

Математическая модель возникновения клеточной специализации в колониальных организмах. Случай различных типов клеток¹

Д.Н. Тверской

Аннотация. Представлены результаты моделирования и исследования процессов возникновения клеточной специализации в колониальных организмах. Предполагается, что каждая клетка может выполнять одну из двух биологических функций – репродуктивную или соматическую. Каждая клетка тратит некоторые усилия на выполнение биологической функции, причем, клетка не может увеличивать затраты на выполнение одной из функций, не уменьшив затрат на выполнение другой функции. Оптимальное распределение усилий клетки между двумя функциями определяется исходя из принципа максимизации жизнеспособности всей колонии. Мутации и позиционные эффекты могут приводить к тому, что различные клетки внутри колонии могут иметь различную внутреннюю структуру. Показано, как различие в структуре клеток влияет на возможности возникновения клеточной специализации в колонии в зависимости от размера колонии. Описаны различного рода переходные формы между неспециализированными колониями и полностью специализированными многоклеточными организмами и условия их возникновения.

Ключевые слова: колониальные организмы, клеточная специализация, репродуктивная и соматическая функции, мутации и позиционные эффекты.

Введение

В настоящее время математическое моделирование биологических процессов представляет собой бурно развивающееся и весьма перспективное направление в биологической науке. Методы математического моделирования используются как для построения теоретических моделей, позволяющих описывать биологические системы, так и для анализа эмпирических данных, полученных экспериментальным путем. Многие работы по биоинформатике [1-3], теоретической и прикладной геронтологии

[4; 5], биомедицине, теории самоорганизации биологических сообществ [6-8], эволюционной биологии [9] являются прекрасными образцами применения методов математического моделирования в биологических системах.

Переход от одноклеточных форм жизни к многоклеточным формам является важнейшим вопросом, изучаемым в рамках эволюционной биологии. Данный процесс может быть описан также в рамках теории самоорганизации биологических сообществ [6-8]. Одним из ключевых аспектов данного перехода считается возникновение клеточной специализации в колониальном

¹Статья подготовлена в результате работы в рамках Программы фундаментальных исследований Национального исследовательского университета «Высшая школа экономики» (НИУ ВШЭ) и с использованием средств субсидии в рамках государственной поддержки ведущих университетов Российской Федерации "5-100" (автор благодарит Ф.Т. Алескерова за формулировку модели), а также в рамках молодежной научной школы ИПУ РАН «Модели индивидуального, коллективного и многокритериального выбора».

организме [10]. Под специализацией понимается следующее. Рассмотрим колонию клеток. Существует некоторый конечный набор биологических функций, выполнение которых должно быть распределено между клетками рассматриваемой колонии. Клетка называется специализированной, если она выполняет одну и только одну из данных биологических функций. Клетка считается неспециализированной, если она может совмещать выполнение нескольких биологических функций. Будем называть колонию полностью специализированной, если все клетки данной колонии специализированы.

Существует ряд работ, занимающихся моделированием и предсказанием возникновения специализации в колониях клеток. В [11] предложена модель возникновения специализации в некоторой сложной системе, состоящей из конечного числа элементов, где каждый элемент может выполнять одну или несколько функций. В [12] рассматривается совокупность клеток, которые могут обмениваться друг с другом метаболитами. Исследуется вопрос возникновения специализации в данной системе. Частым допущением в этих моделях является предположение о том, что существует только две биологические функции, условно называемые репродуктивной и соматической. Репродуктивная функция – все то, что касается размножения клеток. Под соматической функцией можно понимать некоторую композитную функцию, которая есть объединение всех биологических функций, за исключением репродуктивной. Работа [13] посвящена изучению соматических клеток, то есть клеток, специализирующихся на выполнении соматической функции. В [14] колония клеток и предпосылки к возникновению специализации рассматриваются через призму химических и физических процессов, происходящих внутри колонии.

