

НЕОДНОРОДНОСТЬ (ПЯТНИСТОСТЬ) ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ПОЛИМЕРНОГО ВЕЩЕСТВА, СВЯЗАННАЯ С КОНКУРЕНЦИЕЙ ЗА СУБСТРАТ

Е.Я. Фрисман, А.В. Тузинкевич, Ю.Н. Журавлев

Институт комплексного анализа региональных проблем, Биробиджан, Россия,
e-mail: frisman@mail.ru

В представленной работе предлагается и исследуется математическая модель пространственно-временной динамики сообщества макромолекул, учитывающая нелокальные взаимодействия между ними, в частности, нелокальную конкуренцию за ресурсы. Фактически в работе осуществляется попытка применить для анализа молекулярно-эволюционных процессов, связанных с возникновением жизни, расширенный класс моделей, которые раньше использовались нами как эколого-популяционные.

Мы считаем возможным направить такую статью в номер журнала, посвященный **светлой памяти Вадима Александровича Ратнера**, поскольку в богатом научном наследии этого выдающегося биолога идея объединения молекулярно-генетического и популяционного направлений в эволюционных исследованиях играла ключевую роль. Вопросы возникновения и эволюции молекулярно-генетических систем были для него наиболее интересными. Становление и эволюция генетического кода, особенности развития систем, способных к авторепродукции (идея сайзера), эволюция молекулярно-генетических систем управления – это те проблемы, вокруг которых сосредоточены многие его работы. Сейчас мы можем посмотреть на эти проблемы несколько по-иному: появились новые факты, новые идеи, новые модели. Но характерное для Вадима Александровича стремление к синтезу сформировавшихся молекулярно-биологических представлений и популяционно-эволюционных идей и моделей по-прежнему остается бесспорной основой для получения нового знания.

Введение

В работах Д.С. Чернавского [1, 2] предложена следующая система уравнений для описания динамического процесса генерации информации в добиологических системах:

$$\dot{u}_i(t) = \alpha_i u_i - \sum_{j \neq i} b_{ij} u_i u_j - a_i u_i^2 \quad a_i < b_i,$$

где $u_i(t)$ – плотность (количество экземпляров на единицу объема) i -го компонента добиологического сообщества молекул в момент времени t . Первый член в этом уравнении определяет скорость накопления (автокатали-ческого воспроизводства) i -го компонента; $\tau_i = 1/\alpha_i$ – характерное время авторепродукции. Второй член описывает взаимодействие компонентов, которое носит антагонистический характер, т. е.

учитывается возможность «конкуренции» между разными компонентами. Член $a_i u_i^2$ описывает эффект «тесноты», т. е. возможность «конкуренции» между одинаковыми компонентами.

Именно такой тип кинетических уравнений для компонентов («носителей информации») рассматривал М. Эйген [3] при анализе возможности самоорганизации молекул в гиперциклы. Предлагаемый им подход был хорошо обоснован и глубоко проработан, однако, на наш взгляд, имел два существенных недостатка: 1) полностью игнорировалась пространственная распределенность рассматриваемой системы и 2) эволюция по Эйгену «начиналась» с уже сформированной совокупности носителей информации (фактически с РНК и пептидов).

Для описания пространственной эволюции Д.С. Чернавский вводит в правые части

уравнений члены, описывающие диффузию элементов:

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = \alpha_i u_i - \sum_{j \neq i} b_{ij} u_i u_j - a_i u_i^2 + D_i \Delta u_i \quad a_i < b_i,$$

где D_i – коэффициент диффузии. В результате предлагается изящная модель генерации информации, обладающая интересными свойствами и позволяющая приблизиться к пониманию процессов закрепления универсального генетического кода. Вместе с тем в рамках этой модели пространственное взаимодействие макромолекул сводится к пассивному диффузионному перемешиванию, что не позволяет получить выраженную пространственную неоднородность, которая должна была сопровождать процессы первичной эволюции и которую далеко не всегда удается убедительно объяснить неоднородностью условий внешней среды.

Представление о возникновении жизни как эволюционном процессе с неизбежностью приводит к необходимости модельного описания некой первичной системы, свойства которой могли бы обеспечить, а, возможно, и предопределить ее дальнейшее эволюционное развитие. В основе гипотезы о строении и функции такой первичной эволюционирующей системы (ПЭС) лежат посылки:

– первичным, более примитивным функциям соответствовали и более примитивные несовершенные структуры (поэтому мало-перспективно ставить вопрос о становлении в переходный период, например, процесса дупликации ДНК. Этот процесс является современной функцией современной структуры, то есть сама ДНК и способ ее воспроизводства есть только наблюдаемый сейчас продукт исторического развития, а в прошлом должно было быть что-то, что им предшествовало. Более правомерно поднимать вопрос о том, в каком виде могла возникнуть функция наследственности и какие структуры могли в тех условиях быть ее первыми носителями);

– параллельно с решением вопроса о возникновении свойств наследования признаков следует решать вопрос и о возникновении функции изменчивости, так как две эти функции неразделимы и лежат в основе эволюции;

– следует дать одновременный ответ не

только на вопрос, как выглядела примитивная «жизнь», но и примитивная «смерть» как неразделимый компонент эволюционного механизма;

– эволюция систем разного уровня сложности подчиняется в основном единым правилам, хотя эти правила соответствующим образом адаптируются на разных уровнях (поэтому можно предполагать, что и молекулярной эволюции были присущи закономерности, свойственные эволюции современных таксонов и более сложных систем – сообществ, естественно, на существенно более примитивном уровне);

– функции современных систем в виде их прообраза принадлежали примитивным структурам самых древних эволюционирующих систем;

– предлагаемая модель должна представлять происхождение жизни (равно как и последующую эволюцию) как высоко вероятный и даже неизбежный процесс.

