

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. ЛОМОНОСОВА  
ФАКУЛЬТЕТ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ МАТЕМАТИКИ И КИБЕРНЕТИКИ

На правах рукописи

Дрожжин Сергей Вячеславович

**Математические модели эволюции репликаторных систем**

Специальность 05.13.18 —  
Математическое моделирование,  
численные методы и комплексы программ

**ДИССЕРТАЦИЯ**  
на соискание учёной степени  
кандидата физико – математических наук

Научный руководитель:  
д.ф.-м.н., профессор А. С. Братусь

Москва — 2022

## Оглавление

	Стр.
<b>Введение</b> . . . . .	<b>3</b>
0.1 Вывод общего репликаторного уравнения . . . . .	3
0.2 Предельное поведение основных репликаторных систем . . . . .	9
0.3 Эволюционные постулаты Ч. Дарвина и свойства гиперцикла . . . . .	19
0.4 Основная теорема естественного отбора . . . . .	27
Цель работы и основные результаты . . . . .	32
 <b>Глава 1. Математическая модель эволюции системы гиперцикла</b>	 <b>36</b>
1.1 Модель эволюционной адаптации . . . . .	36
1.2 Вычисление вариации фитнеса . . . . .	39
1.3 Численный метод реализации процесса эволюционной адаптации	41
1.4 Необходимое и достаточное условие экстремума функции средней приспособленности . . . . .	44
1.5 Эволюция гиперцикла . . . . .	48
1.6 Выводы к первой главе . . . . .	56
 <b>Глава 2. Эволюционная системы гиперцикла в условиях     присоединения новых видов</b> . . . . .	 <b>58</b>
2.1 Достаточные условия присоединения новых видов в репликаторную систему . . . . .	58
2.2 Результаты численного моделирования . . . . .	61
2.3 Выводы ко второй главе . . . . .	64
 <b>Глава 3. Эволюционная адаптация двойного гиперцикла</b> . . . . .	 <b>66</b>
3.1 Модель эволюционной адаптации . . . . .	66
3.2 Вычисление вариации фитнеса . . . . .	68
3.3 Численный метод реализации процесса эволюционной адаптации	70
3.4 Необходимое и достаточное условие экстремума функции средней приспособленности . . . . .	71
3.5 Эволюция би-гиперциклической системы . . . . .	74
3.6 Выводы к третьей главе . . . . .	78

<b>Глава 4. Эволюционная адаптация репликаторной системы</b>	
<b>“муравейник” и сети РНК молекул . . . . .</b>	<b>79</b>
4.1 Модель эволюционной адаптации системы “муравейник” . . . . .	79
4.2 Модель эволюционной адаптации сети РНК молекул . . . . .	83
4.3 Выводы к четвертой главе . . . . .	87
<b>Заключение . . . . .</b>	<b>88</b>
<b>Публикации по теме диссертации . . . . .</b>	<b>91</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>93</b>
<b>Список иллюстраций . . . . .</b>	<b>97</b>
<b>Приложение А Численное моделирование и листинги программ</b>	<b>100</b>
А.1 Эволюционная адаптация репликаторной системы . . . . .	100
А.2 Эволюционная адаптация гиперциклической репликаторной системы в условиях присоединения новых видов . . . . .	108
А.3 Эволюционная адаптация би-гиперциклической репликаторной системы . . . . .	113

## Введение

### 0.1 Вывод общего репликаторного уравнения

Теория эволюции биологических видов была предложена Ч. Дарвином в 1859 году<sup>1</sup>. В этой работе была сформулирована основная триада эволюционного процесса: наследственность, изменчивость и естественный отбор. Несмотря на все достижения современной биологии, эти постулаты эволюции, дополненные рядом других принципов, остаются основополагающими. На рис. 1 приводится упрощенная схема модели эволюции Ч. Дарвина, взятая из работы<sup>2</sup> [2].

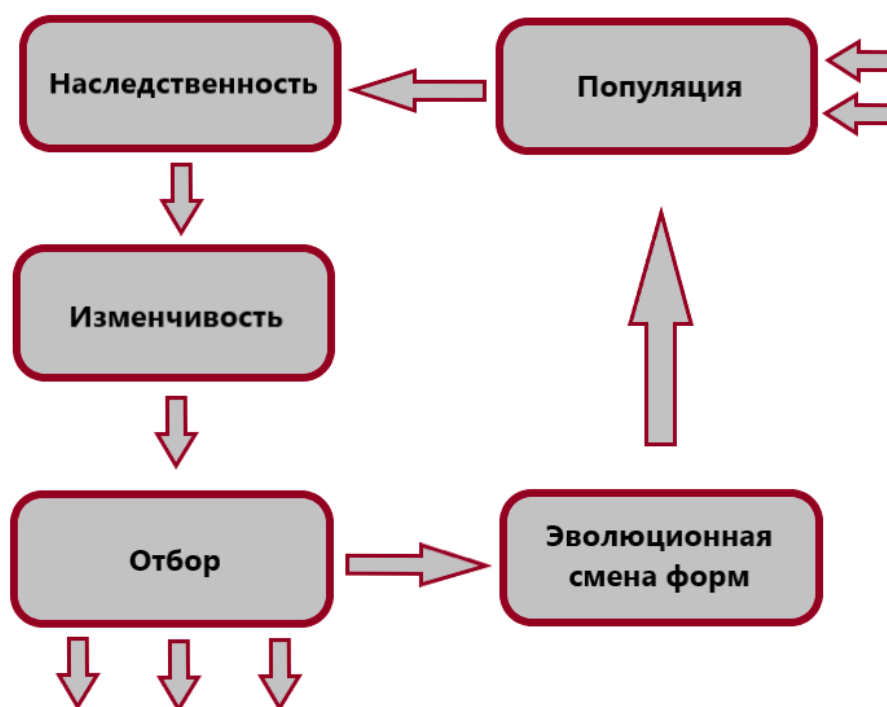


Рис. 1 — Условная схема эволюции Ч. Дарвина.

Выводы Дарвина основываются на многочисленных экспериментальных данных и наблюдениях, но при этом не подкреплены элементами математического анализа. Хотя из личных записей Дарвина известно, что он был знаком с

<sup>1</sup>Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. 1859. London: John Murray

<sup>2</sup>Зинченко Л. А., Курейчик В. М., Редько В. Г. Бионические информационные системы и их практические применения. 2011. Москва: Физматлит

работой Т. Мальтуса<sup>3</sup> — автора теории “народонаселения” или, как ее еще называют, теории “Мальтузианства”, опубликованной в 1798 году и был впечатлен полученными результатами. Основная идея теории Мальтуса заключалась в том, что в условиях неограниченности ресурсов, численность населения растет по закону геометрической прогрессии, в то время как скорость производства пищевых продуктов — линейна. Результатом такого процесса является состояние, которое принято называть “Мальтузианской ловушкой”, то есть ситуацией при которой численность населения превосходит количество произведенных продуктов питания.

Но Дарвин не был знаком с работой бельгийского математика Пьера Ферхюльста<sup>4</sup> (1838). Ферхюльст модифицировал модель Мальтуса, добавив туда дополнительный член, характеризующий предельную величину численности популяции. Впоследствии его закон получил название логистического уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), \\ N(0) = N_0, \quad N_0 > 0, \end{cases}$$

где  $N(t)$  — численность вида, характеризующаяся предельной величиной  $K > 0$ , которая может быть обеспечена пищевыми ресурсами экологической ниши, в которой обитает вид, а  $r > 0$  — относительная скорость роста. Если численность популяции  $N(t)$  мала по сравнению с параметром  $K$ , мы получаем приближенное уравнение

$$\frac{dN(t)}{dt} \approx rN(t),$$

которое имеет решение  $N(t) = N_0 e^{rt}$ . Чтобы получить точное аналитическое решение исходной задачи, нужно первое уравнение системы разделить на  $N^2(t)$ , приняв  $n(t) = \frac{1}{N(t)}$ . В результате мы получим, что

$$\frac{dn(t)}{dt} = -rn(t) + \frac{r}{K}.$$

Сделав еще одну замену,  $p(t) = n(t) - \frac{1}{K}$ , получим

$$\frac{dp(t)}{dt} = -rp(t),$$

---

<sup>3</sup>Malthus T. An Essay on the Principle of Population, as it affects the future Improvement of Society. 1798. London: J. Johnson

<sup>4</sup>Verhulst P. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. 1838. Corresp. Math. Phys. N 10. P. 113-121

решение которой имеет вид

$$p(t) = p(0)e^{-rt} = \left(\frac{1}{N_0} - \frac{1}{K}\right)e^{-rt}.$$

Сделав обратную замену, получим итоговое решение:

$$N(t) = N_0 \frac{K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}.$$

Из последнего выражения видно, что в начале происходит экспоненциальный рост популяции, после чего численность стабилизируется и остается на заданном уровне  $K$ . Кроме того, Ферхюльст показал, что в точке  $\frac{K}{2}$  происходит изменение кривизны графика численности популяции с выпуклого на вогнутый, то есть кривая  $N(t)$  имеет S - образную форму. Для доказательства данного факта, достаточно рассмотреть знак второй производной

$$\frac{d^2N(t)}{dt^2} = r \left(1 - \frac{2N(t)}{K}\right) \frac{dN(t)}{dt},$$

В силу того, что знак выражения  $\frac{dN(t)}{dt}$  всегда больше нуля, имеем, что  $\frac{d^2N(t)}{dt^2} > 0$ , если  $N(t) < \frac{K}{2}$  и  $\frac{d^2N(t)}{dt^2} < 0$ , если  $N(t) > \frac{K}{2}$ .

Математическая теория биологических сообществ берет свое начало с работ А. Лотки<sup>5</sup> (1922) и В. Вольтерры<sup>6</sup> (1926), в которых описывается взаимодействие двух видов, один из которых является хищником, а другой — жертвой.

Обычно уравнения динамики биологических сообществ записывались в численностях составляющих их видов, в то время как для описания динамики численностей генотипов (фенотипов) в уравнениях математической генетики использовалась частотная форма записи.

Впервые уравнения, описывающие эволюцию частот численностей генотипов (фенотипов) в популяции были получены В. А. Костициным<sup>7</sup> (1937). В дальнейшем уравнения такого вида получили название *репликаторных* уравнений.

Слово *репликация* происходит от латинского *Replicatio*, что переводится как возобновление или повторение. Данный термин применяется в различных

<sup>5</sup>Lotka A. J. Contribution to the energetics of evolution. 1922. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. N 6. P. 147-151

<sup>6</sup>Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. 1926. Mem. Accad. Lincei. N 2. P. 31-113

<sup>7</sup>Kostitzin V. A. La biologie mathematique. 1937. Paris: P. A. Colin

областях. Например, в вычислительной технике — это механизм синхронизации содержимого нескольких копий объекта. Нас будет интересовать репликация как термин биологической эволюции, который применяется к процессу удвоения молекулы ДНК. Данный термин определяет понятие “репликатор”, которое в разных источниках определяется по-разному. Так в работе А. Маркова<sup>8</sup> ([8], стр. 24) репликатор определяется как объект, обладающий способностью самовоспроизводиться и наследственной изменчивостью. Имеются также и другие определения: “любой объект, побуждающий особые среды его копировать”<sup>9</sup>, “сущность во вселенной, с которой сделаны копии”<sup>10</sup>.

Для математической формализации репликатора необходимо задать закон, определяющий интенсивность копирования, а также другие значимые факторы.

Пусть  $N_i(t)$  — численность популяции вида  $M_i, i = \overline{1, n}$ , в момент времени  $t$ , которая удовлетворяет общим уравнениям естественного отбора А. Н. Колмогорова<sup>11</sup>

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = N_i(t)g_i(\mathbf{N}(t)), \quad \mathbf{N}(t) = (N_1(t), \dots, N_n(t)), \quad (1)$$

где  $g_i(\mathbf{N}(t))$  — достаточно гладкие функции, которые описывают взаимодействие видов  $g_i : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}$ . Здесь и далее будут использоваться следующие обозначения:

$$\mathbb{R}_+^n = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : \mathbf{x} \geq 0\}, \quad \text{int}\mathbb{R}_+^n = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : \mathbf{x} > 0\}, \quad \text{bd}\mathbb{R}_+^n = \mathbb{R}_+^n \setminus \text{int}\mathbb{R}_+^n,$$

а векторные неравенства  $\mathbf{x} \geq 0, \mathbf{x} > 0$  понимаются покомпонентно.