В [15] изучается колония абсолютно идентичных клеток. Предполагается существование ровно двух биологических функций – репродуктивной и соматической. Каждая клетка тратит некоторые усилия на выполнение биологической функции, причем, клетка не может увеличивать затраты на выполнение одной из функций, не уменьшив затрат на выполнение другой функции. Поэтому для каждой клетки

возникает некоторое соотношение, связывающее выполнение клеткой репродуктивной и соматических функций, называемое функцией компромиссов данной клетки. Функция компромиссов определяется внутренней структурой клетки. Предполагается, что абсолютно идентичные клетки имеют одинаковые функции компромиссов. Авторы показывают, что форма графика функции компромиссов является важнейшим фактором, влияющим на возникновение специализации в колонии. Так, колонии маленького размера будут характеризоваться вогнутой функцией компромиссов, а большие колонии – выпуклой функцией компромиссов. В качестве исследуемой биологической системы рассматриваются вольвоксовые водоросли. Считается, что это наиболее подходящая для изучения процесса перехода от одноклеточных форм жизни к многоклеточным биологическая система [16-18]. Однако в качестве подходящей биологической системы можно рассматривать и цианобактерии [19; 20], и микобактерии [12].

В данной работе мы рассматриваем колониальный организм, различные клетки которого могут иметь различные функции компромиссов. Наша цель – исследовать то, как влияет неоднородность клеток на возможности возникновения специализации в рассматриваемой колонии. Будем говорить, что две клетки имеют один и тот же тип, если у них одинаковые функции компромиссов. В противном случае, будем говорить, что клетки имеют различные типы. Существуют некоторые причины, по которым мы считаем правомерным рассматривать колонии клеток с различными типами. Первая причина – это мутации [12; 21-24]. Мутации возникают в процессе деления клеток и изменяют внутреннюю структуру клеток. В рамках рассматриваемой терминологии это означает, что мутации приводят к изменению функции компромиссов. Даже если изначально клетки в колонии идентичны, в дальнейшем ситуация может измениться благодаря мутациям. Вторая причина – это позиционные эффекты [11]. Под позиционными эффектами понимается следующее – пространственное расположение клетки в колонии может оказывать влияние на внутреннюю структуру клетки, то есть, на ее тип.

1. Модель

Рассмотрим колонию, состоящую из N клеток. Каждой клетке присвоен некоторый индекс $i = 1, \dots, N$. Рассматриваются ровно две биологические функции – соматическая и репродуктивная, на выполнение которых каждая клетка может направлять свои усилия. Пусть b_i – выполнение клеткой с индексом i репродуктивной функции, v_i – выполнение клеткой с индексом i соматической функции. Введем следующие обозначения: $b = (b_1, \dots, b_N)$, $v = (v_1, \dots, v_N)$. Теперь наша задача – определить внутреннюю функцию компромиссов для каждой клетки. Для каждой клетки i введем число $b_i^{\max} \in \mathbb{R}$, $0 < b_i^{\max} < \infty$, характеризующее максимальный уровень репродуктивной функции, которая потенциально может быть выполнена клеткой с индексом i , и рассмотрим отображение $\varphi_i : [0, b_i^{\max}] \rightarrow \mathbb{R}$. Внутреннюю функцию компромиссов клетки зададим следующим образом [15]:

$$v_i = \varphi_i(b_i), \quad i = 1, \dots, N. \quad (1)$$

Для упрощения дальнейшего анализа задачи предположим, что все функции φ_i являются непрерывными на соответствующих отрезках $[0, b_i^{\max}]$, дважды непрерывно-дифференцируемыми на соответствующих интервалах $(0, b_i^{\max})$. Кроме того, если клетка начинает концентрироваться на выполнении одной функции, то выполнение ею другой функции должно уменьшаться. Это свойство формализуется следующим образом: $\forall i = 1, \dots, N : \frac{d\varphi_i}{db_i} < 0$.

Кроме того, предположим, что $\forall i = 1, \dots, N : \varphi_i(b_i^{\max}) = 0$, $\varphi_i(0) = v_i^{\max}$, где $v_i^{\max} \in \mathbb{R}$, $0 < v_i^{\max} < \infty$. Это значит, что если клетка максимально концентрируется на выполнении некоторой функции, то уровень выполнения другой функции должен быть минимально возможным (в данном случае, нулевым).

