

The sufficient conditions are obtained for global asymptotic stabilization of zero solution for a bilinear discrete-time periodic control system.

Key words: discrete-time dynamical system; bilinear system; periodic system; global asymptotic stability.

УДК 519.234.4

УСРЕДНЕННАЯ ЭНТРОПИЯ КАК ХАРАКТЕРИСТИКА КОНСЕРВАТИВНОСТИ УЧАСТКОВ ГЕНОМА

© О.А. Зверков, А.В. Селиверстов, В.А. Любецкий

Ключевые слова: энтропия; консервативные участки генома; пластомы.

На основе предложенного нами понятия усреднённой энтропии проведён широкомасштабный поиск консервативных сайтов в пластидах водорослей.

Постановка задачи и определение усреднённой энтропии. Главную роль в геноме организма играют два типа участков: гены (кодирующие участки) и регуляторные участки, которые включают и выключают (экспрессируют) работу генов. Эти участки располагаются в лидерных областях (т.е. в областях перед геном, не перекрывающих предшествующий ген). К регуляторным участкам относятся промоторы, сайты связывания рибосомы и других регуляторных белков, боксы регуляторных сайтов и соответствующие им факторы, вторичные структуры, и т.д. Все они характеризуются, в частности, повышенной консервативностью на фоне окружающих областей генома. Нами предложена модель, которая основана на оценке степени консервативности участка с помощью *усреднённой энтропии*. Это позволяет решать важную задачу поиска консервативных и в т. ч. регуляторных участков в любых геномах. Здесь приводятся результаты поиска, полученные с помощью этой модели, для случая пластомов (геномов пластид) диатомовых и динофитовых водорослей.

Рассматривается множественное выравнивание лидерных областей ортологичных (родственных) генов. Пример выравнивания показан на рис. 1.

```

          .** * . * *****. *_** ****      *****_* ** * . . *
NC_001713  AAAA===TAAATTAATATATTT=AAAATAATATAGTTACTTTAAGAGTTTTAAAGTAAATAACTAAT
NC_008588  ===ATACCAACTACAATATTAAT=AAAATAATATTTTACTTTATTAGTTTTAAAGTAGAATAGAAAAT
NC_008589  AATATATATTTTAAATAATATTTAAAAATAATATTTACTTTAAGAAATTTAAAGTAGAATATATATTT
NC_014267  =====ATAATAATAAAAAATAATATTTTACTTTGTAGATTTTAAAGTAAATATAAATTT
NC_014287  =====ATAATAGTAAAAATAATATTTTACTTTAAGATTTTAAAGTAAATATAACT
NC_014808  AAATTTCTCAAAGTAAATATTTAAAAATAATATTTACTTTGAGAATTTTAAACTAGAAATATATATTT
NC_015403  AAAGAAATAACTAAAATATTTATT=AAAATAATATTTTACTTTAGTAATTTTAAAGTAAATTTAAATTT
NC_016731  =====TAAATATATTA=AAAATAATATTTTCTTTACTATTTTAAAGTAAATATAACT

* **,* . ***** ** . ***** * **      ***** *_* .***** .*
NC_001713  AACAATATAAGTTATTTTGTATTTTAACTTTCACTAA=====AAATT=TATAAATTAAGGATTTTAAAA
NC_008588  AACATTATCGGTTATTTTACTTAAATTTTATTAA=====AAATT=GACAAA=TAAGGATTTAAAAA
NC_008589  AGCATTATAGGTTATTTTGTATTTAAAAATTTAATAA=====AAATT=TATAAATTAAGGATTTTAAAA
NC_014267  AATATTTATGGTTATTTTACTTAAATTTCACTAA=====AAATT=GATAAA=TAAGGATTTTAAAA
NC_014287  AATATTTATGGTTATTTTACTTAAATTTCACTAA=====AAATT=GATAAA=TAAGGATTTTAAAA
NC_014808  AGCATTATAGGTTATTTTGTATTTAAAAATTTAATAA=====AAATT=TATAAATTAAGGATTTTAAAA
NC_015403  AACATTATCGGTTATTTTACTTAAATTT=ATTAA=====AAATT=GATAAA=TAAGGATTTAAAAA
NC_016731  AACATTACGGGTTATTTTACTTAAATTTCACTTAAATTTAAATTAATAAA=CAAGGATTTTAAAA=

