

Модели специализации в
многоклеточных системах в
работах зарубежных
исследователей.

Полная оптимизационная модель

«Life-history evolution and the origin of multicellularity» (Richard E. Michod, Yannick Viossat, Cristian A. Solari, Mathilde Hurand, Aurora M. Nedelcu; Journal of Theoretic Biology, 2006 Mar 21; 239(2):257-72)

v - вегетативная функция клетки

b – репродуктивная функция клетки

Внутренняя функция компромиссов клетки:

$$v = v_{max} - \alpha * b.$$

Вегетативная и репродуктивная функции колониального организма:

$$B = \sum_{i=1}^N b_i; \quad V = \sum_{i=1}^N v_i.$$

Жизнеспособность организма:

$$W = V * B$$

Полная оптимизационная модель

Основная предпосылка:

- все клетки идентичные, то есть имеют одинаковые функции компромиссов.

$$\left\{ \begin{array}{l} W = \sum_{i=1}^N b_i * \sum_{i=1}^N v_i \rightarrow \max_{b,v} \\ \forall i = 1..N: v_i = v(b_i), \\ \quad \quad \quad b \geq 0, \\ \quad \quad \quad v \geq 0. \end{array} \right.$$

Выводы по модели

- 1. Если функция является строго вогнутой, то рассматриваемая колония клеток будет неспециализированной.
- 2. Если функция линейная, то рассматриваемая колония клеток ведет себя подобно одной клетке – каждая клетка колонии безразлична к специализации.
- 3. Если функция является строго выпуклой, то в колонии возникает полная специализация. Кроме того, если в колонии четное количество клеток, половина должна специализироваться на соматической функции, половина – на половой. Если число клеток в колонии нечетное, то из них должны быть вегетативными, должны быть репродуктивными, а одна – оставаться неспециализированной.

Основные вопросы и задачи

- Рассмотреть обобщение полной оптимизационной модели с точки зрения произвольных сложных систем.
- Как биологически можно измерить параметры полной оптимизационной модели?

Модели специализации в общей теории систем

Evolution of functional specialization and division of labor

Claus Rueffler^{a,1}, Joachim Hermisson^{a,b}, and Günter P. Wagner^c

- Имеется объект, состоящий из N модулей, каждый из которых может выполнять одну из двух функций.
- $(\theta_1, \dots, \theta_n)$ - некоторые «усилия» модулей, направляемые на выполнение функции.
- $F_1(\theta_1, \dots, \theta_n)$ - выполнение первой функции объектом.
- $F_2(\theta_1, \dots, \theta_n)$ - выполнение второй функции объектом.

$$\frac{\partial F_1(\theta_1, \dots, \theta_n)}{\partial \theta_i} > 0 \text{ and } \frac{\partial F_2(\theta_1, \dots, \theta_n)}{\partial \theta_i} < 0$$

Модели специализации в общей теории систем

- $\rho(F_1(\theta_1, \dots, \theta_n), F_2(\theta_1, \dots, \theta_n))$ - жизнеспособность объекта.
- $\frac{\partial \rho(F_1, F_2)}{\partial F_i} > 0$ for $i \in \{1, 2\}$.
- (θ^*, θ^*) - это фенотип объекта на прямой $\theta_1 = \theta_2$, максимизирующий жизнеспособность объекта по данной прямой.
- Задача – найти такой фенотип (θ_1, θ_2) , что $\theta_1 \neq \theta_2$, и который обеспечивает большее значение жизнеспособности для объекта, чем (θ^*, θ^*) .

Итого: ищутся условия, при которых возникает «разнообразие» в системе.

Как измерить жизнеспособность организма?

On the Evolution of Differentiated Multicellularity

Martin Willensdorfer

- α , β – биомассы репродуктивной и соматической клетки соответственно. $B = \beta/\alpha$
- N_r , N_s - число репродуктивных и соматических клеток в колонии.
- Определим жизнеспособность колонии в терминах воспроизводимых биомасс:

$$\begin{aligned} F(N_r, N_s) &= \text{cost of somatic cells} \times \text{cost of size} \times \text{benefit of multicellularity} \\ &= \frac{\alpha N_r}{\alpha N_r + \beta N_s} \times (\alpha N_r + \beta N_s)^{-\gamma} \times f(N_r, N_s) \\ &= \frac{\alpha N_r}{(\alpha N_r + \beta N_s)^{1+\gamma}} f(N_r, N_s) \\ &\propto \frac{N_r}{(N_r + B N_s)^{1+\gamma}} f(N_r, N_s), \end{aligned}$$

Как измерить жизнеспособность организма?

