и химии: принцип наименьшего действия, минимума производства энтропии и т. п. Они, безусловно, справедливы, если живой организм рассматривать как физическое тело или химический реактор, но их плодотворность может вызывать сомнения.

В математической биологии есть область, нуждающаяся в серьезной теоретической работе. Предпринятые здесь на сегодняшний день усилия [42—44] пока недостаточны. Речь идет об описании пространственного распределения сообществ на основе теории отбора.

Для описания эволюции распределения особей в пространстве чаще всего используются уравнения вида «реакция + диффузия». На микроскопическом уровне для отдельной особи это предполагает случайность и «бесцельность» перемещений. Очевидно, однако, что для всех организмов, способных к самостоятельному передвижению, такое предположение не верно. Описание пространственного распределения с помощью уравнения диффузии применимо, вероятно, только для некоторых видов бактерий и, кроме того, для описания рассасывания очень плавных пространственных неоднородностей плотности. В общем случае перемещения небесцельны.

Применение экстремального принципа для получения информации об эволюции сообществ требует описания потенциального разнообразия — пространства X и оператора K. Вообще говоря, это может быть сложно. Существуют, однако, и счастливые исключения. Пример такого исключения дает задача об эволюции стратегий пространственного распределения «при прочих равных». Исследование стратегий миграции было предпринято в работах [42, 43]. Близкие варианты общего формализма предложены независимо в [44] и книге [8].

Уже первые применения формализма приводят к предсказанию интересных эффектов. Так, рассмотрим популяцию в однородной среде — коэффициент размножения k есть функция только от локальной плотности ρ. Предположим, что $k(\rho)$ не является монотонно убывающей функцией — имеет место эффект Олли [45]. Этот эффект в последнее время интенсивно изучался А. Д. Базыкиным с соавторами [46, 47]. Пусть при малых ρ коэффициент k является монотонно возрастающей функцией ρ. Тогда при малых средних плотностях пространственное распределение уже не будет однородным [44]. Это становится очевидным сразу, как только поставлен вопрос об устойчивости стратегии пространственного распределения к действию отбора. Стратегия «жить в пятнах повышенной плотности при малых средних плотностях», несомненно, выгоднее стратегии равнораспределения. Детали см. в [44].

Исследование динамики «целесообразного» пространственного распределения только начинается, однако уже сейчас ясно, что на этом пути можно понять многие черты реальности, недоступные для традиционных методов.

Уравнения с наследованием — подарок, полученный математиками от биологии. Они дают нам пример редкой ситуации, когда абстрактные математические построения проясняют суть явления. Эти уравнения обладают рядом привлекательных свойств. Доказанная дискретность асимптотики при $t \to \infty$ делает соблазнительным их использование и в других областях. Приведя изучаемое уравнение к виду «с наследованием», можно получить информацию об асимптотике при $t \to \infty$ и, кроме того, богатый набор конечно-параметрических семейств решений, соответствующих конечному носителю. Несмотря на аналогию с термодинамикой в описании предельного поведения систем с наследованием, их динамика обладает, скорее, «антитермодинамическими» свойствами — для таких систем типична самоорганизация.

Изложенный формализм может применяться к системам совершенно различной природы: от «эволюции» многомодового лазерного излучения до «самоорганизации» катализатора под действием реакции [48]. Биологическое происхождение описываемых объектов не обязательно, но все же приложения к эволюции живых существ кажутся наиболее интересными. Чтобы такие приложения были возможны, необходимо специальное разделение характерных времен, которое феноменологически можно описывать как явление наследования — см. обсуждение этого вопроса выше. За пределами такого разделения времен уравнения кинетики становятся общими дифференциальными уравнениями, специфика теряется, и придать точный смысл разговорам об эволюции и отборе становится трудно. В связи с этим, в частности, отметим, что популярные рассуждения об отборе по скорости эволюции имеют ясный смысл в тех и только в тех случаях, когда существуют наследуемые единицы (переменные), определяющие темп изменчивости, но сами существенно не меняющиеся за то время, на протяжении которого сказываются преимущества определяемого ими темпа эволюции. Наличие таких единиц может приводить к эффектам (вполне ясным с точки зрения теории отбора), которые в «Номогенезе» Л. С. Берга описывались, как «антидарвинистские».