Репродуктивная функция колонии B , есть аддитивная функция переменных b_i . Соматиче-

ская функция колонии V есть аддитивная функция переменных v_i . Тогда

$$B = \sum_{i=1}^N b_i, \quad V = \sum_{i=1}^N v_i. \quad (2)$$

Аддитивность репродуктивной функции организма с точки зрения биологии выглядит убедительно. Это связано с тем, что репродуктивную функцию клетки можно связывать с числом клеток, получающихся в результате деления данной клетки. Аддитивность соматической функции – есть вопрос дискуссионный [15]. Здесь мы следуем [15] и рассматриваем флагеллярное движение в качестве аппроксимации для соматической функции. Таким образом, предположение об аддитивности становится уместным.

Теперь нам необходимо описать математически жизнеспособность организма. Жизнеспособность W есть функция от двух неотрицательных аргументов, B и V , удовлетворяющая следующим свойствам: функция $W(B, V)$ есть неотрицательная функция, такая, что $W(B, V) = 0$ тогда и только тогда, когда либо $B = 0$, либо $V = 0$. Кроме того, необходимо потребовать, чтобы функция жизнеспособности колонии была неубывающей функцией по обоим аргументам при всех неотрицательных значениях этих аргументов [25-27]. В качестве жизнеспособности колонии в нашей работе мы будем рассматривать следующую мультипликативную функцию:

$$W = BV. \quad (3)$$

Данный вид функции жизнеспособности отражает тот факт, что обе биологические функции – репродуктивная и соматическая, являются жизненно необходимыми для нормального функционирования колонии. Кроме того, данная функция обладает одним важным свойством [15]. Рассмотрим две клетки. Одна клетка имеет большое значение репродуктивной функции и маленькое значение соматической. Напротив, вторая клетка имеет большое значение соматической функции и маленькое значение репродуктивной. Каждая клетка в отдельности имеет низкий уровень жизнеспособности, но вместе, внутри колонии, клетки могут взаи-

модействовать друг с другом и благодаря этому достичь большего уровня жизнеспособности.

Оптимальной стратегией колонии мы будем называть набор (b^*, v^*) , который максимизирует жизнеспособность организма. Таким образом, мы приходим к следующей оптимизационной задаче:

$$\begin{cases} W = \left(\sum_{i=1}^N b_i \right) \left(\sum_{i=1}^N v_i \right) \rightarrow \max_{b,v} \\ v_i = \varphi_i(b_i), \quad i = 1, \dots, N, \\ b_i \leq b_i^{\max}, \quad i = 1, \dots, N, \\ b_i \geq 0, \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (4)$$

Будем говорить, что клетка с индексом i специализируется на репродуктивной функции, если $b_i^* = b_i^{\max}$ (равносильно $v_i^* = 0$). Будем говорить, что клетка с индексом i специализируется на вегетативной функции, если $v_i^* = v_i^{\max}$ (равносильно $b_i^* = 0$).

Как уже было отмечено ранее, в колониях маленького размера все внутренние функции компромиссов предполагаются вогнутыми, а в колониях большого размера – выпуклыми [15]. Таким образом, наша цель – исследовать, каким образом наличие различных типов клеток в колониях различного размера влияет на возможности возникновения специализации в этих колониях.

2. Результаты и обсуждение

Как было показано в [15], размер колонии оказывает влияние на функции компромиссов клеток рассматриваемой колонии. Предполагается, что клетки в колониях маленького размера имеют вогнутые функции компромиссов. По мере увеличения размера колонии, увеличивается число дочерних клеток каждой колонии. Это приводит к тому, что для того, чтобы клетка увеличила свой вклад в репродуктивную функцию, требуется большое снижение вклада этой клетки в соматическую функцию. Данное снижение связано с потребностью запастись большим числом ресурсов внутри клетки, необходимое для деления на большее число дочер-

них клеток. В [15] данное явление названо первоначальными издержками воспроизводства. Наличие данного вида издержек приводит к тому, что внутренние функции компромиссов для клеток колоний большого размера становятся выпуклыми (или могут быть приближены некоторыми выпуклыми функциями). Таким образом, следуя [15], мы рассматриваем три различных формы внутренних функций компромиссов – линейную (в качестве первого приближения), выпуклую (колонии большого размера) и вогнутую (колонии маленького размера). Опишем полученные результаты для каждого из указанных случаев.