- $x = aN_r + bN_s$. - некоторая количественная характеристика, которая определяет выгоды от многоклеточности.

$$A = a/b \in [0, 1]$$

- Выгоды от многоклеточности:

$$f(N_r, N_s) = f(aN_r + bN_s).$$

- Пусть $q = N_r/N$, тогда:

$$q_{\text{opt}} = \frac{\gamma^{-1}B}{1 - [1 - (1 + \gamma^{-1})(1 - A)]B}$$

Как гены могут влиять на жизнеспособность организма?

Rapid Transition towards the Division of Labor via Evolution of Developmental Plasticity

Sergey Gavrilets*

Department of Ecology and Evolutionary Biology, Department of Mathematics, National Institute for Mathematical and Biological Synthesis, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, United States of America

Предполагается существование двух генов (эффектом X и Y , которые могут влиять на репродуктивную и соматическую функции клетки. ($0 \leq X, Y \leq 1$).

$$f = X^\alpha (1 - Y)^\beta,$$

$$\beta \leq \alpha.$$

$$v = Y^\alpha (1 - X)^\beta.$$

Как гены могут влиять на жизнеспособность организма?

- Предполагается изначальное различие в типах клеток (по позиции, по размеру). Так, изначально клетки делятся на прото-соматические (доля p в колонии) и прото-репродуктивные.
- Для этих прото-клеток предполагается существование двух регуляторных генов с воздействием x и y соответственно.

Эффект воздействия регуляторных генов на репродуктивную и соматическую функцию клеток

	Gene effects		Fitness components	
	reproductive function	somatic function	fertility f	viability v
proto-germ	X	$(1-x)Y$	$X^\alpha [1 - (1-x)Y]^\beta c(x/\sigma)$	$[(1-x)Y]^\alpha (1-X)^\beta$
proto-soma	$(1-y)X$	Y	$[(1-y)X]^\alpha (1-Y)^\beta$	$Y^\alpha [1 - (1-y)X]^\beta c(y/\sigma)$

$$c_f(x) = \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{x^2}{\sigma_x^2}\right), \quad c_v(y) = \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{y^2}{\sigma_y^2}\right).$$

