

## ФАЗОВЫЕ ПОРТРЕТЫ БЛОЧНО–ЛИНЕЙНОЙ ДИНАМИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ В ОДНОЙ МОДЕЛИ КОЛЬЦЕВОЙ ГЕННОЙ СЕТИ

Л. С. Минушкина

**Аннотация.** Статья посвящена исследованию динамической системы с разрывными функциями в правых частях, моделирующей функционирование кольцевой геномной сети с положительными и отрицательными обратными связями. В первой части описано построение инвариантной области и дальнейшее разбиение ее на подобласти, содержащие блоки различных валентных уровней. В подобласти с блоками минимальной валентности рассмотрены вопросы существования, единственности и устойчивости цикла, а также свойства отображения Пуанкаре этого цикла. Во второй части изучены поведение и геометрические особенности траекторий, содержащихся в неинвариантной подобласти с максимальным валентным уровнем блоков, описано построение кусочно-линейной инвариантной поверхности траекторий системы в симметричном относительно циклической перестановки переменных случае. Показано, что данная область не содержит периодических траекторий этой системы.

DOI: 10.25587/SVFU.2021.60.20.003

**Ключевые слова:** Кольцевая геномная сеть, циклы, отображение Пуанкаре, монотонность, выпуклость, единственность, устойчивость, инвариантные поверхности, блочно-линейные динамические системы.

### 1. Введение

Одной из моделей кольцевых геномных сетей является шестимерная динамическая система, предложенная в [1]. В ней скорость изменения концентрации мРНК зависит от концентрации предшествующего белка, и наоборот — скорость синтеза белка зависит от концентрации мРНК, предшествующего данному белку:

$$\begin{aligned} \frac{dm_1}{dt} &= L_1(p_3) - k_1 m_1, & \frac{dp_1}{dt} &= \Gamma_1(m_1) - l_1 p_1, & \frac{dm_2}{dt} &= L_2(p_1) - k_2 m_2, \\ \frac{dp_2}{dt} &= \Gamma_2(m_2) - l_2 p_2, & \frac{dm_3}{dt} &= L_3(p_2) - k_3 m_3, & \frac{dp_3}{dt} &= \Gamma_3(m_3) - l_3 p_3. \end{aligned} \quad (1)$$

Эта зависимость описывается с помощью монотонно убывающих функций и монотонно возрастающих функций, соответствующих отрицательным и положительным обратным связям. В качестве убывающих функций в [1, 2] рассмотрены гладкие функции, например, функция Хилла, а в качестве возрастающих — линейные. Мы же изучаем модель со ступенчатыми функциями  $L_j$  и  $\Gamma_j$ ,

которые описывают отрицательные и положительные обратные связи соответственно:

$$L_j(z) = \begin{cases} a_j k_j > 0, & 0 \leq z < 1, \\ 0, & z \geq 1; \end{cases} \quad \Gamma_j(z) = \begin{cases} 0, & 0 \leq z < 1, \\ b_j l_j > 0, & z \geq 1, \end{cases} \quad j = 1, 2, 3;$$

В уравнениях системы (1) коэффициенты  $k_j, l_j$  постоянны и положительны, а вычитаемые  $k_j m_j, l_j p_j$  характеризуют процесс разложения соответствующих веществ.

Ранее установлено существование цикла и построены инвариантные поверхности траекторий у подобной модели кольцевой генной сети с гладкими функциями в [2, 3]. Предельное поведение траекторий, существование циклов в динамических системах с кусочно-линейными разрывными функциями рассматривались в [4–6]. Функционирование генных сетей было описано и с помощью систем другого вида и других размерностей в [7, 8], для которых изучались существование, единственность и устойчивость периодических траекторий.

## 2. Построение инвариантной области

Рассмотрим шестимерный параллелепипед  $\mathcal{Q} = [0, a_1] \times [0, b_1] \times [0, a_2] \times [0, b_2] \times [0, a_3] \times [0, b_3]$ , здесь и далее предполагаем, что точка  $E = (1, 1, 1, 1, 1, 1)$  является внутренней для  $\mathcal{Q}$ .

Ранее было показано в [2, 9, 10], что траектории системы (1), попадающие в область  $\mathcal{Q}$ , при  $t \rightarrow +\infty$  из нее не выходят. Поэтому данная область называется *положительно инвариантной*. Построение такой области, а также схема дискретизации, позволяющая сузить весь параллелепипед  $\mathcal{Q}$  для локализации предельных циклов и представить его в виде булева куба, предложены в [11].

Дальнейшее разбиение  $\mathcal{Q}$  построим следующим образом. Проведем гиперплоскости  $m_j = 1, p_j = 1$ , проходящие через точку  $E$ . При этом область  $\mathcal{Q}$  разбивается на  $2^6 = 64$  маленьких параллелепипеда, которые будем называть *блоками*.

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ 1.** *Валентностью* блока  $B$  называется число его пятимерных граней, через которые траектории системы (1) могут выходить из  $B$  в смежные с ним блоки.

Данное свойство позволяет выделить внутри  $\mathcal{Q}$  три подобласти, объединив блоки с одинаковым валентным уровнем:  $\mathcal{Q} = W_1 \cup W_3 \cup W_5$ , где  $W_1$  и  $W_5$  состоят из 12 блоков валентностей 1 и 5 соответственно, а  $W_3$  содержит 40 блоков валентности 3. В каждой из этих подобластей траектории системы (1) ведут себя различным образом.

