

Репликаторные уравнения и модели предбиологической эволюции

Александр Сергеевич Братусь

ВМиК МГУ, Кафедра «Системный анализ»

Конференция

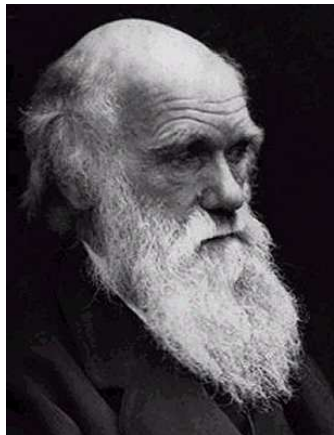
Математика. Компьютер. Образование

Пушкино

24–29 января 2011

Принципы эволюции:

- ▶ Наследственность
- ▶ Изменчивость
- ▶ Естественный отбор



Charles Darwin,
1809–1882

РНК мир и теория Айгена:



Догма молекулярной эволюции (a) и основной постулат РНК мира (b)



Manfred Eigen, 1927

- ▶ M. Eigen, *Naturwissenschaften*, 58(10), 1971: 465–523
- ▶ M. Eigen, J. McCaskill, P. Schuster, *J Phys Chem*, 92(24), 1988:181-1891
- ▶ M. Eigen, P. Schuster, *The Hypercycle*, Springer, 1979
- ▶ С.Э. Шноль, *Физико-химические факторы биологической эволюции*, Наука, 1979.

Репликаторные уравнения (частные случаи):

- ▶ Независимая репликация:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = a_i, \quad i = 1, \dots, n$$

- ▶ Автокаталитическая репликация:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = b_i y_i, \quad i = 1, \dots, n$$

- ▶ Гиперциклическая репликация:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = k_i y_{i-1}, \quad i = 1, \dots, n, \quad y_0 \equiv y_n$$

Репликаторные уравнения (общий случай):

- Общий случай:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = (\mathbf{A}\mathbf{y})_i, \quad p_i = y_i / \sum y_i, \quad (\mathbf{A}\mathbf{y})_i = \sum_j a_{ij} y_j.$$

Тогда для частот $\mathbf{p}$

$$\dot{p}_i = p_i((\mathbf{A}\mathbf{p})_i - \langle \mathbf{p}, \mathbf{A}\mathbf{p} \rangle), \quad \sum p_i = 1, \quad p_i \geq 0$$

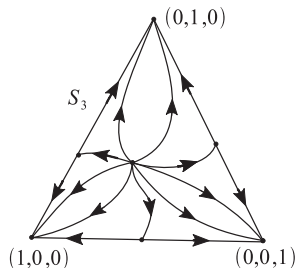
Принцип конкурентного исключения:

- ▶ Независимая репликация

$$\dot{p}_i = p_i(a_i - \sum a_i p_i), \quad \sum p_i = 1$$

- ▶ Автокаталитическая репликация

$$\dot{p}_i = p_i(b_i p_i - \sum b_i p_i^2), \quad \sum p_i = 1$$



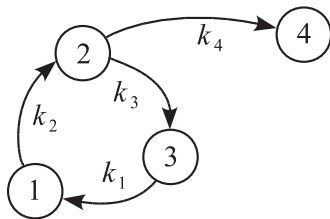
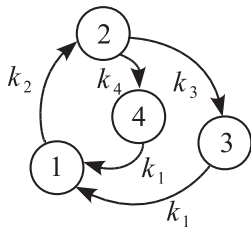
Гиперциклическая репликация:

$$\dot{p}_i = p_i(k_i p_{i-1} - \sum k_i p_i p_{i-1}), \quad \sum p_i = 1$$

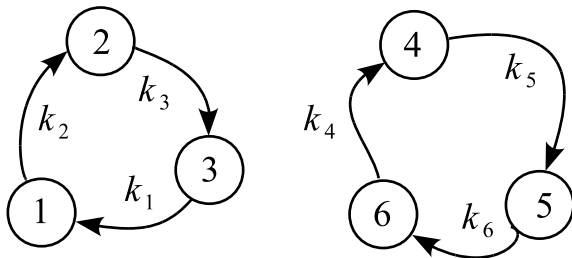
- ▶ Внутреннее положение равновесия $\hat{\mathbf{x}} \in \text{int } S_n$ глобально асимптотически устойчиво для коротких ($n = 2, 3, 4$) гиперциклов
- ▶ Для $n \geq 5$ появляется глобально асимптотически устойчивый предельный цикл.
Ref: Mallet-Paret and Smith, J Dyn Diff Eq, 2, 1990; Hofbauer, Mallet-Paret, Smith, J Dyn Diff Eq, 3, 1991
- ▶ Гиперциклическая репликация перманентна: для всех i $x_i(t) \geq \delta > 0$ начиная с некоторого момента времени t

