тая траектория системы (3) с квадратичными правыми частями выпукла. Если в системе существуют два предельных цикла, то они либо расположены один внутри другого и сонаправлены, либо расположены один вне другого и имеют противоположную ориентацию. Если число предельных циклов равно трем, то они либо вложены один в другой и сонаправлены, либо два цикла вложены и сонаправлены, а третий лежит вне и имеет противоположную ориентацию.

Система (3) с квадратичными правыми частями не может обладать тремя предельными циклами, лежащими врозь, один вне другого, или двумя циклами, лежащими один вне другого внутри третьего.

Аналогичные утверждения справедливы и в том случае, если число предельных циклов больше 3.

# ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В БИОЛОГИИ

*С. Н. Малыгин*

В настоящей статье речь пойдет о применении в биологии теории катастроф. Термин «теория катастроф» предложен французским топологом Томом [Thom, 1975] для обозначения широкой программы математического описания явлений, связанных с резкими скачками и качественным изменением картины исследуемого процесса. Том заложил основы общей теории устойчивости, применимой к математическим моделям различных типов. В сущности, эта общая теория совпадает с классической теорией бифуркаций динамических систем, развитой в исследованиях А. М. Ляпунова, Пуанкаре и А. А. Андронова. Том соединил с теорией бифуркаций идеи Уитни об особенностях гладких отображений, что привело, с одной стороны, к существенному математическому продвижению, а с другой — к систематическому применению развитой теории в других науках, в частности, в биологии. Следует подчеркнуть, что методы Тома, развивая, казалось бы, традиционные разделы математики, вроде дифференциального исчисления и устойчивости обыкновенных дифференциальных уравнений, содержат много новейшей математики (топология, алгебраическая геометрия, общая теория динамических систем и т. п.). Поэтому, хотя многие явления, предсказываемые теорией катастроф, можно обнаружить непосредственно (например, каустики видны невооруженным глазом), объяснение их выходит далеко за рамки, скажем, обычного университетского курса математики.

Некоторые авторы [Чиллингуорт, 1979] считают, что теория катастроф призвана качественно описывать явления. Разумеется, математический метод должен прежде всего отражать качественную сторону. Часто же количественные методы используются именно для того, чтобы дать по существу ответ чисто качественного характера, например, обрушится ли мост или упадет ли на Землю вращающийся вокруг нее спутник. После появления книги «Теория катастроф» [Постон, Стюарт, 1980] мифу о чисто качественном характере теории катастроф пришел конец. Физики, основываясь на «физическом понимании явлений», применяли, разумеется, неосознанно, то, что мы называем элементарной теорией катастроф. Так, например, Л. Д. Ландау априори ввел в теорию фазовых переходов сборку Уитни (о ней речь пойдет ниже) и получил в результате удовлетворительную модель фазовых переходов второго рода. Но только сознательное применение метода теории катастроф позволяет поставить исследование разрывов в системах, описываемых гладкими функциями, на прочную методологическую основу.

Следует сказать еще несколько слов о самом использовании теории катастроф. Том [Thom, 1976] различает два подхода к прикладной (элементарной) теории катастроф. Первый — это так называемый физический путь, основывающийся на нашем относительно надежном знании управляющих законов изучаемой системы. Теория катастроф дает новый взгляд и альтернативный формализм в традиционных разделах математики и позволяет пользоваться готовым математическим аппаратом. Фактически, здесь ее роль та же, что и традиционная роль математики в точных науках.

Второй подход — «метафизический путь». В противоположность предыдущему он носит умозрительно-спекулятивный характер. Он обычно ограничивается социально-биологическими науками [см. Zeeman, 1974а, 1975, 1977; Cooke, Zeeman, 1976; Чернавский, 1979]. В своей чистой форме он постулирует применимость некоторой элементарной катастрофы (обычно берется простейшая — сборка Уитни) и анализирует ситуацию в этих терминах. Конечно, такое постулирование не является беспочвенным, хотя его основательность довольно значительно меняется от случая к случаю.