Случай линейных функций компромиссов. В данном случае все функции компромиссов будут иметь следующий вид:

$$\varphi_i(b_i) = v_i^{\max} - \alpha_i b_i \quad \text{где } \alpha_i > 0, \quad i = 1, \dots, N. \quad (5)$$

Для удобства анализа модели предположим, что $\alpha_i \neq \alpha_j, \forall i \neq j$. Назовем данное условие условием строгой дифференциации типов в линейной модели. Если же в модели имеются клетки i_1, \dots, i_m с функциями компромиссов $\varphi_{i_l}(b_{i_l}) = v_{i_l}^{\max} - \alpha \cdot b_{i_l}, l = 1, \dots, m$, мы можем рассматривать эти клетки как одну композитную клетку I с репродуктивной функцией $b_I = \sum_{l=1}^m b_{i_l}$ и соматической функцией $v_I = v_I^{\max} - \alpha \cdot b_I$, где $v_I^{\max} = \sum_{l=1}^m v_{i_l}^{\max}$. При условии строгой диф-

ференциации типов в линейной модели получаем, что в оптимальном состоянии в колонии клеток с линейными функциями компромиссов будет не более одной неспециализированной клетки. Это означает, что каждая клетка, кроме, возможно, одной, будет либо специализированной соматической, либо специализированной репродуктивной. Теперь рассмотрим линейную модель, где условие строгой дифференциации типов не выполняется. Данная модель может быть сведена к линейной модели относительно композитных клеток с условием строгой дифференциации типов. Для последней мы получим, что в оптимуме в коло-

нии будет не более одной неспециализированной композитной клетки. Таким образом, для произвольной колонии клеток с линейными функциями компромиссов получаем, что возможны два качественных случая. Первый случай - колония является полностью специализированной. Вторым случаем - все клетки колонии специализированы, кроме прослойки клеток, состоящей из клеток с некоторыми одинаковыми коэффициентами α функций компромиссов этих клеток. Какой из этих двух случаев реализуется – зависит от параметров модели.

Важным частным случаем модели является ситуация, когда все клетки в колонии имеют одинаковый тип [15]:

$$\varphi_i(b_i) = v^{\max} - \alpha \cdot b_i \quad \text{где } \alpha > 0, \quad i = 1, \dots, N. \quad (6)$$

Тогда реализуется второй качественный случай для решения, и неспециализированная прослойка состоит из всех клеток колонии.

По полученным результатам можно сделать два ключевых вывода.

1. Линейные функции компромиссов можно рассматривать как некоторое приближение реальных функций компромиссов (истинную форму которых мы, возможно, не знаем), не учитывающее размер колонии (за который отвечают члены второго порядка в разложении в ряд Тейлора функции компромиссов). Таким образом, модель с линейными функциями компромиссов будет выявлять «чистое» влияние мутаций и позиционных эффектов на возможности специализации в колонии. Как мы видим, при появлении в колонии клеток с различными типами в колонии также начинает возникать специализация.

2. Кроме того, колонии с описанной выше неспециализированной прослойкой можно характеризовать как переходные формы между неспециализированными колониальными организмами и полностью специализированными многоклеточными организмами. Таким образом, модель позволяет описать существование подобного рода переходных форм.

Случай выпуклых функций компромиссов. Для каждой клетки предположим, что ее функция компромиссов является строго выпуклой на всей области определения этой функции.

В случае идентичных типов клеток [15], в колонии будет наблюдаться не более одной неспециализированной клетки. Точно такой же качественный результат мы получаем и для более общего случая, когда типы клеток могут быть разными. В этом результате нет ничего удивительного. И размер колонии, и степень разнообразия клеток внутри колонии есть факторы, одинаково влияющие на возможности возникновения специализации в колонии. А именно: увеличение числа клеток в колонии, точно так же, как и появление клеток различных типов ведет к возникновению специализации в колонии.