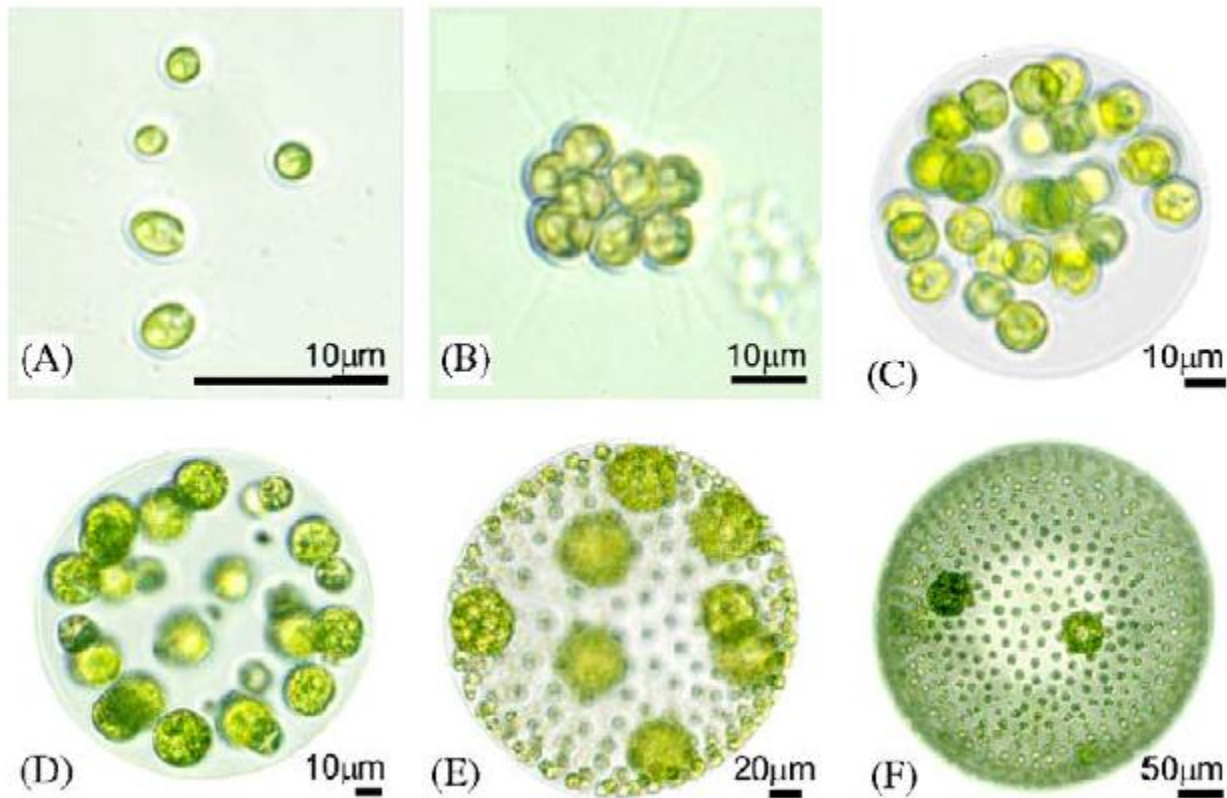
$$f = pf_g + (1-p)f_s,$$

$$v = pv_g + (1-p)v_s,$$

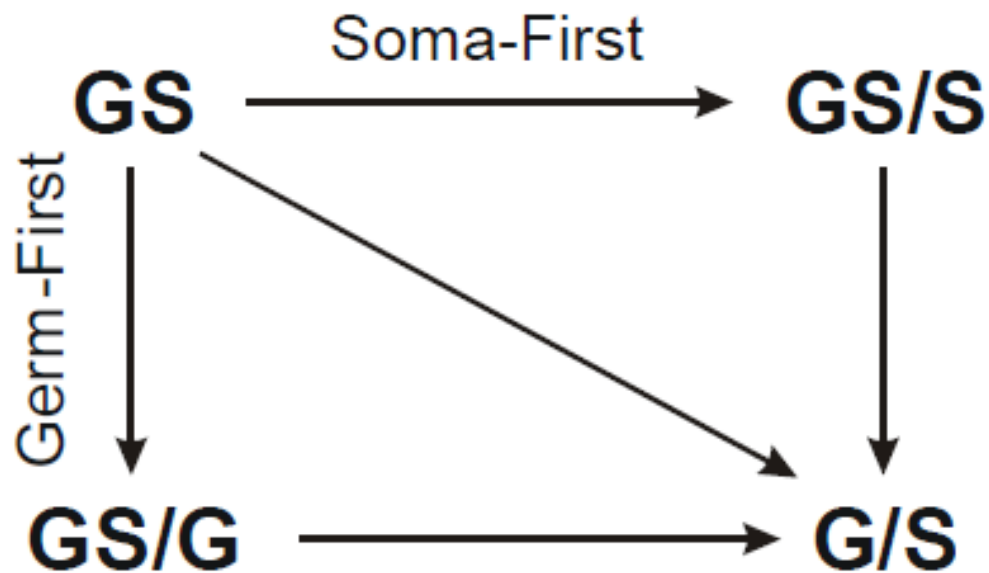
Как измерить жизнеспособность организма?

Fitness and Complexity in Volvocalean Green Algae

Cristian A. Solari¹, Aurora M. Nedelcu², and Richard E. Michod³



Возможные переходы ведущие к специализации клеток на репродуктивные и соматические