Первый вопрос, который возникает при изучении эволюции конкретной системы, таков: что на интересующих нас временах наследуется? Он не является чисто теоретическим, и решить его на основании общих рассуждений и математических построений нельзя. Если же этот вопрос решен (например, описано пространство X и построен оператор K), то остальное — дело техники.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Фейнман Р., Лейтон Р., Сэндс М.** Фейнмановские лекции по физике. Вып. 3, 4. М.: Мир, 1977, с. 372—385.
2. **Азимов А.** Вид с высоты. М.: Мир, 1965, с. 146—159.
3. **Холдэн Дж. Б. С.** Факторы эволюции. М.— Л.: Биомедгиз, 1935. 122 с.
4. **Halden J. B. S.** The relation between density regulation and natural selection.— Proc. Roy. Soc., Ser B, 1956, v. 156, p. 306—308.
5. **Семевский Ф. Н.** Построение защитных приспособлений против факторов смертности.— В кн.: Применение математических методов в биологии. 4. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, с. 160—161.
6. **Охонин В. А.** Условия устойчивости генетической структуры популяций к действию естественного отбора.— Биофизика, 1979, т. 24, № 4, с. 781.
7. **Несколько** задач динамики сообществ/Горбань А. Н., Охонин В. А., Хлебопрос Р. Г. и др. Красноярск, 1980. 52 с. Препринт/ИФ СО АН СССР.
8. **Семевский Ф. Н., Семенов С. М.** Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 280 с.
9. **Семенов С. М.** Об устойчивости стационарных решений обобщенных уравнений математической экологии.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 5. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 256—260.
10. **Семенов С. М.** Моделирование экзогенной сукцессии как основа прогноза антропогенного воздействия на природные экосистемы.— В кн.: Международный симпозиум по комплексному глобальному мониторингу загрязнения окружающей природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1978, с. 38—39.
11. **Розоноэр Л. И., Седых Е. И.** О механизмах эволюции самовоспроизводящихся систем. I.— Автоматика и телемеханика, 1979, № 2, с. 110—119; II.— Там же, № 3, с. 119—129; III.— Там же, № 5, с. 137—147.
12. **Канторович Л. В., Акилов Г. П.** Функциональный анализ. М.: Наука, 1977. 744 с.
13. **Светлов П. Г., Корсакова Г. Ф.** Адаптация зачатков макрохет у мутантов forked к температурному шоку при повторных нагреваниях.— Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 1, с. 32—38.
14. **Brink R. A., Styles E. D.** Paramutation: directed genetic change.— Science, 1968, v. 159, N 3811, p. 161.
15. **Эйнштейн А., Инфельд Л.** Эволюция физики.— В кн.: Эйнштейн А. Собрание научных трудов. Т. 4. М.: Наука, 1967, с. 454—460, 490.
16. **Лауэ М.** Д-р Людвиг Ланге. Несправедливо забытый.— В кн.: Лауэ М. Статьи и речи. М.: Наука, 1969, с. 153—162.
17. **Левич В. Г.** Курс теоретической физики. Т. 1. М.: Наука, 1969, с. 206.
18. **Брода П.** Плазмиды. М.: Мир, 1982. 220 с.
19. **Охонин В. А.** О взаимосвязи некоторых свойств популяций и особей. Красноярск, 1978. 56 с. Препринт/ИЛиД СО АН СССР.