Случай вогнутых функций компромиссов. Для каждой клетки предположим, что ее функция компромиссов является строго вогнутой на всей области определения этой функции. Вогнутые функции компромиссов присущи клеткам в колониях маленького размера. Как показано в [15], если все клетки в колонии маленького размера будут абсолютно идентичными, то такая колония будет неспециализированной (то есть в колонии не будет ни одной специализированной клетки). Теперь рассмотрим, что произойдет в модели на качественном уровне, если мы позволим клеткам иметь различные типы. Рассмотрим множества $I_1^p \subset \{1, \dots, N\}; I_2^p \subset \{1, \dots, N\}; I_3^p \subseteq \{1, \dots, N\}$, $I_1^p \cup I_2^p \cup I_3^p = \{1, \dots, N\}$, $I_1^p \cap I_2^p = I_1^p \cap I_3^p = I_2^p \cap I_3^p = \emptyset$ и $|I_3^p| \geq 1$ (параметр p индексирует всевозможные разбиения (I_1^p, I_2^p, I_3^p) множества $\{1, \dots, N\}$, такие, что $|I_3^p| \geq 1$). Тогда решение задачи (4) для вогнутых функций компромиссов b^* будет содержаться среди точек $b_p \in R^N$ таких, что $b_{pi} = b_i^{\max}$ для всех $i \in I_1^p$ и $b_{pi} = 0$ для всех $i \in I_2^p$, а для всех $i \in I_3^p$ выполняется следующее свойство:

$$\frac{d\varphi_i}{db_i}(b_{pi}) = -\frac{V(b_p)}{B(b_p)}. \quad (7)$$

В частности, имеем:

$$\frac{d\varphi_i}{db_i}(b_{pi}) = \frac{d\varphi_j}{db_j}(b_{pj}), \quad \forall i, j \in I_3^p. \quad (8)$$

Рассмотрим подробнее условия (7)-(8) для разбиения $(I_1^p, I_2^p, I_3^p) = (\emptyset, \emptyset, \{1, \dots, N\})$:

$$\frac{d\varphi_i}{db_i}(b_i) = \frac{d\varphi_j}{db_j}(b_j) = -\frac{V(b)}{B(b)}, \forall i, j \in \{1, \dots, N\}. \quad (9)$$

Если все клетки в колонии идентичные, то, как показано в [15], условие (9) определяет оптимальный уровень репродуктивной функции организма. При этом данное условие равносильно следующей системе:

$$\begin{cases} b_i = b_j, \forall i, j \in \{1, \dots, N\} \\ \varphi'(b_i) = -\frac{\varphi(b_i)}{b_i} \end{cases}. \quad (10)$$

Из нее мы видим, что все клетки в рассматриваемой колонии будут неспециализированными и будут иметь одинаковые уровни репродуктивной функции. Теперь рассмотрим условие (9) при предположении, что клетки в колонии могут иметь различные типы. Пусть клетки i, j имеют различные типы, то есть различные функции компромиссов. Тогда, если различие в типах клеток будет достаточно велико, следующее условие вообще может не выполняться при любых допустимых значениях b_i, b_j :

$$\frac{d\varphi_i}{db_i}(b_i) = \frac{d\varphi_j}{db_j}(b_j). \quad (11)$$

Таким образом, мы вынуждены будем переходить к отличному от $(I_1^p, I_2^p, I_3^p) = (\emptyset, \emptyset, \{1, \dots, N\})$ разбиению p множества $\{1, \dots, N\}$. Соответствующая этому новому разбиению точка $b_p \in R^N$ будет иметь хотя бы одну координату i , равную b_i^{max} или 0. А это означает, что в оптимальной стратегии рассматриваемой колонии будет хотя бы одна специализированная клетка.

Таким образом, мы можем подытожить сказанное выше. С одной стороны, маленький размер колонии отрицательно сказывается на возможности возникновения специализации в колонии. С другой стороны, мутации и позиционные эффекты, наоборот, положительно влияют на возможность возникновения специализации в колонии. Таким образом, в небольших колониях с различными типами клеток имеются два разнонаправленных по своему влиянию на специализацию эффекта. Чем сильнее степень дифференциации клеток в колонии, тем выше вероятность того, что данная колония бу-

дет специализированной. Если предположить, что с ростом числа клеток в колонии усиливается степень дифференциации их типов, то можно сделать два вывода:

1. Увеличение размера колонии влияет на возникновение специализации явно и косвенно. Явное влияние – через первоначальные издержки воспроизводства, которые растут с увеличением размера колонии и, тем самым, увеличивая шансы на возникновение специализации. Косвенное влияние – через увеличение степени дифференцированности типов клеток.

2. Колонии небольшого размера с различными типами клеток, в которых возникла частичная специализация можно также рассматривать как некоторую переходную форму между неспециализированными колониальными организмами и полностью специализированными, многоклеточными.