Ref: Hofbauer and Sigmund, Evolutionary Games and Population Dynamics, Cambridge, 1998

Изменчивость и паразиты:



Естественный отбор:



$$\dot{p}_i = p_i(k_i p_{i-1} - \bar{f}), \quad i = 1, 2, 3, \quad \dot{p}_i = p_i(k_i p_{i-1} - \bar{f}), \quad i = 4, 5, 6$$

$$\bar{f} = \sum_{i=1}^6 k_i p_i p_{i-1}, \quad \sum p_i = 1$$

Общее репликаторное уравнение:

Играет ли природа в
«камень–ножницы–бумага»?

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & a_1 & -b_3 \\ -b_1 & 0 & a_2 \\ a_3 & -b_2 & 0 \end{pmatrix},$$

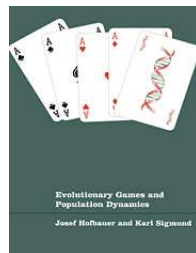
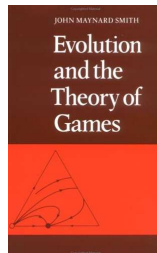
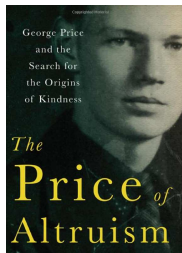
где $a_i, b_i > 0$.



Общее репликаторное уравнение:

$$\dot{p}_i = p_i((\mathbf{A}\mathbf{p})_i - \langle \mathbf{p}, \mathbf{A}\mathbf{p} \rangle), \quad i = 1, \dots, k.$$

Динамический подход к статической теории игр!



Эволюционная теория игр:

Определение

Стратегия $\hat{\mathbf{p}} \in S_k$ — равновесие Нэша в игре с матрицей $\mathbf{A}$, если

$$\langle \mathbf{p}, \mathbf{A}\hat{\mathbf{p}} \rangle \leq \langle \hat{\mathbf{p}}, \mathbf{A}\hat{\mathbf{p}} \rangle$$

для любых $\mathbf{p} \in S_k$. Если равенство выполняется только для $\mathbf{p} = \hat{\mathbf{p}}$, то равновесие строгое.

- ▶ Если $\hat{\mathbf{p}}$ — равновесие Нэша, то $\hat{\mathbf{p}}$ — положение равновесия репликаторного уравнения;
- ▶ Если $\hat{\mathbf{p}}$ — строгое, то $\hat{\mathbf{p}}$ — асимптотически устойчиво;
- ▶ Если $\hat{\mathbf{p}}$ устойчиво, то $\hat{\mathbf{p}}$ — равновесие Нэша;
- ▶ Любая игра имеет по крайней мере одно равновесие Нэша.

Эволюционная теория игр:

Определение

Вектор $\hat{\mathbf{p}} \in S_k$ называется эволюционно устойчивым состоянием (ESS) в игре с матрицей $\mathbf{A}$, если

$$\langle \hat{\mathbf{p}}, \mathbf{A}\mathbf{p} \rangle > \langle \mathbf{p}, \mathbf{A}\mathbf{p} \rangle$$

для любых $\mathbf{p} \neq \hat{\mathbf{p}}$ в некоторой окрестности $\hat{\mathbf{p}} \in S_k$.

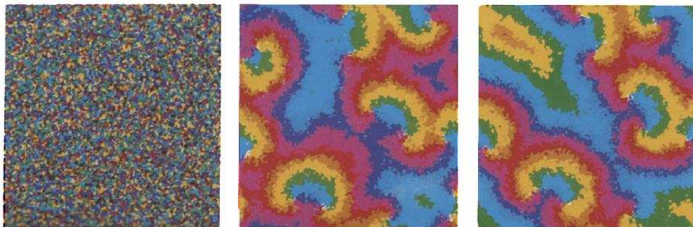
- ▶ Если $\hat{\mathbf{p}} — ESS$, то $\hat{\mathbf{p}}$ — асимптотически устойчивое положение репликаторного уравнения;
- ▶ Если $\hat{\mathbf{p}} \in \text{int } S_k — ESS$, то $\hat{\mathbf{p}}$ — глобально асимптотически устойчиво.