В настоящей работе будем описывать поведение траекторий в подобластях с блоками минимальной и максимальной валентностей. Для этого требуется определить, в каком порядке происходит последовательный сдвиг внутренней точки грани вдоль траектории по блокам подобласти. Удобно представлять такой порядок в виде диаграммы переходов (State Transition Diagram), построение которой основано на следующем утверждении.

**Лемма 1.** Для любой пары  $B_1, B_2$  смежных блоков разбиения траектории всех точек их общей грани  $F = B_1 \cap B_2$  проходят через эту грань только в одну сторону, либо из блока  $B_1$  в  $B_2$ , либо из блока  $B_2$  в  $B_1$ .

Каждый блок обозначим бинарным мультииндексом  $\{\varepsilon_1\varepsilon_2\varepsilon_3\varepsilon_4\varepsilon_5\varepsilon_6\}$ , где  $\varepsilon_i = 1$ , если соответствующая переменная системы (1) больше 1, и  $\varepsilon_i = 0$  иначе. Для двух соседних индексов в нумерации блока выполняются правила перехода:

$$00 \rightarrow 01, \quad 11 \rightarrow 10,$$

если второму индексу в этой паре соответствует уравнение с убывающей функцией  $L$ ,

$$01 \rightarrow 00, \quad 10 \rightarrow 11$$

в случае функции  $\Gamma$ . Подробное описание построения диаграммы переходов по одновалентным блокам приведено в [12]. Диаграмма переходов траекторий системы (1) по блокам валентности 1 выглядит следующим образом

$$\begin{array}{ccccc}
 \{110011\} & \xrightarrow{F_0=\{m_1=1\}} & \{010011\} & \xrightarrow{F_1=\{p_1=1\}} & \{000011\} & \xrightarrow{F_2=\{m_2=1\}} & \{001011\} \\
 \uparrow F_{11}=\{p_3=1\} & & & & & & \downarrow F_3=\{p_2=1\} \\
 \{110010\} & & & & & & \{001111\} \\
 \uparrow F_{10}=\{m_3=1\} & & & & & & \downarrow F_4=\{m_3=1\} \\
 \{110000\} & & & & & & \{001101\} \\
 \uparrow F_9=\{p_2=1\} & & & & & & \downarrow F_5=\{p_3=1\} \\
 \{110100\} & \xleftarrow{F_8=\{m_2=1\}} & \{111100\} & \xleftarrow{F_7=\{p_1=1\}} & \{101100\} & \xleftarrow{F_6=\{m_1=1\}} & \{001100\}
 \end{array} \quad (2)$$

### 3. Существование, единственность и устойчивость цикла в $W_1$

Построим траекторию, проходящую согласно диаграмме (2). Зафиксируем на грани  $F_6 = \{001100\} \cap \{101100\}$  внутреннюю точку  $P^{(6)}$  с координатами

$$m_1^{(6)} = 1, \quad p_1^{(6)} < 1, \quad m_2^{(6)} > 1, \quad p_2^{(6)} > 1, \quad m_3^{(6)} < 1, \quad p_3^{(6)} < 1.$$

В каждом блоке диаграммы (2) система (1) линейна. Решение задачи Коши определяет уравнения траектории в блоке  $\{101100\}$  с началом на грани  $F_6$ :

$$\begin{aligned}
 m_1(t) &= a_1 + (1 - a_1)e^{-k_1 t}, & p_1(t) &= p_1^{(6)}e^{-l_1 t}, & m_2(t) &= a_2 + (m_2^{(6)} - a_2)e^{-k_2 t}, \\
 p_2(t) &= b_2 + (p_2^{(6)} - b_2)e^{-l_2 t}, & m_3(t) &= m_3^{(6)}e^{-k_3 t}, & p_3(t) &= p_3^{(6)}e^{-l_3 t}.
 \end{aligned}$$

Эта траектория пересекает следующую грань  $F_7 = \{101100\} \cap \{111100\}$  в точке  $P^{(7)}$ , у которой  $p_1^{(7)} = 1$ . Подставив эту координату в уравнения траектории, получим выражения для остальных координат, которые будем называть формулами перехода  $\varphi_6 : F_6 \rightarrow F_7$ :

$$m_1^{(7)} = a_1 + (1 - a_1) \cdot (p_1^{(6)})^{-\frac{k_1}{l_1}}, \quad p_1^{(7)} = 1, \quad m_2^{(7)} = a_2 + (m_2^{(6)} - a_2) \cdot (p_1^{(6)})^{-\frac{k_2}{l_1}},$$

$$p_2^{(7)} = b_2 + (p_2^{(6)} - b_2) \cdot (p_1^{(6)})^{-\frac{l_2}{l_1}}, \quad m_3^{(7)} = m_3^{(6)} \cdot (p_1^{(6)})^{-\frac{k_3}{l_1}}, \quad p_3^{(7)} = p_3^{(6)} \cdot (p_1^{(6)})^{-\frac{l_3}{l_1}}.$$

