

文章编号: 1000-0887(2003) 03-0253-14

# 蛙卵有丝分裂模型的分岔分析\*

吕金虎<sup>1</sup>, 张子范<sup>2</sup>, 张锁春<sup>2</sup>

(1. 中国科学院 数学与系统科学科学研究所 系统科学研究所, 北京 100080;  
2. 中国科学院 数学与系统科学科学研究所 应用数学研究所, 北京 100080)

(李家春推荐)

摘要: 定性分析了 Borisuk 和 Tyson 建立的蛙卵有丝分裂模型, 讨论了其定态的存在性和稳定性, 深入研究了该模型的分岔行为并通过数值实验加以证实. 此外, 还给出了 Tyson 数值结果的理论依据.

关键词: 有丝分裂; 正定态; 周期解; 超临界分岔; 次临界分岔  
中图分类号: O175.1 文献标识码: A

## 引言

随着生命科学的快速发展, 细胞信号传导、细胞凋亡、基因组与后基因学的研究愈来愈引起世界上自然科学研究者的高度重视<sup>[1~6]</sup>. 细胞分裂周期是一个细胞的整个生命过程, 即由一个老的细胞变成两个新的子细胞. 有丝分裂是细胞分裂的一种主要形式, 它包括六个基本过程: 前期、前中期、中期、后期、末期和胞质分裂.

在文[1]中, Borisuk 和 Tyson 讨论了蛙卵成熟到中囊胚转换过程中有丝分裂和减数分裂的调节. 这些分裂通过 MPF(M<sub>2</sub>期促进因子) 来促进, 其中 MPF 是由 Cdc2(催化亚基) 和 Cyclin B(调节亚基) 组成的一种蛋白激酶. 通过对蛙卵提取物的生物化学研究和对酵母菌的基因观察, Borisuk 和 Tyson 绘出了 MPF 活性的分子机制调节网络图. 这种机制被 Novak 和 Tyson<sup>[2]</sup> 转化成一组非线性常微分方程组, 他们用该模型来解释蛙卵有丝分裂控制过程中的提取物和原封未动胚胎的许多生理和生化特性. 蛙卵 MPF 调节的 Novak-Tyson 模型如下:

$$\frac{d[O]}{dt} = k_1[\text{amino acids}] - k_2[O] - k_3[O][\square], \quad (1)$$

$$\frac{d[[\text{Dimer}]]}{dt} = k_{PP}[[\text{Dimer}]P] - (k_{wee} + k_{CAK} + k_2)[[\text{Dimer}]] + k_{25}[P[\text{Dimer}]] + k_3[O][\square], \quad (2)$$

$$\frac{d[P[\text{Dimer}]]}{dt} = k_{wee}[[\text{Dimer}]] - (k_{25} + k_{CAK} + k_2)[P[\text{Dimer}]] + k_{PP}[P[\text{Dimer}]P], \quad (3)$$

\* 收稿日期: 2001\_05\_18; 修订日期: 2002\_10\_19  
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(10171099)  
作者简介: 吕金虎(1974—), 湖北枝江人, 博士(E-mail: lvjinhu@amss.ac.cn).

$$\frac{d[P[Dimer]P]}{dt} = k_{wee}[[Dimer]P] - (k_{pp} + k_{25} + k_2)[P[Dimer]P] + k_{CAK}[P[Dimer]] , \quad (4)$$

$$\frac{d[[Dimer]P]}{dt} = k_{CAK}[[Dimer]] - (k_{pp} + k_{wee} + k_2)[[Dimer]P] + k_{25}[P[Dimer]P] , \quad (5)$$

$$\frac{d[\square]}{dt} = k_2([Dimer] + [P[Dimer]]) + [P[Dimer]P] + [[Dimer]P] - k_3[\circ][\square] , \quad (5)'$$

$$\frac{d[Cdc25P]}{dt} = \frac{k_a[MPF]([total Cdc25] - [Cdc25P])}{K_a + [total Cdc25] - [Cdc25P]} - \frac{k_h[PPase][Cdc25P]}{k_h + [Cdc25P]} , \quad (6)$$

$$\frac{d[Wee1P]}{dt} = \frac{k_e[MPF]([total Wee1] - [Wee1P])}{K_e + [total Wee1] - [Wee1P]} - \frac{k_f[PPase][Wee1P]}{k_f + [Wee1P]} , \quad (7)$$

$$\frac{d[IEP]}{dt} = \frac{k_g[MPF]([total IE] - [IEP])}{K_g + [total IE] - [IEP]} - \frac{k_h[PPase][IEP]}{K_h + [IEP]} , \quad (8)$$

$$\frac{d[APC^*]}{dt} = \frac{k_c[IEP]([total APC] - [APC^*])}{K_c + [total APC] - [APC^*]} - \frac{k_d[anti-IE][APC^*]}{K_d + [APC^*]} . \quad (9)$$

这里

$$k_{25} = V_{25}'([total Cdc25] - [Cdc25P]) + V_{25}[Cdc25P] , \quad (10)$$

$$k_{wee} = V_{wee}'[Wee1P] + V_{wee}''[total Wee1] - [Wee1P] , \quad (11)$$

$$k_2 = V_2'([total APC] - [APC^*]) + V_2[APC^*] . \quad (12)$$

注记 文献[1]漏掉了方程(5)',而文献[2]中是正确的。

上述每个方程的右边是由合成、降解、激活、抑制所形成的。其中  $k_i$  是速率常数,  $K_j$  是 Michaelis 常数。Cdc2, Cdc25, Wee1, APC 和 IE(其含义详见文[1]~[3])的总浓度认为是常数。 $V_i$ (或  $V_i''$ )是每种酶的活性:弱(或强)形式的翻滚数。

