

## ИССЛЕДОВАНИЕ НЕУСТОЙЧИВОСТИ ТЬЮРИНГА ДЛЯ МОДЕЛИ ГИРЕРА–МАЙНХАРДТА

© 2017 г. Г.Ф. Егорова, Г.А. Павлова, О.С. Афанасьева

Самарский государственный технический университет, 443100, Самара, ул. Молодогвардейская, 244

E-mail: galahouse2009@mail.ru, pavlova-ga@mail.ru, afa\_samara@inbox.ru

Поступила в редакцию 12.10.15 г.

После доработки 02.11.16 г.

Исследована зависимость появления неустойчивости Тьюринга для распределенной системы нелинейных дифференциальных уравнений, описывающей процесс морфогенеза гидры, от автоколебательных свойств соответствующей точечной системы. Получены границы в пространстве значений параметров, обеспечивающих диффузионную неустойчивость. Исследуется зависимость частоты и амплитуды образовавшихся пространственных автоколебаний от значений основных параметров. Сравнительный анализ свойств распределенной и соответствующей точечной систем и аналитические выводы подтверждаются решениями системы, найденными с помощью пакета Matlab.

*Ключевые слова:* нелинейные дифференциальные уравнения с частными производными, диффузионная неустойчивость Тьюринга, фазовый портрет, автоколебания, предельный цикл, диссипативные структуры.

В настоящее время математическое моделирование процессов самоорганизации материи является одним из достаточно активно развивающихся научных направлений. Основным инструментом в изучении процессов формообразования является понятие диссипативной структуры, т.е. структуры, преобразующей поступающую энергию в упорядоченные, устойчивые новообразования. В монографии [1] приведена краткая история появления понятия диссипативных структур и их исследования. Диссипативные структуры нашли свое применение в биофизике, в физике, химии и дали толчок новому научному направлению «Синергетика».

Базовыми моделями, описывающими диссипативные структуры, являются модели типа Тьюринга. Одной из них является обобщенная модель Гирера–Майнхардта [1], описывающая процесс морфогенеза на примере гидры и представляющая собой систему дифференциальных уравнений с частными производными параболического типа с нейтральными граничными условиями:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = m \frac{u^2}{v^r} + s - bu + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = n \frac{u^p}{v^l} - dv + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \end{cases}$$

$$\left. \frac{\partial u}{\partial x} \right|_{x=0} = \left. \frac{\partial u}{\partial x} \right|_{x=1} = \left. \frac{\partial v}{\partial x} \right|_{x=0} = \left. \frac{\partial v}{\partial x} \right|_{x=1} = 0, \quad (1)$$

$$0 \leq x \leq 1, 0 \leq t < \infty,$$

где  $u$ ,  $v$  – функции, выражающие количества активатора и ингибитора соответственно,  $m$ ,  $n$ ,  $s$ ,  $b$ ,  $d$ ,  $r$ ,  $l$ ,  $p$  – параметры процесса воспроизводства активатора и ингибитора,  $D_1$  и  $D_2$  – коэффициенты диффузии. С помощью модели (1) подбором параметров было получено распределение активатора, внешне похожее на наличие «щупальцев» у гидры и имеющее «пиковый» характер [2,3]. Однако качественные предсказания, состоявшие в том, что активаторы должны быть сконцентрированы в «пичках», а ингибиторы распределены плавно, не подтвердились. В процессе развития морфогенеза после промежуточных этапов стохастичности распределения активаторов и ингибиторов происходит образование новых форм, распределения метаболитов при этом становятся одинаковыми и плавными по телу гидры. В связи с тем, что для реальной гидры можно выяснить массу «щупальцев», авторами предлагается рассматривать  $u$  и  $v$  не как концентрации активатора и ингибитора, а как величины, характеризующие массы «щупальцев», приходящиеся на соответствующие количества активатора  $u$  и ингибитора  $v$ .

Одними из главных вопросов исследования диссипативных структур, в частности модели (1), использующих поглощаемую ими энергию для образования устойчивых пространственных форм, являются выяснение значений параметров, обеспечивающих эту устойчивость, и изучение зависимости образовавшихся форм от начальных условий.

Анализ системы (1) с таким количеством неопределенных параметров является с математической точки зрения трудоемкой и малоперспективной в практическом отношении задачей, так как биологические модели не являются точными и интересны скорее для качественного исследования явлений. В монографии [1] рассмотрен частный случай этой модели, для которой делается вывод о том, что существование периодических диссипативных структур «пикового» типа определяется параметрами, влияющими на показатели степеней переменных. Кроме того, в той же монографии высказывается предположение, что соответствующая точечная система должна быть автоколебательной.

В связи с этим авторов заинтересовали следующие вопросы:

1) должна ли соответствующая модели (1) система обыкновенных дифференциальных уравнений быть потенциально автоколебательной, т.е. должно ли существовать для этой системы такое сочетание параметров, которое обеспечит наличие устойчивого предельного цикла;

2) в каком случае необходимые условия возникновения устойчивых диссипативных структур будут и достаточными;

3) в какой степени параметры возникающей пространственной неоднородности будут зависеть от начальных значений переменных.

