

$$\left. \begin{aligned} \dot{s}_1 &= v_1 - k_1 s_1 \\ \dot{s}_2 &= k_2 s_1 - k_2 s_2 \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{s}_l &= k_l s_{l-1} - k_l s_l \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{s}_n &= k_{n-1} s_{n-1} - v_n \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

где k_j — константы скоростей

$$(1 \leq j \leq n), \quad \dot{s}_j = \frac{\partial s_j}{\partial t}, \quad s_j = |s_j|, \quad v_j = v_j(s_0, s_n, t) \neq 0$$

Введем обозначения

$$V_1 = \max v_j, \quad \mu_1 = \frac{v_1}{V_1}, \quad \mu_n = \frac{v_n}{V_1}, \quad x_j = \frac{k_j s_j}{V_1}$$

Деля обе части уравнений системы (2) на V_1 приводим ее к виду

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}_1 &= \mu_1 x_n - k_1 x_1 \\ \dot{x}_2 &= k_2 x_1 - k_2 x_2 \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{x}_l &= k_l x_{l-1} - k_l x_l \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{x}_n &= k_n x_{n-1} - k_n \mu_n \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

Линеаризация уравнений (3) ведет к системе первого приближения

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}_1 &= k_1 \gamma_1 x_n - k_1 x_1 \\ \dot{x}_2 &= k_2 x_1 - k_2 x_2 \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{x}_l &= k_l x_{l-1} - k_l x_l \\ &\dots \dots \dots \\ \dot{x}_n &= k_n x_{n-1} - k_n \gamma_n x_n \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

где

$$\gamma_1 = \left(\frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} \right)_{x_n = x_n^0}, \quad \gamma_n = \left(\frac{\partial \mu_n}{\partial x_n} \right)_{x_n = x_n^0}$$

Будем считать, что γ_1 и γ_n принимают любые значения от $-\infty$ до $+\infty$. Система (4) имеет характеристическое уравнение:

$$\left| \begin{array}{cccccc} -k_1 - \lambda & 0 & 0 & \dots & k_1 \gamma_1 & \\ k_2 & -k_2 - \lambda & 0 & \dots & 0 & \\ 0 & k_3 & -k_3 - \lambda & \dots & 0 & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -k_n \gamma_n - \lambda & \end{array} \right| = 0$$

которое приводится к виду

$$(-1)^n (-k_n \lambda_n - \lambda) \prod_{j=1}^{n-1} (-k_j - \lambda) + (-1)^{n+1} k_1 \lambda_1 \prod_{j=2}^n k_j = 0$$

или же

$$(k_n \lambda_n + \lambda) \prod_{j=1}^{n-1} (k_j + \lambda) - \lambda_1 \prod_{j=1}^n k_j = 0. \quad (5)$$

Смена динамических режимов системы при изменении параметров λ_1 и λ_n происходит при пересечении траектории точки (λ_1, λ_n) в плоскости этих параметров с построенными линиями кратных, мнимых, нулевых корней.

Характеристическое уравнение (5) при $n = 2$ имеет вид:

$$(k_2 \lambda_2 + \lambda)(k_1 + \lambda) - k_1 k_2 \lambda_1 = 0. \quad (6)$$

Для $n = 2$ построим линию кратных, нулевых, мнимых корней. Линия кратных корней

$$k_2^2 \lambda_2^2 + 2k_1 k_2 (\lambda_1 - \lambda_2) + k_1^2 = 0. \quad (7)$$

Линия нулевых корней

$$\lambda_1 = \lambda_2. \quad (8)$$

Линия мнимых корней

$$k_2 \lambda_2 - k_1 = 0. \quad (9)$$

Графики полученных уравнений показаны на рис. 1. Сплошная штриховка соответствует областям, в которых система (1) неустойчи-