Описание модели первичной эволюционирующей системы

Учитывая сформулированные посылки, попытаемся описать возможно более простую модель ПЭС. Примем без обсуждения, что на древней Земле имелся некий обширный водоем с растворенным и взвешенным в нем большим количеством органического вещества и что в атмосфере того времени отсутствовал кислород и потому не было мощного озонового экрана. Примем также представления о возможной полимеризации органических молекул, например, по типу поликонденсации аминокислот, причем аминокислоты в данном случае берем исключительно только для примера того, что некая полимеризация некоторых мономеров возможна в условиях примитивной Земли. Принятые положения могли бы в принципе объяснить накопление больших количеств полимеризованного органического вещества на ранних этапах развития Земли. Это накопление нельзя считать этапом биологической эволюции, так как такой процесс не может эволюционировать. Чтобы создать примитивную эволюционирующую систему, необходимо включить условия, которые препятствовали бы этому накоплению, без-

возвратному складированию органического вещества в полимеризованной форме. Такой альтернативой можно представить деполимеризацию и даже более глубокое разрушение полимеризованного вещества и мономеров под действием известных естественных факторов, например: высокой температуры, давления, механического разрушения или проникающего излучения (отдельно или в совокупности).

В данной работе не ставится задача отдать предпочтение какому-либо из этих факторов, это может быть специальным исследованием. Но одно обстоятельство важно отметить: для ускорения эволюции действие фактора(ов) должно быть циклическим, обратимым (то есть при переходе от малых значений интенсивности к большим происходит смена знака действия фактора), и продолжительность цикла должна быть по возможности краткой. Поэтому остановимся для простоты на ультрафиолетовом солнечном излучении как обратимом факторе синтеза/разрушения, который действует периодически в связи с вращением Земли.

Сочетание принятых допущений достаточно для создания первого уровня эволюционирующей модели (рис. 1).

Данная модель (рис. 1а) представляет собой процесс полимеризации–деполимеризации неких структур, включающий для каждой структуры три основных этапа: начало (О), развитие (Е) и окончание (Т). Состояние М до момента старта является внешним, но с первых циклов часть М вовлекается в систему. Система стартует в точке О, где из предварительно накопленных мономеров под влиянием слабого ультрафиолета, высокой температуры и любых других факторов

начинается полимеризация. Она продолжается в течение ночи и достигает максимума в точке Е. Переход в точку Т представляет собой начало распада полимеров до мономеров и мономеров до атомов и их групп под воздействием ультрафиолета (день) (распад может быть как полным, так и частичным). Обратный переход в точку О представляет собой начало полимеризации из мономеров, которые накапливаются в среде, например, под влиянием восстановительного потенциала бескислородной атмосферы (ночь) и распада части полимеров, накопленных в Е. Эти переходы представляют собой прообразы жизни и смерти.

В результате смены времени суток (рис. 1б) система функционирует как периодический процесс, имеющий в первом приближении характер синусоидальной кривой, однако в силу ряда рассмотренных ниже причин этот характер будет меняться.

Таким образом, рассматривается динамика процесса полимеризации–деполимеризации неких распределенных в пространстве предбиологических структур. Предполагается наличие двух временных фаз, в первой из которых происходит интенсивная полимеризация, а во второй – деполимеризация, причем оба процесса сопровождаются пространственным «диффузионным перемешиванием» образуемых продуктов.

Уравнения динамики

Пусть рассматриваемые структуры обитают на некотором физическом пространстве M . Наиболее естественно считать это пространство двух- или трехмерным, однако часть результатов более наглядна на одномерном про-

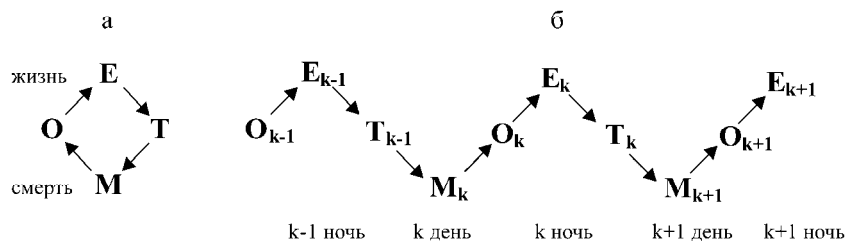


Рис. 1. Простейшая эволюционирующая система (а) и ее функционирование при смене времени суток (б).

странстве. Воспользуемся этим, несмотря на «экзотичность» ситуации. Будем считать пространство однородным, координаты (x, y) точек его для одномерного случая – числами, для случая большего числа измерений – векторами. Пусть $u(x)$ – плотность «полимеризации» в точке x .

Выведем уравнения динамики плотности, воспользовавшись аналогией с выводом логистического уравнения на основе баланса между процессами рождаемости и смертности. Условно можно считать, что в каждой точке пространства x происходят два процесса: прирост плотности за счет полимеризации со скоростью $B(x)$ и уменьшение плотности за счет деполимеризации со скоростью $D(x)$.