Естественным способом упрощения проблемы является использование информации, характеризующей особенности протекания реального процесса. С динамической точки зрения морфогенез представляет собой работу «генератора», преобразующего энергию источника для системы в повторяющиеся с определенной частотой энергетические возмущающие воздействия, приводящие к появлению новых форм существования материи. Математическими особенностями описания процесса генерирования является его существенная нелинейность и наличие автокаталитических переменных (наличие обратной связи), что приводит в случае невырожденных автономных систем к существованию предельных циклов и различному характеру движения в разных областях фазового

пространства для одной и той же системы. Так как появление любых новообразований зависит от наличия источников энергии, необходимых им питательных веществ и скорости их метаболизма, то рост этих новообразований ограничен как во времени, так и в пространстве, поэтому коэффициенты, находящиеся при нелинейных членах в данной системе уравнений и характеризующие скорость роста решений, не должны быть велики по сравнению с коэффициентами при линейных членах уравнения, которые гасят неограниченное возрастание решений во времени. Не ограничивая общности рассуждений, мы полагаем коэффициенты при положительных членах уравнений равными между собой и меньшими единицы:  $m = n = s = 0.5$ .

Сначала исследуем свойства соответствующей (1) точечной системы:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = 0,5 \frac{u^2}{v^r} + 0,5 - bu, \\ \frac{dv}{dt} = 0,5 \frac{u^p}{v^l} - dv. \end{cases} \quad (2)$$

Для исследования условий возникновения автоколебаний в системе (2) будем использовать теоремы Бендиксона [4] и признак Пуанкаре [5].

Стационарные состояния системы (2) определяются из системы нелинейных уравнений:

$$\begin{cases} 0,5 \frac{u^2}{v^r} + 0,5 - bu = 0, \\ 0,5 \frac{u^p}{v^l} - dv = 0. \end{cases}$$

Отсюда с помощью метода подстановки и обозначения  $c = (2d)^{\frac{1}{l+1}}$  получаем алгебраическое уравнение относительно  $u$ :

$$c^r + u^{\frac{rp-2}{l+1}} - 2bu^{\frac{rp-1}{l+1}} = 0.$$

После замены  $u = t^{l+1}$  оно приобретает следующий вид:

$$c^r - 2bt^{pr-l-1} + t^{pr-2l-2} = 0.$$

Степень многочлена, стоящего в левой части полученного уравнения, определяет количество его корней, причем в силу теоремы Декарта [6] при любых  $r$ ,  $l$  и  $p$  полученное уравнение будет иметь единственный положительный корень, так как среди его коэффициентов имеется только одна смена знака, т.е. система (2) может иметь только одно реальное положение равновесия. Если исходная точечная модель является

автоколебательной, то соответствующая ее единственному реальному положению равновесия особая точка не может быть «седлом», так как по теореме Пуанкаре [5], если в системе второго порядка существует предельный цикл, то разность между количеством  $N$  – особых точек типа «узел», «центр» и «фокус» внутри области, ограниченной произвольной замкнутой траекторией, – и числом  $S$  – точек типа «седла» в той же области – должно быть равно единице:  $N - S = 1$ . В частности, если имеется одна особая точка, то она необходимо должна быть либо фокусом, либо центром, либо узлом, чтобы в системе могли наблюдаться автоколебания.

В силу сказанного в качестве показателей степени  $r$ ,  $l$  и  $p$ , позволяющих упростить исследование системы (1) с сохранением ее свойств, необходимо рассматривать такие величины, для которых  $rp = 2l + 2$ , например:

$$l=0, r=2, p=1; l=0, r=1, p=2; \dots;$$

$$l=0, r=n, p=\frac{2}{n};$$

$$l=1, r=1, p=4; l=1, r=2, p=2; \dots;$$

$$l=1, r=n, p=\frac{4}{n}.$$

Следуя известному принципу Окама «не умножай сущности без меры», для объективного изучения влияния параметров на возникновение неустойчивости предпочтение отдаем анализу системы (2) для случая  $l=0, r=2, p=1$ . Исследования двух других типов систем (при значениях параметров  $l=0, r=1, p=2$  и  $l=1, r=2, p=2$ ) привели к аналогичным результатам.

#### ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЗ УЧЕТА ДИФФУЗИИ

При выбранных значениях показателей степени система (2) приобретет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = 0,5\frac{u^2}{v^2} + 0,5 - bu, \\ \frac{dv}{dt} = 0,5u - dv. \end{cases} \quad (3)$$

Определяем фазовые координаты точки равновесия системы (3):

$$u_0 = \frac{4d^2 + 1}{2b}, \quad v_0 = \frac{4d^2 + 1}{4db}. \quad (4)$$

Эти координаты определяют точку пересечения главных изоклин точечной системы (3):

$$v = \frac{u}{\sqrt{2bu - 1}}, \quad v = \frac{u}{2d}.$$

Соответствующая линеаризованная система будет иметь следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{u}}{dt} = a_1\tilde{u} + b_1\tilde{v}, \\ \frac{d\tilde{v}}{dt} = c_1\tilde{u} + d_1\tilde{v}, \end{cases} \quad (5)$$

где

$$a_1 = \frac{\partial P(u_0, v_0)}{\partial u} = \frac{u_0}{v_0^2} - b = \frac{b(4d^2 - 1)}{4d^2 + 1};$$

$$b_1 = \frac{\partial P(u_0, v_0)}{\partial v} = -\frac{u_0^2}{v_0^3} = -\frac{16d^3b}{4d^2 + 1};$$

$$c_1 = \frac{\partial Q(u_0, v_0)}{\partial u} = 0,5; \quad d_1 = \frac{\partial Q(u_0, v_0)}{\partial v} = -d.$$

Характеристическое уравнение системы (5) будет иметь вид

$$p^2 - \sigma p + \Delta = 0,$$

где

$$\sigma = a_1 + d_1 = \frac{u_0}{v_0^2} - b - d = \frac{b(4d^2 - 1)}{(4d^2 + 1)} - d, \quad (6)$$

$$\Delta = a_1d_1 - b_1c_1 = 0,5\frac{u_0^2}{v_0^3} - d\left(\frac{u_0}{v_0^2} - b\right) = db.$$

Используя условия устойчивости в точечной системе, получаем соотношение:

$$\begin{cases} \sigma \leq 0 \Leftrightarrow \frac{u_0}{v_0^2} - b - d \leq 0, \\ \Delta > 0 \Leftrightarrow db > 0. \end{cases}$$

В силу первой теоремы Бендиксона необходимое условие существования предельного цикла заключается в том, чтобы у выражения

$$\frac{\partial P(u, v)}{\partial u} + \frac{\partial Q(u, v)}{\partial v} = \frac{u_0}{v_0^2} - b - d = \frac{b(4d^2 - 1)}{4d^2 + 1} - d$$

изменялся знак, что и происходит при  $d > 0,5$ . Кроме того, в силу соотношений  $\Delta = db > 0$  единственное положение равновесия у системы (5) будет либо неустойчивым фокусом, либо неустойчивым узлом. Поскольку индекс Пуанкаре и для узла и для фокуса равен единице, то при  $u_0 > (b + d)v_0^2$  предельный цикл в системе возможен. В пространстве основных параметров граница устойчивости системы (3) и линейной системы (5) определяется, с учетом выражений (6), следующими соотношениями:

$$u_0 \leq (b + d)v_0^2 \Leftrightarrow b \leq \frac{d(4d^2 + 1)}{(4d^2 - 1)}; \quad d > 0,5. \quad (7)$$

Последние соотношения позволяют построить область асимптотической устойчивости решений и область возникновения автоколебаний в пространстве параметров  $d$  и  $b$  системы (3), представленные на рис. 1.

Для проверки полученных результатов исследований рассмотрим значения параметров как из области устойчивости  $d = 1, b = 1$ , так и из области неустойчивости  $d = 1, b = 3$ . Найдем соответствующие решения системы (3) с помощью пакета Matlab. Результаты представлены на рис. 2.

Таким образом, точечная система (3) является автоколебательной, причем колебания носят «пиковый» характер. Кроме того, особая точка является либо фокусом, либо узлом, поскольку в противном случае возбуждение автоколебаний носило бы жесткий характер, т.е. требовалось бы дополнительное воздействие.

#### ИССЛЕДОВАНИЕ СИСТЕМЫ С УЧЕТОМ ДИФФУЗИИ

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = 0,5 \frac{u^2}{v^2} + 0,5 - bu + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = 0,5u - dv + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \end{cases} \quad (8)$$

Необходимые условия возникновения стационарных неоднородных распределений в пространстве (в данном случае одномерном) были получены А. Тьюрингом [7]. Чтобы воспользоваться результатами его исследований, линеаризуем систему (8) в окрестности стационарных состояний  $u_0, v_0$ , представленных формулами (4), получим

$$\begin{cases} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} = a_1 \tilde{u} + b_1 \tilde{v} + D_1 \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial \tilde{v}}{\partial t} = c_1 \tilde{u} + d_1 \tilde{v} + D_2 \frac{\partial^2 \tilde{v}}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (9)$$

здесь коэффициенты  $a_1, b_1, c_1, d_1$  имеют те же значения, что и коэффициенты системы (5). Решение для системы (9) будем искать в виде:

$$\tilde{u}(t, x) = A e^{pt} e^{ikx}; \quad \tilde{v}(t, x) = B e^{pt} e^{ikx}. \quad (10)$$

Множитель  $e^{pt}$  характеризует поведение отклонения стационарного состояния во времени. Множитель  $e^{ikx}$  характеризует отклонение величин переменных от однородного стационарного состояния в точке с координатой  $x$  для