Решая следующую задачу Коши с начальной точкой  $P^{(7)}$ , найдем уравнения, описывающие сдвиг точки  $P^{(6)}$  вдоль траектории уже в блоке  $\{111100\}$ :

$$\begin{aligned} m_1(t) &= a_1 + (m_1^{(7)} - a_1)e^{-k_1 t}, & p_1(t) &= b_1 + (1 - b_1)e^{-l_1 t}, \\ m_2(t) &= a_2 + (m_2^{(7)} - a_2)e^{-k_2 t}, & p_2(t) &= b_2 + (p_2^{(7)} - b_2)e^{-l_2 t}, \\ m_3(t) &= m_3^{(7)}e^{-k_3 t}, & p_3(t) &= p_3^{(7)}e^{-l_3 t}. \end{aligned}$$

Пусть эта траектория пересекает грань  $F_8 = \{111100\} \cap \{110100\}$  в некоторой точке  $P^{(8)}$  с координатой  $m_2^{(8)} = 1$ . Тогда формулы перехода  $\varphi_7 : F_7 \rightarrow F_8$  выглядят следующим образом:

$$\begin{aligned} m_1^{(8)} &= a_1 + (m_1^{(7)} - a_1) \cdot \left[ \frac{a_2 - 1}{a_2 - m_2^{(7)}} \right]^{\frac{k_1}{k_2}}, \\ p_1^{(8)} &= b_1 + (1 - b_1) \cdot \left[ \frac{a_2 - 1}{a_2 - m_2^{(7)}} \right]^{\frac{l_1}{k_2}}, & m_2^{(8)} &= 1, \\ p_2^{(8)} &= b_2 + (p_2^{(7)} - b_2) \cdot \left[ \frac{a_2 - 1}{a_2 - m_2^{(7)}} \right]^{\frac{l_2}{k_2}}, & m_3^{(8)} &= m_3^{(7)} \cdot \left[ \frac{a_2 - 1}{a_2 - m_2^{(7)}} \right]^{\frac{k_3}{k_2}}, \\ p_3^{(8)} &= p_3^{(7)} \cdot \left[ \frac{a_2 - 1}{a_2 - m_2^{(7)}} \right]^{\frac{l_3}{k_2}}. \end{aligned}$$

Остальные переходы  $\varphi_i : F_i \rightarrow F_{i+1}$  определяются аналогичным образом как решения задач Коши в блоках диаграммы (2). Их композиция  $\Phi : F_0 \rightarrow F_0$  является отображением Пуанкаре. В [10] установлена монотонность этого отображения, а также доказана

**Теорема 1.** *Если  $a_j > 1$ ,  $b_j > 1$ , то в объединении блоков валентности 1  $W_1 \subset \mathcal{L}^5$  существует цикл  $\mathcal{C}$ , проходящий по блокам согласно диаграмме (2).*

Покажем, что этот цикл является единственным, что соответствует единственности неподвижной точки отображения  $\Phi$ . Введем диффеоморфизм  $\mathcal{L} : K^5 \rightarrow F_0$ , действующий по правилу

$$\mathcal{L}(u_1, u_2, u_3, u_4, u_5) = (1, 1 + (b_1 - 1)u_1, 1 - u_2, 1 - u_3, 1 + (a_3 - 1)u_4, 1 + (b_3 - 1)u_5),$$

где  $K^5$  — единичный пятимерный куб в положительном октанте. Начало новой системы координат под действием этого отображения переходит в точку  $E$ . Будем рассматривать нормализованное  $\Psi : K^5 \rightarrow K^5$ , представляющее собой композицию  $\Psi = \mathcal{L} \circ \Phi \circ \mathcal{L}^{-1}$ . Непосредственным вычислением производных  $\Psi = (\psi_1, \psi_2, \psi_3, \psi_4, \psi_5)$  можно проверить, что верно следующее

**Утверждение 1.** (а) Для всех точек  $u \in K^5$ , отличных от начала координат  $O$ , выполнены неравенства  $0 < \psi_j(u) < 1$ , и  $\psi_j(0, 0, 0, 0, 0) = 0$ . Здесь и далее  $j = \overline{1, 5}$ .

(б) Отображение  $\Psi$  инъективно, его якобиан  $|J(\Psi)|$  строго положителен во всех точках  $K^5$ .

(в) Первые производные координатных функций  $\psi_j$  строго положительны. В начале координат  $\frac{\partial \psi_j}{\partial u_j} > 1$ ,  $j = 1, 2$ . Все их вторые производные строго отрицательны.

Схема доказательства единственности цикла для трехмерной динамической системы предложена в [13]. В случае шестимерной системы доказательство можно провести аналогичным образом, однако потребуется большее число шагов.

**Лемма 0.** Существует единственное число  $u_1^0 \in (0, 1)$  такое, что

$$\psi_1(u_1^0, 0, 0, 0, 0) = u_1^0.$$

Введем функцию

$$\Delta_0(u_1) = \psi_1(u_1, 0, 0, 0, 0) - u_1.$$

Эта функция выпукла вверх, поскольку ее вторая производная отрицательна. При этом

$$\Delta_0(0) = 0, \quad \Delta_0(1) < 0, \quad \left. \frac{d\Delta_0}{du_1} \right|_{u_1=0} > 0.$$

Значит, существует единственная точка  $u_1^0 \in (0, 1)$ , в которой  $\Delta_0(u_1^0) = 0$  и ее первая производная функции отрицательна.