Широкое развитие второго подхода, особенно в работах Зимана [Zeeman, 1977], вызвало не всегда справедливую критику [Sussmann, Zahler, 1978]. Главный недостаток состоит в том, что теория катастроф применяется к некоторой функции, само существование которой довольно сомнительно. Однако, на наш взгляд, если выводы теории катастроф можно проверить на практике, то возражение Зусмана — Цалера в этом случае следует отвести (см. также «антикритику» Гукенхаймера [Guckenheimer, 1978]).

Общая программа Тома создания теории катастроф заключается в построении структурно устойчивых эволюционирующих во времени динамических систем, переходящих одна в другую [Thom, 1969, 1975а, 1975b, 1977]. Эти переходы названы Томом катастрофами, а их последовательность во времени — морфологией процесса. Этот универсальный язык пригоден, по мнению Тома, для описания эмбриогенеза, лингвистики, процесса мышления и т. д. Однако развитие этой программы встретило ряд принципиальных трудностей математического характера, связанных с открытием странных аттракторов, т. е. аттракторов существенно хаотической природы. Тем не менее для широкого класса динамических систем — градиентноподобных динамических систем — программа Тома осуществима и соответствующая теория, названная элементарной теорией катастроф, полностью построена (при небольшой размерности пространства управляющих параметров). К ее описанию мы и перейдем.

На некотором многообразии (обычно это $n$-мерное евклидово пространство $\mathbb{R}^n$) рассматривается динамическая система, т. е. система обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка, разрешенная относительно производных

$$\dot{x} = f(x, c).$$

Здесь $x = (x_1, \ldots, x_n) \in \mathbb{R}^n$, $c = (c_1, \ldots, c_r) \in \mathbb{R}^r$ и $f$ — гладкая (т. е. бесконечно дифференцируемая) функция. Введем также обозначение $f_c(x) = f(x, c)$. Предполагается, что точки равновесия системы совпадают с критическими точками функции $f_c$, т. е. точками $x_0$, в которых

$$\frac{\partial f_c}{\partial x_i}(x_0) = 0, \qquad i = 1, \ldots, n.$$

При изменении параметра $c$ меняется как сама система $\dot{x} = f_c(x)$, так и ее интегральные кривые, образующие фазовый портрет системы в фазовом пространстве $\mathbb{R}^n$. Если при изменении $c$ от $c_1$ до $c_2$ фазовый портрет нашей системы качественно не меняется (т. е. найдется диффеоморфизм $\mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, преобразующий один портрет в другой), то точки $c_1$ и $c_2$ целесообразно объединить в одну область. Тем самым область изменения параметров в пространстве $\mathbb{R}^n$ окажется разбитой на области, называемые фазами. В простейшем случае их несколько и они разделяются гиперповерхностями. Мы описали то, что называется бифуркационной диаграммой.

Как уже говорилось выше, мы ограничимся рассмотрением градиентных динамических систем, т. е. систем вида

$$\dot{x} = -\operatorname{grad} V(x, c).$$

Здесь градиент берется по $x$. Знак минус указывает на то, что движение в фазовом пространстве происходит к минимуму. Мы будем предполагать, что это движение быстрое по сравнению с изменением параметра. В силу этого предположения процесс достижения системой равновесия при изменении $c$ протекает мгновенно. Поэтому можно считать, что при меняющемся параметре $c$ система всегда находится в состоянии равновесия, соответствующем точке минимума функции $V_c$. Обсуждение иерархии предположений в теории катастроф имеется в статье Зимана [Zeeman, 1974b].

Рассмотрим теперь бифуркационную диаграмму нашей динамической системы. Над каждой ее фазой число критических точек функций $V_c(x)$ постоянно. При смене фаз, т. е. переходе из одной фазы в соседнюю, критические точки исчезают или появляются, причем, как правило, парами. Это значит, что множество параметров, при которых сливается более двух критических точек, имеет меньшую размерность, чем множество параметров, при которых сливаются ровно две критические точки. Множество $K$ тех параметров, при которых происходит смена фаз, называется множеством катастроф. В принципе его нетрудно описать: оно состоит из таких точек $c \in \mathbb{R}^r$, что в некоторой точке $x$ $\partial V_c/\partial x_i = 0$ при всех $i = 1, \ldots, n$ и $\det(\partial^2 V_c/\partial x_i \partial x_j) = 0$. Конечно, на практике вычисление множества $K$ может быть достаточно сложным.