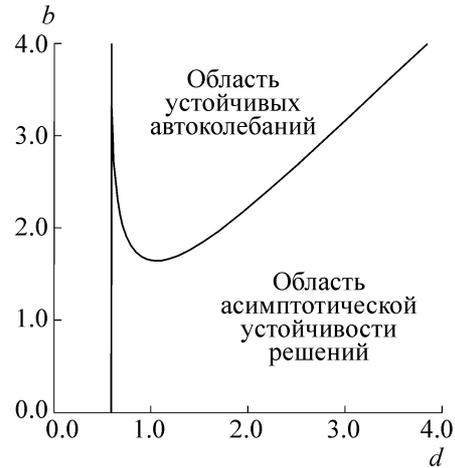


Рис. 1. Область асимптотической устойчивости решений и область возникновения автоколебаний в пространстве параметров  $d$  и  $b$  системы (3).

собственных функций, соответствующих волновому числу  $k$ . Для трубки длиной  $l$  волновое число принимает дискретные значения  $k = k_n = \frac{\pi n}{l}$ . После подстановки формул (10) в систему (9) и соответствующих преобразований получаем дисперсионное уравнение:

$$\begin{aligned} p^2 - \sigma^1 p + \Delta^1 &= 0, \quad \sigma^1 = a_1 + d_1 - k^2(D_1 + D_2), \\ \Delta^1 &= k^4 D_1 D_2 - k^2(a_1 D_2 + d_1 D_1) + a_1 d_1 - b_1 c_1. \end{aligned}$$

Для возникновения неустойчивости Тьюринга [7] должны выполняться следующие условия:

T1)  $a_1$  и  $d_1$  должны быть разных знаков (в данном случае  $a_1 > 0$ , так как  $d_1 < 0$ );

T2)  $\sigma = a_1 + d_1 < 0$ , откуда  $\sigma^1 = a_1 + d_1 - k^2(D_1 + D_2) < 0$ ;

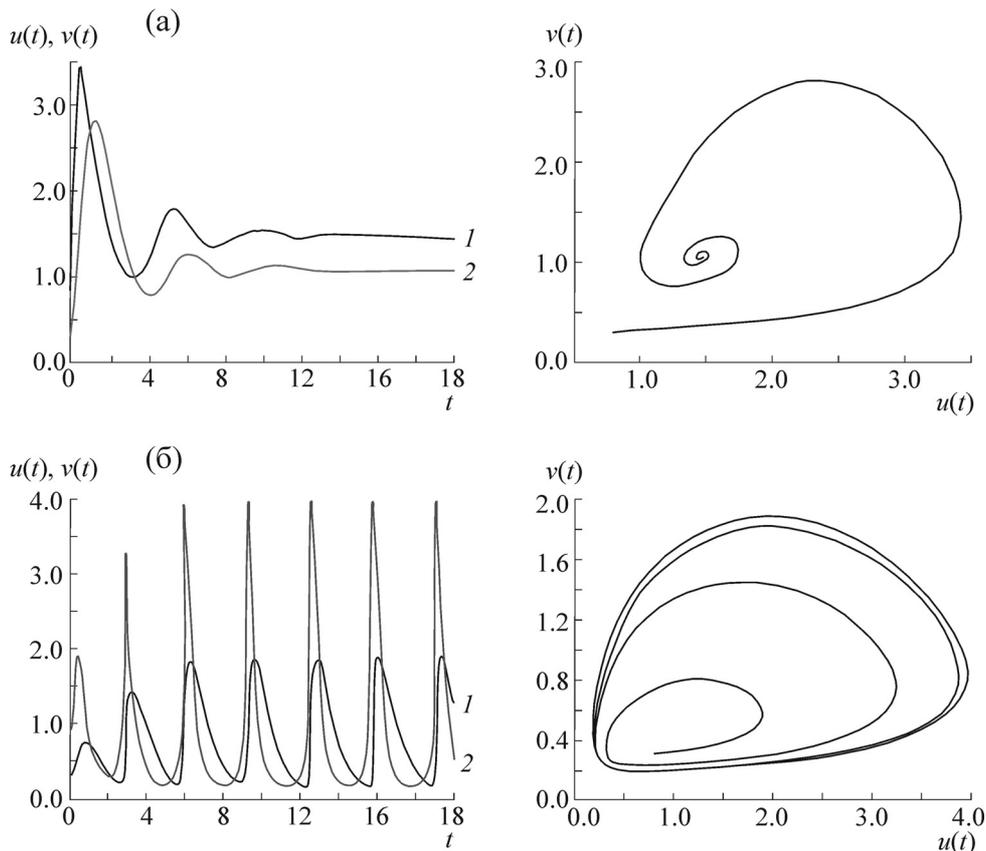
T3)  $\Delta = a_1 d_1 - b_1 c_1 > 0$ ;

T4)  $\Delta^1 = k^4 D_1 D_2 - k^2(a_1 D_2 + d_1 D_1) + \Delta < 0$ .