Заключение

Была рассмотрена модель колониального организма, каждая клетка которого может выполнять одну из двух функций – репродуктивную или соматическую. При этом предполагается, что клетка не может увеличить свой вклад в репродуктивную функцию, не уменьшив вклада в соматическую функцию, и наоборот. В [15] рассматривается случай абсолютно идентичных клеток в колонии. В этой работе показано, что размер колонии является важнейшим фактором, влияющим на возникновение специализации в колонии. Мы обобщили модель [15] на тот случай, когда клетки в колонии могут иметь различную внутреннюю структуру (различные типы). Такое различие во внутренней структуре может быть обусловлено влиянием мутаций или позиционными эффектами (то есть пространственное расположение клетки внутри колонии может оказывать влияние на ее внутреннюю структуру). Было показано, что дифференциация типов клеток и размер колонии – есть два фактора, сонаправленно влияющих на возможности возникновения специализации в колониях. Увеличение размера колонии, как и увеличение степени дифференцированности типов клеток приводит к возникновению специализации. Было показано, что даже в колониях небольшого размера при

наличии клеток различных типов возможно возникновение клеточной специализации. Кроме того, в модели были описаны различного рода переходные формы между неспециализированными колониальными организмами и полностью специализированными многоклеточными и условия их возникновения.

Литература

1. Короткова М.А., Коротков Е.В. Биоинформатика и поиск сдвигов рамки считывания в генах // Информационные технологии и вычислительные системы. 2010. №1. С. 3-23.
2. Малинецкий Г.Г., Науменко С.А. Вычисления на ДНК. Эксперименты. Модели. Алгоритмы. Инструментальные средства // Информационные технологии и вычислительные системы. 2006. №1. С. 5-27.
3. Борисов А.Н., Яковлев С.С. Применение теории игр для задачи сворачивания рибонуклеиновых кислот // Информационные технологии и вычислительные системы. 2013. №2. С. 51-61.
4. Анисимов В.Н., Михальский А.И., Новосельцев В.Н., Романюха А.А., Яшин А.И. Основные принципы построения многостадийной многоуровневой математической модели старения // Успехи геронтологии. 2010. № 23. С. 163-167.
5. Михальский А.И., Новосельцев В.Н. Количественный анализ и моделирование старения, заболеваемости и смертности // Успехи геронтологии. 2005. № 17. С. 117-129.
6. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах // Математическая биология и биоинформатика. 2008. Т. 3 (№2). С. 85-102.
7. Апонин Ю.М., Апонина Е.А. О математическом моделировании эволюционных процессов в мире микробов // Математическая биология и биоинформатика. 2013. Т. 8 (№1). С. 350-372.
8. Витвицкий А.А. Компьютерное моделирование процесса самоорганизации бактериальной системы белков MinCDE // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9 (№2). С. 453-463.
9. Переварюха А.Ю. Неприятняющее хаотическое множество в мультистабильной модели биологической системы // Информационные технологии и вычислительные системы. 2009. № 2. С. 13 – 22.
10. Simpson C. The evolutionary history of division of labour // Proc. R. Soc. London B. 2011. V. 279. P. 116-121.
11. Rueffler C., Hermisson J., Wagner G.P. Evolution of functional specialization and division of labor // PNAS. 2012. V. 109. P. 326-E335.
12. Ispolatov I., Ackermann M., Doebeli M. Division of labour and the evolution of multicellularity // Proc. R. Soc. London B. 2012. V. 279. P. 1768-1776.
13. Willensdorfer M. On the evolution of differentiated multicellularity // Evolution. 2009. V. 63. P. 306-323.
14. Solari C.A., Kessler J.O., Goldstein R.E. Motility, mixing, and multicellularity // Gen. Program. Evol. Mach. 2007. V. 8. P. 115-129.
15. Michod R.E., Viostat Y., Solari C.A., Hurand M., Nedelcu A.M. Life-history evolution and the origin of multicellularity // J. Theor. Biol. 2006. V. 239. P. 257-272.
16. Koufopanou V., Bell G. Soma and germ - an experimental approach using *Volvox* // Proc. R. Soc. London B. 1993. V. 254. P. 107-113.
17. Koufopanou V. The evolution of soma in the *Volvocales* // Am. Nat. 1994. V. 143. P. 907-931.
18. Miller S.M. *Volvox*, *Chlamydomonas*, and the evolution of multicellularity // Nat. Educ. 2010. V. 3. P. 65.
19. Rossetti V., Schirmermeister B.E., Bernasconi M.V., Bagheri H.C. The evolutionary path to terminal differentiation and division of labor in cyanobacteria // J. Theor. Biol. 2010. V. 262. P. 23-34.
20. Rossetti V., Bagheri H.C. Advantages of the division of labour for the long-term population dynamics of cyanobacteria at different latitudes // Proc. R. Soc. London B. 2012. V. 279. P. 3457-3466.
21. Gavrillets S. Rapid Transition towards the Division of Labor via Evolution of Developmental Plasticity // PLoS Comput. Biol. 2010. V. 6.
22. Doebeli M., Ispolatov I. Symmetric competition as a general model for single-species adaptive dynamics // J. Math. Biol. 2013. V. 67. P. 169-184.
23. Doebeli M., Ispolatov I. Chaos and unpredictability in evolution // Evolution. 2014. V. 68. P. 1365-1373.
24. Ispolatov I., Madhok V., Doebeli M. Individual-based models for adaptive diversification in high-dimensional phenotype spaces // J. Theor. Biol. 2016. V. 390. P. 97-105.
25. Bossert W., Qi C.X., Weymark J.A. Extensive social choice and the measurement of group fitness in biological hierarchies // Biol. Phil. 2013. V. 28. P. 75-98.
26. Okasha S. Evolution and the levels of selection // Oxford University Press, Oxford. 2006.
27. Okasha, S. Individuals, groups, fitness and utility: multi-level selection meets social choice theory // Biol. Phil. 2009. V. 24. P. 561-584.