Рассмотрим вначале процесс деполимеризации. Естественно считать, что распад полимеров в точке y происходит со скоростью, пропорциональной их плотности $u(y, t)$. Одновременно с распадом происходит пространственное перемешивание полимеров, в результате которого изменение концентрации в точке x определяется процессами, происходящими на всем пространстве [4–7]:

$$D_1(x) = -a_1 \int_M \alpha_1(x, y) u(y, t) dy, \quad (1)$$

где a_1 – скорость распада (деполимеризации) в единицу времени, $\alpha(x, y)$ – ядро, описывающее «дневное» перемешивание, вид которого определяется интенсивностью и характером диффузии. Кроме того, в силу эффекта «тесноты», т. е. возможности «конкуренции» между одинаковыми типами полимеров «за мономеры», их распад может оказаться пропорционален количеству встреч «сложных» («полимеризованных») элементов друг с другом. Полагаем, что одновременно с этим распадом также происходит пространственное перемешивание полимеров:

$$D_2(x) = -b_1 u(x, t) \int_M \beta_1(x, y) u(y, t) dy, \quad (2)$$

где b_1 – скорость распада за счет конкурентного взаимодействия «сложных» образований, а $\beta(x, y)$ – ядро перемешивания.

Перейдем теперь к описанию процесса полимеризации. При наличии автокатализа естественно считать, что прирост плотно-

сти полимеризации в точке y происходит со скоростью, пропорциональной самой плотности $u(y, t)$. Кроме того, при возможности объединения полимеров рост концентрации пропорционален количеству встреч «сложных» («полимеризованных») элементов друг с другом (при этом нарастает глубина «полимеризации» за счет объединения). Полагаем, что одновременно с ростом происходит пространственное перемешивание полимеров и, кроме того, учтем возможность образования полимеров «из простого субстрата». В итоге получим

$$B_1(x) = a_2 \int_M \alpha_2(x, y) u(y, t) dy, \quad (3)$$

$$B_2(x) = b_2 u(x, t) \int_M \beta_2(x, y) u(y, t) dy + c, \quad (4)$$

где a_2 – скорость полимеризации в результате автокатализа, b_2 – скорость полимеризации за счет взаимодействия «сложных» образований, $\alpha_2(x, y)$ и $\beta_2(x, y)$ – соответствующие ядра перемешивания в течение фазы полимеризации, c – скорость образования «сложных» полимеров из простого субстрата.

Вид выражений (1)–(4) позволяет построить несколько альтернативных вариантов уравнений динамики, соответствующих различным представлениям о первичных этапах эволюции. Если предположить, что автокаталитические процессы, описываемые в (3), были интенсивнее процессов самораспада (1), а процессы «конкуренции» (2) интенсивнее процессов объединения (4), то, «суммируя» действия всех процессов, получаем вид уравнения динамики для сообщества макромолекул-конкурентов:

$$\dot{u}(x, t) = a \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - b u(x, t) \int_M \beta(x, y) u(y, t) dy. \quad (5)$$

Если же предполагается противоположное и распад интенсивнее автокатализа (3), то рост происходит за счет объединения, а «конкуренция» незначительна, тогда, «суммируя» действия всех процессов, получим уравнение динамики, аналогичное (5), но с «инвертированными» знаками:

$$\dot{u}(x, t) = -a \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy + \\ + bu(x, t) \int_M \beta(x, y) u(y, t) dy + c. \quad (6)$$

В будущем представляется весьма важным сравнить поведение моделей (5) и (6) и выявить условия, при которых могло бы реализоваться каждое из направлений развития. Однако материалы данной статьи не позволяют этого сделать, и мы остановимся на подробном обсуждении результатов, которые были получены на основе модели (5) – интегральном аналоге модели А.Д. Чернавского. Анализу подхода, основанному на модели (6), и сопоставлению результатов будут посвящены отдельные публикации (в частности [8]).

Итак, рассмотрим уравнение (5). Заметим, что процессы роста могут зависеть от u не линейно, а более сложным образом, тогда $B(x)$ будет зависеть не от u , а от некоторой функции $f(u)$. Кроме того, можно учесть и нелинейность процессов конкуренции. Тогда уравнение динамики можно представить в более общем виде:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y) f(u(y, t)) dy - \\ - \varphi(u(x)) \int_M \beta(x, y) \psi(u(y)) dy. \quad (7)$$

В частности, $\varphi(u)$ и $\psi(u)$ можно выбрать по аналогии с моделью Пела-Томлинсона [9] в виде степенных функций $\varphi(u) = u^\gamma$ и $\psi(u) = u^\rho$ ($\gamma > 0, \rho > 0$). Параметр γ характеризует чувствительность к конкурентному воздействию. При γ порядка 1 степень лимитирования пропорциональна плотности. Уменьшение γ усиливает роль пространственной конкуренции, поскольку ее влияние оказывается значительным при малых плотностях ($u(x, t) < 1$). В этом случае (при линейности процессов роста) уравнения динамики имеют вид:

$$\dot{u} = \int_M \alpha(x, y) u(y, t) dy - \\ - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y) u^\rho(y, t) dy. \quad (8)$$

Можно предложить и другие виды функций $\varphi(u)$ и $\psi(u)$.