真核细胞的细胞周期控制是由体内动态的相互作用的调节酶所组成的。很自然地可以将这种控制机制描述为一组由各个分量的时间变化率所描述的微分方程组。这组方程允许细胞周期出现两种不同类型的行为:稳定定态和稳定极限环。事实上,只要经过精心安排,这个控制系统不论是 20 维的还是 2 维的,都能展现出或自发振荡(稳定极限环)或检验点(稳定定态)。细胞能从一种状态进入另一种状态,只要改变决定动力系统的参数值即可,即改变调节酶(Wee1, Cdc25, Ube)的水准。为简单起见, Borisuk 和 Tyson 简化上述方程组(1)~(9)为:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = p(x - x^3 - y), \\ \frac{dy}{dt} = (x - a)(b - y) - c, \end{cases} \quad (13)$$

这里  $a, b, c, p$  均是参数。上述动力系统(1)~(9)的最基本的特性,如稳定定态、极限环、分岔等性质能够在简化方程组(13)中得到相应的反映和保留,但这里的变量  $x$  和  $y$ , 以及参数  $a, b, c, p$  已不是真实的浓度和速率常数了。

# 1 线性稳定性分析

假定

$$(C): c = 0, p \neq 0$$

我们研究系统(13)的解的行为

系统(13)的定态是满足方程组

$$\begin{cases} p(x - x^3 - y) = 0, \\ (x - a)(b - y) - c = 0 \end{cases} \quad (14)$$

的根. 显然,  $x = a$  且  $y = a - a^3$  或

$$\begin{cases} x^3 - x + b = 0, \\ y = b. \end{cases} \quad (15)$$

因此, 系统(13)的定态为:

定理 1 i) 假定  $|b| > 2\sqrt{3}/9$ , 则系统(13)有两个实定态

$$S_0(a, a - a^3), S_1(x_1, b);$$

ii) 假定  $b = 2\sqrt{3}/9$ , 则系统(13)有三个实定态

$$S_0(a, a - a^3), \left(\frac{\sqrt{3}}{3}, \frac{2\sqrt{3}}{9}\right), \left(-\frac{2\sqrt{3}}{3}, \frac{2\sqrt{3}}{9}\right);$$

iii) 假定  $b = -2\sqrt{3}/9$ , 则系统(13)有三个实定态

$$S_0(a, a - a^3), \left(-\frac{\sqrt{3}}{3}, -\frac{2\sqrt{3}}{9}\right), \left(\frac{2\sqrt{3}}{3}, -\frac{2\sqrt{3}}{9}\right);$$

iv) 假定  $|b| < 2\sqrt{3}/9$ , 则系统(13)有四个实定态,

$$S_0(a, a - a^3), S_1(x_1, b), S_2(x_2, b), S_3(x_3, b);$$

这里  $x_1 = \frac{D}{6} + \frac{2}{D}, x_2 = -\frac{D}{12} - \frac{1}{D} + \frac{\sqrt{3}}{2}\left(\frac{D}{6} - \frac{2}{D}\right), x_3 = -\frac{D}{12} - \frac{1}{D} - \frac{\sqrt{3}}{2}\left(\frac{D}{6} - \frac{2}{D}\right),$

其中  $D = \sqrt[3]{-108b + 12\sqrt{\Delta}}$  和  $\Delta = 81b^2 - 12$ .

事实上, 根据卡当公式, 定理 1 很容易获得.

在此基础上, 我们得到关于参数  $b$  的分岔图. (详见图 1). 当  $b = \pm 2\sqrt{3}/9$ , 系统产生鞍结点分岔.

下面分析高阶平衡点的动力学行为.

考虑线性变换:

$$\begin{cases} u = x - \frac{\sqrt{3}}{3}, \\ v = y - \frac{2\sqrt{3}}{9}. \end{cases} \quad (16)$$

则系统(13)变成

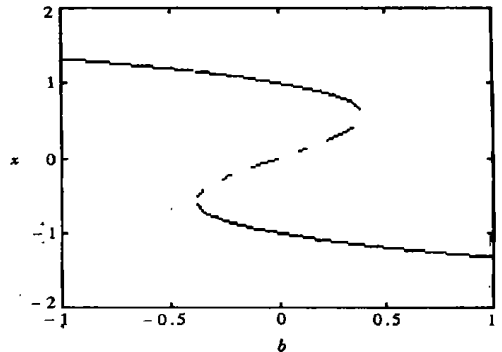


图 1 参数  $b$  的鞍结点分岔 ( $c = 0$ )

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -pv - \sqrt{3}pu^2 - pu^3, \\ \frac{dv}{dt} = \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right] v - uv. \end{cases} \quad (17)$$

因此,系统(17)的 Jacobian 矩阵  $A(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$  为

$$A\left(\frac{\sqrt{3}}{3}, \frac{2\sqrt{3}}{9}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -p \\ 0 & a - \frac{\sqrt{3}}{3} \end{pmatrix}. \quad (18)$$