Если перейти от абсолютных численностей к относительным

$$u_i(t) = \frac{N_i(t)}{\sum_{k=1}^n N_k(t)}, \quad \sum_{k=1}^n u_k(t) = 1,$$

---

<sup>8</sup>Марков А. В., Наймарк Е. Б. Эволюция: Классические идеи в свете новых открытий. 2014. АСТ: Corpus

<sup>9</sup>Deutsch D. The fabric of reality. 1997. New-York: Allen Lane

<sup>10</sup>Dawkins R. The selfish gene. 1976. New-York: Oxford University Press

<sup>11</sup>Kolmogorov A. Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenze. 1936. G. Inst. Ital. Attuari. N 1(7). P. 74–80

то из равенства (1) следует, что

$$\frac{du_i(t)}{dt} = \frac{1}{\left(\sum_{k=1}^n N_k(t)\right)^2} \left( N_i(t) g_i(\mathbf{N}(t)) \sum_{k=1}^n N_k(t) - N_i(t) \sum_{k=1}^n N_k(t) g_k(\mathbf{N}(t)) \right), \quad i = \overline{1, n}. \quad (2)$$

Если  $g_i(\mathbf{N}(t))$  — однородные функции порядка  $s$ :

$$g_i(\xi \mathbf{N}(t)) = \xi^s g_i(\mathbf{N}(t)), \quad \xi \in \mathbb{R},$$

то система (2) может быть записана в виде

$$\frac{du_i(t)}{dt} = \left(\sum_{k=1}^n N_k(t)\right)^s \left( u_i(t) g_i(\mathbf{u}(t)) - u_i(t) \sum_{k=1}^n u_k(t) g_k(\mathbf{u}(t)) \right), \quad i = \overline{1, n}. \quad (3)$$

Так как  $\sum_{k=1}^n N_k(t) > 0$ , то система (3) орбитально топологически эквивалентна<sup>12</sup> системе

$$\frac{du_i(t)}{dt} = u_i(t) \left( g_i(\mathbf{u}(t)) - f(\mathbf{u}(t)) \right), \quad f(\mathbf{u}(t)) = \sum_{k=1}^n g_k(\mathbf{u}(t)) u_k(t), \quad (4)$$

$$\sum_{k=1}^n u_k(t) = 1, \quad u_i(0) = u_i^0, \quad i = \overline{1, n}.$$

Эквивалентность систем (3) и (4), в частности, означает, что эти системы имеют одинаковое количество неподвижных точек одинакового характера и каждой замкнутой траектории системы (3) соответствует замкнутая траектория системы (4), т.е. качественное поведение этих систем одинаково. Более точно, эти системы имеют одинаковые фазовые портреты, а отличаются лишь скоростями движения по фазовым траекториям. Таким образом, если нас интересует только асимптотическое (т.е. при  $t \rightarrow \infty$ ) поведение решений, то без разницы, какую из этих систем анализировать.

---

<sup>12</sup>Арнольд В. Обыкновенные дифференциальные уравнения. 1971. Главная редакция физико-математической литературы издательства “Наука”



Если в формуле (4) положить

$$g_i(\mathbf{u}(t)) = (\mathbf{A}\mathbf{u}(t))_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j(t),$$

где  $\mathbf{A} = \|a_{ij}\|_{i,j=1,\dots,n}$ , то она примет вид

$$\frac{du_i(t)}{dt} = u_i(t) \left[ (\mathbf{A}\mathbf{u}(t))_i - f(\mathbf{u}(t)) \right], \quad f(\mathbf{u}(t)) = (\mathbf{A}\mathbf{u}(t), \mathbf{u}(t)), \quad (5)$$

$$u_i(0) = u_i^0, \quad i = \overline{1, n},$$

и её решения разыскиваются на симплексе

$$S_n = \left\{ u_i(t) \geq 0, i = \overline{1, n}, \sum_{i=1}^n u_i(t) = 1 \right\}.$$

Здесь и далее круглые скобки обозначают скалярное произведение векторов в  $\mathbb{R}^n$ .

Величина  $(\mathbf{A}\mathbf{u}(t))_i$  называется *приспособленностью (фитнесом)*  $i$ -ого вида, а функционал  $f(\mathbf{u}(t))$  определяет *среднюю приспособленность (фитнес)* популяции. Элемент  $a_{ij}$ ,  $i, j = \overline{1, n}$  определяет влияние  $j$ -ого вида на популяцию вида с номером  $i$ , а сама матрица  $\mathbf{A}$  определяет, так называемый *ландшафт приспособленности* репликаторной системы. Систему (5) естественно интерпретировать в терминах удельного вклада каждого вида, который по определению равен, с одной стороны, величине  $\dot{u}_i/u_i$ , а с другой — разности между приспособленностью этого самого вида и средней приспособленностью всей популяции. Таким образом, если фитнес вида меньше, чем средний фитнес системы, то относительная частота соответствующего вида убывает, в противном случае, частота возрастает.

В контексте эволюционной теории, впервые такие системы были рассмотрены в работах М. Эйгена<sup>13</sup> и П. Шустера<sup>14</sup>, а также в работах Р. А. Полуэктова<sup>15</sup>, Ю. А. Пыха<sup>16</sup>, Ю. М. Свирежева и Д. О. Логофета<sup>17</sup>. Отметим, что

<sup>13</sup>Eigen M. Self-organization of matter and the evolution of biological macro-molecules. 1971. Naturwissenschaften. N 58. P. 465–532

<sup>14</sup>Eigen M., Schuster P. The hypercycle. A principal of natural self-organization. Part A: Emergence of the hypercycle. 1977. Naturwissenschaften. N 64. P. 541–565. Имеется перевод, Эйген М., Шустер П. Гиперцикл: принципы самоорганизации макромолекул. 1982, Москва, Мир.

<sup>15</sup>Полуэктов Р. А. Динамическая теория биологических популяций. 1974. Москва: Наука

<sup>16</sup>Пых Ю. А. Обобщённые системы Лотки - Вольтерра: теория и приложения. 2017. Санкт - Петербург: Санкт - Петербургский государственный институт психологии и социальной работы

<sup>17</sup>Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. 1978. Москва: Наука

М. Эйген и П. Шустер впервые рассмотрели репликаторные системы в рамках идей, так называемой предбиологической эволюции, т.е. процесса эволюции макромолекул, который мог привести к образованию сложных самовоспроизводящихся макромолекул, подобных макромолекулам РНК. Эти работы вызвали большой интерес, как со стороны биологов<sup>18,19</sup>, так и со стороны математиков<sup>20,21</sup>.

## 0.2 Предельное поведение основных репликаторных систем

Можно выделить три основных частных случая репликаторных систем:

1. *Независимая репликация.*

$$\frac{du_i}{dt} = u_i \left( k_i - f_1(\mathbf{u}) \right), \quad f_1(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n k_i u_i(t), \quad (6)$$

$$\mathbf{u}(t) \in S_n, \quad i = \overline{1, n}.$$

2. *Автокаталитическая репликация.*

$$\frac{du_i}{dt} = u_i \left( k_i u_i - f_2(\mathbf{u}) \right), \quad f_2(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n k_i u_i^2(t), \quad (7)$$

$$\mathbf{u}(t) \in S_n, \quad i = \overline{1, n}.$$

3. *Гиперциклическая репликация.*

$$\frac{du_i}{dt} = u_i \left( k_i u_{i-1} - f_3(\mathbf{u}) \right), \quad f_3(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n k_i u_i(t) u_{i-1}(t), \quad (8)$$

$$\mathbf{u}(t) \in S_n, \quad i = \overline{1, n}.$$

В последнем случае индексы считаются по модулю  $n$ , т.е.  $u_0 = u_n$ . Здесь и далее коэффициенты  $k_i > 0, i = \overline{1, n}$ .

<sup>18</sup>Lincoln A., Joyce G. Self-Sustained Replication of an RNA Enzyme. 2009. Science. N 323. P. 1229–1232

<sup>19</sup>Vaidya N., Manapat M., Chen I., Xulvi-Brunet R., Hayden E., Lehman N. Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators. 2012. Nature. N 491(7422). P. 72–77

<sup>20</sup>Hofbauer J., Mallet-Paret J. and Smith H. L. Stable periodic solutions for the hypercycle system. 1991. J. of Dyn. and Diff. Eq. N 3. P. 423–436

<sup>21</sup>Hofbauer J. Competitive Exclusion of Disjoint Hypercycles. 2002. J. Phys. Chem. N 216. P. 35–39

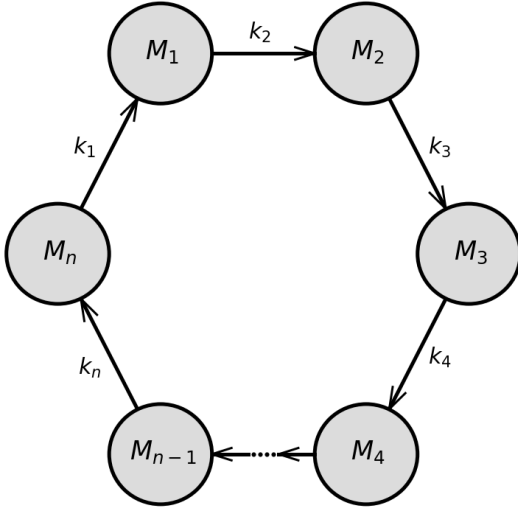


Рис. 2 — Граф, описывающий гиперциклическую репликацию.

Системы (6), (7) и система (8) представляют две крайние альтернативы репликации. В первых двух системах репликация каждого вида происходит с помощью его самого. В случае системы (8) репликация каждого вида происходит с помощью предыдущего вида в замкнутом цикле (рис. 2).

Если поведение двух первых систем можно охарактеризовать как *эгоистическое*, то система гиперциклической репликации демонстрирует *альтруистический* тип поведения, когда воспроизводство каждого вида представляет простейшую форму взаимной помощи, причем каждый вид, прямо или косвенно, извлекает пользу от всех других видов, включённых в циклический процесс.

Отметим, что соотношение элементов альтруистического и эгоистического поведения видов в репликаторных системах общего вида является предметом изучения не только в задачах математической биологии, но и в математических моделях экономики, теории игр и социологии. Более подробно различные математические подходы к описанию эгоистических, альтруистических и более сложных поведений можно найти в монографии<sup>22</sup>. Для наших целей достаточно понимания самых элементарных постановок, приведенных выше.

Легко показать, что в случае системы независимой репликации выживает только тот вид, значение коэффициента роста (величина  $k_i$ ) которого максимально.

$$\left( \frac{\dot{u}_i}{u_j} \right) = \frac{\dot{u}_i u_j - u_i \dot{u}_j}{u_j^2} = \frac{u_i(k_i - f)u_j - u_i u_j(k_j - f)}{u_j^2} = \frac{u_i}{u_j}(k_i - k_j).$$

Если  $m_{ij} = \frac{u_i}{u_j}$ , то получаем  $\dot{m}_{ij} = m_{ij}(k_i - k_j)$ . Для такой системы существует аналитическое решение

$$m_{ij} = C e^{(k_i - k_j)t}.$$

Если  $k_i = \max(k_1, \dots, k_n)$ , то при  $t \rightarrow \infty, m_{ij} \rightarrow \infty$ , следовательно, в силу ограниченности  $u_i(t)$ , получаем  $u_j(t) \rightarrow 0$ .

<sup>22</sup>Sigmund K. The calculus of selfishness. 2010. Princeton University Press, Princeton

Исследуем динамику величины среднего фитнеса системы  $f(t)$ .

$$\begin{aligned} \dot{f}(t) &= \sum_{i=1}^n k_i \dot{u}_i(t) = \sum_{i=1}^n k_i u_i(t) (k_i - f(t)) = \sum_{i=1}^n k_i^2 u_i(t) - \sum_{i=1}^n k_i u_i(t) f(t) = \\ &= \sum_{i=1}^n k_i^2 u_i(t) - \left( \sum_{i=1}^n k_i u_i(t) \right)^2. \end{aligned}$$

Известно, что формулы математического ожидания и дисперсии дискретной случайной величины  $\xi$  имеют вид:

$$\mathbb{E}\xi = \sum_{i=1}^n p_i \xi_i,$$

$$\mathbb{D}\xi = \mathbb{E}(\xi - \mathbb{E}\xi)^2 = \mathbb{E}\xi^2 - (\mathbb{E}\xi)^2 = \sum_{i=1}^n \xi_i^2 p_i - \left( \sum_{i=1}^n \xi_i p_i \right)^2,$$

где  $p_i \in (0, 1)$  и  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ .

Учитывая, что  $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_n) \in S_n = \left\{ u_i : u_i \geq 0, \sum_{i=1}^n u_i = 1 \right\}$ , получим, что  $\dot{f}(t)$  представляет собой дисперсию случайной величины, которая с вероятностями  $u_i$  принимает значения  $k_i$  и, следовательно, средний фитнес системы является неубывающей функцией. В некотором смысле, эти элементарные рассуждения представляют собой простейшую точную математическую форму так называемой фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера<sup>23</sup>, которая утверждает, что “скорость роста средней приспособленности в любой момент времени равна генетической дисперсии приспособленности в этот момент времени”. Сразу отметим, что сам Фишер математических формулировок этой теоремы не приводил. Кроме того, понятно, что необходимо в общем случае дать точное определение понятию “генетическая дисперсия”. Для наших целей достаточно двух важных факторов: в самой простой интерпретации теорема Фишера утверждает, что средняя приспособленность должна возрастать со временем; обычно теорема Фишера не выполняется для более-менее сложных репликаторных систем.