Результаты исследования модели и обсуждение

Распределенной модели (8) соответствует локальная модель (модель, в которой плотность данного компонента во всех точках пространства полагается одинаковой):

$$\dot{u}(t) = \alpha^* u(t) - \beta^* u^\gamma(t) u^\rho(t), \quad (9)$$

где

$$\alpha^* = \int_M \alpha(x, y) dy; \quad \beta^* = \int_M \beta(x, y) dy.$$

Уравнение (9) (при $\gamma + \rho > 1$) имеет единственное ненулевое асимптотически устойчивое стационарное решение $u(t) = \bar{u}$. Из любого начального состояния $u(0) > 0$ величина $u(t)$ стремится к \bar{u} .

Соответственно для распределенной модели (8) существует стационарное во времени и однородное по пространству решение – $u(t, x) = \bar{u}$. Однако это решение может не быть устойчивым. Возможность потери устойчивости однородного решения в модели (8) обусловлена наличием интегрального конкурентного подавления. Так, при достаточно больших значениях параметра γ (и фиксированных значениях других параметров), стационарное во времени и однородное по пространству решение $u(t, x) = \bar{u}$ модели (8) является асимптотически устойчивым. Из ненулевого начального состояния ($u(0, x) > 0$ хотя бы для каких-нибудь x) величина $u(t, x)$ стремится со временем к \bar{u} для всех x . Таким образом, при больших γ «популяция» макромолекул заполняет все пространство своего места обитания, покрывая его равномерным «ковром», и устойчиво сохраняет такую пространственную структуру во времени.

Уменьшение параметра γ (которое можно интерпретировать как усиление интенсивности конкурентного подавления при низких плотностях подавляемой плотности) приводит к возникновению бифуркации динамического поведения модели (8), связанной с потерей устойчивости пространственно однородного решения и появлением неоднородных предельных распределений. При достаточно малых значениях параметра γ популяция уже не стремится к однородному распределению и располагается так, что в одних точках пространства плотность ока-

зывается существенно большей, чем в других (Приложение 1).

Еще более интересно протекают процессы в распределенных сообществах, состоящих из различных компонентов (различных типов макромолекул). Здесь распределения массы компонентов системы характеризуются соотношением параметров сродства и конкуренции. Это соотношение определяет взаимное расположение максимумов плотности неоднородных пространственных распределений компонентов (приходятся ли максимумы плотности одного из них на минимумы плотности второго, или максимумы плотности одного компонента совпадают с максимумами второго). Для двухкомпонентного сообщества оба режима фактически занимают примерно одинаковую площадь в пространстве параметров, и при изменении радиуса конкуренции (сродства) структура неоднородных решений периодически перестраивается (Приложение 2).

Таким образом, показано, что наличие процессов полимеризации–деполимеризации приводит к процессам самоорганизации и возникновению сложно структурированных неоднородных (пятнистых) пространственных структур, которые в физическом пространстве соответствуют возникновению пространственной неоднородности добиологических сообществ, а в атрибутивном пространстве признаков соответствуют начальным этапам возникновения дискретных биологических таксонов.

Действительно, уже однокомпонентная система оказывается весьма сложно организована. Спонтанная полимеризация приводит к накоплению вещества в отдельных точках пространства. Если же предполагать, что мы имеем дело с молекулярным ансамблем, состоящим из различных молекул со слабо (и непрерывно) меняющимися свойствами, то мы вновь обнаруживаем «самоорганизованный» распад этого ансамбля на совокупности, которые различаются между собой уже достаточно резко и существенно. Важным свойством организованных в ансамбль молекул является их слабая связь друг с другом, что исключает участие таких сильных взаимодействий, как образование комплементарных цепей нуклеиновых кислот, т. е. она несовместима с представлениями о гиперцикле как начальном этапе эволюции. В этом плане наша модель больше совпадает с автокаталитическими мо-

делями, в которых молекулярные ансамбли удерживаются за счет слабых нековалентных взаимодействий [10–13].

Описанную систему можно считать эволюционирующей (подверженной изменчивости и самоорганизации). К такому заключению мы приходим по следующим соображениям:

- система подвержена естественному отбору, который стартует в форме разной скорости разрушения полимеров разного строения;
- информационное содержание системы изменяется, поскольку частота стойких полимеров увеличивается;
- наследственность осуществляется в форме влияния свойств сохранившихся полимеров на синтез новых;
- изменчивость системы осуществляется вследствие сравнительно мало детерминированного вовлечения в структуру полимера случайных мономеров, с одной стороны, а с другой – по причине легкой и непостоянной ассоциации полимеров во временные ансамбли;
- временным ансамблям характерен рост и развитие.

С позиции проведенных расчетов предположение о возможной эволюции представленной модели подтверждается тем, что в ходе модельных преобразований «единый геном» ПЭС разбивается на ряд совокупных «геномов», которые дают начало более глубокой дифференциации. Результатом дальнейшей дифференциации, можно представить себе, должны быть прообразы первых доменов, зафиксированных в биологической эволюции.

Испытанная модель подчеркивает существование следующих признаков и условий для эволюции переходного периода.