```

Рис. 1. Часть множественного выравнивания лидерных областей перед геном *ycf12*. Вначале указаны номера пластомов. Звёздочкой помечены столбцы с нулевой энтропией, точками — столбцы с минимальной ненулевой энтропией, знаком = показана делеция.

Усреднённая энтропия приписывается множественному выравниванию. А именно, в каждом столбце располагаются какие-то знаки из множества $\{G, C, T, A, =\}$. Столбцу i приписана энтропия $I(i) = -\sum_k p_k \ln(p_k)$, где p_k равны долям пяти указанных знаков. Окном назовём ℓ штук соседних столбцов выравнивания (с общей длиной n), первый столбец располагается в позиции от 1-й до $(n - \ell + 1)$ -й. Обозначим x позицию первого столбца окна. Усреднённая энтропия равна $(1/\ell) \sum_{i=0}^{\ell-1} w_i \cdot I(x+i)$. Здесь w_i — функция от i , достигающая максимума в середине окна и симметрично спадающая до фиксированного малого значения на его концах. На рис. 2 принято: $\ell = 20$ или $\ell = 30$, $w_i = 0.54 - 0.46 \cdot \cos(2\pi i / (\ell - 1))$. Сходные вероятностные соображения использованы нами при моделировании и других клеточных и эволюционных процессов [1–5].

Результаты на примере диатомовых и динотомовых водорослей. Исследованы консервативные участки в некодирующих областях пластов следующих видов: *Durinskia baltica* (NC 014287), *Kryptoperidinium foliaceum* (NC 014267), *Fistulifera* sp. JPCC DA0580 (NC 015403), *Odontella sinensis* (NC 001713), *Phaeodactylum tricornerutum* (NC 008588), *Thalassiosira oceanica* (NC 014808), *Thalassiosira pseudonana* (NC 008589), *Synedra acus* (NC 016731). Среди них шесть пластов диатомовых водорослей. Пластиды *D. baltica* и *K. foliaceum* близки к пластидам *P. tricornerutum* [6]. Большое число близких пластов позволяет говорить о достоверном выделении консервативных сайтов в некодирующих областях геномов. Для пар ортологичных генов, позиционно сцепленных хотя бы у 7 из 8 видов были проведены выравнивания лидерных участков. Консервативные участки в составе длинных лидерных областей, неконсервативных в целом, в хлоропластах диатомовых водорослей имеются перед генами *rps20*, *ycf12*, *atpA*, *atpB*, *atpG*, *psaB*, *psaL*, *psbA*, *psbE*, *psbI*, *psbK*, *psbN*, *psbV*, *psbZ*, *rbcS*, *trnG*, *petF*. Из них только ген *petF*, кодирующий ферредоксин, отсутствует в пластоме *T. oceanica* (и перенесен в ядро).