Перейдем к изучению динамики и предельного поведения системы автокаталитической репликации. Стационарное положение равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$  этой

<sup>23</sup>Fisher R. The Genetical Theory of Natural Selection. 1930. Oxford: At The Clarendon Press

системы определяется системой уравнений

$$k_1 \bar{u}_1 = \dots = k_n \bar{u}_n = \bar{f} = \sum_{i=1}^n k_i \bar{u}_i^2, \quad \bar{\mathbf{u}} \in S_n.$$

Тогда

$$\bar{u}_j = \frac{\sum_{i=1}^n k_i \bar{u}_i^2}{k_j}.$$

Поскольку  $\sum_{j=1}^n \bar{u}_j = 1$ , то

$$\sum_{j=1}^n \left[ \frac{\sum_{i=1}^n k_i \bar{u}_i^2}{k_j} \right] = \sum_{i=1}^n k_i \bar{u}_i^2 \cdot \sum_{j=1}^n k_j^{-1} = 1 \quad \Rightarrow \quad k_i \bar{u}_i \sum_{j=1}^n k_j^{-1} = 1.$$

Отсюда

$$\bar{u}_i = \frac{1}{k_i \sum_{j=1}^n k_j^{-1}}.$$

Если ввести барицентрические координаты<sup>24</sup>, которые переводят это положение в “центр тяжести” симплекса с координатами  $(n^{-1}, \dots, n^{-1})$  по формуле

$$v_i = \frac{k_i u_i}{R}, \quad i = \overline{1, n}, \quad R = \sum_{j=1}^n k_j u_j,$$

то в новых переменных система (7) перейдёт в систему

$$\frac{dv_i}{dt} = R v_i \left( v_i - \sum_{j=1}^n v_j^2 \right), \quad i = \overline{1, n}, \quad \mathbf{v}(t) \in S_n.$$

Так как  $R > 0$ , то эта система топологически орбитально эквивалентна системе

$$\frac{dv_i}{dt} = v_i \left( v_i - \sum_{j=1}^n v_j^2 \right), \quad i = \overline{1, n}, \quad \mathbf{v}(t) \in S_n, \quad (9)$$

что значительно упрощает исследование динамики.

Действительно, все стационарные положения равновесия системы (9) легко находятся. Кроме внутреннего положения равновесия

$$\bar{\mathbf{u}}_n^1 = (n^{-1}, \dots, n^{-1}) \in \text{int} S_n$$

---

<sup>24</sup>Hofbauer J., Sigmund K. The Theory of Evolution and Dynamical Systems. 1978. Cambridge University Press

система имеет положения равновесия, лежащие на границе симплекса  $S_n$ , который представляет симплекс меньшей размерности  $S_{n-1}$  и т.д.. В итоге, получим  $2^n - 1$  неподвижных точек этой системы:

$$\bar{\mathbf{u}}_{n-1}^j = \left( \frac{1}{(n-1)}, \dots, 0, \dots, \frac{1}{(n-1)} \right),$$

где 0 располагается на  $j$ -ом месте,

$$\bar{\mathbf{u}}_{n-2}^{jk} = \left( \frac{1}{(n-2)}, \dots, 0, \dots, \frac{1}{(n-2)}, \dots, 0, \dots, \frac{1}{(n-2)} \right),$$

где 0 располагается на  $j$ -ом и  $k$ -ом местах и т.д.. Вершины симплекса

$$p^s = (0, \dots, 1, \dots, 0),$$

в которых 1 находится на  $s$ -ом месте так же являются неподвижными точками системы.

Матрица Якоби в точке  $\bar{\mathbf{u}}_n^1$  имеет вид

$$\mathbf{J}(\bar{\mathbf{u}}_n^1) = \frac{1}{n^2} \begin{pmatrix} n-2 & -2 & \dots & -2 \\ -2 & n-2 & \dots & -2 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ -2 & -2 & \dots & n-2 \end{pmatrix}.$$

Непосредственно проверяется, что  $\lambda_1 = n^{-1}$  является собственным значением этой матрицы кратности  $n - 1$ . Соответствующие собственные векторы определяются равенствами

$$e^1 = (1, -1, 0, \dots, 0), \quad e^2 = (1, 0, -1, 0, \dots, 0), \quad \dots, \quad e^{n-1} = (1, 0, \dots, 0, -1).$$

Собственный вектор  $e^n = (1, 1, \dots, 1)$ , отвечающий собственному значению  $\lambda_2 = -n^{-1}$  не принадлежит симплексу  $S_n$ , так как этот вектор ортогонален всем векторам, лежащим в  $S_n$  (вектор  $e^n$  является нормалью к гиперплоскости  $\sum_{i=1}^n u_i = 1$ ). Таким образом, положение равновесия  $\bar{\mathbf{u}}_n^1$  является неустойчивым узлом.

Рассмотрим положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}}_{n-1}^j, j = \overline{1, n}$ , которые являются внутренними положениями равновесия симплексов  $S_{n-1}$ , граничных к симплексу  $S_n$ . Анализ устойчивости этих положений равновесия полностью идентичен проведённому ранее. Матрицы Якоби имеют собственные значения  $\lambda_1 = (n-1)^{-1}$

кратности  $n - 2$  и собственное значение  $\lambda_2 = -(n - 1)^{-1}$ . В отличие от предыдущего случая, собственному значению  $\lambda_2$  отвечает собственный вектор, который принадлежит симплексу  $S_{n-1}$ , следовательно, положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}}_{n-1}^j, j = \overline{1, n}$  являются седловыми и имеют одномерное устойчивое многообразие. Аналогично устанавливается, что сёдлами являются положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}}_{n-2}^{jk}, j, k = \overline{1, n}$ . Наконец в вершинах симплекса имеем

$$\mathbf{J}(p^j) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -1 & \dots & 0 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & -1 \end{pmatrix}.$$

Следовательно, вершины симплекса  $p^j, j = \overline{1, n}$  являются устойчивыми узлами.

Фазовый портрет системы (9) характеризуется траекториями, выходящими из центра симплекса  $S_n$  и идущими в центры граничных симплексов  $S_{n-1}$ , откуда эти траектории попадают в центры симплексов  $S_{n-2}$  и т.д. вплоть до вершин симплекса  $p^j, j = \overline{1, n}$ . Все траектории, стартующие из симплекса  $S_n$ , за исключением траекторий, начинающихся на устойчивых многообразиях, попадают в одну из вершин  $p^j$  симплекса  $S_n$ . Предельное поведение системы зависит от начальных условий процесса, т.е. в зависимости от начальных условий, лишь один из видов выигрывает борьбу за существование, как и в случае независимой репликации. Такое поведение системы называют *адаптивным* или *мультистабильным*, т.е. начальные условия определяют ту вершину, в которую мы попадем при  $t \rightarrow \infty$ . Можно сказать, что если в случае независимой репликации всегда выживает сильнейший (т.е. вид с наибольшей приспособленностью), то в случае автокаталитической репликации выживает наиболее широко представленный вид в том смысле, что произведение коэффициента приспособленности на начальную частоту у этого вида максимально. Схематически фазовый поток системы в случае  $n = 3$  изображён на рис. 3.

Рассмотрим динамику функций среднего фитнеса системы (7)

$$\frac{df_2}{dt} = 2 \sum_{i=1}^n k_i u_i \dot{u}_i = 2 \left( \sum_{i=1}^n k_i^2 u_i^3 - \left( \sum_{i=1}^n k_i u_i^2 \right)^2 \right).$$

Из неравенства Коши — Буняковского следует, что

$$\left( \sum_{i=1}^n k_i u_i^{\frac{3}{2}} u_i^{\frac{1}{2}} \right)^2 \leq \sum_{i=1}^n k_i^2 u_i^3 \sum_{i=1}^n u_i = \sum_{i=1}^n k_i^2 u_i^3,$$

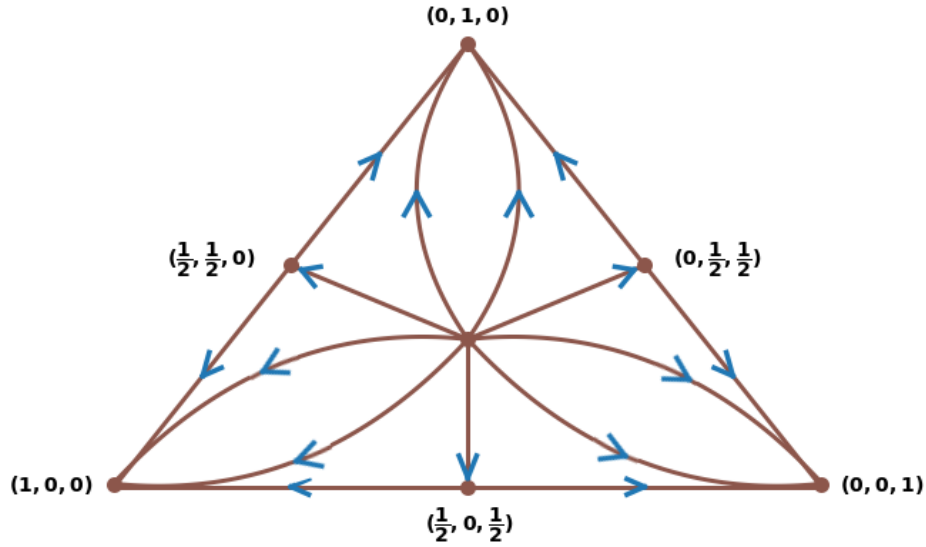


Рис. 3 — Фазовый поток системы (9) в случае  $n = 3$ .

поэтому  $\dot{f}_2(t) \geq 0$ . Следовательно, как и в случае независимой репликации, средний фитнес системы (7) является монотонной функцией.

Перейдём к исследованию системы гиперцикла (8). Аналогично предыдущему случаю, можно показать, что положение равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$  определяется равенством

$$\bar{u}_i = \frac{k_{i+1}^{-1}}{\sum_{j=0}^{n-1} k_{j+1}^{-1}}, \quad i = \overline{1, n}, \quad k_{n+1} = k_1.$$

Так же, как и в случае автокаталитической репликации, удобно ввести новые барицентрические переменные

$$v_i = \frac{k_{i+1}u_i}{R}, \quad i = \overline{1, n}, \quad R = \sum_{j=0}^{n-1} k_{j+1}u_j,$$

которые переводят положение равновесия системы в точку с координатами  $(n^{-1}, \dots, n^{-1})$ .

Исходная система (8) перейдёт в орбитально эквивалентную систему вида

$$\frac{dv_k}{dt} = v_k \left( v_{k-1} - \sum_{j=1}^n v_j v_{j-1} \right), \quad v_0(t) = v_n(t), \quad k = \overline{1, n}, \quad \mathbf{v}(t) \in S_n. \quad (10)$$

**Утверждение 1.** Собственные числа матрицы Якоби в положении равновесия  $\bar{\mathbf{v}} = (n^{-1}, \dots, n^{-1}) \in \text{int}S_n$  вычисляются по формуле

$$\lambda_j = \frac{1}{n} \exp \frac{2\pi j}{n} i, \quad j = \overline{0, n-1},$$



где  $i$  — мнимая единица.

**Доказательство.** Если  $j \neq k - 1$ , то из (10) следует, что в положении равновесия  $\bar{\mathbf{v}}$

$$\frac{\partial \dot{v}_k}{\partial v_j} = -\frac{2}{n^2},$$

и

$$\frac{\partial \dot{v}_k}{\partial v_j} = \frac{n-2}{n^2}, \quad \text{если } j = k - 1.$$

Матрица Якоби определяется равенством

$$\mathbf{J}(\bar{\mathbf{v}}) = \frac{1}{n^2} \begin{pmatrix} -2 & -2 & \dots & -2 & n-2 \\ n-2 & -2 & \dots & -2 & -2 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot \\ -2 & -2 & \dots & n-2 & -2 \end{pmatrix}.$$

Эта матрица специального вида, называется матрицей *циркулянт*ом и её собственные числа находятся по формуле<sup>25</sup>

$$\lambda_j = -2 \frac{2}{n^2} \sum_{k=0}^{n-1} \xi^{kj} + \frac{1}{n} \xi^{(n-1)j} = -\frac{\xi^j}{n}, \quad j = \overline{0, n-1}, \quad (11)$$

где  $\xi = \exp \frac{2\pi j}{n} i$ . ■

Если  $j = 0$ , то  $\lambda_0 = -n^{-1}$  и этому собственному значению отвечает собственный вектор  $(1, 1, \dots, 1)$ , который ортогонален симплексу  $S_n$  и тем самым исключается из анализа устойчивости положения равновесия  $\bar{\mathbf{v}} \in \text{int} S_n$ . Из равенства (11) следует, что положение равновесия  $\bar{\mathbf{v}}$  является асимптотически устойчивым при  $n = 2, 3$  и неустойчивым если  $n \geq 5$ , так как в последнем случае всегда найдутся собственные значения, вещественная часть которых больше нуля. В случае  $n = 4$  имеем  $\lambda_{1,2} = \pm \frac{i}{4}$ ,  $\lambda_3 = -\frac{1}{4}$  и однозначного ответа на основании линейного приближения дать нельзя. В этом случае, для анализа используем функцию

$$\Phi(\mathbf{v}) = (v_1 + v_2 + v_3 + v_4)^2 - 4f = \left[ (v_1 + v_3) - (v_2 + v_4) \right]^2, \quad f = v_1 v_4 + v_2 v_1 + v_3 v_2 + v_4 v_3.$$

Производная вдоль траекторий системы (10) от этой функции неположительна, то есть  $\dot{\Phi}(\mathbf{v}) \leq 0$ . Множество нулей этой производной находится на множестве

$$Z = \left\{ \mathbf{v} \in S_n : v_1 + v_3 = v_2 + v_4 \right\}.$$

<sup>25</sup>Беллман Р. Введение в теорию матриц. 1976. Москва: Наука

По теореме Ласалля<sup>26</sup> любая траектория на симплексе  $S_4$  сходится к инвариантному подмножеству  $M$  множества  $Z$  и любая точка в множестве  $M$  должна удовлетворять дополнительному равенству

$$\frac{d}{dt}(v_1 + v_3) = \frac{d}{dt}(v_2 + v_4).$$

Из этого следует, что

$$v_1v_4 + v_3v_2 - (v_1 + v_3)f = v_2v_1 + v_4v_3 - (v_2 + v_4)f, \quad \text{если } (v_1 - v_3)(v_4 - v_2) = 0.$$

Это означает, что множество  $M$  содержится во множестве  $v_1 = v_3$  или  $v_2 = v_4$ . Следовательно, множество  $M$  содержит только положение равновесия  $\bar{\mathbf{v}}_4 \in S_4$  и положение равновесия  $\mathbf{v}$  является устойчивым.