Тверской Денис Никитович. Аспирант, НИУ ВШЭ. Стажер-исследователь, Международная научно-учебная лаборатория анализа и выбора решений, НИУ ВШЭ. Старший математик ИПУ РАН. Окончил Национальный исследовательский университет Высшая школа экономики в 2014 году. Количество печатных работ: 1. Область научных интересов: математическое моделирование. E-mail: dtverskoy@hse.ru

Mathematical model of the process of specialization emergence in colonial organisms. The case of different types of cells

D.N. Tverskoi

Abstract. In this paper we consider a colony of cells. We assume that each cell can contribute to two biological functions: reproductive and somatic. Each cell cannot increase its contributions to one function, without decreasing its contributions to another, i.e., cells efforts to reproductive and somatic functions are traded off. Optimal contributions of each cell to viability and fecundity are determined using the principle of fitness maximization for the whole colony. Mutations and positional effects can lead to the situations, where different cells in the colony have different inner structures. We show how this difference in inner structures influences the emergence of cells specialization in the colony, and how this influence depends on the size of the colony. Moreover, different intermediate form between unspecialized colonies and full-specialized multicellular individuals are derived from our model.

Keywords: colonies, specialization, viability, fecundity, mutations, positional effects.

References

1. Korotkova M.A., Korotkov E.V. Bioinformatica i poisk sdvigoв ramki schityvaniya v genah // Informacionnye tehnologii i vychislitelnye sistemy. 2010. №1. S. 3-23.
2. Malinetskiy G.G., Naumenko S.A. Vychisleniia na DNK. Eksperimenty. Modely. Algoritmy. Instrumentalnye sredstva. // Informacionnye tehnologii i vychislitelnye sistemy. 2006. №1. S. 5-27.
3. Borisov A.N., Iakovlev S.S. Primenenie teorii igr dlia zadachi svorachivaniya ribonukleinovyh kislot // Informacionnye tehnologii i vychislitelnye sistemy. 2013. №2. S. 51-61.
4. Anisimov V.N., Mihalskiy A.I., Novoseltsev V.N., Romanuha A.A., Yashin A.I. Osnovniy printsipy postroeniia mnogostadiynoy mnogourovnevnoy matematicheskoy modeli stareniya // Uspehi gerontologii. 2010. № 23. S. 163-167.
5. Mihalskiy A.I., Novoseltsev V.N. Kolichestvennyy analiz i modelirovanie starenia, zabolevaemosti i smertnosti // Uspehi gerontologii. 2005. № 17. S. 117-129.
6. Kolobov A.N., Frisman E.Y. Modelirovanie protsessov dinamicheskoy samoorganizatsii v prostranstvenno raspredelennyh rastitelnyh soobtschestvah // Matematicheskaya biologiya i bioinformatica. 2008. T. 3 (№2). S. 85-102.
7. Aponin Y.M., Aponina E.A. O matematicheskom modelirovanii evolyutsionnyh protsessov v mire mikrobov // Matematicheskaya biologiya i bioinformatica. 2013. T. 8 (№1). S. 350-372.
8. Vitvitskiy A.A. Computernoe modelirovanie protsessa somoorganizatsii bacterialnoy sistemy belkov MinCDE // Matematicheskaya biologiya i bioinformatica. 2014. T. 9 (№2). S. 453-463.