- Движущие силы эволюции находятся вне собственно эволюционирующей системы, в нашем случае они действуют циклически, чем определяются частотные характеристики процесса становления жизни. Становление и эволюция частотных характеристик процесса жизни системным образом пока не анализировались.
- Характер эволюции дивергентный от некоего единства, которое к началу дивергенции достаточно сложно и разнообразно, но мало структурировано, вследствие чего первые шаги эволюции связаны с диссипацией и структурированием.
- В данной модели одной из основных движущих

щих сил эволюции является конкуренция за субстрат. Она фактически определяет характер и структуру возникающих пространственных неоднородностей. По-видимому, это наиболее спорное место данной модели. Можно построить несколько иной ее вариант, основанный на уравнении (6), который приводит почти к тем же содержательным результатам, но не основывается на конкурентных взаимоотношениях [8]. Главным условием для начала эволюции в этом случае является предварительное накопление некоей достаточной органической массы мономеров-предшественников, способных к полимеризации в условиях ранней Земли. Выявление условий и анализ их реалистичности для реализации каждого из указанных сценариев эволюционного развития составит, по-видимому, содержательный предмет будущих исследований.

Работа поддержана программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», проект № 04-1-П25-035 ДВО РАН.

Приложение 1

Результаты исследования модели однокомпонентного сообщества макромолекул

Рассмотрим более подробно частный случай (8) при $\rho = 0$. Приведем результаты исследования уравнения вида

$$\dot{u}(x, t) = \int_M \alpha(x, y)u(y, t)dy - u^\gamma(x, t) \int_M \beta(x, y)u(y, t)dy \quad (10)$$

со следующими условиями нормировки

$$\int_M \alpha(x, y)dy \equiv \int_M \beta(x, y)dy \equiv 1.$$

Однородное стационарное решение этого уравнения $u(x) \equiv 1$ устойчиво, когда собственные числа оператора, полученного путем линеаризации (10) в окрестности стационарного решения, отрицательны. Применяя результаты предыдущих исследований [4, 5], получаем, что собственные числа имеют вид

$$\lambda_i = a_i - b_i - \gamma, \quad (11)$$

где a_i и b_i – собственные числа интегральных операторов, порождаемых ядрами $\alpha(x, y)$ и $\beta(x, y)$ соответственно. Формула показывает, что пространственный прирост стабилизирует пространственно однородное решение ($1 = a_0 > |a_i|$ для $i > 0$). Возникновение пространственно неоднородного решения оказывается также невозможно при высокой чувствительности конкурентных процессов к плотности компонентов (при высоких значениях γ). Появление неоднородных решений невозможно еще и при совпадении структуры пространственного роста со структурой пространственной конкуренции (при $a(x, y) = b(x, y)$ получаем $\lambda_i = -\gamma$, следовательно, однородное решение устойчиво). Рассмотрим наиболее простой вид ядер:

$$\begin{aligned} \alpha(x, y) &= A \text{ при } |x - y| \leq r_1, \\ \alpha(x, y) &= 0 \text{ при } |x - y| > r_1; \\ \beta(x, y) &= B \text{ при } |x - y| \leq r_2, \\ \beta(x, y) &= 0 \text{ при } |x - y| > r_2. \end{aligned} \quad (12)$$

Условие нормировки $2Ar_1 = 2Br_2 = 1$. На рис. 2 приведена диаграмма потери устойчивости однородного решения в координатах $\ln r_2/r_1 - \gamma$ при значении r_1 , равном 0,01 (абсолютное значение r_1 несущественно, вид диаграммы инвариантен к конкретной величине r_1 при $r_1 \ll 1$).

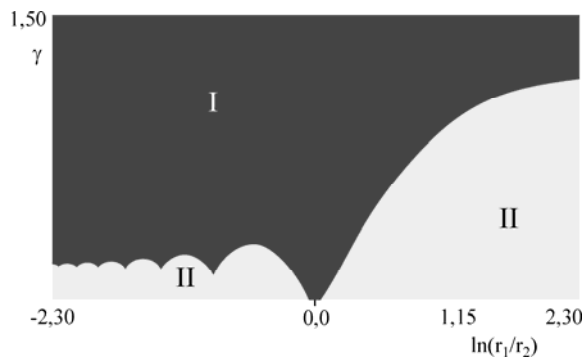


Рис. 2. Бифуркационная диаграмма потери устойчивости пространственно однородного решения.

В области I однородное решение устойчиво, в области II – неустойчиво. На границе областей происходит бифуркация с образованием устойчивого стационарного пространственно неоднородного решения.

При потере устойчивости однородного пространственного распределения происходит бифуркация с образованием устойчивого неоднородного решения. Степень неоднородности вблизи точки бифуркации пропорциональна удалению параметра от этой точки.

Приложение 2

Результаты исследования модели динамики сообщества двух конкурирующих типов макромолекул

Модель (7) легко обобщается в случае, когда одновременно могут обитать k различных типов макромолекул

$$\dot{u}_i(x, t) = \int_M \alpha_i(x, y) f_i(u_i(y, t)) dy - \varphi_i(u_i(x, t)) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x, y) g_{ij}(u_j(y, t)) dy, \quad (13)$$