Рассмотрим общий случай произвольной приспособленности  $(\mathbf{A}\mathbf{u})_i$ . Пусть  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$  — положение равновесия системы (5), которое мы предполагаем существующим. Тогда имеют место равенства

$$\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} = \bar{f}\mathbf{I}, \quad \bar{f} = (\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}}, \bar{\mathbf{u}}), \quad (\mathbf{u}, \mathbf{I}) = 1, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n. \quad (12)$$

Введём в рассмотрение функцию

$$V(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n \left[ (u_i - \bar{u}_i) - \bar{u}_i \ln \left( \frac{u_i}{\bar{u}_i} \right) \right]. \quad (13)$$

Так как  $u_i - \bar{u}_i \geq \bar{u}_i \ln \left( \frac{u_i}{\bar{u}_i} \right)$ ,  $u_i \bar{u}_i > 0$ , то функция  $V(\mathbf{u})$  положительна и обращается в ноль только при  $\mathbf{u} = \bar{\mathbf{u}}$ , то есть является кандидатом на то, чтобы быть функцией Ляпунова.

Производная вдоль траекторий системы (5) определяется равенством

$$\dot{V}(\mathbf{u}) = (\mathbf{A}\mathbf{u}, \mathbf{u} - \bar{\mathbf{u}}), \quad \mathbf{u} \in S_n. \quad (14)$$

Положим  $\xi = \mathbf{u} - \bar{\mathbf{u}}$ . Поскольку  $(\mathbf{u}, \mathbf{I}) = 1$ , то  $(\xi, \mathbf{I}) = 0$  и равенство (14) примет вид

$$\dot{V}(\mathbf{u}) = (\mathbf{B}\xi, \xi).$$

Здесь использовано представление матрицы  $\mathbf{A}$  в виде суммы двух матриц

$$\mathbf{B} = \frac{\mathbf{A} + \mathbf{A}^T}{2}, \quad \mathbf{C} = \frac{\mathbf{A} - \mathbf{A}^T}{2}, \quad \mathbf{B} = \mathbf{B}^T, \quad \mathbf{C}^T = -\mathbf{C},$$

---

<sup>26</sup>Тихонов А. Н., Васильева А. Б., Свешников А. Г. Дифференциальные уравнения. 1985. Москва: Наука

а также свойство  $(\mathbf{C}\xi, \xi) = 0, \xi \in \mathbb{R}^n$ , которое выполняется в силу кососимметричности матрицы  $\mathbf{C}$ .

Тогда условие устойчивости положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$  заключается в выполнении равенства

$$(\mathbf{B}\xi, \xi) \leq 0, \quad (15)$$

на всех векторах  $\xi \in \mathbb{R}^n$  для которых

$$(\xi, \mathbf{I}) = 0, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n. \quad (16)$$

Таким образом, все собственные значения симметрической матрицы  $\mathbf{B}$  должны быть неположительны на  $(n - 1)$ -мерном подпространстве, заданном равенством (16).

Если  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$ , например,  $\bar{u}_1 = 0$ ,  $\bar{\mathbf{u}}' = (\bar{u}_2, \bar{u}_3, \dots, \bar{u}_n)$  и  $\bar{\mathbf{u}}'$  является внутренней точкой соответствующего симплекса  $S_{n-1} = \left\{ u_i : \sum_{i=2}^n u_i = 1 \right\}$ , то используя функцию  $V$  с  $i = \overline{2, n}$  можно получить условие устойчивости этого положения равновесия, аналогичное условиям (15), (16). Отметим, что во многих случаях является более важным убедиться, что положение равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$  является неустойчивым.

Метод решения задачи поиска собственных значений матрицы на множестве, заданном равенством (16) был предложен М. Г. Крейном<sup>27</sup> и изложен в монографии [27].

В случае матриц циклического вида, всегда существует собственное значение  $\lambda_1$  и соответствующий собственный вектор с координатами  $(1, 1, \dots, 1)$ . В силу свойств ортогональности собственных векторов симметрической матрицы, этот вектор ортогонален всем остальным собственным векторам этой матрицы. Поэтому свойство неположительности формы  $(\mathbf{B}\xi, \xi)$  на множестве (16) определяется знаками остальных собственных значений  $\lambda_2, \lambda_3, \dots, \lambda_n$ .

---

<sup>27</sup>Шилов Г. Е. Математический анализ. Конечномерные линейные пространства. 1969. Москва: Наука

### 0.3 Эволюционные постулаты Ч. Дарвина и свойства гиперцикла

Теория эволюции биологических видов была предложена Ч. Дарвином [1]. В этой работе сформулирована основная триада эволюционного процесса: *наследственность — изменчивость — естественный отбор*. Эти постулаты совместно с другими дополнительными принципами образуют основу современной теории эволюции, несмотря на все основополагающие открытия последних веков. Поскольку мы рассматриваем математические модели эволюционных процессов, необходимо точно определить, что именно служит описанием наследственности, изменчивости и естественного отбора в наших моделях.

Наследственность, как должно быть понятно из предыдущего обсуждения, формализуется в общем виде репликаторного уравнения

$$\frac{\dot{u}_i}{u_i} = g_i(\mathbf{u}) - f(t),$$

где справа стоит разность приспособленности  $i$ -го вида и средней приспособленности популяции.

Уже неоднократно упоминавшийся термин *приспособленность* — это математическая формализация в наших моделях естественного отбора. В самом простом случае независимой репликации — приспособленности постоянны, а в общем случае они представляют собой сложную функцию структуры популяции.

Изменчивость достаточно часто задается в виде явных параметров, которые описывают вероятность изменения вида с номером  $i$  в вид с номером  $j$ . Обычно эти параметры называются параметрами *мутаций* или *мутационным ландшафтом*. В других случаях, изменчивость является внутренним свойством моделей. В частности, как будет показано позднее, изменчивость неявным образом встроена в модель гиперцикла.

В дополнение к трем приведенным постулатам эволюции Дарвина, добавим, что нас будут интересовать модели, которые в эволюционном смысле, мы могли бы назвать *невырожденными*. Под этим термином, мы будем понимать такие репликаторные системы, в которых со временем не происходит вырождения ни одного из видов (в некотором смысле, система сама поддерживает свою сложность). В англоязычной литературе также используются термины

*permanent* и *persistent* [24]. Математическая формулировка этого свойства заключается в следующем.

**Определение 1.** Репликаторная система (5) называется невырожденной, если для любых начальных данных системы  $u_i^0, i = \overline{1, n}, \mathbf{u}_0 \in \text{int}S_n$ , существует  $\delta_0 > 0$ , такое что

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} u_i(t) \geq \delta_0 > 0, \quad i = \overline{1, n}$$

Иными словами, система является невырожденной, если граница симплекса “отталкивает” траектории системы.

Известно, что в процессе эволюции многие виды исчезли, поэтому для биологических систем условие невырожденности нельзя считать абсолютно необходимым. С другой стороны, исчезновение видов нарушает биоразнообразие, что также нежелательно. Поэтому, во многих вопросах, мы будем требовать от наших репликаторных уравнений невырожденности в смысле приведенного выше определения.

Замечательный факт состоит в том, что система гиперцикла невырожденна. Для доказательства этого воспользуемся следующим результатом<sup>28</sup> [28].

**Теорема 1.** Репликаторная система (5) является невырожденной, если существует такой элемент  $\mathbf{p} \in \text{int}S_n$ , что выполняется условие

$$\left( \mathbf{p}, \mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} \right) > \left( \bar{\mathbf{u}}, \mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} \right)$$

для всех неподвижных точек  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$  системы (5).

Доказательство этого утверждения основывается на следующих соображениях. Если на границе симплекса имеются неподвижные точки системы, которые характеризуются наличием траекторий, входящих в эту точку, то система будет вырожденной. Рассмотрим произвольную точку  $\mathbf{p} \in \text{int}S_n$  и функцию  $\mathbf{v}(t) = \left( \mathbf{u}(t), \mathbf{p} \right)$ . Тогда

$$\dot{\mathbf{v}} = \left( \dot{\mathbf{u}}(t), \mathbf{p} \right) = \sum_{i=1}^n \left( \mathbf{A}\mathbf{u} \right)_i p_i - f(t) = |\dot{\mathbf{u}}(t)| |\mathbf{p}| \cos \left( \widehat{\dot{\mathbf{u}}(t), \mathbf{p}} \right) = f(t) = \left( \mathbf{A}\mathbf{u}, \mathbf{u} \right).$$

---

<sup>28</sup>Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary Games and Population Dynamics. 2003. Cambridge University Press

Если  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$  является неподвижной точкой системы и  $\dot{\mathbf{v}}(\bar{\mathbf{u}}) \leq 0$ , то фазовая траектория образует с вектором  $\mathbf{p} \in \text{int}S_n$  “тупой угол” и, следовательно, входит в точку  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$ . В противном случае, движение по этой траектории будет происходить внутрь симплекса  $S_n$  и точка  $\bar{\mathbf{u}}$  будет являться репеллером. Приведённые рассуждения не являются точным математическим доказательством теоремы 1, которое можно найти в [28].

Воспользуемся результатами теоремы 1 для доказательства невырожденности системы гиперцикла. Как и ранее для этой цели достаточно воспользоваться эквивалентной системой (10).

Пусть  $\mathbf{p} = (n^{-1}, n^{-1}, \dots, n^{-1})$ . Все положения равновесия системы (10) определяются равенствами

$$\bar{u}_i (\bar{u}_{i-1} - \bar{f}(\bar{\mathbf{u}})) = 0, \quad i = \overline{1, n}, \quad \bar{u}_0 = \bar{u}_n \quad \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}) = \sum_{i=1}^n \bar{u}_i \bar{u}_{i-1}.$$

Если, например,  $\bar{u}_1 = 0$ , но  $\bar{u}_2 \neq 0$ , то из этого следует, что

$$\bar{f}(\bar{\mathbf{u}}) = 0, \quad \bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n.$$

Поэтому все положения равновесия сосредоточены на множестве  $\bar{f}(\bar{\mathbf{u}}) = 0$  при  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{bd}S_n$ . Это означает, что по крайней мере одна компонента такого вектора должна быть отлична от нуля. Матрица  $\mathbf{A}$  системы (10) имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{pmatrix},$$

поэтому  $\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} = (\bar{u}_n, \bar{u}_1, \dots, \bar{u}_{n-1})$  и, следовательно,  $(\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}}, \mathbf{p}) > 0$  в то время как  $\bar{f}(\bar{\mathbf{u}}) = 0$ . Что и требовалось доказать.