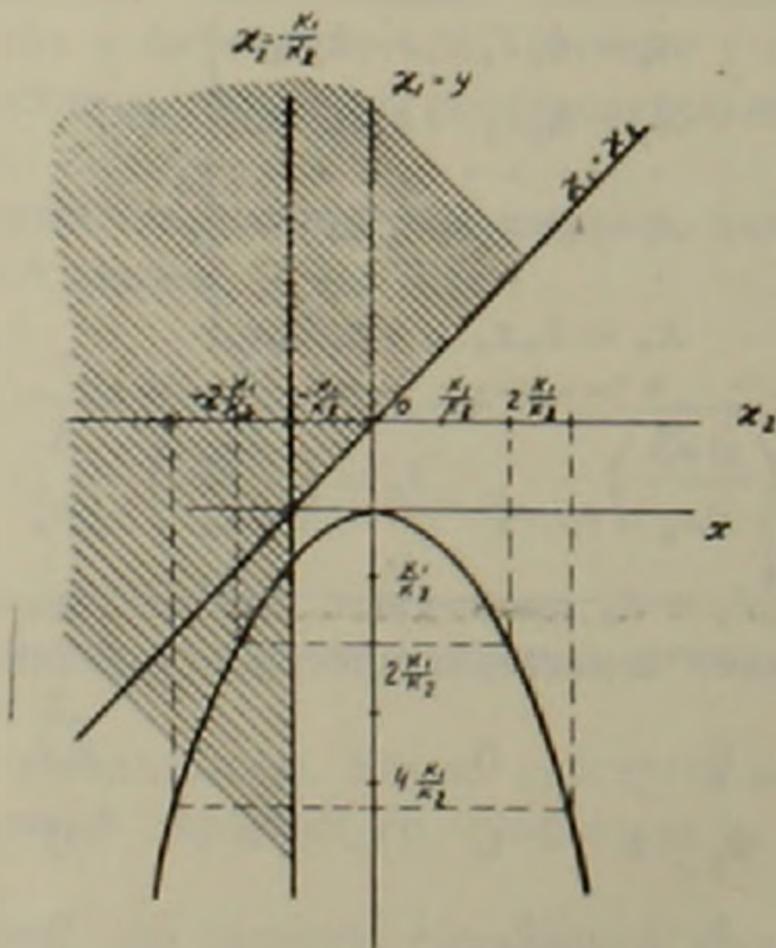


Рис. 1

ва при малых отклонениях от стационарного состояния. Область неустойчивости занимает большую часть параметрической плоскости.

Следовательно, система (1) может быть неустойчива в широком диапазоне вариаций параметров γ_1, γ_2 .

Область неустойчивости значительно увеличивается, если $k_2 \gg \dots \gg k_1$. Однако в экстремальных случаях константы скоростей не могут изменяться бесконечно, в пределе могут отличаться на один, полтора порядка.

Рассмотрим поведение системы при $n = 3$ для случая $k_2 = 10k_1$. Характеристическое уравнение будет:

$$(k_2 \gamma_2 + i)(k_2 + i)(k_1 + i) - k_1 k_2 k_3 \gamma_1 = 0. \quad (10)$$

По виду корней характеристического уравнения (10) можно судить о характере движения системы (1) вблизи стационарных состояний. В случае, когда корни характеристического уравнения имеют вид $\lambda = a \pm i\beta$ ($a > 0$) линейная модель (4) неустойчива, а в системе (1) возникают автоколебания (?).

Вычислительные эксперименты, проведенные с помощью счетно-решающей машины „Наирн-2“ показали, что система (1) неустойчива при $0,1 \leq k_2 \leq 0,9$.

График одного решения системы (4) при $n = 3$ показан на рис. 2. Из рис. 2 видно, что уже при малом возрастании времени, амплитуда колебаний резко увеличивается, что указывает на сильную неустойчивость системы.