Первые три условия гарантируют для соответствующей точечной системы (3) отсутствие особой точки типа «седла» и попадание параметров в область асимптотической устойчивости ее решений. Определяем, для каких значений параметров главные изоклины будут находиться в области выполнения первых двух условий Тьюринга. Так как условиям Тьюринга должны удовлетворять коэффициенты линеаризованной системы

$$a_1 = \frac{u_0}{v_0^2} - b > 0, \quad a_1 + d_1 = \frac{u_0}{v_0^2} - b - d > 0,$$

этим условиям должны удовлетворять и фазовые координаты точки равновесия вместе с



**Рис. 2.** Графики решений системы (3): а) при  $d = 1, b = 1$ ; б) при  $d = 1, b = 3$ ; 1 – функция  $v(t)$ , выражающая количество ингибитора, 2 – функция  $u(t)$ , выражающая количество активатора.

некоторыми окрестностями. Поэтому с учетом вариативности параметров системы и соответствующей изменчивости фазовых координат точки покоя условия Тьюринга T1 и T2 могут быть записаны в общем виде с помощью следующих неравенств:

$$\frac{u}{v^2} - b - d < 0; \frac{u}{v^2} - b > 0; \frac{\sqrt{u}}{\sqrt{b+d}} < v < \frac{\sqrt{u}}{\sqrt{b}}.$$

Выполнение первых двух условий Тьюринга возникновения диссипативных структур графически заключается в том, что точка пересечения главных изоклин вместе с окрестностью оказывается внутри области Тьюринга, что является необходимым, но не достаточным для возникновения устойчивых пространственных автоколебаний. В связи с этим возникает вопрос о тех условиях для параметров системы (8), которые будут обеспечивать наличие устойчивых периодических пространственных неоднородностей.

Выясним, при каких значениях параметров линеаризованной системы (9) будут выполняться все условия Тьюринга:

T1)  $a_1$  и  $d_1$  должны быть разных знаков, в данном случае:  $a_1 > 0$  при  $d > \frac{1}{2}$ ;

T2)  $\sigma = a_1 + d_1 < 0$  и  $\sigma^1 = a_1 + d_1 - k^2(D_1 + D_2) < 0$ ; в данном случае эти неравенства будут выполняться, если будет справедливы формулы (7);

T3) третье условие Тьюринга, в данном случае  $\Delta = db > 0$ ;

T4) четвертое условие будет выполняться если:

$$(a_1 D_2 + d_1 D_1)^2 - 4D_1 D_2 \Delta > 0,$$

здесь волновое число вычисляется по формуле:

$$k_{кр}^2 = \frac{a_1 D_2 + d_1 D_1}{2D_1 D_2}. \tag{11}$$

Из этого выражения следует, что  $D_1 \ll D_2$ , так как  $a_1 > 0, d_1 < 0$ . Частота пространственных колебаний в момент возникновения неустойчивости будет равна  $k_{кр}/2\pi$ , отсюда колебания будут наблюдаться при  $k_{кр} \geq 2\pi n$ , где  $n$  может

принимать любые значения, не меньшие единицы.

При рассмотрении вопроса о существовании пространственных автоколебательных решений для системы (9) следует иметь в виду, что соответствующая точечная система (3) должна быть устойчивой и, как предполагают авторы, не только автоколебательной, но и колебательной, так как при постоянном возмущающем периодическом воздействии могут создаться условия, при которых вслед за изменением амплитуды колебаний по времени из-за действия диффузии начнут меняться значения масс активатора и ингибитора вдоль пространственной координаты. Так как  $D_1 \ll D_2$ , скорость роста активатора будет запаздывать по отношению к скорости убывания ингибитора, и в силу нелинейности  $\frac{u^2}{v^2}$  на определенных участках будет наблюдаться резкое возрастание массы активатора, что затем будет вызывать возрастание массы ингибитора и соответственно убывание массы активатора, затем процесс повторится столько раз, сколько «скачков» массы активатора уместится на заданном отрезке, что составит примерно  $\frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{b}{2D_1}}$ . Это явление может

возникнуть в распределенной системе только в той части пространства параметров, в которой соответствующая точечная система будет устойчивой, т.е. собственные колебания точечной системы в конце концов прекратятся и поступающая энергия будет расходоваться на поддержание пространственных автоколебаний. Кроме того, необходимо учесть, что быстро затухающие собственные колебания точечной системы (3) не смогут инициировать колебания вдоль пространственной координаты. Поэтому наиболее вероятным условием возникновения пространственных колебаний для (8), по мнению авторов, является условие:  $b < d$ , но  $b \approx d$ , так как в этом случае свойства системы (3) становятся близкими к свойствам консервативной системы с почти незатухающими колебаниями на частоте  $\omega \approx \sqrt{bd}$ . Соотношение (11) дает значение верхней границы волнового числа, так как при переходе через нее значения частот перестают быть физически реализуемыми. Нижняя допустимая граница определяется из формулы

$$k_{кр}^2 = \frac{a_1 D_2 + d_1 D_1 - \sqrt{(a_1 D_2 + d_1 D_1)^2 - 4\Delta_1 D_1 D_2}}{2D_1 D_2} \quad (12)$$