Множество катастроф $K$ играет большое значение в том случае, когда система остается в состоянии равновесия, соответствующем данному локальному минимуму функции $V$ до тех пор, пока этот минимум не исчезнет, и тогда система скачком перейдет в другое состояние равновесия, соответствующее другому локальному минимуму (рис. 1). В некоторых случаях система подчиняется так называемому правилу Максвелла, когда она всегда находится в положении равновесия, отвечающем наименьшему из локальных минимумов. Тогда полезно введение ударной волны — множества $S$, состоящего из тех параметров $c$, для которых функция $V_c$ имеет два (или более) одинаковых минимума. Какому именно правилу подчиняется система — вопрос ее природы, который должен решаться экспериментально и только после того может постулироваться в модели изучаемого явления.

Итак, изучение динамических систем указанного типа сведено к классификации семейств гладких функций $V\colon \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^r \to \mathbb{R}$. Семейства мы будем классифицировать с точностью до следующей эквивалентности. Назовем $r$-параметрические семейства $V$ и $W$ эквивалентными ($V \sim W$), если существуют 1) диффеоморфизм $\alpha\colon \mathbb{R}^r \to \mathbb{R}^r$, 2) гладкое отображение $f\colon \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, такое, что при каждом $c \in \mathbb{R}^r$ отображение $f_c$ является диффеоморфизмом, 3) гладкое отображение $\beta\colon \mathbb{R}^r \to \mathbb{R}$, такие, что

$$W(x, c) = V(f_c(x), \alpha(x)) + \beta(c).$$

Семейство $V$ называется структурно устойчивым,если для любого малого возмущения $W$ имеет место $V \sim V + W$. Теорема Тома [Thom, 1975; Брекер, Ландер, 1977; Golubitsky, 1978; Постон, Стюарт, 1980] утверждает, что при $r \leqslant 4$ в типичном случае семейство $V$ структурно устойчиво и эквивалентно одному из следующего списка:

| | |
|---|---|
| Складка | $x^3 + cx$ |
| Сборка Уитни | $\pm(x^4 + c_1x^2 + c_2x)$ |
| Ласточкин хвост | $x^5 + c_1x^3 + c_2x^2 + c_3x$ |
| Эллиптическая омбилика | $x_1^2x_2 - x_2^3 + c_1x_1^2 + c_2x_1 + c_3x_2$ |
| Гиперболическая омбилика | $x_1^2x_2 + x_2^3 + c_1x_1^2 + c_2x_1 + c_3x_2$ |
| Бабочка | $\pm(x^6 + c_1x^4 + c_2x^3 + c_3x^2 + c_4x)$ |
| Параболическая омбилика | $\pm(x_1^2x_2 + x_2^4 + c_1x_1^2 + c_2x_2^2 + c_3x_1 + c_4x_2)$. |