Зафиксируем точку  $u^{(1)} = (u_2, u_3, u_4, u_5)$  и определим функцию

$$\Delta_1 = \psi_1(u_1, u^{(1)}) - u_1.$$

Вторая производная этой функции совпадает со второй производной  $\psi_1$ , которая отрицательна. На концах интервала  $(0, 1)$  функция  $\Delta_1$  принимает значения разных знаков. Отсюда вытекает

**Лемма 1.** Для каждой точки  $u^{(1)}$  существует единственное  $u_1 = \chi_1(u^{(1)})$  в интервале  $(0, 1)$  такое, что

$$\Delta_1(u_1) = \psi_1(\chi_1(u^{(1)}), u^{(1)}) - \chi_1(u^{(1)}) = 0.$$

При этом первая производная функции  $\Delta_1$  строго отрицательна в этой точке.

Проведя аналогичные рассуждения, можно установить справедливость следующих лемм

**Лемма 2.** Для каждого  $u^{(2)} = (u_3, u_4, u_5)$  существует единственное  $u_2 = \chi_2(u^{(2)}) \in (0, 1)$  такое, что

$$\psi_2(\chi_1(u^{(1)}), \chi_2(u^{(2)}), u^{(2)}) - \chi_2(u^{(2)}) = 0.$$

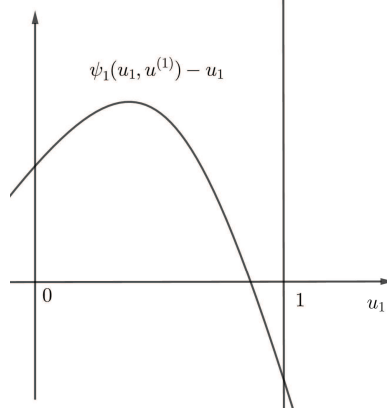


Рис. 1. График  $\Delta_1(u_1, u^{(1)})$  для фиксированного  $u^{(1)}$ .

**Лемма 3.** Для каждых  $u_4, u_5$  существует единственное  $u_3 = \chi_3(u_4, u_5) \in (0, 1)$  такое, что

$$\psi_3(\chi_1(u^{(1)}), \chi_2(u^{(2)}), \chi_3(u_4, u_5), u_4, u_5) = \chi_3(u_4, u_5).$$

**Лемма 4.** Для каждого  $u_5 \in [0, 1]$  существует единственное  $u_4 = \chi_4(u_5) \in (0, 1)$  такое, что

$$\psi_4(\chi_1(u^{(1)}), \chi_2(u^{(2)}), \chi_3(u_4, u_5), \chi_4(u_5), u_5) = \chi_4(u_5).$$

**Лемма 5.** В интервале  $(0, 1)$  существует единственное число  $u_5^0$  такое, что

$$\psi_5(\chi_1(u^{(1)}), \chi_2(u^{(2)}), \chi_3(\chi_4(u_5^0), u_5^0), \chi_4(u_5^0), u_5^0) = u_5^0.$$

Таким образом, в  $K^5$  существует единственная неподвижная точка отображения Пуанкаре  $u^*$  с координатами

$$u_5^* = u_5^0, \quad u_4^* = \chi_4(u_5^*), \quad u_3^* = \chi_3(u_4^*, u_5^*),$$

$$u_2^* = \chi_2(u_3^*, u_4^*, u_5^*), \quad u_1^* = \chi_1(u_2^*, u_3^*, u_4^*, u_5^*)$$

Этой точке соответствует точка  $P^* = \mathcal{L}^{-1}(u_*)$  на грани  $F_0$ , и ее траектория является искомым циклом  $\mathcal{C}$ .

Будем говорить, что точка  $U = (1, u_2, u_3, u_4, u_5, u_6)$  меньше точки  $\tilde{U} = (1, \tilde{u}_2, \tilde{u}_3, \tilde{u}_4, \tilde{u}_5, \tilde{u}_6)$ , если

$$u_2 < \tilde{u}_2, \quad u_3 > \tilde{u}_3, \quad u_4 > \tilde{u}_4, \quad u_5 < \tilde{u}_5, \quad u_6 < \tilde{u}_6. \quad (3)$$

Ранее в [10] были доказаны следующие свойства.

(1) Отображение Пуанкаре, в том числе и нормализованное, монотонно: оно сохраняет заданный на грани  $F_0$  частичный порядок (3).

(2) Точка  $E$  отталкивает от себя точки из малой окрестности.

Вершина грани  $F_0$  с координатами  $(1, b_1, 0, 0, a_3, b_3)$  под действием  $\Phi$  переходит строго внутрь  $F_0$ , а с каждым следующим обходом по блокам диаграммы

(2) ее образ меньше, чем на предыдущей итерации. Однако, попав в малую окрестность точки  $E$ , траектории начинают от нее отталкиваться. При больших  $t$  образ начальной точки не может оказаться вне  $F_0$  и не может притянуться к точке  $E$ . Из этих свойств вытекает и устойчивость цикла: траектория каждой точки из малой окрестности единственной неподвижной точки  $P^*$  при  $t \rightarrow \infty$  стремится к циклу  $\mathcal{C}$ . В итоге справедлива