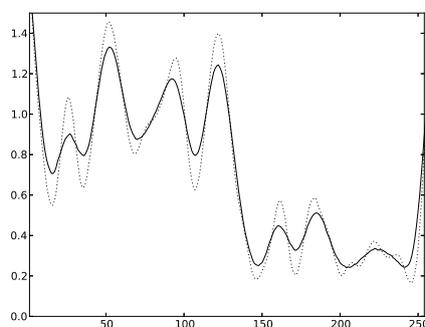


Рис. 2. Графики усреднённой энтропии для выравнивания лидерных областей перед геном *ycf12*. Локальные минимумы в правой части соответствуют участкам, связанным с регуляцией инициации трансляции. Пунктир — для окна шириной 20, сплошная линия — 30.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lyubetsky V.A., Rubanov L.I., Seliverstov A.V. Lack of conservation of bacterial type promoters in plastids of Streptophyta // *Biology Direct*. 2010. V. 5. № 34.
2. Lyubetsky V.A., Zverkov O.A., Rubanov L.I., Seliverstov A.V. Modeling RNA polymerase competition: the effect of σ -subunit knockout and heat shock on gene transcription level // *Biology Direct*. 2011. V. 6. № 3.
3. Горбунов К.Ю., Любецкий В.А. Дерево, ближайшее в среднем к данному набору деревьев // *Проблемы передачи информации*. 2011. Т. 47. Вып. 3. С. 64-79.
4. Lyubetsky V.A., Rubanov L.I., Rusin L.Yu., Gorbunov K.Yu. Cubic time algorithms of amalgamating gene trees and building evolutionary scenarios // *Biology Direct*. 2012. V. 7. № 48.

5. Lyubetsky V.A., Zverkov O.A., Pirogov S.A., Rubanov L.I., Seliverstov A.V. Modeling RNA polymerase interaction: chordates mitochondrial DNA // *Biology Direct*. 2012. V. 7. № 26.

6. Imanian B., Pombert J.-F., Keeling P.J. The Complete Plastid Genomes of the Two 'Dinotoms' *Durinskia baltica* and *Kryptoperidinium foliaceum* // *PLoS ONE*. 2010. V. 5. № 5.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (госконтракт 14.740.11.1053 и соглашение 8481).

Zverkov O.A., Seliverstov A.V., Lyubetskiy V.A. AVERAGED ENTROPY AS CONSERVATIVITY MEASURE OF GENOME REGIONS

The averaged entropy criterion is introduced and used in large-scale searches for conserved sites in plastomes of algae.

Key words: entropy; conserved genome regions; plastomes.

УДК 517.938

БИФУРКАЦИИ ВЫНУЖДЕННЫХ КОЛЕБАНИЙ В КОНСЕРВАТИВНЫХ ДИНАМИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

© Л.С. Ибрагимова

Ключевые слова: бифуркация; консервативные системы; вынужденные колебания.

Изучается задача о бифуркации вынужденных колебаний в консервативных динамических системах. Предложенный метод основан на конструировании вспомогательного двухпараметрического операторного уравнения. Данный способ позволяет определить решения исходной задачи о периодических решениях.

В настоящей работе рассматриваются консервативные [1] и близкие к консервативным системы, заданные дифференциальными уравнениями вида

$$x' = F(x; t; \mu), \quad x \in R^2, \quad (1)$$

где μ — скалярный или векторный параметр. Предполагается, что функция $F(x; t; \mu)$ является непрерывно дифференцируемой по совокупности аргументов и периодической по t , то есть $F(x; t + T; \mu) = F(x; t; \mu)$; пусть также система (1) имеет точку равновесия $x^* = 0$ при всех значениях μ . Изучается задача о бифуркации вынужденных колебаний в окрестности точки равновесия $x^* = 0$.

Обозначим через $V(x, \mu)$ оператор сдвига по траекториям системы (1) за время от $t = 0$ до $t = T > 0$. В силу периодичности функции $F(x; t; \mu)$ изучение задачи о T -периодических решениях системы (1) может быть сведено к изучению отображения $V(x, \mu)$, неподвижные точки которого определяют начальные значения T -периодических решений уравнения (1).

Систему (1) можно представить в виде

$$x' = A(\mu, t)x + a(x, t, \mu), \quad (2)$$

где $A(\mu, t) = F'_x(0; t; \mu)$, $a(x; t; \mu) = O(\|x\|^2)$ при $\|x\| \rightarrow 0$. Ниже для простоты будем считать, что $A(\mu, t)$ не зависит от t , т. е. $A(\mu) = F'_x(0; t; \mu)$. Тогда оператор V может быть