显然,  $|A(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)| = 0$ , 则  $(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$  是高阶平衡点. 设  $u = r \cos \theta, v = r \sin \theta$ , 我们有

$$\begin{cases} \frac{dr}{dt} = r \left[ -p \sin \theta \cos \theta + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \sin^2 \theta \right] - \\ \quad r^2 (\sqrt{3} \cos^3 \theta + \cos \theta \sin^2 \theta) - r^3 p \cos^4 \theta, \\ \frac{d\theta}{dt} = p \sin^2 \theta + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \cos \theta \sin \theta + \\ \quad r (\sqrt{3} p - 1) \cos^2 \theta \sin \theta + r^2 p \sin \theta \cos^3 \theta, \end{cases} \quad (19)$$

则

$$\begin{cases} U(\theta) = p \sin^2 \theta + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \cos \theta \sin \theta = \\ \quad \sqrt{p^2 + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right]^2} \sin \theta \sin(\theta + \varphi), \\ R(\theta) = -p \sin \theta \cos \theta + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \sin^2 \theta = \\ \quad -\sqrt{p^2 + \left[ a - \frac{\sqrt{3}}{3} \right]^2} \sin \theta \cos(\theta + \varphi), \end{cases} \quad (20)$$

这里  $\tan \varphi = \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}$ .

因此,我们得到:

1) 假定  $p > 0$  且  $a > \sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = \pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = 2\pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi.$$

故  $R(\theta_1) > 0$  和  $R(\theta_2) > 0$ . 当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ .

2) 假定  $p > 0$  且  $a < \sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = -\arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = \pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi.$$

故  $R(\theta_1) < 0$  和  $R(\theta_2) < 0$ . 当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ .

3) 假定  $p < 0$  且  $a > \sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = -\arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = \pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) > 0$  和  $R(\theta_2) > 0$ 。当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ 。

4) 假定  $p < 0$  和  $a < \sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = \pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = 2\pi - \arctan \frac{a - \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) < 0$  和  $R(\theta_2) < 0$ 。当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ 。

根据文献[7~8], 我们有:

定理 2 i) 假定  $a > \sqrt{3}/3$ , 则存在两个窄而短的扇形区域, 它们有共同的顶点  $(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ , 且角平分线分别为:  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$ 。当  $t \rightarrow -\infty$ , 则系统(13)在上述扇形区域内的所有轨线分别沿各自的对角线  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$  趋于平衡点  $(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ 。

ii) 假定  $a < \sqrt{3}/3$ , 则至少存在两条轨线, 当  $t \rightarrow +\infty$ , 它们分别沿  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$  趋于平衡点  $(\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ 。

对于平衡点  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ , 则有

1) 假定  $a > -2\sqrt{3}/3$ , 则当  $p > 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为鞍点; 当  $p < 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为不稳定的结点。

2) 假定  $a < -2\sqrt{3}/3$ , 则当  $p < 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为鞍点; 当  $p > 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为稳定的结点。

3) 假定  $a = -2\sqrt{3}/3$ , 则  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$  为高阶平衡点, 类似的有

$$U(\theta) = p \sin \theta (3 \cos \theta + \sin \theta) = \sqrt{10} p \sin \theta \sin(\theta + \arctan 3), \quad (21)$$

$$R(\theta) = -p \sin \theta (3 \cos \theta + \sin \theta) = -\sqrt{10} p \cos \theta \sin(\theta + \arctan 3),$$

因此,  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即  $0, \pi, \pi - \arctan 3, 2\pi - \arctan 3$ 。故  $R(0) = R(\pi) = -3p$ 。所以, 我们得到:

1) 假定  $p > 0$ , 则  $R(0) = R(\pi) < 0$ , 且当  $\theta \rightarrow 0^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow 0^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \pi^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \pi^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ 。

2) 假定  $p < 0$ , 则  $R(0) = R(\pi) > 0$ , 且当  $\theta \rightarrow 0^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow 0^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \pi^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \pi^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ 。

因此有:

定理 3 i) 假定  $a = -2\sqrt{3}/3$  和  $p > 0$ , 则至少存在两条轨线, 当  $t \rightarrow +\infty$ , 它们分别沿  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$  趋于平衡点  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ 。

ii) 假定  $a = -2\sqrt{3}/3$  和  $p < 0$ , 则存在两个顶点为  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$  的窄而短的扇形区域, 它们的对角线分别为  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$ 。当  $t \rightarrow -\infty$ , 系统(13)上述区域内的所有轨线分别沿  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$  趋于平衡点  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ 。

对于高阶平衡点  $(-2\sqrt{3}/3, 2\sqrt{3}/9)$ , 类似的有

$$\begin{cases} U(\theta) = p \sin^2 \theta + \left[ a + \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \cos \theta \sin \theta = \\ \quad \sqrt{p^2 + \left[ a + \frac{\sqrt{3}}{3} \right]^2} \sin \theta \sin(\theta + \varphi), \\ R(\theta) = -p \sin \theta \cos \theta + \left[ a + \frac{\sqrt{3}}{3} \right] \sin^2 \theta = \\ \quad -\sqrt{p^2 + \left[ a + \frac{\sqrt{3}}{3} \right]^2} \sin \theta \cos(\theta + \varphi), \end{cases} \quad (22)$$

这里  $\tan \varphi = \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}$ .

因此, 我们有

1) 假定  $p > 0$  且  $a > -\sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = \pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = 2\pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) > 0$  和  $R(\theta_2) > 0$ . 则当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ .

2) 假定  $p > 0$  和  $a < -\sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = -\arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = \pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) < 0$  和  $R(\theta_2) < 0$ . 则当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ .

3) 假定  $p < 0$  和  $a > -\sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = -\arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = \pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) > 0$  和  $R(\theta_2) > 0$ . 当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) < 0$ .