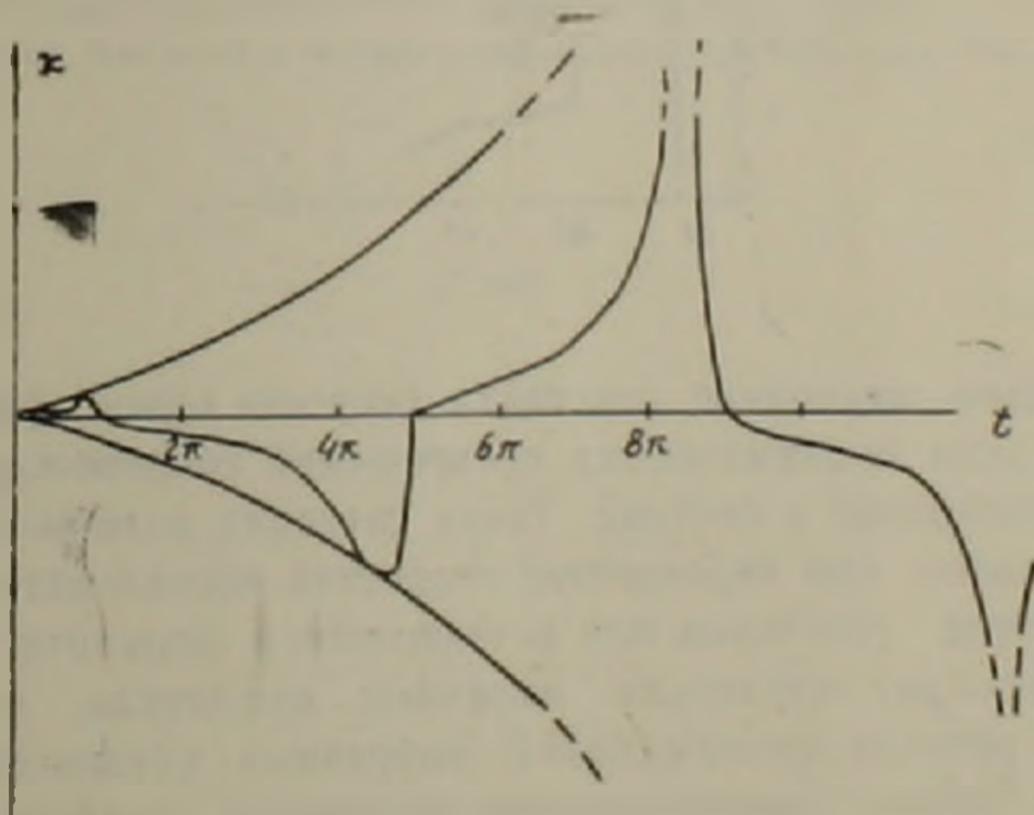


Рис. 2

В тех случаях, когда мнимые корни характеристического уравнения (10) имеют отрицательную действительную часть, система из неустойчивого состояния переходит в устойчивое. Вычислительные эксперименты показали, что в этом случае $0,3 \leq k_2 \leq 0,6$.

На рис. 3 дано изменение частоты колебания $\nu = \frac{\pi}{\text{Im} \lambda}$ относительно k_2 . В тех случаях, когда система (1) находится в неустойчи-

вом состоянии максимальная частота автоколебания $\nu \approx 12,6$ при $k_j = 0,1$, минимальная при $k_j = 0,1$ $\nu \approx 0,3$. Если система из неустойчивого состояния переходит в устойчивое, частота колебания падает с 9,5 до 3,6. Таким образом, исследование модели биохимической системы с обратной регуляцией для случая $k_i \neq k_j$ ($i, j = 1, 2, \dots, n$) показывает, что существует широкий класс параметров, для которых система из неустойчивого состояния переходит в устойчивое.