Положительность  $k_{кр}^2$  будет выполняться при двух условиях:

а)  $(a_1 D_2 + d_1 D_1)^2 - 4D_1 D_2 > 0;$

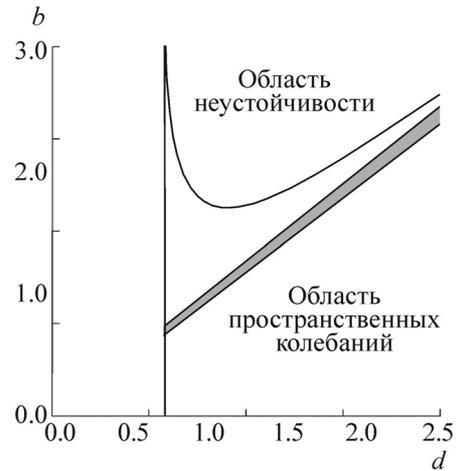


Рис. 3. Область значений параметров  $d$  и  $b$  системы (9), в которой выполняются достаточные условия для возникновения пространственных автоколебаний.

б)  $a_1 D_2 + d_1 D_1 > 0.$

Из условия а) с учетом  $d > 0$  получаем нижнюю границу параметра  $d$  (выкладки из-за их громоздкости опущены):

$$d > \frac{1}{2} \sqrt{\frac{D_2 + D_1 + 2\sqrt{D_1 D_2}}{D_2 - D_1 - 2\sqrt{D_1 D_2}}}.$$

Из условия б) получаем:

$$\begin{aligned} a_1 D_2 + d_1 D_1 &= b \frac{4d^2 - 1}{4d^2 + 1} D_2 - d D_1 > 0 \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow \frac{4d^2 - 1}{4d^2 + 1} D_2 \left( b - d \frac{D_1}{D_2} \frac{4d^2 + 1}{4d^2 - 1} \right) &> 0 \Leftrightarrow \quad (13) \\ \Leftrightarrow b - d \frac{D_1}{D_2} \frac{4d^2 + 1}{4d^2 - 1} &> 0. \end{aligned}$$

Неравенство (13) будет удовлетворяться вместе с условиями  $b \approx d$  и  $b < d$ , если положить

$$b = d - d \frac{D_1}{D_2}.$$

Действительно, тогда имеем:

$$b - d \frac{D_1}{D_2} \frac{4d^2 + 1}{4d^2 - 1} = d \left( 1 - \frac{D_1}{D_2} \frac{8d^2}{4d^2 - 1} \right).$$

Величина  $\frac{D_1}{D_2} \frac{8d^2}{4d^2 - 1}$  вне окрестности точки  $d = 0,5$  при условии  $D_2 \gg D_1$  достаточно мала, поэтому выражение в скобках становится меньше единицы, оставаясь близким к ней.

На рис. 3 представлена область значений параметров  $d$  и  $b$  системы (9) для значений

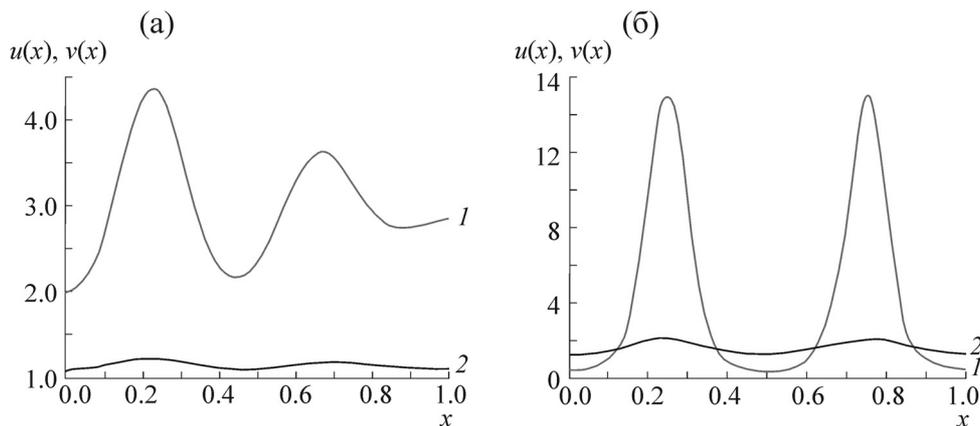


Рис. 4. Графики решений системы (8) при  $d = 1,31$ ,  $b = 1,33$ ,  $D_1 = 0,001$ ,  $D_2 = 0,039$ : (а) –  $t = 60$ , (б) –  $t = 200$ ; 1 – функция  $u(x)$ ; 2 – функция  $v(x)$ .