**Теорема 2.** *Цикл  $\mathcal{C}$  из теоремы 1 является единственным и устойчивым в области  $W_1$ .*

#### 4. Описание поведения траекторий в $W_5$

В области  $W_5$  будем рассматривать траектории, проходящие только по блокам валентности пять согласно диаграмме

$$\begin{array}{ccccc}
 \{111001\} & \xrightarrow{m_1=1} & \{011001\} & \xrightarrow{p_3=1} & \{011000\} & \xrightarrow{m_3=1} & \{011010\} \\
 p_1=1 \uparrow & & & & & & p_2=1 \downarrow \\
 \{101001\} & & & & & & \{011110\} \\
 m_2=1 \uparrow & & & & & & m_2=1 \downarrow \\
 \{100001\} & & & & & & \{010110\} \\
 p_2=1 \uparrow & & & & & & p_1=1 \downarrow \\
 \{100101\} & \xleftarrow{m_3=1} & \{100111\} & \xleftarrow{p_3=1} & \{100110\} & \xleftarrow{m_1=1} & \{000110\}
 \end{array} \quad (4)$$

Проведем замену переменных, перенеся точку  $E$  в начало системы координат:

$$x_j = m_j - 1, \quad y_j = p_j - 1, \quad j = 1, 2, 3.$$

Здесь и далее будем считать  $k_j = l_j = 1$ , все  $a_j > 1$ ,  $b_j > 1$ .

Рассмотрим блок  $\{011001\}$  из диаграммы (4), в котором  $x_1 < 0$ ,  $y_1 > 0$ ,  $x_2 > 0$ ,  $y_2 < 0$ ,  $x_3 < 0$ ,  $y_3 > 0$ , а уравнения системы (1) линейны:

$$\dot{x}_1 = -x_1 - 1, \quad \dot{y}_1 = -y_1 - 1, \quad \dot{x}_2 = -x_2 - 1;$$

$$\dot{y}_2 = -y_2 - 1 + b_2, \quad \dot{x}_3 = -x_3 - 1 + a_3, \quad \dot{y}_3 = -y_3 - 1.$$

Зададим начальные условия при  $t = 0$  на грани  $f_0 = \{111001\} \cap \{011001\}$ :

$$X^{(0)} = (0, y_1^{(0)}, x_2^{(0)}, y_2^{(0)}, x_3^{(0)}, y_3^{(0)}).$$

В предположениях симметрии траектория этой системы в каждом блоке прямолинейна и описывается уравнениями

$$x_1 = -1 + e^{-t}, \quad y_1 = -1 + (1 + y_1^{(0)})e^{-t},$$

$$x_2 = -1 + (1 + x_2^{(0)})e^{-t}, \quad y_2 = b_2 - 1 + (y_2^{(0)} + 1 - b_2)e^{-t},$$

$$x_3 = a_3 - 1 + (x_3^{(0)} + 1 - a_3)e^{-t}, \quad y_3 = -1 + (1 + y_3^{(0)})e^{-t}.$$

При некотором  $t = t_1$  траектория пересечет грань  $f_1 = \{011001\} \cap \{011000\}$  в точке  $X^{(1)}$ , координаты которой записываются в векторно-матричной форме следующим образом:

$$\vec{X}^{(1)} = \begin{pmatrix} x_1^{(1)} \\ y_1^{(1)} \\ x_2^{(1)} \\ y_2^{(1)} \\ x_3^{(1)} \end{pmatrix} = \frac{1}{1 + y_3^{(0)}} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & -1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & b_2 - 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & a_3 - 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1^{(0)} \\ x_2^{(0)} \\ y_2^{(0)} \\ x_3^{(0)} \\ y_3^{(0)} \end{pmatrix} = \frac{1}{1 + y_3^{(0)}} M_0 \cdot \vec{X}^{(0)}.$$

Приведем векторно-матричную запись следующего перехода траектории из блока  $\{011000\}$  в блок  $\{011010\}$ :

$$\vec{X}^{(2)} = \begin{pmatrix} y_3^{(2)} \\ x_1^{(2)} \\ y_1^{(2)} \\ x_2^{(2)} \\ y_2^{(2)} \end{pmatrix} = \frac{1}{1 - \frac{x_3^{(1)}}{a_3 - 1}} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{a_3 - 1} \\ 1 & 0 & 0 & 0 & -\frac{a_1 - 1}{a_3 - 1} \\ 0 & 1 & 0 & 0 & \frac{1}{a_3 - 1} \\ 0 & 0 & 1 & 0 & \frac{1}{a_3 - 1} \\ 0 & 0 & 0 & 1 & -\frac{b_2 - 1}{a_3 - 1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^{(1)} \\ y_1^{(1)} \\ x_2^{(1)} \\ y_2^{(1)} \\ x_3^{(1)} \end{pmatrix} = \frac{1}{1 - \frac{x_3^{(1)}}{a_3 - 1}} M_1 \cdot \vec{X}^{(1)}.$$