где $u_i(x, t)$ – плотность (количество экземпляров на единицу объема) i -го компонента добиологического сообщества молекул в точке x в момент времени t , M – физическое или атрибутивное пространство, «ареал» обитания сообщества. Первый член в этом уравнении определяет скорость накопления i -го компонента в точке x . При этом учитывается возможность его «прорастания» из всех окрестных точек, а функция $f_i(u(y, t))$ описывает кинетику процесса образования этого компонента в точке y . Второй член определяет скорость удаления (посредством распада, разбавления и т. п.) i -го компонента из точки x . При этом учитывается возможность «конкуренции» между компонентами. Функция φ_i характеризует чувствительность подавляемого компонента к конкурентному воздействию, а функция $g_{ij}(u_j(y, t))$ описывает зависимость конкурентного лимитирования от плотности подавляющего компонента. Ядра $\alpha_i(x, y)$ характеризуют интенсивность «прорастания» i -го компонента из точки y в точку x , ядра $\beta_{ij}(x, y)$ характеризуют интенсивность конкурентного подавления i -го компонента в точке x j -м компонентом, расположенным в точке y . Эти ядра ($\alpha_i(x, y)$ и $\beta_{ij}(x, y)$) зависят только от расстояния между точками x и y . В случае однородности пространства M следует независимость величин

$$\alpha_i^* = \int_M \alpha_i(x, y) dy \quad \text{и} \quad \beta_{ij}^* = \int_M \beta_{ij}(x, y) dy$$

от x . Поэтому распределенной модели (13) естественным образом соответствует локальная модель

$$\dot{u}_i(t) = \alpha_i^* f_i(u_i(t)) - \varphi_i(u_i(t)) \sum_j \beta_{ij}^* g_{ij}(u_j(t)). \quad (14)$$

Если учитывать пространственные взаимодействия, то следует рассматривать модель (13), конкретизировав ее, например, подобно (8). В случае двух компонентов систему, аналогичную (8), можно записать в виде:

Исследуем частный случай модели (15),

$$\left\{ \begin{aligned} \dot{u}_1(x, t) &= \int_M \alpha_1(x, y) u_1(y, t) dy - u_1^{\gamma_1}(x, t) \times \\ &\times \int_M (\beta_{11}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{12}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy \\ \dot{u}_2(x, t) &= \int_M \alpha_2(x, y) u_2(y, t) dy - u_2^{\gamma_2}(x, t) \times \\ &\times \int_M (\beta_{21}(x, y) u_1^{\rho_1}(y, t) + \beta_{22}(x, y) u_2^{\rho_2}(y, t)) dy. \end{aligned} \right. \quad (15)$$

который запишем в форме

где $i = 1, 2$ ($\rho = 0$). В качестве условий нор-

$$\dot{u}_i(t, x) = G_i(t, u(t, \bullet))[x] = \int_M \alpha_i(x, y) u_i(t, y) dy - u_i(t, x)^{\gamma_i} \int_M \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}(x, y) u_j(t, y) dy, \quad (16)$$

мировки примем, что $G_i(t, 1) \equiv 0$,

$$\int_M \alpha_i(x, y) dy = \alpha_i^0, \quad \int_M \beta_{ij}(x, y) dy = \beta_{ij}^0.$$

Распределенной модели (16) соответствует локальная модель

$$\dot{u}_i(t) = G_i(t, u) = \alpha_i^0 u_i - u_i(t, x)^{\gamma_i} \sum_{j=1}^2 \beta_{ij}^0 u_j(t). \quad (17)$$

Динамическое поведение локальной модели (17) хорошо известно [1, 2] и мы не будем на нем останавливаться. Нас интересует, какие дополнительные динамические режимы возникают в распределенной модели. Выпишем условия устойчивости нетривиального по обоим компонентам однородного решения $u_i(x) \equiv 1$ ($i = 1, 2$).

$$tr_i = \sum_{j=1}^2 \alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0 < 0, \quad (18)$$

$$\det_i = \prod_{j=1}^2 (\alpha_j^i - \beta_{jj}^i - \gamma_j \alpha_j^0) - \beta_{12}^i \beta_{21}^i > 0. \quad (19)$$

Начнем с рассмотрения потери устойчивости однородным нетривиальным по обоим компонентам стационарным решением (ПОСР) для двух одинаковых конкурирующих типов молекул. В этом случае условия потери устойчивости (18), (19) переходят в

$$tr_i = \alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0 < 0, \quad (20)$$

$$\det_i = (\alpha_1^i - \beta_{11}^i - h_1 \alpha_1^0)^2 - (\beta_{12}^i)^2 > 0. \quad (21)$$

Формула (21) показывает, что для двух типов молекул с одинаковой структурой пространственной межтиповой конкуренции невозможна бифуркация с образованием нестационарного во времени решения (неравенство (21) всегда будет нарушаться ранее неравенства (20)). В то же время неравенство (20) аналогично выражению (11). Следовательно, для двух конкурирующих (одинаковых) типов диаграмма потери устойчивости (и свойства неоднородного решения в окрестности точки бифуркации) аналогичны однокомпонентной модели. Если в модели (16) отсутствует пространственно распределенная внутрикомпонентная конкуренция (ядра b_{ii} являются дельта функциями), то

$$tr_i = \sum_{j=1}^2 \alpha_j^i - \beta_{jj}^0 - h_j \alpha_j^0 < \sum_{j=1}^2 \alpha_j^0 - \beta_{jj}^0 - h_j \alpha_j^0,$$

следовательно, невозможно нарушение неравенства (18), если устойчиво решение локальной модели. Как легко видеть, то же верно для неравенства (19). Таким образом, для случая одинаковой структуры пространственной конкуренции оказывается невозможно образование пространственно неоднородных структур только за счет пространственной межтиповой конкуренции.