$D_1 = 0,001$ ;  $D_2 = 0,039$ . Прямая  $b = d\left(1 - \frac{1}{39}\right) = 0,97d$ , ограничивающая снизу выделенную цветом область ниже биссектрисы первого квадранта, будет, по мнению авторов, областью выполнения достаточных условий возникновения пространственных автоколебаний.

При этом пространственные автоколебания могут наблюдаться и в других частях области выполнения необходимых условий. Рассмотрим случай, когда параметры системы (9) равны  $d = 1,31$ ;  $b = 1,33$ ;  $D_1 = 0,001$ ;  $D_2 = 0,039$ .

Для данных значений коэффициентов с помощью пакета Matlab (R2006b) были найдены решения системы (8), представленные на рис. 4.

Как видно из графиков, сначала наблюдаются только синхронные колебания всех точек

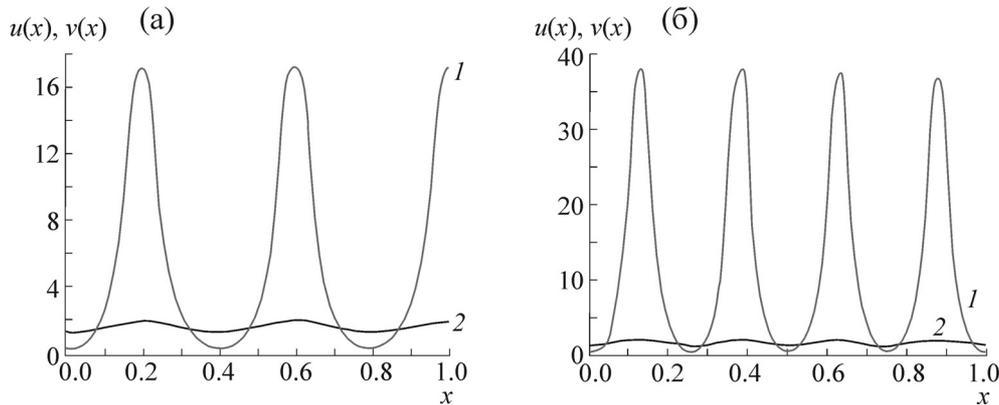
отрезка по времени, затем эти колебания начинают распространяться вдоль пространственной координаты, а когда их амплитуда достигает возможного максимального значения, колебания по времени уже отсутствуют.

Пусть  $\left(\frac{k_{кр}}{2\pi}\right)_{\min}$  обозначает нижнюю границу

значений волнового числа, при которых могут возникать пространственные автоколебания,  $\varpi$  и  $A$  – соответственно частота и амплитуда периодических решений системы (8). Найдем решения системы (8) с помощью пакета MATLAB (R2006b) при следующих значениях коэффициентов:  $D_1 = 0,001$ ;  $D_2 = 0,039$ ;  $d \in [1; 3, 3]$ ;  $b = d\left(1 - \frac{1}{39}\right) = 0,97d$ . Результаты расчетов представлены в таблице.

Таблица

$d$	$\left(\frac{k_{кр}}{2\pi}\right)_{\min}$	$\frac{k_{кр}}{2\pi}$	$\varpi$	$A$	$d$	$\left(\frac{k_{кр}}{2\pi}\right)_{\min}$	$\frac{k_{кр}}{2\pi}$	$\varpi$	$A$
1,0	1,1	2,7	2,0	4,5	2,2	1,3	4,9	3,0	12,0
1,1	1,1	2,9	2,0	5,1	2,3	1,3	5,0	3,0	13,0
1,2	1,1	3,2	2,0	6,15	2,4	1,3	5,1	3,0	13,5
1,3	1,1	3,4	2,0	7,5	2,5	1,4	5,2	3,0	15,0
1,4	1,1	3,6	2,5	7,0	2,6	1,4	5,4	3,0	16,0
1,5	1,1	3,8	2,5	8,0	2,7	1,4	5,5	3,0	16,0
1,6	1,2	4,0	2,5	8,5	2,8	1,4	5,6	3,0	17,5
1,7	1,2	4,1	2,5	9,1	2,9	1,5	5,7	3,0	18,0
1,8	1,2	4,3	2,5	10,0	3	1,5	5,8	3,5	16,1
1,9	1,2	4,4	3,0	10,0	3,1	1,5	5,9	4,0	15,0
2,0	1,3	4,6	3,0	10,1	3,2	1,5	6,0	3,5	17,5
2,1	1,3	4,7	2,5	13,0	3,3	1,5	6,1	3,5	19,0



**Рис. 5.** Графики решений системы (8) при  $t = 200$ ,  $D_1 = 0,001$ ,  $D_2 = 0,039$ : (а) –  $d = 1,57234163$ ; (б) –  $d = 3,57234163$ ; 1 – функция  $u(x)$ ; 2 – функция  $v(x)$ .