Аналогичным образом строим траекторию в двух следующих блоках. Матрица композиции каждого четырех переходов отличается от матрицы композиции предыдущих четырех переходов циклической перестановкой индексов:  $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 1$ . Поэтому здесь приведем только композицию первых четырех переходов:

$$\vec{X}^{(4)} = \begin{pmatrix} y_2^{(4)} \\ x_3^{(4)} \\ y_3^{(4)} \\ x_1^{(4)} \\ y_1^{(4)} \end{pmatrix} = \frac{1}{(1 + x_2^{(3)})(1 - \frac{y_2^{(2)}}{b_2 - 1})(1 - \frac{x_3^{(1)}}{a_3 - 1})(1 + y_3^{(0)})} \begin{pmatrix} 0 & b_2 - 1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & \frac{-a_3}{b_2 - 1} & 1 & 0 \\ 0 & b_3 - 1 & 0 & \frac{b_3}{a_3 - 1} & 1 \\ 0 & a_1 - 1 & 0 & 0 & -a_1 \\ 1 & -1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1^{(0)} \\ x_2^{(0)} \\ y_2^{(0)} \\ x_3^{(0)} \\ y_3^{(0)} \end{pmatrix} = \frac{1}{1 + \gamma_1} M^{IV} \cdot \vec{X}^{(0)},$$

где  $M^{IV} = M_3 M_2 M_1 M_0$  — матрица композиции четырёх переходов, а  $\gamma_1 > 0$  зависит от координат  $y_3^{(0)}, x_3^{(1)}, y_2^{(2)}, x_2^{(3)}$ .

Обратная матрица  $(M^{IV})^{-1}$ , как и обратные матрицы каждого следующих четырех переходов, состоит из неотрицательных элементов. Тогда и обратная матрица  $(M^{XII})^{-1}$ , состоящая из произведения 12 обратных матриц, содержит неотрицательные элементы. По теореме Фробениуса — Перрона наибольшее по модулю собственное число  $\bar{\lambda}$  матрицы  $(M^{XII})^{-1}$  положительно и ему соответствует собственный вектор  $\vec{v}$  с положительными координатами. Этот же вектор является собственным и для матрицы  $M^{XII}$  с собственным значением  $\lambda = \frac{1}{\bar{\lambda}}$ .



Значение характеристического полинома матрицы  $M^{XII}$  в точке  $\lambda = 0$  равно единице, а в точке  $\lambda = 1$  представляет собой выражение

$$\chi(1) = - \frac{a_1 a_2 a_3 b_1 b_2 b_3 (a_2 a_3 b_2 (-b_1 + b_3) + a_1 (a_3 (b_1 - b_2) b_3 + a_2 b_1 (b_2 - b_3 + a_3 b_2 b_3)))}{(-1 + a_1)(-1 + a_2)(-1 + a_3)(-1 + b_1)(-1 + b_2)(-1 + b_3)}$$

Если

$$b_3 \geq b_1 \geq b_2 > 1 \quad \text{или} \quad b_1 \geq b_2 \geq b_3 > 1, \quad \text{или} \quad b_2 \geq b_3 \geq b_1 > 1$$

и  $a_j > 1$ , то данное выражение отрицательно, а характеристический полином имеет корень на  $(0, 1)$  характеристического уравнения для матрицы  $M^{XII}$ .

Сдвиги начальной точки  $X^{(0)}$  вдоль траектории системы (1) представляют собой проективные преобразования, которые переводят луч в луч. Рассмотрим отрезок  $OX^{(0)}$  на грани  $f_0$ , лежащий на луче  $l$ , параллельном собственному вектору  $\vec{v}$ . После однократного обхода по блокам диаграммы (4) этот отрезок сжимается, т. е. образ  $X^{(12)}$  начальной точки попадает внутрь  $OX^{(0)}$ . Сжатие усиливается и за счет множителей  $\frac{1}{1+\gamma_j} < 1$ , стоящих перед матрицами композиции четырех сдвигов. Таким образом, при  $t \rightarrow +\infty$  кусочно-линейная траектория по спирали притягивается к началу координат и не является циклом.

Образы всех внутренних для  $F_0$  точек, лежащих на луче  $l$ , образуют двумерную кусочно-линейную инвариантную для траекторий системы (1) поверхность  $\Sigma$  в неинвариантной области  $W_5$ .

Таким образом, доказана

**Теорема 3.** *Если выполняется одно из условий:*

- (а)  $b_3 \geq b_1 \geq b_2 > 1$ ,
- (б)  $b_1 \geq b_2 \geq b_3 > 1$ ,
- (в)  $b_2 \geq b_3 \geq b_1 > 1$ ,

и при этом все  $a_j > 1$ , то траектории точек из  $\Sigma \subset W_5$  по спирали притягиваются к началу системы координат.

Частный случай, когда все  $a_1 = a_2 = a_3 = a$  и  $b_1 = b_2 = b_3 = b$  рассмотрен в [14, 15]. Для симметричной системы типа (1) утверждение теоремы 3 выполняется при  $a, b > 1$ .

Для подобной системы с отрицательными и положительными обратными связями, описанными гладкими функциями, были построены инвариантные многообразия в [3].

При этом сама область  $W_5$  не является инвариантной для всех траекторий, содержащихся в ней, поскольку из пятивалентных блоков траектории могут перейти в область  $W_3$ , также не инвариантную. Траектории в  $W_3$  могут как остаться в ней, так и попасть в  $W_1$ . Фазовый портрет системы (1) в области  $W_3$ , состоящей из 40 блоков, имеет довольно громоздкую комбинаторную структуру, и его исследование представляет собой отдельную задачу.