**Следствие 1.** Пусть  $\mathbf{u}(t) = (u_1(t), u_2(t), \dots, u_n(t))$  — решение системы (8) с начальными условиями  $u_i(0) = u_i^0 > 0, i = \overline{1, n}$ . Тогда координаты положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$  определяются равенствами

$$\bar{u}_i = \lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{1}{T} \int_0^T u_i(t) dt.$$

**Доказательство.** Запишем систему (8) в виде

$$\frac{\dot{u}_i}{u_i} = (\mathbf{A}\mathbf{u})_i - f(t)$$

и проинтегрируем это равенство от нуля до  $T$ , предварительно разделив его на величину  $T$ . С учётом свойства невырожденности системы, получим, что

$$\lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{\ln u_i(T) - \ln u_i^0}{T} = 0.$$

Поэтому

$$(\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}})_i = \lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{1}{T} \int_0^T f(t) dt = (\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}}, \bar{\mathbf{u}}) = \bar{f}, \quad i = \overline{1, n}.$$

Следовательно,  $\bar{\mathbf{u}} \in S_n$  является решением уравнений  $(\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}})_i = \bar{f}, i = \overline{1, n}$ , которые определяют стационарное положение системы. ■

На самом деле система гиперциклической репликации обладает более сильным свойством, чем свойство невырожденности. При  $n \geq 5$  в системе возникает устойчивый предельный цикл, т.е. замкнутая траектория в окрестности которой нет других замкнутых кривых и к которой стремятся все остальные траектории системы при  $t \rightarrow +\infty$  [20]. Доказательство этого утверждения основано на использовании более общего результата<sup>29</sup> [29], касающегося систем вида  $\dot{u}_i = f_i(u_i, u_{i-1}), i = \overline{1, n}$  со специальными ограничениями на поведение функций  $f_i(u_i, u_{i-1})$ . Условия существования предельного цикла для динамических систем на плоскости сформулированы в известной теореме Пуанкаре - Бендиксона и часто, в конкретных случаях, проверка этих условий представляет достаточно сложную задачу. В то время, как в случае системы гиперциклической репликации на симплексе гарантируется существование предельного цикла для произвольной размерности  $n \geq 5$ .

Покажем, что системе гиперцикла внутренне присуще свойство изменчивости. Введём следующее определение.

**Определение 2.** Будем говорить, что строка с номером  $i$  матрицы  $\mathbf{A}$  строго доминируется строкой с номером  $j$  этой матрицы, если

$$(\mathbf{A}\mathbf{u})_i < (\mathbf{A}\mathbf{u})_j, \quad \forall \mathbf{u} \in S_n.$$

---

<sup>29</sup>Mallet-Paret J., Smith H. L. The Poincare-Bendixson theorem for monotone cyclic feedback systems. 1990. J. of Dyn. and Diff. Eq. N 2. P. 367-421

Справедливо следующее утверждение.

**Утверждение 2.** Если  $i$ -я строка строго доминируется  $j$ -ой строкой репликаторной системы (5), то  $u_i(t) \rightarrow 0, t \rightarrow +\infty$ .

**Доказательство.** Умножим  $i$ -ое уравнение системы (5) на  $u_j(t)$  и вычтем  $j$ -ое уравнение, умноженное на  $u_i(t)$ , тогда

$$\begin{aligned} \dot{u}_i(t)u_j(t) - \dot{u}_j(t)u_i(t) &= u_i(t)u_j(t) \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_i - u_i(t)u_j(t)f(t) - \\ &- u_i(t)u_j(t) \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_j + u_i(t)u_j(t)f(t) = u_i(t)u_j(t) \left( \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_i - \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_j \right). \end{aligned}$$

Далее разделим обе части равенства на  $u_j^2(t)$ .

$$\frac{\dot{u}_i(t)u_j(t) - \dot{u}_j(t)u_i(t)}{u_j^2(t)} = \left( \frac{u_i(t)}{u_j(t)} \right) = \left( \frac{u_i(t)}{u_j(t)} \right) \left( \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_i - \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_j \right).$$

Если  $\left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_i < \left( \mathbf{A}\mathbf{u}(t) \right)_j, \forall u \in S_n$ , то  $\frac{u_i(t)}{u_j(t)} \rightarrow 0, t \rightarrow +\infty$ . Так как  $\mathbf{u}(t) \in S_n$ , то это возможно, если только  $u_i(t) \rightarrow 0, t \rightarrow +\infty$ . ■

Рассмотрим гиперцикл, граф которого представлен на рис. 4. От обычного графа гиперцикла, представленный на рис. 4 граф отличается тем, что имеются две ветви катализа первого вида: посредством вида с номером  $n$  и вида с номером  $n+1$ , причём интенсивности этого процесса различны и определяются коэффициентами  $k_1, k_n$  и  $\bar{k}_1, \bar{k}_n$  соответственно. Матрица  $\mathbf{A}$  системы имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & k_1 & \bar{k}_1 \\ k_2 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_3 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & k_n & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \bar{k}_n & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (17)$$

В зависимости от того, какой из коэффициентов  $k_n$  или  $\bar{k}_n$  оказывается больше, последние строки матрицы  $\mathbf{A}$  будут доминированными. Вид с номером  $n$  будет вымирать, если  $k_n < \bar{k}_n$ , и наоборот, данный вид выживает, а вымирает вид с номером  $n+1$ , если  $k_n > \bar{k}_n$ . Причём выживание этих видов не зависит от соотношения между коэффициентами  $k_1$  и  $\bar{k}_1$ .



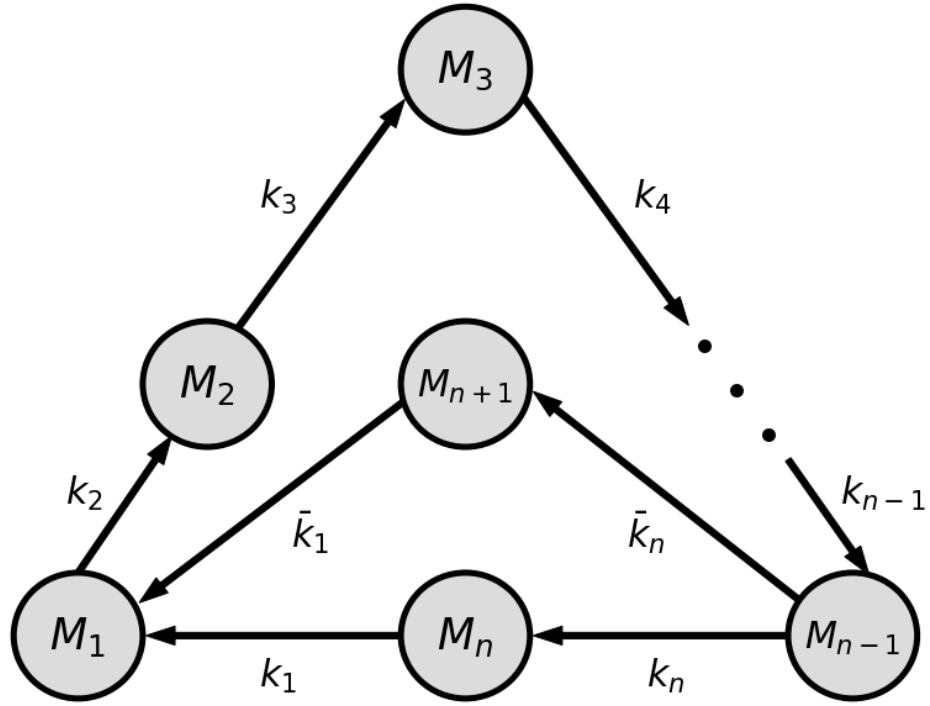


Рис. 4 — Граф, описывающий гиперциклическую репликацию с матрицей (17)

Таким образом, если в процессе эволюции появляется вид с “лучшими” свойствами ( $\bar{k}_n > k_n$ ), то в гиперцикле с двумя ветвями катализа происходит отбор лишь одной ветви. Это означает наличие способности системы гиперцикла к изменениям, в результате которых в систему способны включаться виды с “лучшими” свойствами и отбрасываются виды с “худшими” свойствами. Легко видеть, что при реализации такого процесса средняя приспособленность системы может только возрастать.

Рассмотрим теперь как в системе гиперциклической репликации происходит естественный отбор между отдельными гиперциклами имеющими общую функцию средней приспособленности. Пусть имеется система, состоящая из двух гиперциклов, пример графа которой представлен на рисунке 5. Матрица  $\mathbf{A}$  системы имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 & 0 & 0 \\ k_2 & 0 & 0 & 0 & \bar{k}_2 \\ 0 & k_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & k_5 & 0 \end{pmatrix}. \quad (18)$$

Используя теорему о доминировании строк, легко видеть, что поведение системы зависит от соотношения коэффициентов  $k_3$  и  $k_4$ . Если  $k_3 > k_4$ , то четвёртый вид вымирает, что в свою очередь влечёт за собой вымирание всех остальных

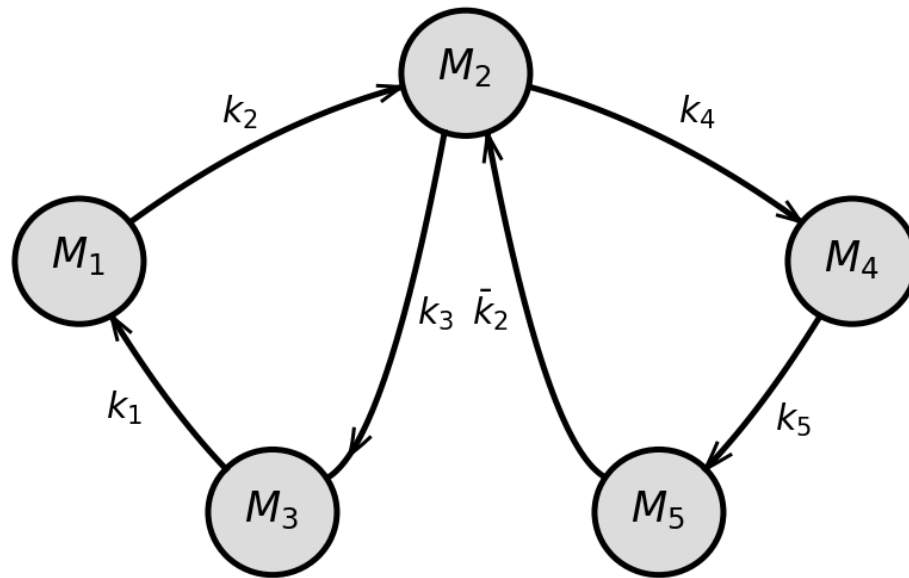


Рис. 5 — Граф, описывающий гиперциклическую репликацию с матрицей (18)

видов этого гиперцикла 2 — 4 — 5. В противном случае, вымирает гиперцикл 1 — 2 — 3. Таким образом, если в одном объеме с общей функцией средней приспособленности существует несколько гиперциклов, то выживает только один.

Этот вывод сохраняется и в общем случае для произвольного числа гиперциклов, не имеющих общих вершин, с общим средним фитнесом. Доказательство этого утверждения основывается на том, что взаимодействие различных гиперциклов можно описать с помощью автокаталитической репликаторной системы, где каждый вид представлен одним из гиперциклов. Из этих результатов следует, что в зависимости от начальных данных может выжить лишь один из гиперциклов [21]. То есть два отдельных гиперцикла не могут сосуществовать, но один гиперцикл может быть приемником другого и при этом унаследует некоторые черты предшественника. Такая эволюция соответствует процессу, в котором нет ответвлений и находится в согласии с гипотезой о возможной предбиологической эволюции некоего общего признака, который мог последовательно развиваться в сложную самовоспроизводящуюся макромолекулу, подобную макромолекуле РНК.

К сожалению, в этой картине имеется один, но очень существенный недостаток. Если в систему гиперциклической репликации, основанной на принципе взаимопомощи (альтруизма), включается вид, который пользуясь ресурсами системы стремится увеличить свою численность и ничего не отдаёт взамен (эгоист), то, как правило, система погибает.

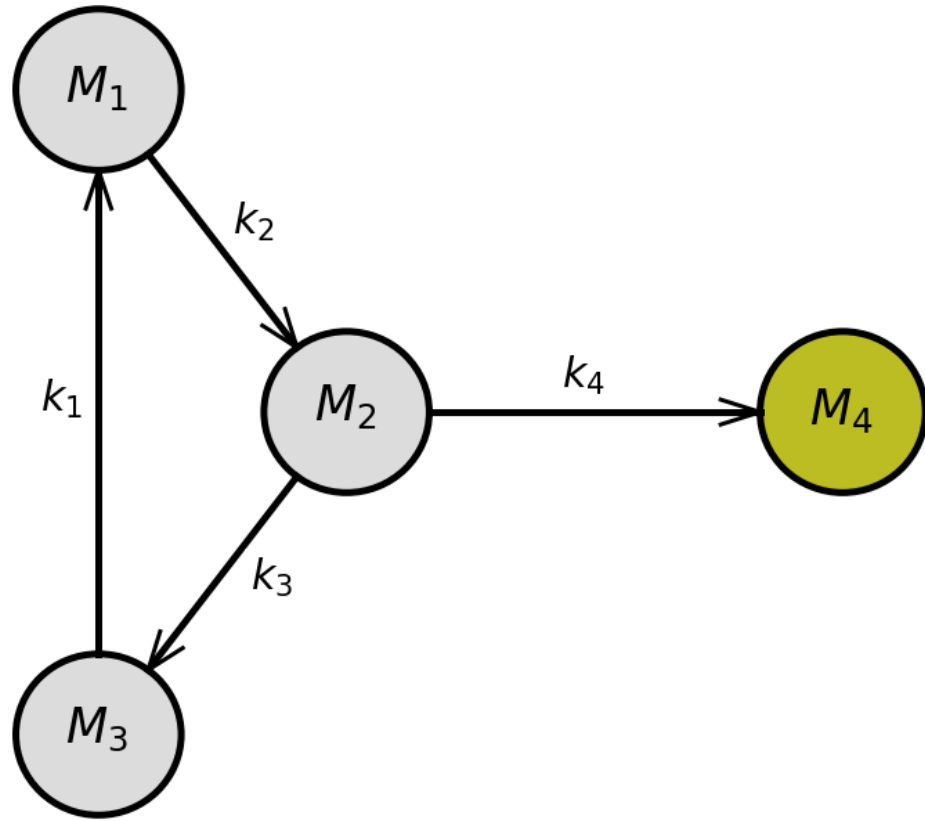


Рис. 6 — Граф, описывающий взаимодействие гиперцикла 3-го порядка с паразитом.