Как видно из таблицы, рост значений параметра  $d$  приводит либо к увеличению частоты (числу волн на отрезке), либо к росту амплитуды, причем если частота уменьшается с ростом параметра  $d$ , то это приводит к увеличению амплитуды и наоборот. Из сравнительного анализа значений волновых чисел  $\frac{k_{кр}}{2\pi}$  и значений

$\varpi$  можно утверждать, что, несмотря на нелинейность их зависимости, значение частоты пространственных автоколебаний системы (8) близко к среднему значению числа волн на отрезке для линеаризованной системы (9):

$$\varpi \approx \frac{\left(\frac{k_{кр}}{2\pi}\right)_{\min} + \frac{k_{кр}}{2\pi}}{2}.$$

Значения параметра были выбраны с шагом 0,1. Ясно, что поскольку внутри любого интервала конечной длины содержится числовое множество мощности континуума, результаты численных расчетов не являются доказательством того, что выделенная прямая  $b = d\left(1 - \frac{1}{39}\right) = 0,97d$  является областью не только необходимых, но и достаточных условий возникновения пространственных автоколебаний. Тем не менее пока не будет найден контрпример, мы можем утверждать, что на множестве значений параметров, определяемых с помощью соотношений  $D_1 = 0,001$ ;  $D_2 = 0,039$ ;  $d \geq 1$ ;  $b = \left(1 - \frac{D_1}{D_2}\right)d$ , решения системы (9) представляют собой пространственные автоколебания. Для проверки найдем решения системы (9) при  $d = 1,57234163$  и  $d = 3,57234163$ .

Из графиков на рис. 5 видно, что при учете большого количества цифр после запятой в значении параметра  $d$  качественных изменений в решениях не происходит. Исследования двух других типов систем при значениях параметров  $l = 0, r = 1, p = 2$  и  $l = 1, r = 2, p = 2$  привели к аналогичным результатам.

### ВЫВОДЫ

1. Полученные для показателей степеней переменных модели Гирера–Майнхардта условия позволяют упростить исследование устойчивости как обыкновенной, так и распределенной системы.

2. Возникновение для распределенной системы устойчивых пространственных периодических структур оказывается возможным, если соответствующая точечная система обладает автоколебательными решениями. Фактически диффузия переносит автоколебания, развивающиеся во времени, из области неустойчивости точечной системы в дополнительную к ней часть пространства параметров.

В результате проведенных исследований можно утверждать однозначно, что форма периодических пространственных структур определяется типом нелинейностей, присутствующих в соответствующей точечной системе – в исследованном случае «пичковость» колебаний появляется из-за наличия дробного нелинейного члена уравнения.

3. Приближенная оценка  $\varpi \approx \frac{\left(\frac{k_{кр}}{2\pi}\right)_{\min} + \frac{k_{кр}}{2\pi}}{2}$  позволяет прогнозировать по имеющимся значениям параметров частоты пространственных автоколебаний.

4. Для рассматриваемой системы уравнений (1) условия Тьюринга являются достаточными в том смысле, что существуют сочетания параметров из области выполнения этих условий, гарантирующие возникновение устойчивых периодических диссипативных структур: условия  $b < d$  и  $b \approx d$ , в частности  $b = d \left( 1 - \frac{D_1}{D_2} \right)$ .

5. Параметры возникающих автоколебаний не зависят от начальных условий, если только эти начальные значения не выходят за границы области определения функций, определяющих особые точки системы уравнений ( $\nu > 0$ ), и начальные значения  $u$  должны располагаться правее минимума главной изоклины первого уравнения точечной системы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова и Д. С. Чернавский, *Математическая биофизика* (Наука, М., 1984).
2. Н. Meinhardt and A. Gierer, *J. Theor. Biol.* **85**, 429 (1980).
3. A. Gierer, *Progress Biophys. Mol. Biol.* **37** (1), 1 (1981).
4. Д. Сю и А. Мейер, *Современная теория автоматического управления и ее применение* (Машиностроение, М., 1972).
5. Б. П. Демидович, *Лекции по математической теории устойчивости* (Лань, М., 2008).
6. Б. П. Демидович и И. А. Марон, *Основы вычислительной математики* (Лань, М., 2008).
7. A. M. Turing, *Proc. Roy. Soc. B* **327**, 37 (1952).

## Investigation of Turing Instability for Gierer–Meinhardt Model

G.F. Egorova, G.A. Pavlova, and O.S. Afanasieva

*Samara State Technical University, ul. Molodogvardeyskaya 244, Samara, 443100 Russia*

The dependence of the emergence of Turing instability for a distributed system of the nonlinear differential equations, describing morphogenesis process in hydra, on oscillatory properties of the corresponding trajectories of the system is investigated. The limits in the parameter space of values which provide diffusive instability are obtained. A dependence of the frequency and amplitude of the resulting spatial self-oscillations on the values of main parameters is investigated. Comparative analysis of the properties of the distributed system and corresponding trajectories of the system is carried out and analytical conclusions are confirmed by the solutions of the system, found using the MATLAB.

*Key words: nonlinear differential equations with partial derivatives, diffusion Turing instability, phase portrait, self-oscillations, limit cycle, dissipation structures*