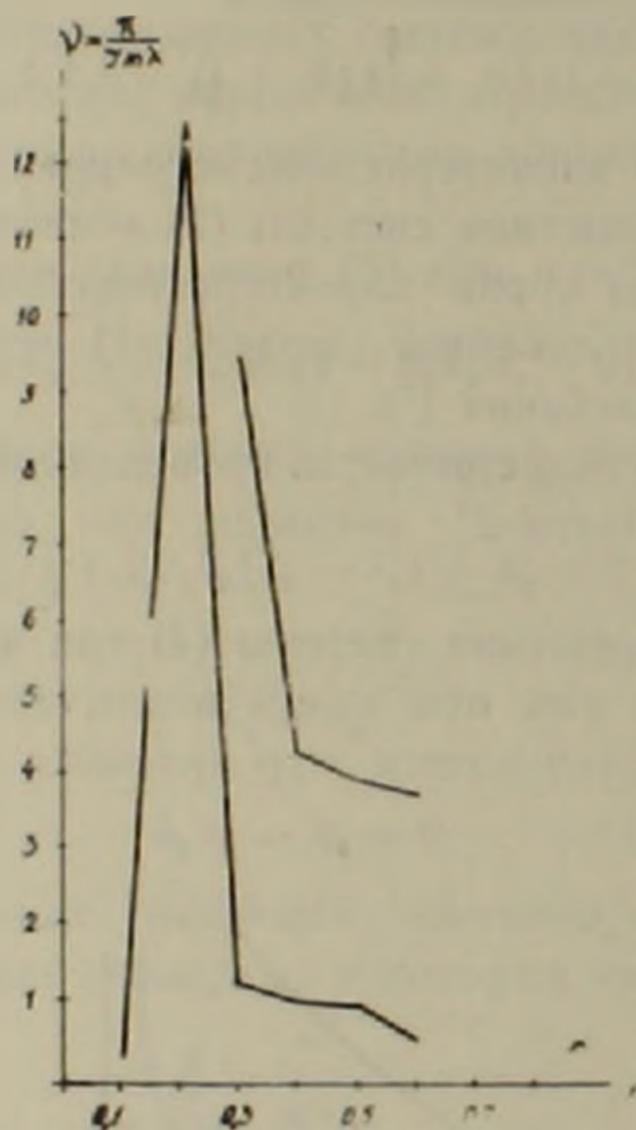


Рис. 5

Очевидно, изменение константы скорости одной ферментативной реакции в цепи биохимических превращений сопровождается усилением автоколебаний в системе. Такая ситуация возможна в патологических условиях при неравенстве скоростей последовательных реакций вследствие угнетения или активирования фермента. В результате этого происходит изменение величины амплитуды автоколебаний. Изменение режима автоколебаний выбранных показателей в системе с обратной связью продемонстрировано на примере увеличения амплитуды автоколебаний физико-химических показателей крови при экстремальных воздействиях на организм (5). Дальнейшая разработка этой проблемы может идти с учетом нелинейности (6), присущей подобным системам.

Институт кардиологии и сердечной хирургии
Министерства здравоохранения Армянской ССР

Հետադարձ կերպով կարգավորվող բիոֆիզիկական շղթայի ուսկցիաների
ինժեներատատանման ուժեղացումը

Հայտնի է, որ բիոֆիզիկական շղթային պրոցեսների ակտիվությունը բնութագրվում է տատանողական ուժեղացումով: Ցույց է տրված, որ վերջնական պրոդուկտների քանակական ինքնատատանումները կարող են փոխվել ախտարանական պայմաններում շնորհիվ առանձին ֆերմենտային ուսկցիաների արագության անհավասարության: Վերջինը հնարավոր է շնորհիվ տարբեր ֆերմենտների արգելակման:

Ցույց է տրված, որ գոյություն ունի չափանիշների մի լայն դաս, որտեղ սխտեմը գտնվում է անկայուն վիճակում և ինքնատատանման ալիքների բարձրությունը աճում է: Կան նաև չափանիշների նեղ շրջանակ, որտեղ սխտեմը անկայուն վիճակից անցնում է կայուն վիճակի:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ E. E. Сельков, Сб. Колебательные процессы в биологических и химических системах, Из-во «Наука», 1967. ² В. С. Гудвин, Временная организация клетки, Изд. «Мир», 1966. ³ А. А. Андронов, А. А. Витт, С. Э. Хайкин, Теория колебаний, Физматгиз, 1963. ⁴ Ф. Б. Штрауб, «Биохимия», Изд. АН Венгрии, 1965. ⁵ В. К. Ткач, Сб. Колебательные процессы в биологических и химических системах, Изд. «Наука», 1967. ⁶ Ю. М. Алонин, E. E. Сельков, Тезисы докладов Всесоюзной конференции молодых ученых, посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина, Пушино-на-Оке, 16—20 ноября 1970. ⁷ E. A. Барбашич, Введение в теорию устойчивости, Изд. «Наука», 1967.