9. Perevaruha A. U. Nepriyagivavshee haoticheskoe mnogestvo v multistabilnoy modeli biologicheskoy sistemy // Informacionnye tehnologii i vychislitelnye sistemy. 2009. № 2. S. 13 - 22.
10. Simpson C. The evolutionary history of division of labour // Proc. R. Soc. London B. 2011. V. 279. P. 116-121.
11. Rueffler C., Hermisson J., Wagner G.P. Evolution of functional specialization and division of labor // PNAS. 2012. V. 109. P. 326-E335.
12. Ispolatov I., Ackermann M., Doebeli M. Division of labour and the evolution of multicellularity // Proc. R. Soc. London B. 2012. V. 279. P. 1768-1776.
13. Willensdorfer M. On the evolution of differentiated multicellularity // Evolution. 2009. V. 63. P. 306-323.
14. Solari C.A., Kessler J.O., Goldstein R.E. Motility, mixing, and multicellularity // Gen. Program. Evolv. Mach. 2007. V. 8. P. 115-129.
15. Michod R.E., Viossat Y., Solari C.A., Hurand M., Nedelcu A.M. Life-history evolution and the origin of multicellularity // J. Theor. Biol. 2006. V. 239. P. 257-272.
16. Koufopanou V., Bell G. Soma and germ - an experimental approach using Volvox // Proc. R. Soc. London B. 1993. V. 254. P. 107-113.
17. Koufopanou V. The evolution of soma in the Volvocales // Am. Nat. 1994. V. 143. P. 907-931.
18. Miller S.M. Volvox, chlamydomonas, and the evolution of multicellularity // Nat. Educ. 2010. V. 3. P. 65.
19. Rossetti V., Schirmermeister B.E., Bernasconi M.V., Bagheri H.C. The evolutionary path to terminal differentiation and division of labor in cyanobacteria // J. Theor. Biol. 2010. V. 262. P. 23-34.
20. Rossetti V., Bagheri H.C. Advantages of the division of labour for the long-term population dynamics of cyanobacteria at different latitudes // Proc. R. Soc. London B. 2012. V. 279. P. 3457-3466.
21. Gavrilits S. Rapid Transition towards the Division of Labor via Evolution of Developmental Plasticity // PLoS Comput. Biol. 2010. V. 6.
22. Doebeli M., Ispolatov I. Symmetric competition as a general model for single-species adaptive dynamics // J. Math. Biol. 2013. V. 67. P. 169-184.
23. Doebeli M., Ispolatov I. Chaos and unpredictability in evolution // Evolution. 2014. V. 68. P. 1365-1373.

-
24. Ispolatov I., Madhok V., Doebeli M. Individual-based models for adaptive diversification in high-dimensional phenotype spaces // *J. Theor. Biol.* 2016. V. 390. P. 97-105.
 25. Bossert W., Qi C.X., Weymark J.A. Extensive social choice and the measurement of group fitness in biological hierarchies // *Biol. Phil.* 2013. V. 28. P. 75–98.
 26. Okasha S. *Evolution and the levels of selection* // Oxford University Press, Oxford. 2006.
 27. Okasha, S. Individuals, groups, fitness and utility: multi-level selection meets social choice theory // *Biol. Phil.* 2009. V. 24. P. 561–584.

Denis Tverskoi. Postgraduate student, NRU HSE. Research assistant, International laboratory of decision choice and analysis, NRU HSE. Research assistant, Laboratory № 25, ICS RAS. Graduated NRU HSE in 2014. The author of 1 preprint. Professional interests: mathematical modeling. E-mail: dtverskoy@hse.ru