Проиллюстрируем это явление на простом примере. Рассмотрим систему, граф которой изображён на рис 6. Система представляет гиперцикл 1 – 2 – 3 и вид с номером 4, который катализируется с помощью вида с номером 2.

Матрица  $\mathbf{A}$  системы имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & k_1 & 0 \\ k_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & k_3 & 0 & 0 \\ 0 & k_4 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Матрица  $\mathbf{A}$  необратима, что исключает существование положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$ . Следовательно, все четыре вида не могут устойчиво сосуществовать без вырождения. Если  $k_3 > k_4$ , то четвёртый вид вымирает и гиперцикл 1 – 2 – 3 выживает. Если же  $k_3 < k_4$ , то вымирает третий вид, а вместе с ним и остальные виды гиперцикла 1 – 2 – 3.

Далее будет показано, что этот недостаток системы гиперцикла может быть устранён, если допустить возможность эволюционного изменения элементов исходной матрицы  $\mathbf{A}$ .

## 0.4 Основная теорема естественного отбора

В 1930 году Р. Фишером [23] была сформулирована, так называемая основная теорема естественного отбора, положившая начало применению экстремальных принципов в теории биологической эволюции видов:

*“The rate of increase in fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at the time.”*

Следует отметить, что идея рассматривать величину средней приспособленности в качестве критерия эволюционной адаптации принадлежит С. Райту<sup>30,31</sup> [30, 31].

Заметим, что Фишер не привязывал свою теорему к какой - либо определённой репликаторной системе, к тому же, прямо нигде им не конкретизировалось понятие “genetic variance in fitness”. Поэтому, несмотря на сложившийся в научной литературе термин “теорема”, утверждение Фишера не имеет строгого математического обоснования и, скорее, может рассматриваться в виде дополнительного постулата к общей теории эволюции. Тем не менее, теорема Р. Фишера широко используется как в исследованиях по теоретической биологии, так и в многочисленных исследованиях по математической биологии из которых отметим работы Д. Ф. Кроу<sup>32</sup> [32], У. Дикмана<sup>33</sup> и др. [33], У. Д. Эванса<sup>34</sup> [34] и А. Графена<sup>35</sup> [35].

---

<sup>30</sup>Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. 1932. Proc. Sixth Internat. Congress Genetics. P. 356–366

<sup>31</sup>Wright S. The genetical theory of natural selection: a review. 1930. Journal of Heredity. N 21(8) P. 349–356

<sup>32</sup>Crow J. F. Here’s to Fisher, additive genetic variance, and the fundamental theorem of natural selection. 2002. Evolution. N 56. P. 1313–1316

<sup>33</sup>Dieckmann U., Doebeli M., Metz J. A. J., Tautz D. Adaptive speciation. 2004. Cambridge University Press

<sup>34</sup>Ewens W. J. Mathematical population genetics: I. Theoretical introduction. 2004. Berlin: Springer - Verlag

<sup>35</sup>Grafen A. Fisher the evolutionary biologist. The statistician. 2003. N 52. P. 319–329

Подробную историю развития принципа максимизации фитнеса в популяционной генетике можно найти в работе<sup>36</sup> [36].

Если остановиться на рассмотрении репликаторных моделей, заданных в виде (5) и отождествить средний фитнес с функцией  $f(\mathbf{u})$ , то, как показано в работе<sup>37</sup> [37], теорема Фишера выполняется, если матрица, описывающая взаимодействие видов является симметрической, то есть в случае диплоидной популяции. Обычно понятие “genetic variance in fitness” отождествляется с функцией среднего значения фитнеса (приспособленности). Заметим, что многие авторы считают, что в общем случае, эти понятия не тождественны<sup>38</sup>.

В теоретической биологии широко используется визуальное представление ландшафта средней приспособленности (фитнеса) в виде стационарного геометрического объекта, состоящего из возвышенностей и впадин, а сам процесс эволюции видов отмечается траекторией, которая, несмотря на временное снижение, через перевалы устремляется к одной из вершин этого ландшафта (см. рис. 7, взятые из работ<sup>39,40</sup> [39], [40]). С позиции математики, теорема Фишера постулирует существование функции ляпуновского типа, которая монотонно возрастает на траекториях системы в процессе временной эволюционной адаптации. Однако, такую функцию удаётся построить лишь в отдельных частных случаях, например, когда репликаторная система имеет единственное устойчивое положение равновесия. Поэтому, как уже отмечалось ранее, функция  $f(\mathbf{u})$ , которая определяет средний фитнес репликаторной системы (5), соответствует требованиям теоремы Фишера лишь в случае симметрической матрицы  $\mathbf{A}$ . Вопрос о существовании и не существовании общих законов биологии, которые могут быть выражены в терминах “точных” естественных наук (математика, физика, химия) является центральным для многих выдающихся исследова-

<sup>36</sup>Grodwohl J. B. “The Theory was Beautiful Indeed”: Rise, Fall and Circulation of Maximizing Methods in Population Genetics (1930 – 1980). 2017. Journal of the History of Biology. N 50(3). DOI:10.1007/s10739-016-9449-4

<sup>37</sup>Bratus A. S., Novozhilov A. S., Semenov Y. S. Adaptive fitness landscape for replication systems: to maximize or not maximize. 2018. Mathematical modelling of natural phenomena. N 13(3). P. 25

<sup>38</sup>Ao P. Laws in Darwinian evolutionary theory. 2005. Physics of Life Reviews 2. P. 117–156

<sup>39</sup>Poelwijk Frank J., et al. Empirical fitness landscapes reveal accessible evolutionary paths. 2007. Nature. N 445(7126) P. 383

<sup>40</sup>Pesce D., Lehman N., J. Arjan G. M. de Visser Sex in a Test Tube: Testing the Benefits of In Vitro Recombination. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2016. N 371(1706)

ний<sup>41,42,43,44,45</sup> [34, 41, 42, 43, 44, 45, 31]. Как правило, в этих исследованиях полагается, что ландшафт приспособленности фиксирован в течение эволюционного изменения системы во времени, вплоть до достижения предельного состояния.

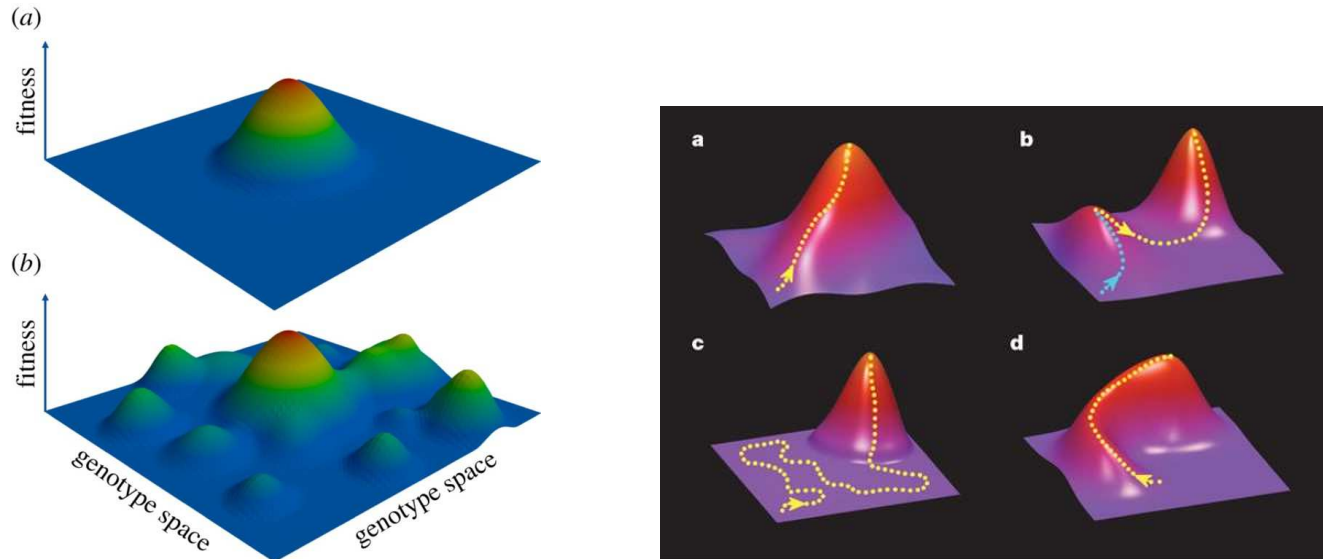


Рис. 7 — Визуальное представление ландшафта средней приспособленности.

Ситуация в корне меняется, если рассмотреть способность к адаптивному изменению самого ландшафта приспособленности (поверхности фитнеса), который может реализоваться из некоторого априорно заданного множества допустимых ландшафтов [A — G]. При этом возникает естественный вопрос о способе, которым может реализоваться этот процесс. Основной гипотезой предлагаемой математической модели является предположение о том, что время, в течение которого происходит адаптация (изменение) ландшафта приспособленности должно быть во много раз более медленным, чем время, которое описывает активную динамику системы вплоть до момента её выхода в стационарное состояние. Другими словами, мы полагаем, что эволюция системы может происходить в специальном времени, которое не совпадает со временем активной динамики системы.

<sup>41</sup>Burger R. The mathematical theory of selection, recombination and mutation. 2000. New - York: John Wiley

<sup>42</sup>Gavrilets S. Fitness landscape and the origin of species. 2004. Princeton Univ. Press

<sup>43</sup>Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. 1983. Cambridge Univ. Press

<sup>44</sup>Rice S. H. Evolutionary theory: mathematical and conceptual foundations. 2004. Sinauer Associates

<sup>45</sup>Stewart I. Self - organization in evolution: a mathematical perspective. 2003. Phil. Trans. R Soc. London. N 361 P. 1101–1123

Из этого предположения следует, что процесс эволюционной адаптации может быть описан не только уравнениями динамики, но и с помощью уравнений стационарного состояния, все элементы которого зависят от некоторого параметра  $\tau$ , который будем называть *эволюционным параметром* или *эволюционным временем*.

Другой важной гипотезой предложенного процесса служит положение о том, что изменения ландшафта приспособленности происходят на некотором допустимом множестве ландшафтов приспособленности. Иными словами, ландшафт приспособленности в процессе изменения эволюционного времени не является фиксированным.

И, наконец, третьей важной гипотезой предложенного процесса является положение о том, что критерием успеха эволюционной адаптации является рост функции средней приспособленности (фитнеса) в процессе изменения эволюционного времени. Иначе говоря, при сделанных предположениях задача об эволюционной адаптации репликаторной системы сводится к применению основной теоремы Р. Фишера о естественном отборе в положении равновесия на множестве допустимых ландшафтов в процессе изменения эволюционного времени. Отметим, что подобный подход оправдан лишь в случае невырожденных (перманентных) репликаторных систем.

Предложенный метод адаптивного изменения ландшафта приспособленности далее будет применяться к различным типам репликаторных систем: гиперциклу [A, D, E, F, G], двукратному гиперциклу [B, C], в котором репликация каждого вида происходит последовательно с помощью двух предыдущих видов в замкнутом цикле, а также двум другим репликаторным системам специального вида: “муравейник” и сети РНК молекул [C, D, G].

Центральное место в работе занимает репликаторная система *гиперцикла*, граф состояний которой ранее был представлен на рис. 2 в части 0.2.

$$\begin{aligned} \frac{du_i}{dt} &= u_i(t)(k_i u_{i-1}(t) - f(t)), \quad i = \overline{1, n}, \quad \mathbf{u} \in S_n, \\ f(t) &= \sum_{i=1}^n k_i u_i(t) u_{i-1}(t), \quad u_0(t) = u_n(t). \end{aligned}$$

В этой системе репликация каждого вида происходит с помощью предыдущего вида в замкнутой цепи. Эта модель возникла в работах М. Эйгена и П. Шустера в попытке ответить на следующий вопрос:

*“Почему существуют миллионы видов животных и растений, несмотря на то, что молекулярный аппарат клетки в своей основе одинаков: один универсальный код и макромолекулы определенной структуры?”*

С этой целью, Эйгеном и Шустером была выдвинута гипотеза о существовании предбиологической эволюции, в результате которой могла появиться эта универсальная макромолекула, которая предшествовала эволюции всех видов, как макрообъектов биологии. В результате такой эволюции могла возникнуть макромолекула, являющаяся предком макромолекулы РНК.