Обозначения в модели

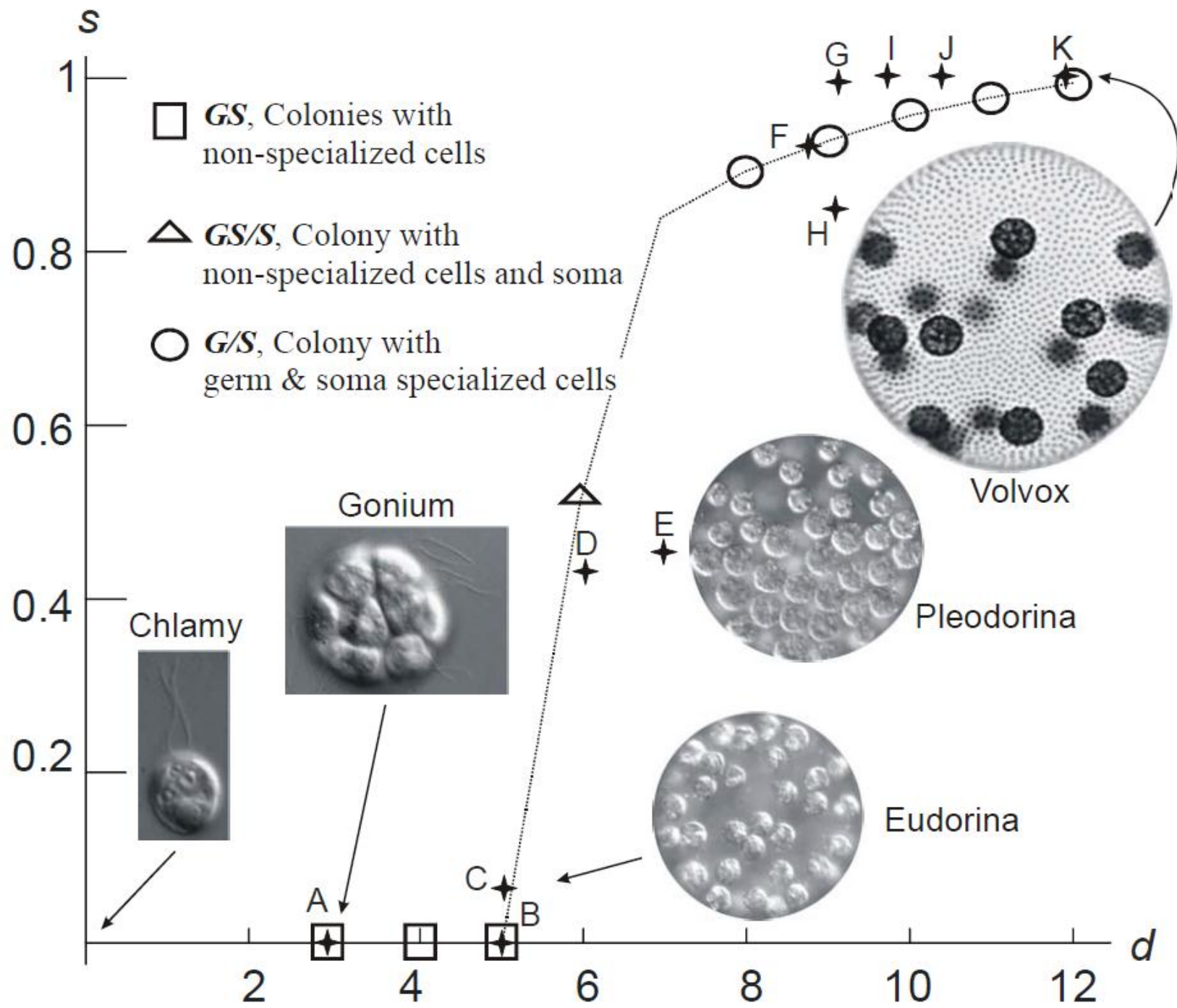
F	Fecundity
T	Generation time
λ	Fecundity rate = $F^{1/T}$
V	Viability
W	Fitness = λV
C	Cost of reproduction (to viability)
δ	Cost of reproduction threshold
r	Rate at which the cost of reproduction increases with colony size
d	Number of cell divisions to make colony
s	Proportion of somatic cells in colony
g	Proportion of germ cells in colony
B, b	Soma benefit to the generation time (realized and maximal)
x	Soma benefit to viability
k_G	Parameter describing germ benefit to the generation time
a	Exponent to make the soma benefit on motility nonlinear

Репродуктивная и соматическая функция для четырех типов колоний

	Generation time	Fecundity	Viability
GS	$T(d) = \frac{d}{3}$	$F(d) = 2^d$ $\lambda(d) = F(d)^{\frac{1}{T(d)}}$	$\delta = 5$ $V(d) = \frac{1}{1 + 10^{-\delta} e^{rd}}$
GS/S	$T_{GS/S}(d, s) = T(d)^{B(s)}$	$F_{GS/S}(d, s) = F(d) (1 - s)$ $\lambda_{GS/S}(d, s) = F_{GS/S}(d, s)^{\frac{1}{T_{GS/S}(d, s)}}$	$\delta(s) = 5 + xs$ $V_{GS/S}(d, s) = \frac{1}{1 + 10^{-\delta(s)} e^{rd}}$
GS/G	$T(d) = \frac{d}{3}$ $T_G(d) = T(d)^{k_G}$	$F_{GS/G}(d, g) = F(d)(1 - g) + F(d)g$ $\lambda_{GS/G}(d, g)$ (from Leslie matrix)	$\delta(g) = 5(1 - g)$ $V_{GS/G}(d, g) = \frac{1}{1 + 10^{-\delta(g)} e^{rd}}$
G/S	$T_{G/S}(d, s) = T_{GS/S}(d, s)^{k_G}$	$F_{G/S}(d, s) = F_{GS/S}(d, s)$ $\lambda_{G/S}(d, s) = F_{GS/S}(d, s)^{\frac{1}{T_{G/S}(d, s)}}$	$\delta(s) = (5 + x)s$ $V_{G/S}(d, s) = \frac{1}{1 + 10^{-\delta(s)} e^{rd}}$

Оптимальные стратегии для колоний различного размера.

d	Linear	Nonlinear	Winning Strategy	
	s	s	Linear	Nonlinear
3	0	0	GS	GS
4	0	0	GS	GS
5	.13	0	GS/S	GS
6	.63	.52	G/S	GS/S
7	.71	.84	G/S	G/S
8	.79	.88	G/S	G/S
9	.86	.92	G/S	G/S
10	.91	.96	G/S	G/S
11	.96	.98	G/S	G/S
12	.97	.99	G/S	G/S



Спасибо за внимание!