Теперь рассмотрим ситуацию, когда внутритиповая и межтиповая конкуренции

различны. Положим: $\alpha_i(x, y) = A$ при $|x - y| \leq r_i$, $\alpha_i(x, y) = 0$ при $|x - y| > r_i$, $\beta_{ij}(x, y) = B$ при $|x - y| \leq r_{ij}$, $\beta_{ij}(x, y) = 0$ при $|x - y| > r_{ij}$, где r_{ij} – радиус пространственной внутритиповой ($i = j$) или межтиповой (i и j различны) конкуренции.

На рис. 3 приведены диаграммы потери устойчивости ПОСР модели (16) в координатах $r_{12} - \gamma_1$ при $r_1 = 0,1$, $r_{11} = r_{22} = 0,05$ и $r_{21} = r_{12}$. Диаграммы иллюстрируют наличие «резонансов» между радиусами внутритиповой и межтиповой конкуренции, приводящих к возникновению неоднородных решений при определенной чувствительности к плотности. Отметим, что характерные пики потери устойчивости ПОСР наблюдаются в очень узком диапазоне значений чувствительности (фактически область «резонансных» пиков имеет место в пределах 0,01 значений γ_i). Тем не менее рис. 3 показывает, что определенные соотношения между радиусами внутри- и межтиповой пространственной конкуренции приводят к существенному расширению области неустойчивости ПОСР.

При возникновении пространственно неоднородного решения большой интерес представляет его структура. В частности, возникает вопрос – совпадают ли максимумы плотности обоих типов или максимумы плотности одного типа приходятся на минимумы плотности другого. Сочетание аналитических и численных методов [4, 5] позволило построить следующие бифуркационные диаграммы (рис. 4), дающие ответ на этот вопрос для сообщества двух типов с одинаковой структурой пространственной конкуренции. На диаграммах обозначены области значений параметров, при которых ПОСР оказывается устойчивым, а также границы областей, на которых наблюдается синхронное распределение плотности обоих типов, и границы, на которых плотности типов находятся в противофазе. Эти диаграммы показывают, что в пространстве параметров области, в которых плотности одинаково конкурирующих типов совпадают или находятся в противофазе, имеют «одинаковую» площадь.