Долгая история исследования гиперциклических систем выявила, что они обладают рядом замечательных свойств, присущих биологическим системам, удовлетворяющим дарвинской триаде: наследственность, изменчивость и борьба за существование. Первое из указанных свойств обеспечивается свойством перманентности гиперцикла<sup>46</sup> [46]: при ненулевых начальных данных в процессе динамики ни одна из макромолекул гиперцикла не исчезает. Кроме того, фазовые траектории системы при размерности  $n \geq 5$  сходятся к устойчивому предельному циклу. Второе свойство следует из адаптивности гиперцикла, заключающейся в возможности замены одного из элементов гиперцикла любым мутантом, который адаптирован к условиям среды лучше, чем другие элементы системы. В этом случае средняя приспособленность системы может только возрасти. И, наконец, третье свойство дарвинской триады является следствием того факта, что в динамической системе состоящей из ряда гиперциклов выживает лишь один [46].

Все это позволяет рассматривать гиперциклические системы в качестве подходящей математической модели для описания предбиологической эволюции. Однако существует значительное препятствие для распространения данной теории. Это существование, так называемых “паразитов” — макромолекул, которые пользуясь альтруизмом макромолекул гиперцикла получают бесплатное питание за их счет, при этом ничего не отдавая взамен. В итоге, это приводит к полному разрушению системы [14].

---

<sup>46</sup>Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary Games and Population Dynamics. 1988. Cambridge University Press, Cambridge



## Цель работы и основные результаты

**Целью** данной работы является:

- Построение математической модели эволюционной адаптации невырожденных (перманентных) репликаторных систем на основе модели гиперцикла М. Эйгена и постулата фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера с целью максимизации величины средней приспособленности (фитнеса) системы на множестве допустимых ландшафтов приспособленности в процессе изменения эволюционного времени.
- Развитие и применение предложенного подхода к различным типам репликаторных систем: гиперциклу, двукратному гиперциклу, в котором репликация каждого вида происходит последовательно с помощью двух предыдущих видов в замкнутом цикле, а также к системе специального вида — сети РНК молекул.

Для достижения поставленной цели были решены следующие **задачи**:

1. Построена математическая модель эволюционной адаптации ландшафта приспособленности невырожденных репликаторных систем, в результате применения которой, обеспечивается рост величины средней приспособленности (фитнеса) системы.
2. Построена математическая модель эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем в условиях присоединения к этому процессу новых видов в случайные моменты эволюционного времени.
3. Исследован процесс эволюционной адаптации различных типов репликаторных систем: гиперцикла, двукратного гиперцикла, а также системы специального вида — сети РНК молекул.
4. Разработан комплекс программ для численного моделирования, позволяющий эффективно реализовать процесс эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем.

**Научная новизна:**

1. Для описания процесса эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем применена гипотеза о том, что время, в течение которого происходит адаптация является во много раз более медленным, чем время, которое описывает активную динамику системы вплоть до ее выхода в стационарное состояние.

2. Исследовано изменение ландшафта приспособленности в эволюционном времени на некотором допустимом множестве ландшафтов приспособленности.
3. Впервые рассмотрена задача эволюционной адаптации репликаторных систем в условиях присоединения к этому процессу новых видов в случайные моменты эволюционного времени.
4. Исследован процесс эволюционной адаптации, так называемых бигиперциклических систем, в которых репликация каждого вида происходит с помощью двух предыдущих видов в замкнутой цепи.

**Теоретическая значимость** Полученные результаты вносят вклад в развитие, так называемой теории предбиологической эволюции, предложенной М. Эйгеном. Эти результаты доказывают, что в результате предложенного эволюционного процесса репликаторная система становится резистентной к воздействию паразитических макромолекул. Ранее факт неустойчивости репликаторных систем к воздействию макромолекул - паразитов представлял основное препятствие в развитии этой теории.

**Практическая значимость** Полученные результаты могут быть применены в изучении эволюционной адаптации сложных систем. Разработанная математическая модель и комплексы программ могут быть использованы в задачах прогнозирования эволюционного изменения вирусов и болезнетворных бактерий.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность проведенных исследований подтверждается внутренней проверкой полученных теоретических и численных результатов в соответствии с законами динамики функционирования репликаторных систем.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Математическая модель эволюционной адаптации невырожденных (перманентных) репликаторных систем.
2. Математическая модель эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем в условиях присоединения к системе новых видов.
3. Результат реализации предложенного процесса эволюционной адаптации: возникновение репликаторных систем, устойчивых по отношению к воздействию паразитических видов, от воздействия которых эти системы погибали до начала процесса эволюционного изменения.

4. Численный метод, позволяющий эффективно исследовать процесс эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем, реализованный с помощью комплекса компьютерных программ, написанных на языке программирования C++.

**Апробация работы.** Основные результаты работы докладывались на:

- научной конференции “Тихоновские чтения 2017” (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, 23 - 27 октября 2017 г.)
- научной конференции “Ломоносовские чтения 2018” (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, 16 - 27 апреля 2018 г.)
- международной научной конференции “Математическая биология и биоинформатика” (Москва, Пушкино, 2018 г.)
- международной научной конференции “Evolving life: the evolution with trade-offs, frustration in selection and growing complexity” (Yerevan, Armenia, March 29 - April 3, 2019)
- научной конференции “Ломоносовские чтения 2019” (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, 15 - 25 апреля 2019 г.)
- научный семинар “Спектральная теория дифференциальных операторов” под руководством ректора МГУ им. М. В. Ломоносова, академика РАН, профессора В. А. Садовниченко (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, 24 апреля 2019 г.)
- международной научной конференции, посвященной 80-летию академика В. А. Садовниченко “Современные проблемы математики и механики” (Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, 13 - 15 мая 2019 г.)
- международной научной конференции “Математическое моделирование в биомедицине” (Москва, РУДН, 30 сентября - 4 октября 2019 г.)
- 19th International Symposium on Mathematical and Computational Biology: BIOMAT 2019 (Szeged, Hungary, 21 - 25 october 2019)
- III International Seminar dedicated to the 75th anniversary of Academician A. I. Subbotin. “Control Theory and Theory of Generalized Solutions of Hamilton–Jacobi Equations” (Екатеринбург, 26 - 30 октября 2020 г.)
- общероссийском семинаре “Информатика, управление и системный анализ” (23 марта 2021 г.)
- научном интернет — семинаре “Актуальные проблемы прикладной математики” (Новосибирский университет, 17 сентября 2021 г.)

**Личный вклад.** Личный вклад автора состоит в разработке, построении и исследовании математических моделей эволюции невырожденных репликаторных систем [A — G], представленных в первых четырех главах диссертации, разработке численного метода решения соответствующих систем уравнений и его программной реализации, описанной в приложении, а также в развитии и применении предложенного подхода к различным типам репликаторных систем: гиперциклу [A, D, E, F, G], двукратному гиперциклу [B, C] и сети РНК молекул [C, G]. В работах [B, C] автором проведено моделирование процесса эволюционной адаптации гиперциклической системы в условиях, когда в систему в случайные моменты времени могут быть добавлены новые элементы.

**Публикации.** Основные результаты по теме диссертации указаны в разделе **Публикации по теме диссертации** и изложены в 7 печатных изданиях, из них 4 — в рецензируемых научных журналах, индексируемых международными базами цитирования Web of Science, Scopus и RSCI<sup>47,48,49,50</sup> [A, B, C, D] и 3 — в тезисах докладов<sup>51,52,53</sup> [E, F, G].,

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения и приложения. Полный объем диссертации 119 страниц текста с 37 рисунками. Список литературы содержит 51 наименование.

---

<sup>47</sup>Bratus A., Drozhzhin S., Yakushkina T. On the evolution of hypercycles. *Mathematical Biosciences*. 2018. N 306. P. 119–125

<sup>48</sup>Bratus A., Drozhzhin S., Yakushkina T. Evolutionary Adaptation of the Permanent Replicator System. *Trends in Biomathematics, Modelling Cells, Flows, Epidemics and Environment*. BIOMAT. Springer. 2019. P. 1–7

<sup>49</sup>Drozhzhin S., Bratus A., Yakushkina T. Fitness Optimization and Evolution of Permanent Replicator Systems. *Journal of Mathematical Biology*. 2021. N 3(82). P. 1–26. Работа поддержана грантом РФФ 19-11-00008 и Министерством науки и высшего образования РФ 075-15-2019-1621

<sup>50</sup>Дрожжин С. В., Братусь А. С. Математическая модель эволюции репликаторных систем. *Вестник Московского университета. Серия 15. Вычислительная математика и кибернетика*. 2018. N 3. С. 36а–41

<sup>51</sup>Bratus A., Yakushkina T., Drozhzhin S., Samokhin I. Mathematical Models of Evolution for Replicator Systems: Fitness Landscape Adaptation. *Proceedings of the International Conference “Mathematical Biology and Bioinformatics”*. IMPB RAS - Branch of KIAM RAS. 2018. N 7. P. e71.1–e71.4

<sup>52</sup>А. С. Братусь, С. В. Дрожжин. Математические модели эволюции репликаторных систем. *Современные проблемы математики и механики. Материалы международной конференции посвященной 80-летию академика В. А. Садовниченко*. Макс Пресс, Москва. 2019. Том N 2. С. 637–640

<sup>53</sup>А. С. Братусь, С. В. Дрожжин, Т. С. Якушкина. Экстремальные принципы эволюционной адаптации в математических моделях репликаторных систем. *Теория управления и теория обобщенных решений уравнений Гамильтона-Якоби. Материалы III международного семинара, посвященного 75-летию академика А. И. Субботина*. Екатеринбург: ИММ УрО РАН. 2020. С. 117–119

## Глава 1. Математическая модель эволюции системы гиперцикла

Первая глава посвящена построению и исследованию модели эволюционной адаптации невырожденных репликаторных систем [A, D, E, F, G]. В первой части данной главы описывается модель эволюционной адаптации для случая репликаторной системы общего вида (5). Во второй части показывается как исходная задача максимизации фитнеса на интервале эволюционного времени  $\Delta\tau$  сводится к задаче линейного программирования. В третьей части главы представлен алгоритм численного метода реализации процесса эволюционной адаптации, а также описаны дополнительные условия на вариацию компонент неподвижной точки, которые гарантируют сохранение системой свойства перманентности. В четвертой части выводятся необходимое и достаточное условия максимума функции средней приспособленности при заданных ограничениях на возможное множество ландшафтов приспособленности. И в заключительной части показаны численные результаты эволюционного процесса, на примере гиперциклической системы. После этого приводится краткое резюме первой главы.

### 1.1 Модель эволюционной адаптации

Продолжая рассуждения приведенные в части 0.4, опишем возможное множество ландшафтов приспособленности, которое может принимать функция  $f(\mathbf{u}(t))$  для случая репликаторной системы общего вида (5). Данное множество будем описывать с помощью совокупности матриц  $\mathbf{A}(\tau)$ , все элементы которых зависят гладким образом от значения эволюционного параметра  $\tau \geq 0$ , причём сферическая норма матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  остаётся ограниченной при всех  $\tau \geq 0$ :

$$\mathcal{M} = \left\{ \mathbf{A}(\tau) = (a_{ij})_{i,j=1}^n : \sum_{i,j=1}^n a_{ij}^2(\tau) \leq Q^2 = \text{const} > 0 \right\}. \quad (1.1)$$

Стационарное положение равновесия (необязательно устойчивое) описывается системой линейных уравнений:

$$\begin{aligned}\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau) &= \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau))\mathbf{I}, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n, \\ \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau)) &= \left(\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau), \bar{\mathbf{u}}(\tau)\right), \quad \bar{\mathbf{u}}(\tau) \in \text{int}S_n,\end{aligned}\tag{1.2}$$

которая отображает динамику изменения положения равновесия системы в эволюционном времени.

С позиции математики, гипотеза о медленном изменении ландшафта приспособленности означает, что элементы матрицы  $\mathbf{A}$  могут быть представлены в виде

$$a_{ij} = a_{ij}(\varepsilon t) = a_{ij}(\tau), \quad i, j = \overline{1, n},$$

где  $\tau = \varepsilon t$  — медленное эволюционное время,  $\varepsilon$  — достаточно малое число.

Общее уравнение репликаторной системы принимает вид

$$\begin{aligned}\frac{du_i(t, \tau)}{dt} &= u_i(t, \tau) \left[ \left(\mathbf{A}(\tau)\mathbf{u}(t, \tau)\right)_i - f(\mathbf{u}(t, \tau)) \right], \\ i &= 1, 2, \dots, n, \quad \mathbf{u}(t, \tau) \in S_n, \\ \frac{da_{ij}(\tau)}{d\tau} &= v_{ij}, \quad i, j = 1, 2, \dots, n, \quad |v_{ij}| \leq \delta.\end{aligned}\tag{1.3}$$

Здесь  $\delta$  — положительное число,

$$f(\mathbf{u}(t, \tau)) = \left(\mathbf{A}(\tau)\mathbf{u}(t, \tau), \mathbf{u}(t, \tau)\right).$$

Если  $0 \leq t \leq T$ , то при достаточно малых значениях  $\varepsilon$  решение системы (1.3) практически совпадает с решением системы (5).