4) 假定  $p < 0$  和  $a < -\sqrt{3}/3$ , 则  $U(\theta)$  在区间  $[0, 2\pi)$  有四个零点, 即

$$\theta_1 = \pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, \theta_2 = 2\pi - \arctan \frac{a + \sqrt{3}/3}{p}, 0, \pi$$

故  $R(\theta_1) < 0$  和  $R(\theta_2) < 0$ . 当  $\theta \rightarrow \theta_1^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_1^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^-$ , 有  $U(\theta) < 0$ ; 当  $\theta \rightarrow \theta_2^+$ , 有  $U(\theta) > 0$ .

所以, 我们得到

定理 4 i) 假定  $a > -\sqrt{3}/3$ , 则存在两个顶点为  $(-\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  的窄而短的扇形区域, 它们的对角线分别是  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$ . 当  $t \rightarrow -\infty$ , 系统(13) 上述区域的所有轨线分别沿  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$  趋于平衡点  $(-\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$ .

ii) 假定  $a < -\sqrt{3}/3$ , 至少存在两条轨线, 当  $t \rightarrow +\infty$ , 它们分别沿  $\theta = \theta_1$  和  $\theta = \theta_2$  趋于平衡点  $(-\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$ .

对于平衡点  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$ , 则有

1) 假定  $a > 2\sqrt{3}/3$ , 则当  $p > 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为鞍点; 且当  $p < 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为不稳定的结点.

2) 假定  $a < 2\sqrt{3}/3$ , 则当  $p < 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为鞍点; 且当  $p > 0$  时,  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  为稳定的结点.

3) 假定  $a = 2\sqrt{3}/3$ , 则  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  是一个高阶平衡点, 类似有

定理 5 i) 假定  $a = 2\sqrt{3}/3$  和  $p > 0$ , 则至少存在两条轨线, 当  $t \rightarrow +\infty$  时, 它们分别沿着  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$  趋于平衡点  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$ .

ii) 假定  $a = 2\sqrt{3}/3$  和  $p < 0$ , 则存在两个顶点为  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$  的窄而短的扇形区域, 它们的对角线分别为  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$ . 当  $t \rightarrow -\infty$ , 系统(13) 上述区域内的所有轨线分别沿  $\theta = 0$  和  $\theta = \pi$  趋于平衡点  $(2\sqrt{3}/3, -2\sqrt{3}/9)$ .

下面, 我们将进一步分析平衡点  $(x_i, b)$  ( $i = 1, 2, 3$ ) 的稳定性.

引理 1 考虑函数  $f(x) = x^3 - x + b$ , 有:

i) 若  $b > 2\sqrt{3}/9$ , 则  $f(x) = 0$  有唯一的实根  $x_1$  且满足条件  $x_1 < -\sqrt{3}/3$  详见图 2(a);

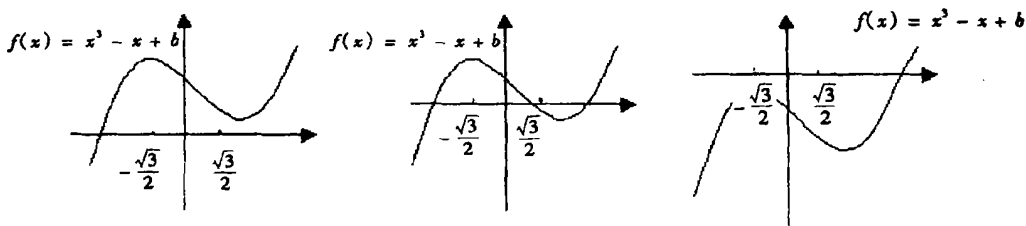
ii) 若  $b < -2\sqrt{3}/9$ , 则  $f(x) = 0$  有唯一的实根  $x_1$  且满足条件  $x_1 < \sqrt{3}/3$  详见图 2(c);

iii) 若  $|b| < 2\sqrt{3}/9$ , 则  $f(x) = 0$  有三个实根  $x_1, x_2, x_3$  且分别满足条件  $x_1 < -\sqrt{3}/3$ ,  $|x_2| < \sqrt{3}/3$  和  $x_3 > \sqrt{3}/3$ , 详见图 2(b);

事实上, 由于  $f' = 3x^2 - 1$ , 则  $f(x)$  有两个极值点  $x = \pm\sqrt{3}/3$ . 当  $|x| > \sqrt{3}/3$  时,  $f(x)$  是单调递增的; 当  $|x| < \sqrt{3}/3$  时,  $f(x)$  是单调递减的. 故引理得证.

为了分析平衡点  $(x_i, b)$  的稳定性, 下面将方程(13) 在点  $(x_i, b)$  线性化, 得到 Jacobian 矩阵为:

$$A(x_i) = \begin{bmatrix} p(1 - 3x_i^2) & -p \\ 0 & a - x_i \end{bmatrix}, \quad (23)$$



(a)  $b > 2\sqrt{3}/9$       (b)  $|b| < 2\sqrt{3}/9$       (c)  $b < -2\sqrt{3}/9$

图 2 函数  $f(x) = x^3 - x + b$  的示意图

则对应矩阵  $A(x_i)$  的特征根为:

$$\lambda_1 = p(1 - 3x_i^2), \quad \lambda_2 = a - x_i.$$

所以, 根据引理 1 有

定理 6 i) 假定  $p > 0$ , 则当  $a > x_1$  (或  $a > x_3$ ) 时,  $(x_1, b)$  (或  $(x_3, b)$ ) 是鞍点; 当  $a < x_1$  (或  $a < x_3$ ) 时,  $(x_1, b)$  (或  $(x_3, b)$ ) 是稳定的结点或焦点.