20. **Fisher R. A.** The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
21. **Свирежев Ю. М., Пасеков В. П.** Основы математической генетики. М.: Наука, 1982, с. 117—118.
22. **Нитецки З.** Введение в дифференциальную динамику. М.: Мир, 1975. 305 с.
23. **Арнольд В. И.** Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М.: Наука, 1978. 304 с.
24. **Pugh Ch.** The closing lemma.— Amer. J. Math., 1967, v. 89, N 4, p. 956—1009.
25. **Добрынский В. А., Шарковский А. Н.** Типичность динамических систем, почти все траектории которых устойчивы при постоянно действующих возмущениях.— Докл. АН СССР, 1973, т. 211, № 2, с. 273—276.
26. **Хирш М.** Дифференциальная топология. М.: Мир, 1979. 279 с.
27. **Арнольд В. И., Варченко А. Н., Гусейн-Заде С. М.** Особенности дифференцируемых отображений. Т. 1. М.: Наука, 1982. 304 с.
28. **Постон Т., Стюарт И.** Теория катастроф и ее приложения. М.: Мир, 1980. 607 с.
29. **Голубицкий М., Гийсмин В.** Устойчивые отображения и их особенности. М.: Мир, 1977. 290 с.
30. **Окстоби Дж.** Мера и категория. М.: Мир, 1974. 158 с.
31. **Горбань А. Н.** Множества устранимых особенностей и непрерывные отображения.— Сиб. мат. журн., 1978, т. 19, № 6, с. 1388—1391.
32. **Кулагина О. С., Ляпунов А. А.** К вопросу о моделировании эволюционного процесса.— Проблемы кибернетики, 1966, вып. 16, с. 147—169.
33. **Булгакова Т. И., Кулагина О. С., Ляпунов А. А.** К вопросу о моделировании эволюционного процесса с отбором. I.— Проблемы кибернетики, 1968, вып. 20, с. 257—262; II.— Там же, 1970, вып. 23, с. 247—260.
34. **Булгакова Т. И., Кулагина О. С., Ляпунов А. А.** О математических моделях эволюции популяций.— В кн.: Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973, с. 141—150.
35. **Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.** Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
36. **Солбриг О., Солбриг Д.** Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 486 с.
37. **Марчук Г. И.** Математические модели в иммунологии. М.: Наука, 1980. 264 с.
38. **Блехман И. И.** Синхронизация в природе и технике. М.: Наука, 1981. 352 с.
39. **Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
40. **Olson E. C.** The evolution of life. London: Weidenfeld and Nicolson, 1965. 265 p.
41. **Williams G. C.** Adaptation and natural selection.— Princeton: Univ. Press, 1966. 307 p.
42. **Семевский Ф. Н.** Оптимизация поведения гусениц непарного шелкопряда Porthetria dispar L. при их распределении в кроне.— Зоол. журн., 1971, т. 32, № 2, с. 312—316.
43. **Семевский Ф. Н., Семенов С. М.** Динамика численности дубовой зеленой листовертки Tortrix viridana в Московской области.— Зоол. журн., 1978, т. 57, № 9, с. 1364—1373.
44. **Простейшее** уравнение математической экологии/Горбань А. Н., Охонин В. А., Хлебопрос Р. Г. и др. Красноярск, 1982. 38 с. Препринт/ИЛиД СО АН СССР.
45. **Principles** of animal ecology/Alle W. C., Emerson A. E., Park O. e. a. Phyladelphia, W. B. Sounders&Co, 1949.
46. **Базыкин А. Д., Березовская Ф. С.** Эффект Олли, нижняя критическая плотность популяции и динамика системы хищник — жертва.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. с. 161—175.
47. **Базыкин А. Д., Березовская Ф. С. и др.** Нижняя критическая плотность популяции и динамика системы хищник — жертва.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 3. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 141—161.
48. **Руденко А. П.** Теория саморазвития открытых каталитических систем. М.: Изд-во МГУ, 1969. 276 с.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ЧТО ЖЕ ДАЛЬШЕ?

Полученные результаты позволяют назвать проблемы, созревшие для своего решения. Перечислим те работы, выполнение которых кажется насущной необходимостью.

1. Анализ сложного и интересного примера химической реакции, в которой возможны эффекты обхода равновесия, «от начала» (список веществ) и «до конца» (детальная кинетика) с термодинамическим анализом «по дороге». Реальным претендентом на роль такого примера является реакция окисления водорода.

2. Изучение термодинамических ограничений, а также свойств, лежащих между термодинамикой и кинетикой, для систем «реакция + диффузия», или, точнее, «реакция + процессы переноса».

3. Разработка методов проведения химико-технологических процессов с максимальным использованием эффектов обхода равновесия. Кажется весьма вероятным, что наилучшие результаты могут быть получены для нестационарной технологии.

4. Изложение теории систем с наследованием, учитывающей малую изменчивость, для различных типов пространств наследуемых переменных; изучение и классификация основных типов бифуркаций в уравнениях движения максимумов распределения наследуемых переменных (уравнениях Охонина); детальный анализ эволюции стратегий пространственного распределения.

Автор счел бы свою задачу выполненной, если бы публикация книги стимулировала интерес к этим проблемам и в конечном итоге их решение.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Александр Николаевич Горбань

ОБХОД РАВНОВЕСИЯ

уравнения химической кинетики и их термодинамический анализ

Утверждено к печати Вычислительным центром
Красноярского филиала СО АН СССР

Редакторы издательства *В. П. Дятлов, И. П. Зайцева*
Художественный редактор *Т. Ф. Каминина*
Художник *Н. А. Пискун*
Технический редактор *С. А. Смородинова*
Корректоры *А. А. Надточий, Г. Д. Смоляк*

ИБ № 23597

Сдано в набор 10.04.84. Подписано к печати 03.12.84. МН-01052. Формат 60×90[1]/16. Бумага типографская № 1. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 14. Усл. кр.-отт. 14,2. Уч.-изд. л. 16,4. Тираж 1600 экз. Заказ № 149. Цена 2 р. 80 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение.
630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.

4-я типография издательства «Наука».
630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.