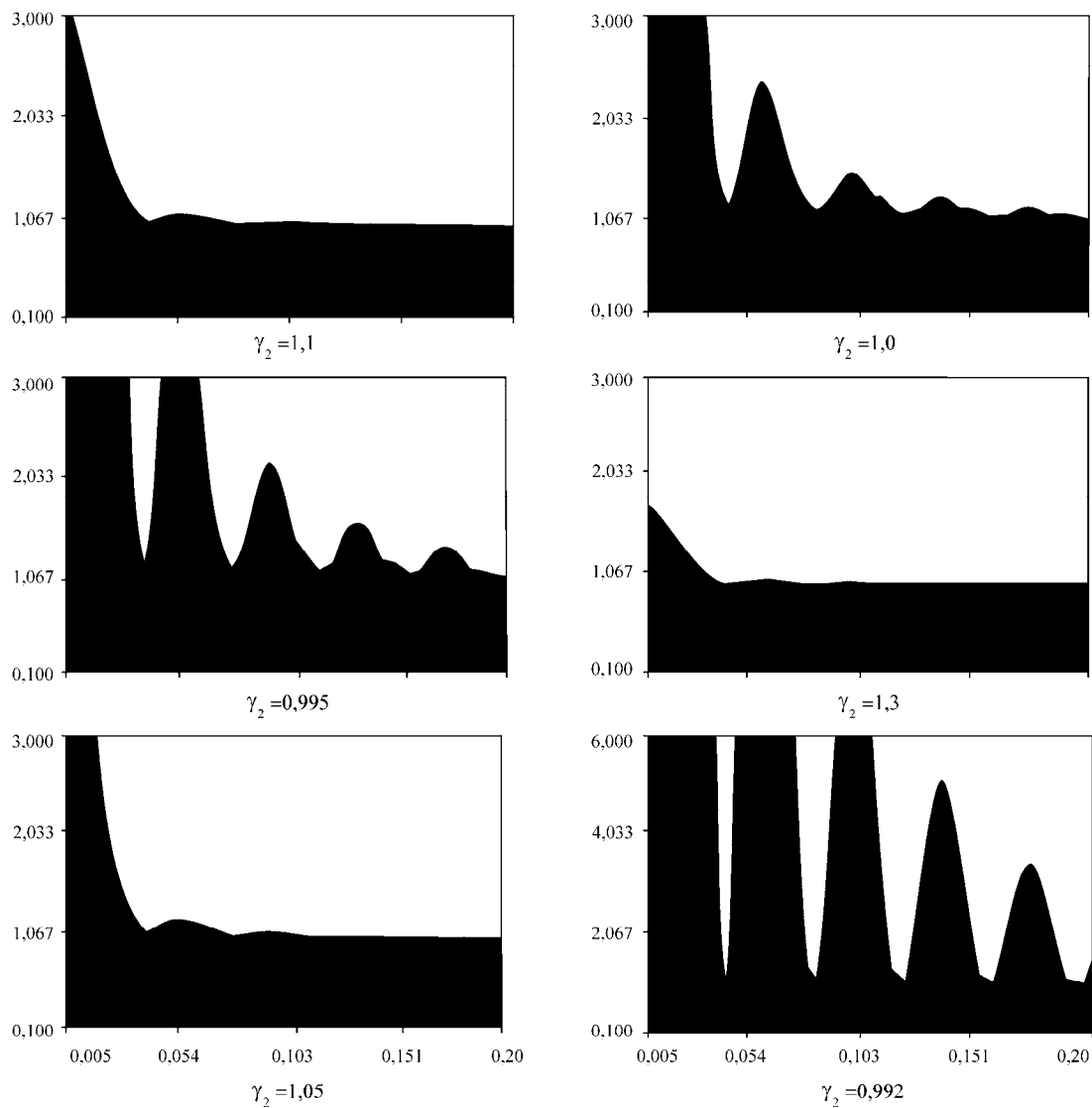


Рис. 3. Диаграмма потери устойчивости ПОСР модели (17) в координатах r_{12} , γ_1 (при $r_{12} = r_{21}$), где r_{12} (r_{21}) – радиусы межтиповой конкуренции ядер β_{12} (β_{21}).

Черным цветом показана область неустойчивости ПОСР, белым – область устойчивости.

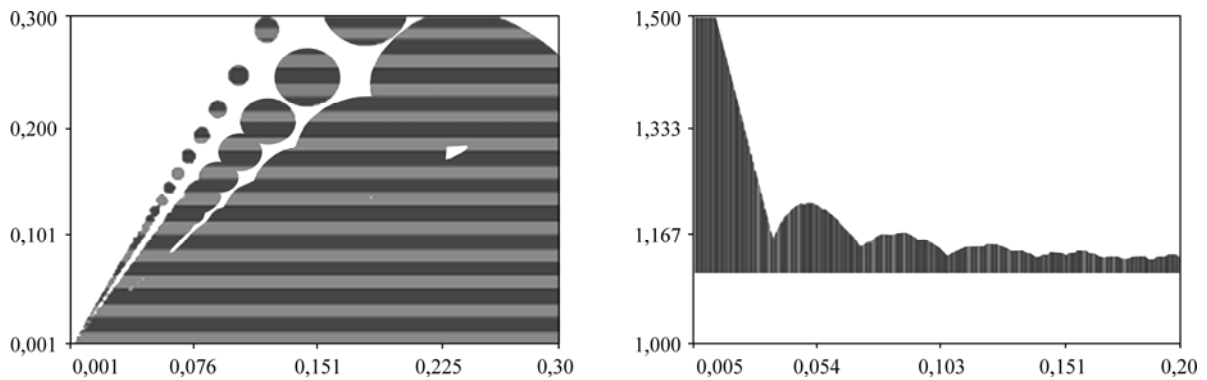


Рис. 4. Распределение двух конкурирующих типов в ситуации, когда максимумы плотности одного типа приходятся на минимумы плотности другого и когда плотности видов синхронны.

На диаграмме потери устойчивости (справа) светло-серый цвет – область устойчивости ПОСР, темно-серый – граница, на которой наблюдается синхронное распределение плотности обоих видов для неоднородного стационарного решения, серый – граница области, на которой плотности видов находятся в противофазе. Левая диаграмма приводится в координатах: радиус межтиповой пространственной конкуренции – радиус внутритиповой пространственной конкуренции. Правая диаграмма: радиус межтиповой пространственной конкуренции – чувствительность к плотности.

Литература

1. Чернавский Д.С. Синергетика и информация. Динамическая теория информации. М: Едиториал УРСС, 2004. 288 с.
2. Чернавский Д.С. Чернавская Н.М. Генерация ценной информации и проблема самоорганизации цели в живых системах // Биофизика. 2003. Т. 48. Вып. 2. С. 352–267.
3. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973. 216 с.
4. Тузинкевич А.В. Об одной типичной бифуркации в интегральных моделях экосистем // Прикладные вопросы статистического анализа. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 48–68.
5. Тузинкевич А.В. Исследование поведения интегральных моделей динамики биомассы // Кибернетика. 1990. № 4. С. 108–113.
6. Тузинкевич А.В., Фрисман Е.Я. Диссипативные структуры и пятнистость пространственного распределения организмов // Биофизика. 1988. Т. 2, № 33. С. 333–337.
7. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // Ecol. Modelling. 1990. № 52. P. 207–223.
8. Журавлев Ю.Н., Тузинкевич А.В., Фрисман Е.Я. Неоднородность пространственного распределения первичного органического вещества как начальный этап биологической эволюции // Докл. АН. 2004 (в печати).
9. Pella J., Tomlinson P. A generalized stock production model // Araer. Trop. Tuna Comm. Bull. 1969. № 13. P. 421–496.
10. Scheuring I., Czárán T., Szabó P., Károlyi G., Toroczka Z. Spatial models of prebiotic evolution: soup before pizza? // Origin of Life and Evolution of the Biosphere. 2003. V. 33. P. 319–335.
11. Moreno A. Artificial life and philosophy // Leonardo. 2002. V. 35. P. 401–405.
12. Rosas A., Fontanary J.F. Spatial dynamics and the evolution of enzyme production // Origin of Life and Evolution of the Biosphere. 2003. V. 33. P. 357–374.
13. Shenhav B., Lancet D. Prospects of a computational origin of life endeavor // Origin of Life and Evolution of the Biosphere. 2003. V. 34. P. 181–194.