ii) 假定  $p < 0$ , 则当  $a > x_1$  (或  $a > x_3$ ) 时,  $(x_1, b)$  (或  $(x_3, b)$ ) 是不稳定的结点或焦点;

当  $a < x_1$  (或  $a < x_3$ ) 时,  $(x_1, b)$  (或  $(x_3, b)$ ) 是鞍点.

iii) 假定  $|b| < 2\sqrt{3}/9$  和  $p > 0$ , 则当  $a > x_2$  时,  $(x_2, b)$  是不稳定的结点或焦点; 当  $a < x_2$  时,  $(x_2, b)$  鞍点.

iv) 假定  $|b| < 2\sqrt{3}/9$  和  $p < 0$ , 则当  $a > x_2$  时,  $(x_2, b)$  是鞍点; 当  $a < x_2$  时,  $(x_2, b)$  稳定的结点或焦点.

## 2 超临界和次临界分岔

本节, 我们将分析  $(a, a - a^3)$  的稳定性.

为了分析平衡点  $(a, a - a^3)$  的稳定性, 我们对系统(13) 在点  $(a, a - a^3)$  作线性变换:

$$\begin{cases} u = x - a, \\ v = y - a + a^3, \end{cases} \quad (24)$$

则系统(13) 变为:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = p(1 - 3a^2)u - pv - 3apu^2 - pu^3, \\ \frac{dv}{dt} = (b - a + a^3)u - uv. \end{cases} \quad (25)$$

因此, 系统(25)的 Jacobian 矩阵  $A(a, a - a^3)$  为:

$$A(a, a - a^3) = \begin{pmatrix} p(1 - 3a^2) & -p \\ b - a + a^3 & 0 \end{pmatrix}. \quad (26)$$

矩阵  $A(a, a - a^3)$  对应的特征方程为:

$$\lambda^2 - p(1 - 3a^2)\lambda + p(b - a + a^3) = 0, \quad (27)$$

则其对应的特征值为:

$$\lambda_{1,2} = \frac{p(1 - 3a^2) \pm \sqrt{p^2(1 - 3a^2)^2 - 4p(b - a + a^3)}}{2}. \quad (28)$$

显然, 当  $p(b - a + a^3) < 0$  时, 则  $(a, a - a^3)$  是鞍点; 当  $p(b - a + a^3) > 0$  和  $p(1 - 3a^2) > 0$  时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点; 当  $p(b - a + a^3) > 0$  和  $p(1 - 3a^2) < 0$  时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点; 当  $p(b - a + a^3) > 0$  和  $p(1 - 3a^2) = 0$  时,  $(a, a - a^3)$  是 Hopf 分岔点.

根据引理 1, 有

定理 7 i) 假定  $b > 2\sqrt{3}/9$  和  $p > 0$ , 则当  $a > \sqrt{3}/3$  (或  $x_1 < a < -3\sqrt{3}/3$ ) 时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点; 当  $|a| = \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是 Hopf 分岔点; 当  $|a| < \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点; 当  $a < x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是鞍点.

ii) 假定  $b > 2\sqrt{3}/9$  和  $p < 0$ , 则当  $a > x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是鞍点; 当  $a < x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点.

iii) 假定  $b < -2\sqrt{3}/9$  和  $p > 0$ , 则当  $a > x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点; 当  $a < x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是鞍点.

iv) 假定  $b < -2\sqrt{3}/9$  和  $p < 0$ , 则当  $a > x_1$  时,  $(a, a - a^3)$  是鞍点; 当  $a < -\sqrt{3}/3$  (或  $\sqrt{3}/3 < a < x_1$ ) 时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点; 当  $|a| = \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$



$a^3$ ) 是 Hopf 分岔点; 当  $|a| < \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点。

v) 假定  $|b| < 2\sqrt{3}/9$  和  $p > 0$ , 则当  $a > x_3$  (或  $x_1 < a < -\sqrt{3}/3$ ) 时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点; 当  $x_2 < a < x_3$  (或  $a < x_1$ ),  $(a, a - a^3)$  是鞍点; 当  $a = -\sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是 Hopf 的分岔点, 当  $-\sqrt{3}/3 < a < x_2$  时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点。

vi) 假定  $|b| < 2\sqrt{3}/9$  和  $p < 0$ , 则当  $a > x_3$  (或  $x_1 < a < x_2$ ) 时,  $(a, a - a^3)$  是鞍点; 当  $a = \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是 Hopf 分岔点; 当  $\sqrt{3}/3 < a < x_3$  (或  $a < x_1$ ) 时,  $(a, a - a^3)$  是不稳定的结点或焦点, 当  $x_2 < a < \sqrt{3}/3$  时,  $(a, a - a^3)$  是稳定的结点或焦点。

下面, 我们将讨论 Hopf 分岔。

假定  $b > -2\sqrt{3}/9$  且  $p > 0$  (或  $b < -2\sqrt{3}/9$  且  $p < 0$ ), 则当  $a = -\sqrt{3}/3$  时, 系统(13) 存在一对共轭纯虚根

$$\lambda_{1,2} = \pm \sqrt{p \left[ b + \frac{2\sqrt{3}}{9} \right]} i \equiv \pm di$$

且满足条件:

$$\operatorname{Re} \lambda' \left( \frac{\sqrt{3}}{3} \right) = \sqrt{3}p \neq 0.$$

考虑线性变换:

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{d}{p} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \zeta \\ \eta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \zeta \\ \frac{d}{p}\eta \end{pmatrix}, \quad (29)$$

则系统(25)变为:

$$\begin{cases} \dot{\zeta} = -d\eta + \sqrt{3}p\zeta^2 - p\zeta^3, \\ \dot{\eta} = d\zeta - \zeta\eta. \end{cases} \quad (30)$$

根据文[8]中的方法, 经过复杂的计算得到:

$$g_{11} = \frac{\sqrt{3}p}{2}, \quad g_{02} = \frac{\sqrt{3}p+1}{2}, \quad g_{20} = \frac{\sqrt{3}p-1}{2}, \quad G_{21} = g_{21} = -\frac{3p}{4}, \quad (31)$$

和

$$C_1(0) = -\frac{3p}{8} - \frac{6p^2 + 5\sqrt{3}p + 1}{24d^2} i. \quad (32)$$

$$\beta_2 = -\frac{3p}{4}, \quad \mu_2 = \frac{\sqrt{3}}{8}, \quad \tau_2 = \frac{6p^2 + 5\sqrt{3}p + 1}{24d^2}. \quad (33)$$

因此, 有:

**定理 8** 假定  $b > -2\sqrt{3}/9$  且  $p > 0$  (或  $b < -2\sqrt{3}/9$  且  $p < 0$ ), 则当  $a = -\sqrt{3}/3$  时, 系统出现 Hopf 分岔, 且分岔方向为  $a > -\sqrt{3}/3$ 。当  $p > 0$  ( $p < 0$ ) 时, 则 Hopf 分岔是超临界 (或次临界) 的, 详见图 3。

因此, 计算得到周期解为:

$$X = \begin{pmatrix} a \\ a - a^3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{d}{p} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}, \quad (34)$$

这里

$$\zeta + i\eta = \varepsilon e^{2\pi i(t+\phi)/T} + \frac{i\varepsilon^2}{6d} \left[ \frac{1+\sqrt{3}p}{2} e^{-4\pi i(t+\phi)/T} - 3\sqrt{\frac{3P-1}{2}} e^{-4\pi i(t+\phi)/T} + 3\sqrt{3}P \right] + O(\varepsilon^3). \quad (35)$$

周期和特征指数分别为:

$$\begin{cases} T = \frac{2\pi}{d} \left[ 1 + \frac{6p^2 + 5\sqrt{3}p + 1}{24d^2} \varepsilon^2 + O(\varepsilon^4) \right], \\ \beta = -\frac{3p}{4} \varepsilon^2 + O(\varepsilon^4), \\ \varepsilon^2 = \frac{8(1+\sqrt{3}a)}{3} + O\left(\left(a + \frac{\sqrt{3}}{3}\right)^2\right). \end{cases} \quad (36)$$

类似的, 当  $b > 2\sqrt{3}/9$  且  $p > 0$  (或  $b < 2\sqrt{3}/9$  且  $p < 0$ ) 时, 我们有:

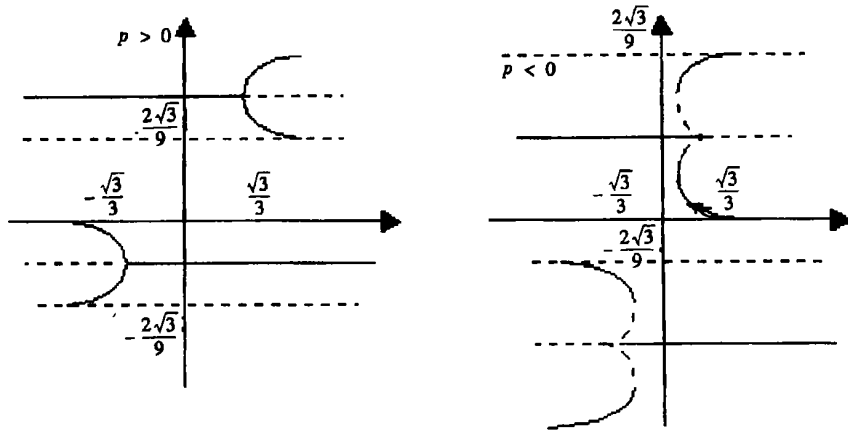
$$\beta_2 = -\frac{3p}{4}, \mu_2 = -\frac{\sqrt{3}}{8}, \tau_2 = \frac{6p^2 - 5\sqrt{3}p + 1}{24d^2}. \quad (37)$$

所以, 得到下列定理:

**定理 9** 假定  $b > 2\sqrt{3}/9$  且  $p > 0$  (或  $b < 2\sqrt{3}/9$  且  $p < 0$ ), 则当  $a = \sqrt{3}/3$  时, 系统存在 Hopf 分岔, 且分岔方向为  $a < \sqrt{3}/3$ . 当  $p > 0$  (或  $p < 0$ ) 时, 则 Hopf 分岔是超临界(或次临界)的, 详见图 3.