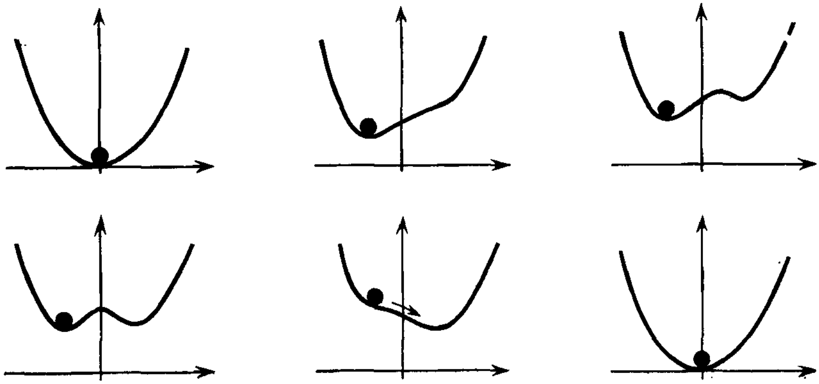

*Рис. 1*

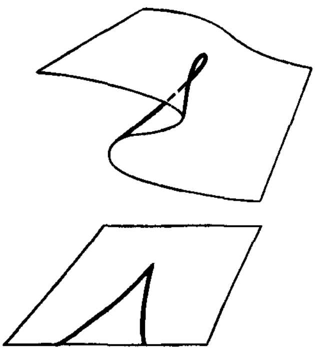

*Рис. 2*

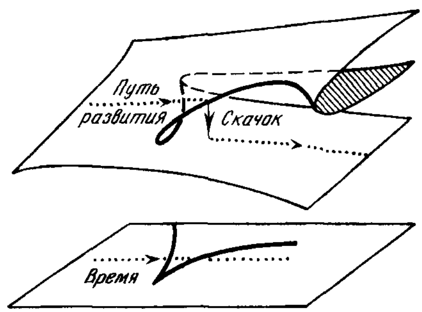


*Рис. 3*

К этим основным функциям следует добавить в необходимом количестве члены вида $\pm x_i^2$. Заметим, что такое добавление не изменяет множества катастроф $K$. Классификация семейств гладких функций проведена и дальше [Арнольд, 1968].

Рассмотрим в качестве примера простейшую нетривиальную элементарную катастрофу — сборку Уитни $V(x, c_1, c_2) = x^4 + c_1 x^2 + c_2 x$. Множество критических точек определяется уравнением $V'_x(x, c_1, c_2) = 0$, т. е. $4x^3 + 2c_1 x^2 + c_2 = 0$. Слияние двух критических точек происходит при $V''_{xx}(x, c_1, c_2) = 0$, т. е. при $12x^2 + 2c_1 = 0$. Проекция этого множества на плоскость параметров даст множество катастроф $K$. Его уравнение — полукубическая парабола $8c_1^3 + 27 c_2^2 = 0$.

Именно эта катастрофа и применяется в большинстве приложений к биологии [Zeeman, 1977; Deakin, 1980; Постон, Стюарт, 1980]. Не вдаваясь в подробности теории Зимана первичных и вторичных волн в биологии [Zeeman, 1974а], отметим лежащую в ее основе математическую модель (рис. 3). Как видно,— это в точности катастрофа сборки. Основываясь на этой теории, Зиман вместе с Куком предложили теорию гаструляции у земноводных и птиц [Cooke, Zeeman, 1976].

Семейства гладких функций естественно появляются при переходе от генотипа к фенотипу и от фенотипа к приспособленности [Waddington, 1974]. Все попытки применения теории катастроф к эмбриологии, в частности, к описанию дифференцировки клеток во время эмбриогенеза, основываются на следующей идее [Thom, 1969; Woodcock, 1974; Zeeman, 1975]. Клетка рассматривается как вместилище разных химических веществ, между которыми происходят реакции, описываемые дифференциальными уравнениями. Между соседними клетками допускается обмен молекулами. Такая модель слишком сложна для описания тех реальных биохимических реакций, которые происходят в клетке. С другой стороны, клеточное строение биологической ткани представляется с точки зрения данного подхода весьма искусственным, что заставляет усомниться в пользе этого подхода. Все же следует ожидать, что этот подход, упрощенный до той степени, чтобы к нему можно было применить развитый аппарат элементарной теории катастроф, позволит прояснить природу генных переключений в морфогенезе и обогатить тем самым модель генетического переключения.

# ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА

*В. М. Маресин*

Основная роль в морфогенетических процессах принадлежит движениям клеточных пластов. Их формирование, локальная топологическая и геометрическая структуры довольно подробно описаны (см. статью В. М. Маресина в этом сборнике). Целью настоящей работы является исследование глобальной топологической структуры эмбриональных образований.

В процессе индивидуального развития организма из бластулы в конечном счете формируются эмбриональные структуры, негомеоморфные сфере, а именно: внешняя оболочка организма, внутренние органы и ткани, в том числе сплошные ткани без полостей и слабо связанные клетки, не организованные в пласты. Следовательно, в процессе развития с неизбежностью должны происходить перестройки, меняющие топологию эмбриональных структур.

Преобразование поверхности рода 0 (сферической бластулы) в поверхность с бо́льшими значениями рода происходит, как правило, последовательно в ходе эмбриогенеза. Первое такое преоб-