Отметим, что во всей инвариантной области  $\mathcal{Q}$  цикл может оказаться не единственным, как и в других моделях генных сетей, описанных в [16, 17]. Для

систем других размерностей поведение траекторий вне  $W_1$  не является циклическим, как в [18] и в настоящей работе.

## 5. Заключение

Выявление периодических режимов функционирования генных сетей играет важную роль в биологии при исследовании природных механизмов и построении искусственных.

В настоящей работе приведено исследование математической модели одной кольцевой генной сети и описаны свойства фазового портрета в двух подобластях инвариантной области. Подобласть, состоящая из 12 одновалентных блоков, инвариантна для траекторий динамической системы и содержит единственный и устойчивый цикл этой системы. В неинвариантной подобласти из 12 блоков максимального валентного уровня, равного пяти, существует инвариантная поверхность траекторий симметричной системы, описанных дробно-линейными преобразованиями. Предельное поведение таких траекторий не является периодическим: при больших  $t$  они притягиваются к точке разрыва ступенчатых функций.

В дальнейшем предстоит исследовать самую большую подобласть из 40 блоков валентности 3 с довольно сложной комбинаторной и геометрической структурой. Описание переходов траекторий по блокам и построение диаграмм представляет отдельную задачу. Мы не исключаем возможности существования циклов в этой неинвариантной подобласти.

**Благодарность.** Автор искренне выражает благодарность В. П. Голубятникову за постановку задачи, необходимые советы и замечания, а также В. В. Иванову за полезные идеи, значительно расширяющие исследование.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Elowitz M. B., Leibler S. A synthetic oscillatory network of transcriptional regulators // Nature. 2000. V. 403. P. 335–338.
2. Аюпова Н. Б., Голубятников В. П., Казанцев М. В. О существовании цикла в одной несимметричной модели молекулярного репрессилатора // Сиб. журн. вычисл. математики. 2017. Т. 20, № 2. С. 121–130.
3. Кириллова Н. Е. Об инвариантных поверхностях в моделях генных сетей // Сиб. журн. индустр. математики. 2020. Т. 23, № 4. С. 69–76.
4. Llibre J., Novaes D. D., Teixeira M. A. Maximum number of limit cycles for certain piecewise linear dynamical systems // Nonlinear Dyn. 2015. V. 82. P. 1159–1175.
5. Mereu A. C., Oliveira R., Rodrigues C. A. B. Limit cycles for a class of discontinuous piecewise generalized Kukles differential systems // Nonlinear Dyn. 2018. V. 93. P. 2201–2212.
6. Wang S., Yang J. Realization of arbitrary configuration of limit cycles of piecewise linear system // Int. J. Bifurcation and Chaos. 2018. V. 30. 2050133.
7. Чумаков Г. А., Чумакова Н. А. Гомоклинические циклы в одной модели генной сети // Мат. заметки СВФУ. 2014. Т. 21, № 14. С. 97–106.
8. Banks H. T., Mahaffy J. M. Stability of cyclic gene models for systems involving repression // J. Theor. Biology. 1978. V. 74. P. 323–334.
9. Голубятников В. П., Иванов В. В., Минушкина Л. С. О существовании цикла в одной несимметричной модели кольцевой генной сети // Сиб. журн. чистой и прикл. математики. 2018. Т. 18, № 3. С. 26–32.

10. Голубятников В. П., Минушкина Л. С. О монотонности отображения Пуанкаре в некоторых моделях кольцевых генных сетей // Сиб. журн. индустр. математики. 2019. Т. 22, № 3. С. 39–47.
11. Glass L. Combinatorial and topological methods in nonlinear chemical kinetics // J. Chem. Phys. 1975. V. 63, N 4. P. 1325–1335.
12. Кириллова Н. Е., Минушкина Л. С. О дискретизации фазовых портретов динамических систем // Изв. АлтГУ. 2019. Т. 108, № 4. С. 82–85.
13. Голубятников В. П., Иванов В. В. Единственность и устойчивость цикла в трехмерных блочно-линейных моделях кольцевых генных сетей // Сиб. журн. чистой прикл. математики. 2018. Т. 18, № 4. С. 19–28.
14. Golubyatnikov V. P., Minushkina L. S. Combinatorics and geometry of circular gene networks models // Письма в Вавилов. журн. генетики и селекции. 2020. Т. 6, № 4. С. 188–192.
15. Golubyatnikov V. P., Minushkina L. S. On geometric structure of phase portraits of some piecewise linear dynamical systems // Tbilisi Math. J. 2021. Special Issue (7–2021). P. 49–56.
16. Голубятников В. П., Градов В. С. О неединственности циклов в некоторых кусочно-линейных моделях кольцевых генных сетей // Мат. тр. 2020. Т. 23, № 1. С. 107–122.
17. Голубятников В. П., Кириллова Н. Е. О циклах в моделях функционирования кольцевых генных сетей // Сиб. журн. чистой прикл. математики. 2018. Т. 18, № 1. С. 54–63.
18. Аюпова Н. Б., Голубятников В. П. Строение фазового портрета одной кусочно-линейной динамической системы // Сиб. журн. индустр. математики. 2019. Т. 22, № 4. С. 19–25.