Клеточные автоматы и спиральные волны

Учет явной пространственной структуры позволяет сделать следующие выводы:

- ▶ Появляется пространственная структуризация.
Существование спиральной структуры позволяет гиперциклу быть невосприимчивым к паразитам.
- ▶ Явная пространственная структура оказывает сильное влияние на эволюционный процесс, поэтому она обязательно должна учитываться в моделях.

Ref: Boerlijst and Hogeweg, Physica D, 48, 1991: 17-28



Обозначения:

$$\partial_t u_i = u_i [(\mathbf{A}\mathbf{u})_i - f^{sp}(t)] + d_i \Delta u_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad t > 0, \quad (\text{РРУ})$$

где $u_i = u_i(\mathbf{x}, t)$, $\mathbf{x} \in \Omega$, $\partial_t = \frac{\partial}{\partial t}$, Δ — оператор Лапласа.

Для распределенного репликаторного уравнения (РРУ) условие постоянства концентраций заменяется условием глобального регулирования (УГР):

$$\sum_{i=1}^n \int_{\Omega} u_i(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} = 1 \quad (\text{УГР})$$

Для (РРУ) имеем, что распределенная средняя приспособленность

$$f^{sp}(t) = \sum_{i=1}^n \int_{\Omega} u_i (\mathbf{A}\mathbf{u})_i d\mathbf{x} = \int_{\Omega} \langle \mathbf{A}\mathbf{u}, \mathbf{u} \rangle d\mathbf{x}. \quad (\text{РСП}),$$

Частные случаи:

Частные случаи (РРУ) — распределенная автокаталитическая система (РАС)

$$\partial_t v_i = v_i(a_i v_i - f_1(t)) + d_i \Delta v_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad t > 0. \quad (\text{РАС})$$

и распределенная гиперциклическая система (РГС)

$$\partial_t v_i = v_i(a_i v_{i-1} - f_2(t)) + d_i \Delta v_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad t > 0, \quad (\text{РГС})$$

с очевидными выражениями для $f_1(t)$, $f_2(t)$. Здесь $a_i, d_i > 0$

Устойчивость пространственно однородных положений равновесия. Частные случаи:

$$\partial_t v_i = v_i(a_i v_i - f_1(t)) + d_i \Delta v_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad t > 0. \quad (\text{РАС})$$

Теорема

*Все пространственно однородные равновесия
распределенного автокаталитического уравнения
неустойчивы, если*

$$0 < \frac{d_i}{a_i} < \frac{1}{\lambda_1}, \quad i = 1, \dots, n.$$

*Вершины симплекса $R_i = (0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$, $i = 1, \dots, n$
устойчивы, если*

$$\frac{d_i}{a_i} > \frac{1}{\lambda_1}.$$

Устойчивость пространственно однородных положений равновесия. Частные случаи:

$$\partial_t v_i = v_i(a_i v_{i-1} - f_2(t)) + d_i \Delta v_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad t > 0, \quad (\text{РГС})$$

Теорема

Пространственно однородное положение равновесия $P_2 \in \text{int } S_n$ распределенной гиперциклической системы неустойчиво, если

$$\prod_{i=1}^n \frac{d_i}{a_i} < \left(\frac{1}{\beta \lambda_1} \right)^n.$$

Если выполнено обратное неравенство, то P_2 устойчиво только для $n = 2, 3, 4$.

Существование пространственно неоднородных положений равновесия. Частные случаи:

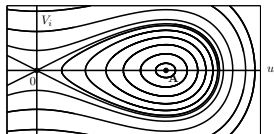
Теорема

Пространственно неоднородное положение равновесия распределенной автокаталитической системы существует, если

$$\sum_{i=1}^n \left(\frac{d_i}{a_i} \right) < \left(\frac{1}{\pi^2} \right).$$

Здесь существуют параметрические решения задачи

$$\begin{aligned} \frac{du_i}{dx_i} &= V_i, \\ \frac{dV_i}{dx_i} &= \frac{1}{d_i} (\bar{f}_1 - a_i u_i) u_i. \end{aligned}$$



Существование пространственно неоднородных положений равновесия. Частные случаи:

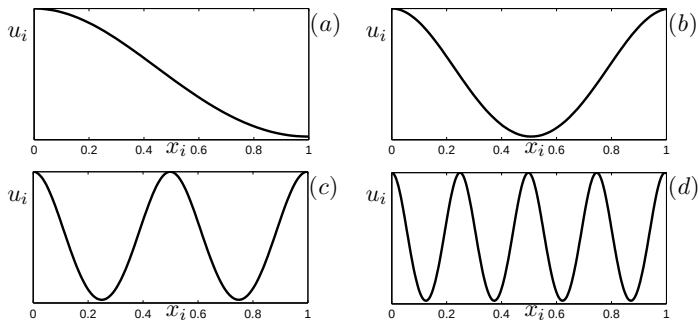
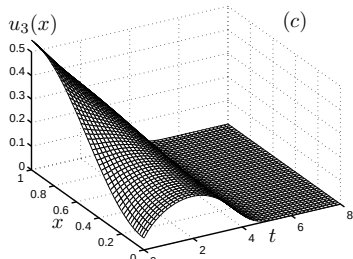
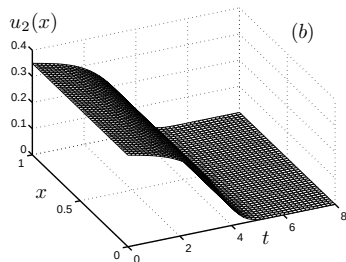
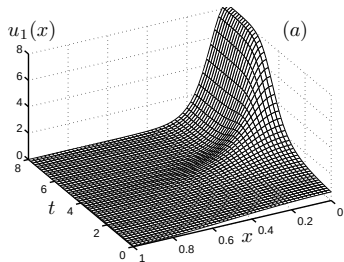


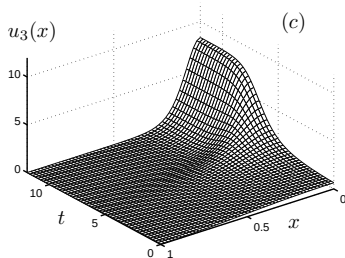
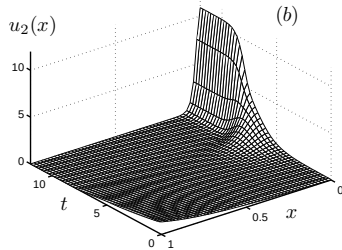
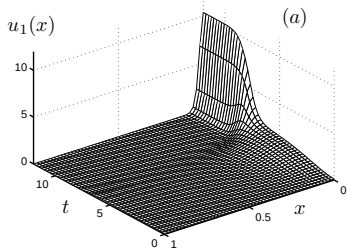
Рис.: Пространственно неоднородные стационарные решения распределенной автокаталитической системы, которые удовлетворяют условию $|x_i^1 - x_i^2| = 1$. (a) Половина цикла; (b) полный цикл; (c) два полных цикла; (d) четыре полных цикла

Принцип конкурентного исключения для распределенной автокаталитической системы. Численный пример:



Распределенная гиперциклическая система.

Численный пример:



Публикации:

- ▶ А. С. Братусь, А. С. Новожилов, А. П. Платонов. Динамические системы и математические модели биологии. М.: Физматлит, 2010.
- ▶ A. S. Bratus and V. P. Posvyanskii. Stationary solutions in a closed distributed Eigen–Schuster evolution system. *Differential Equations*, 42(12):1762–1774, 2006.
- ▶ A. S. Bratus and E. N. Lukasheva. Stability and the limit behavior of the open distributed hypercycle system. *Differential Equations*, 45(11):1564–1576, 2009.
- ▶ A. S. Bratus, V. P. Posvyanskii, and A. S. Novozhilov. Existence and stability of stationary solutions to spatially extended autocatalytic and hypercyclic systems under global regulation and with nonlinear growth rates. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 11:1897–1917, 2010.
- ▶ A. S. Bratus, V. P. Posvyanskii, and A. S. Novozhilov. A note on the replicator equation with explicit space and global regulation, *Math Biosci and Eng*, *in press*.



Collaborators:

- ▶ В.П. Посвянский (МИИТ);
- ▶ А.С. Новожилов (МИИТ);
- ▶ Ю.С. Семенов (МИИТ);
- ▶ Е.Н. Лукашева (ВМиК МГУ);

Исследования поддерживаются грантом РФФИ # 10-01-00374.

Спасибо за внимание!

Вопросы?

e-mail: `alexander.bratus@yandex.ru`