因此, 此时的周期解为:

$$X = \begin{pmatrix} a \\ a - a^3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{d}{p} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}, \quad (38)$$



(a) 超临界分岔

(b) 次临界分岔

图 3 Hopf 分岔图

这里

$$\zeta + i\eta = \varepsilon e^{2\pi i(t+\phi)/T} + \frac{i\varepsilon^2}{6d} \left[ \frac{1-\sqrt{3}p}{2} e^{-4\pi i(t+\phi)/T} + 3\frac{1+\sqrt{3}p}{2} e^{-4\pi i(t+\phi)/T} - 3\sqrt{3}P \right] + O(\varepsilon^3). \quad (39)$$

周期和特征指数分别为:

$$\begin{cases} T = \frac{2\pi}{d} \left[ 1 + \frac{6p^2 - 5\sqrt{3}p + 1}{24d^2} \varepsilon^2 + O(\varepsilon^4) \right], \\ \beta = -\frac{3p}{4} \varepsilon^2 + O(\varepsilon^4), \\ \varepsilon^2 = \frac{8(1 - \sqrt{3}a)}{3} + O\left[\left(a - \frac{\sqrt{3}}{3}\right)^2\right]. \end{cases} \quad (40)$$

### 3 数值实验

我们进行了大量的数值实验,证实了上述理论结果.部分数值实验结果列举如下表 1:

表 1 数值实验结果

$b$	$p$	$a$	$\beta_2$	$\mu_2$	分岔
-0.2	1	$-\frac{\sqrt{3}}{3}$	$-\frac{3}{4}$	$\frac{\sqrt{3}}{8}$	超临界
-0.4	-1	$-\frac{\sqrt{3}}{3}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{\sqrt{3}}{8}$	次临界
0.4	1	$\frac{\sqrt{3}}{3}$	$-\frac{3}{4}$	$-\frac{\sqrt{3}}{8}$	超临界
0.2	-1	$\frac{\sqrt{3}}{3}$	$\frac{3}{4}$	$-\frac{\sqrt{3}}{8}$	次临界

取参数  $b = -0.2, p = 1, a = -\sqrt{3}/3$ , 下面计算系统 (13) 的周期解, 即

$$\beta_2 = -0.75, \mu_2 = \frac{\sqrt{3}}{8}, \tau_2 = 3.529.$$

因此, 有

$$T = 14.6121 + 238.1736 \left[ a + \frac{\sqrt{3}}{3} \right] + O\left[\left(a + \frac{\sqrt{3}}{3}\right)^2\right].$$

上式说明当  $a \rightarrow -\frac{\sqrt{3}}{3}$  时, 周期将不断增加.

所以, 周期解为:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{\sqrt{3}}{3} \\ -\frac{2\sqrt{3}}{9} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \xi \\ 0.43\eta \end{pmatrix},$$

这里

$$\begin{aligned} \xi + i\eta = & \sqrt{\frac{8(1 + \sqrt{3}a)}{3} + O\left[\left(a + \frac{\sqrt{3}}{3}\right)^2\right]} e^{2\pi i(t + \phi)/T} + \\ & 0.38766i \varepsilon^2 \left[ \frac{1 + \sqrt{3}}{2} e^{-4\pi i(t + \phi)/T} - 3\frac{\sqrt{3} - 1}{2} e^{4\pi i(t + \phi)/T} + 3\sqrt{3} \right], \end{aligned}$$

其中  $\phi$  是相角.

### 4 文[1]中数值结果的理论分析

文[1]中, 作者给出了当参数  $b = 5, c = 0.1$  和  $p = 1$  时的系统的分岔图(图4). 下面, 我们给出这个数值实验结果的理论分析.

引理 2 设  $f(x) = a_0x^4 + 4a_1x^3 + 6a_2x^2 + 4a_3x + a_4$ , 记

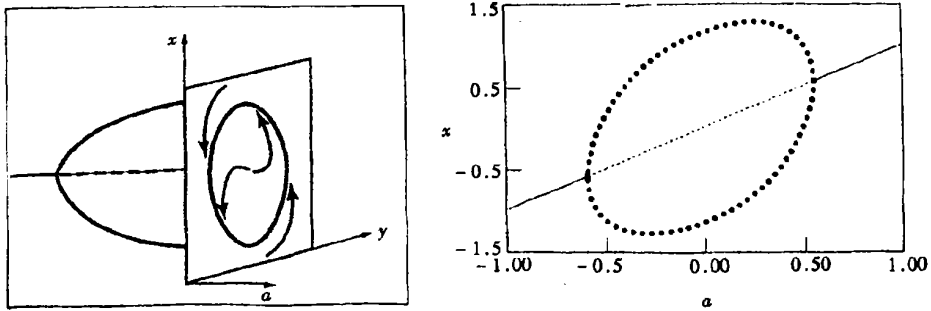


图4 方程(13)中的Hopf分岔

$$A = a_0 a_4 - 4a_1 a_3 + 3a_2^2, \quad B = \begin{vmatrix} a_0 & a_1 & a_2 \\ a_1 & a_2 & a_3 \\ a_2 & a_3 & a_4 \end{vmatrix}, \quad D = A^3 - 27B^2. \quad (41)$$

则当  $D > 0$  时,  $f(x)$  有一个零根或四个不同的实根; 当  $D = 0$  时,  $f(x)$  有重根; 当  $D < 0$  时,  $f(x)$  有且仅有两个实根.

令  $b = 5, c = 0.1, p = 1$ , 则系统(13)变为:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - x^3 - y, \\ \dot{y} = (x - a)(5 - y) - 0.1. \end{cases} \quad (42)$$

所以, 系统的平衡点满足下列方程:

$$f(x) = x^4 - ax^3 - x^2 + (a + 5)x - 5a - 0.1 = 0. \quad (43)$$

根据引理2, 由于  $D < 0$ , 则方程(43)有且仅有两个实根, 并将其形式的记为  $x_0$ .