*Поступила в редакцию 19 марта 2021 г.*

*После доработки 19 марта 2021 г.*

*Принята к публикации 26 мая 2021 г.*

Минушкина Лилия Сергеевна  
Новосибирский государственный университет  
ул. Пирогова 1, Новосибирск 630090  
l.minushkina@g.nsu.ru

PHASE PORTRAITS OF A BLOCK-LINEAR  
DYNAMICAL SYSTEM IN A MODEL  
FOR A CIRCULAR GENE NETWORK

L. S. Minushkina

**Abstract:** The article is devoted to a dynamical system with discontinuous functions on the right-hand sides of its equations that simulates functioning of a circular gene network with positive and negative feedback. In the first part of this paper we describe construction of an invariant domain and its splitting into subdomains containing blocks of different valence. We consider questions of existence, uniqueness and stability for the periodic trajectory and properties of the Poincaré map in the subdomain with blocks of minimal valence. In the second part, we study behaviour and geometric features of trajectories contained in the non-invariant subdomain with blocks of maximal valence. We also describe the construction of a piecewise-linear invariant surface for a system symmetric up to cyclic permutations of variables. It is proved that this subdomain does not contain cycles of the dynamical system.

DOI: 10.25587/SVFU.2021.60.20.003

**Keywords:** circular gene network, cycles, Poincaré map, monotone, convexity, uniqueness, stability, invariant surfaces, block-linear dynamical systems.

REFERENCES

1. *Elowitz M. B. and Leibler S.*, “A synthetic oscillatory network of transcriptional regulators,” *Nature*, **403**, 335–338 (2000).
2. *Ayupova N. B., Golubyatnikov V. P., and Kazantsev M. V.*, “On existence of a cycle in one asymmetric model of a molecular repressilator,” *Numer. Anal. Appl.*, **10**, No. 2, 101–107 (2017).
3. *Kirillova N. E.*, “On invariant surfaces in gene network models,” *J. Appl. Ind. Math.*, **14**, 666–671 (2020).
4. *Llibre J., Novaes D. D., and Teixeira M. A.*, “Maximum number of limit cycles for certain piecewise linear dynamical systems,” *Nonlinear Dyn.*, **82**, 1159–1175 (2015).
5. *Mereu A. C., Oliveira R., and Rodrigues C. A. B.*, “Limit cycles for a class of discontinuous piecewise generalized Kukles differential systems,” *Nonlinear Dyn.*, **93**, 2201–2212 (2018).
6. *Wang S. and Yang J.*, “Realization of arbitrary configuration of limit cycles of piecewise linear system,” *Int. J. Bifurcation Chaos*, **30**, No. 9, 2050133 (2018).
7. *Chumakov G. A. and Chumakova N. A.*, “Homoclinic cycles in one gene network model [in Russian],” *Mat. Zametki SVFU*, **21**, No. 14, 97–106 (2014).
8. *Banks H. T. and Mahaffy J. M.*, “Stability of cyclic gene models for systems involving repression,” *J. Theor. Biology*, **74**, 323–334 (1978).
9. *Golubyatnikov V. P., Ivanov V. V., and Minushkina L. S.*, “On existence of a cycle in one asymmetric circular gene network model [in Russian],” *Sib. Zh. Chist. Prikl. Mat.*, **18**, No. 3, 27–35 (2018).
10. *Golubyatnikov V. P. and Minushkina L. S.*, “Monotonicity of the Poincaré mapping in some models of circular gene networks,” *J. Appl. Ind. Math.*, **13**, No. 3, 472–479 (2019).

11. Glass L., "Combinatorial and topological methods in nonlinear chemical kinetics," J. Chem. Phys., **63**, No. 4, 1325–1335 (1975).
12. Kirillova N. E. and Minushkina L. S., "On discretization of phase portraits of dynamical systems [in Russian]," Izv. Altaysk. Gos. Univ., **108**, No. 4, 82–85 (2019).
13. Golubyatnikov V. P. and Ivanov V. V., "Uniqueness and stability of a cycle in 3-dimensional block-linear circular gene network models [in Russian]," Sib. Zh. Chist. Prikl. Mat., **18**, No. 4, 19–28 (2018).
14. Golubyatnikov V. P. and Minushkina L. S., "Combinatorics and geometry of circular gene networks models," Vavilov J. Genetics Breeding, **6**, No. 4, 188–192 (2020).
15. Golubyatnikov V. P. and Minushkina L. S., "On geometric structure of phase portraits of some piecewise linear dynamical systems," Tbilisi Math. J., Special Issue (7–2021), 49–56 (2021).
16. Golubyatnikov V. P. and Gradov V. S., "On nonuniqueness of cycles in some piecewise linear circular gene network models," Sib. Adv. Math., **23**, No. 1, 107–122 (2020).
17. Golubyatnikov V. P. and Kirillova N. E., "On cycles in models of functioning of circular gene networks [in Russian]," Sib. Zh. Chist. Prikl. Mat., **18**, No. 1, 54–63 (2018).
18. Ayupova N. B. and Golubyatnikov V. P., "Structure of the phase portrait of a piecewise linear dynamical system," J. Appl. Ind. Math., **13**, No. 4, 606–611 (2019).

*Submitted March 19, 2021*

*Revised March 19, 2021*

*Accepted May 26, 2021*

Liliya S. Minushkina  
Novosibirsk State University,  
1 Pirogov Street, Novosibirsk 630090, Russia  
l.minushkina@ng.nsu.ru