故系统(42)的Jacobian矩阵  $A(x_0, x_0 - x_0^3)$  为:

$$A(x_0, x_0 - x_0^3) = \begin{pmatrix} 1 - 3x_0^2 & -1 \\ 5 - x_0 + x_0^3 & a - x_0 \end{pmatrix}, \quad (44)$$

且其对应的特征方程为:

$$\lambda^2 + \lambda(3x_0^2 + x_0 - a - 1) + 4x_0^3 - 3ax_0^2 - 2x_0 + a + 5 = 0. \quad (45)$$

根据文[9]中Hopf分岔定理, 当  $(x_0, x_0 - x_0^3)$  是Hopf分岔点时, 有

$$3x_0^2 + x_0 - a - 1 = 0, \quad (46)$$

$$4x_0^3 - 3ax_0^2 - 2x_0 + a + 5 > 0. \quad (47)$$

将(46)式中  $a$  代入(43)式, 得到

$$3x_0^5 - 4x_0^3 + 15x_0^2 + x_0 - 4.9 = 0. \quad (48)$$

解上述方程得到:  $x_0 = -1.90518, -0.57196, 0.57106$ . 将  $x_0$  代入(46)式, 得到  $a = 7.984, -0.5905, 0.5494$ . 由于  $a = 7.984$  不满足条件(47), 所以舍弃.

显然, 系统(42)在  $a = -0.5905$  和  $a = 0.5494$  处将会出现Hopf分岔. 类似的, 我们能够证实系统(42)在  $a = -0.5905$  和  $a = 0.5494$  处的Hopf分岔是超临界的, 详见图4.

固定  $b = 5, c = 0.1, p = 1$ , 当参数  $a$  减少时, 系统定态将失去稳定性且同时出现一簇小振幅、稳定的极限环解: (a) 闭轨的包络跟踪三维空间  $(x, y, a)$  中的一个抛物曲面; (b) 极限环的振幅  $(x_{\min}$  和  $x_{\max})$  作为参数  $a$  的函数. 当  $a = -0.5905$  和  $a = 0.5494$  时, 系统将出现Hopf

分岔

## 5 结 论

最后指出, 利用分歧理论结合强有力的数值计算, 能够揭示多分量相互作用的复杂 MPF 网络的频谱特性。蛙卵能选择不同的参数空间区域使之具有不同的生理特性。从 Novak\_Tyson 模型中已发现四种观察到的生理状态的解:

1. 定态(间期相) 具有低的 MPF 活性 (IO: 未成熟卵母)
2. 定态(M- 相中期) 具有高的 MPF 活性 (ME: 成熟卵)
3. 中期相中 Cdc2 具有大的酪氨酸磷酸化的极限环 (OE: 振荡的提取物)
4. Cdc2 的小的酪氨酸磷酸物的极限环 (EE: 早期胚胎)

数值结果表明, 周期蛋白降解的速率常数大量减少, 结合周期蛋白合成速率常数适当增加, 能够使蛙卵从一个间期相定态运动到 M\_相中期定态( $IO \rightarrow ME$ )。受精卵必须穿过 Hopf 分歧进入到持续振荡区域( $ME \rightarrow EE$ )。

要彻底明白这种综合机制的分歧性质和它在细胞周期的生理中所扮演的角色将是以后这个研究领域面临的主要挑战。

### [参 考 文 献]

- [1] Borisuk M T, Tyson J J. Bifurcation analysis of a model of mitotic control in frog eggs [J]. Journal of Theoretical Biology, 1998, **195**(1): 69—85.
- [2] Novak B, Tyson J J. Numerical analysis of a comprehensive model of M\_phase control in Xenopus oocyte extracts and intact embryos[J]. Journal of Cell Science, 1993, **106**(4): 1153—1168.
- [3] Novak B, Tyson J J. Modeling the cell division cycle: M\_phase trigger, oscillations, and size control [J]. Journal of Theoretical Biology, 1993, **165**(1): 101—134.
- [4] ZHENG Zuo\_huan, ZHOU Tian\_shou, ZHANG Suo\_chun. Dynamical behavior in the modeling of cell division cycle[J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2000, **11**(4): 2371—2378.
- [5] 冯贝叶, 曾宪武. 蛙卵有丝分裂模型的定性分析[J]. 应用数学学报, 2002, **25**(3): 460—468.
- [6] ZHANG Suo\_chun. Oregonator: General results of positive steady state and its stability [J]. Chinese Science Bulletin, 1996, **41**(10): 798—804.
- [7] 张锁春. 现代振荡反应的数学理论和数值方法[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 1991.
- [8] 张锦炎, 冯贝叶. 常微分方程几何理论与分支问题[M]. 北京: 北京大学出版社, 2000.
- [9] Hassard B D, Kazarinoff N D, Wan Y H. Theory and Application of Hopf Bifurcation [M]. England: Cambridge University Press, 1981.

## Bifurcation Analysis of a Mitotic Model of Frog Eggs

LÜ Jin\_hu<sup>1</sup>, ZHANG Zi\_fan<sup>2</sup>, ZHANG Suo\_chun<sup>2</sup>

( 1. Institute of Systems Science, Academy of Mathematics and System Sciences ,  
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, P. R. China ;

2. Institute of Applied Mathematics, Academy of Mathematics and System Sciences ,  
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, P. R. China )

**Abstract:** The mitotic model of frog eggs established by Borisuk and Tyson is qualitatively analyzed. The existence and stability of its steady states are further discussed. Furthermore, the bifurcation of above model is further investigated by using theoretical analysis and numerical simulations. At the same time, the numerical results of Tyson are verified by theoretical analysis.

**Key words:** mitosis; steady state; periodic solution; supercritical bifurcation; subcritical bifurcation