Если система не вырождается при изменении эволюционного времени  $\tau$ , то средние интегральные значения функций  $u_i(t, \tau), i = 1, 2, \dots, n$  и  $f(\mathbf{u}(t, \tau))$  совпадают со стационарным положением равновесия системы (1.3):

$$\begin{aligned}\bar{u}_i(\tau) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t u_i(t, \tau) dt, \quad i = \overline{1, n}, \\ \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau)) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t f(\mathbf{u}(t, \tau)) dt.\end{aligned}\tag{1.4}$$

Переходя к медленному времени эволюции  $\tau = \varepsilon t, 0 \leq t \leq T$  получим систему

$$\begin{aligned}\varepsilon \frac{du_i(\tau/\varepsilon, \tau)}{d\tau} &= u_i(\tau/\varepsilon, \tau) \left[ \left(\mathbf{A}(\tau)\mathbf{u}(\tau/\varepsilon, \tau)\right)_i - f(\mathbf{u}(\tau/\varepsilon, \tau)) \right], \\ \frac{a_{ij}(\tau)}{d\tau} &= v_{ij}, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad \mathbf{u}(\tau/\varepsilon, \tau) \in S_n.\end{aligned}$$

Если  $\varepsilon \rightarrow 0$ , то учитывая равенства (1.4) в пределе из этой системы получим систему

$$\begin{aligned}\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau) &= \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau))\mathbf{I}, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n, \\ \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau)) &= \left(\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau), \bar{\mathbf{u}}(\tau)\right), \quad \bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n, \\ \frac{d\mathbf{A}(\tau)}{d\tau} &= \mathbf{V}, \quad \mathbf{V} = \left(v_{ij}\right)_{i,j=1}^n,\end{aligned}$$

где элементы матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  удовлетворяют условию (1.1), матрица  $\mathbf{V}$  описывает скорости изменения элементов ландшафта приспособленности в эволюционном времени и

$$\bar{\mathbf{u}}(\tau) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbf{u}(\tau/\varepsilon, \tau).$$

Отметим, что полученный результат является частным случаем теоремы А. Н. Тихонова [48].

При сделанных предположениях задача о поиске эволюционного изменения системы на множестве ландшафтов приспособленности (1.1) сводится к поиску максимального значения функции средней приспособленности  $f(\mathbf{u}(\tau))$  на множестве решений уравнения (1.2), т.е. сводится к задаче математического программирования. *Иначе говоря, задача о эволюционной адаптации репликаторной системы сводится к применению основной теоремы Р. Фишера о естественном отборе в стационарном положении равновесия при изменении эволюционного времени.*

Важно отметить, что подобный подход оправдан лишь в случае невырожденных (перманентных) репликаторных систем, для которых средние интегральные значения функций  $u_i(t)$  и среднее интегральное значение фитнеса совпадают со стационарным положением равновесия (1.4).

При выполнении этих условий можно восстановить активную динамику системы, которая могла реализоваться на этой стадии эволюционной адаптации системы. Пусть, например, поставленная задача максимизации фитнеса решена вплоть до некоторого значения эволюционного времени  $\tau^*$ . Это означает, что становится известной форма адаптации ландшафта приспособленности, заданная матрицей  $\mathbf{A}(\tau^*)$  из множества  $\mathcal{M}$ . Тогда соответствующая активная динамика на этой стадии эволюционного развития описывается системой уравнений

$$\frac{du_i(t)}{dt} = u_i(t) \left( \left(\mathbf{A}(\tau^*)\mathbf{u}(t)\right)_i - \left(\mathbf{A}(\tau^*)\mathbf{u}(t), \mathbf{u}(t)\right) \right),$$

$$u_i(0) = u_i^0, \quad i = \overline{1, n}, \quad \mathbf{u}(0) \in S_n.$$

Предложенный метод адаптивного изменения ландшафта приспособленности далее будет применяться к различным типам репликаторных систем: гиперциклу, двукратному гиперциклу, в котором репликация каждого вида происходит последовательно с помощью двух предыдущих видов в замкнутом цикле, а также двум другим репликаторным системам специального вида: “муравейник” и сети РНК молекул, описанным в главе 4.

## 1.2 Вычисление вариации фитнеса

Поставленная задача эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы представляет собой задачу математического программирования с целью максимизации фитнеса

$$\bar{f}(\tau) = \left( \mathbf{A}(\tau) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \bar{\mathbf{u}}(\tau) \right) \quad (1.5)$$

на множестве решений системы уравнений

$$\mathbf{A}(\tau) \bar{\mathbf{u}}(\tau) = \bar{f}(\tau) \mathbf{I}, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n, \quad (1.6)$$

$$\mathbf{A}(\tau) \in \mathcal{M}, \quad \left( \bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I} \right) = 1, \quad \bar{\mathbf{u}}(\tau) > 0. \quad (1.7)$$

**Теорема 1.1.** Пусть элементы невырожденной матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  и компоненты вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  являются дифференцируемыми функциями эволюционного параметра  $\tau$ :

$$|a'_{ij}(\tau)| \leq k_1 \varepsilon, \quad k_1 = \text{const} > 0, \quad i, j = \overline{1, n}, \quad (1.8)$$

где  $\varepsilon$  - достаточно малое положительное число.

Тогда на достаточно малом интервале  $\Delta\tau$  изменения эволюционного параметра справедливо

$$\delta \bar{f}(\tau) = \bar{f}(\tau) \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \delta \mathbf{A}(\tau) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I} \right). \quad (1.9)$$



Здесь через  $\delta\bar{f}(\tau)$ ,  $\delta\mathbf{A}(\tau)$  обозначены главные части приращения функции  $\bar{f}(\tau)$  и элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  при изменении параметра от  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$ .

**Доказательство.** В силу гладкости элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  имеем при  $\tau + \Delta\tau$

$$\begin{cases} \mathbf{A}(\tau + \Delta\tau) = \mathbf{A}(\tau) + \delta\mathbf{A}(\tau) + o(\Delta\tau), \\ \bar{f}(\tau + \Delta\tau) = \bar{f}(\tau) + \delta\bar{f}(\tau) + o(\Delta\tau), \end{cases} \quad (1.10)$$

где

$$\delta\mathbf{A}(\tau) = \frac{d\mathbf{A}(\tau)}{d\tau}\Delta\tau, \quad \delta\bar{f}(\tau) = \frac{d\bar{f}(\tau)}{d\tau}\Delta\tau.$$

Тогда решение уравнения (1.2) может быть также представлено в форме

$$\begin{aligned} \bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta\tau) &= \bar{\mathbf{u}}(\tau) + \delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) + o(\Delta\tau), \\ \delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) &= \frac{d\bar{\mathbf{u}}(\tau)}{d\tau}\Delta\tau, \quad \bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta\tau) \in S_n. \end{aligned} \quad (1.11)$$

Поэтому из равенства (1.2) при  $\tau + \Delta\tau$  следует с точностью до членов порядка  $o(\Delta\tau)$

$$\delta\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau) + \mathbf{A}(\tau)\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) = \delta\bar{f}(\tau)\mathbf{I}, \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1) \in \mathbb{R}^n. \quad (1.12)$$

Так как  $\bar{\mathbf{u}}(\tau) \in S_n$  и  $\bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta\tau) \in S_n$ , то из равенства  $(\bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I}) = 1$  следует, что  $(\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I}) = 0$ . Умножим равенство (1.12) скалярно на  $(\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I}$  и учтем соотношение

$$\left( \mathbf{A}(\tau)\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau), (\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I} \right) = (\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I}) = 0.$$

Тогда из равенства (1.12) получим

$$\left( \delta\mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{u}}(\tau), (\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I} \right) = \delta\bar{f}(\tau) \left( \mathbf{I}, (\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I} \right).$$

Из уравнения (1.2) следует, что

$$\bar{\mathbf{u}}(\tau) = (\mathbf{A}^{-1}(\tau)\mathbf{I})\bar{f}(\tau).$$

Тогда

$$\left( \mathbf{I}, (\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I} \right) = \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau)\mathbf{I}, \mathbf{I} \right) = \frac{1}{\bar{f}(\tau)} (\bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I}) = \frac{1}{\bar{f}(\tau)}.$$

Окончательно получаем следующую формулу для вариации фитнеса (1.5)

$$\delta \bar{f}(\tau) = \bar{f}^2(\tau) \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \delta \mathbf{A}(\tau) \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \mathbf{I} \right), \mathbf{I} \right) = \bar{f}(\tau) \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \delta \mathbf{A}(\tau) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I} \right). \quad (1.13)$$

□

### 1.3 Численный метод реализации процесса эволюционной адаптации

Из доказанной выше теоремы 1.1 следует, что процесс максимизации среднего значения фитнеса при малом изменении эволюционного параметра может быть сведен к задаче линейного программирования:

**Следствие 1.1.** *Задача о максимизации среднего значения фитнеса репликаторной системы на малом изменении интервала эволюционного параметра  $\Delta \tau$  сводится к задаче линейного программирования: среди всех возможных значений производных  $a'_{ij}(\tau)$ ,  $i, j = \overline{1, n}$  элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau) \in \mathcal{M}$  найти такие значения, которые удовлетворяют ограничениям*

$$\begin{aligned} |a'_{ij}(\tau)| &\leq k_1 \varepsilon, \quad k_1 = \text{const} > 0, \quad i, j = \overline{1, n} \\ \sum_{i,j=1}^n a_{ij}(\tau) a'_{ij}(\tau) &\leq 0 \end{aligned} \quad (1.14)$$

при которых линейная функция  $\delta \bar{f}(\tau)$  от элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  достигает максимального значения.

Таким образом, если мы хотим решить задачу эволюционной адаптации на более длинном интервале изменения эволюционного времени, например, на интервале  $k \Delta \tau$ , то в этом случае необходимо будет решить серию задач линейного программирования, а именно, последовательно решить  $k$  таких задач.

Как уже отмечалось ранее, данный метод справедлив лишь в случае невырожденных репликаторных систем. Поэтому в процессе численных вычислений

необходимо проверять выполнение условия

$$0 < \bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta\tau) < 1,$$

что соответствует соотношению  $\bar{\mathbf{u}}(\tau) + \delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) \in \text{int}S_n$ .

Если же одна или несколько компонент вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  находятся вблизи границы симплекса, то необходимо задать дополнительные ограничения на компоненты вектора  $\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau)$ .

Из равенства (1.12) следует, что

$$\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) = \left( \delta\bar{f}(\tau) \right) \mathbf{A}^{-1}(\tau) \mathbf{I} - \mathbf{A}^{-1}(\tau) \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau).$$

Используя формулы

$$\bar{\mathbf{u}}(\tau) = \bar{f}(\tau) \mathbf{A}^{-1}(\tau) \mathbf{I}, \quad \delta\bar{f}(\tau) = \left( \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \right)^T \mathbf{I} \right) \bar{f}(\tau),$$

получим, что

$$\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) = \left( \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \right)^T \mathbf{I} \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau) - \mathbf{A}^{-1}(\tau) \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau). \quad (1.15)$$

Непосредственной проверкой легко убедиться, что условие  $\left( \delta\bar{\mathbf{u}}(\tau), \mathbf{I} \right) = 0$  выполняется.

Пусть, например, компонента  $\bar{u}_i(\tau) = \delta_i$ , где  $\delta_i \rightarrow 0$  достаточно малое число. Тогда в качестве дополнительного условия на допустимую вариацию  $\delta\bar{u}_i(\tau)$  необходимо добавить следующее:

$$\delta_i + \delta\bar{u}_i(\tau) > 0.$$

То есть в этом случае должно выполняться неравенство

$$\delta_i \left( 1 + \left( \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau), \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \right)^T \mathbf{I} \right) \right) > \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) \left( \delta\mathbf{A}(\tau) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau) \right)_i. \quad (1.16)$$

Здесь индекс  $i$  обозначает  $i$ -ю компоненту соответствующего вектора.

Таким образом, если одна или несколько компонент вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  стремятся к нулю, то при решении соответствующей задачи линейного программирования, помимо ограничений (1.14) необходимо учитывать ограничение (1.16).

В случае, когда одна из компонент стремится к единице в качестве дополнительного условия на допустимую вариацию  $\delta \bar{u}_i(\tau)$  необходимо использовать следующее:

$$\delta_i + \delta \bar{u}_i(\tau) < 1.$$

Тогда условие (1.16) переписывается следующим образом

$$\delta_i \left( 1 + \left( (\delta \mathbf{A}(\tau)) \bar{\mathbf{u}}(\tau), (\mathbf{A}^{-1}(\tau))^T \mathbf{I} \right) \right) < 1 + \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau) (\delta \mathbf{A}(\tau)) \bar{\mathbf{u}}(\tau) \right)_i. \quad (1.17)$$

Если положить интервал изменения эволюционного параметра  $\Delta \tau = \varepsilon > 0$ , то учитывая неравенство (1.8) получим, что на каждом шаге решения задачи линейного программирования возникает погрешность в вычислении нового положения равновесия

$$\mathbf{A}(\tau + \Delta \tau) \bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta \tau) = \bar{f}(\tau + \Delta \tau) \mathbf{I}$$

порядка  $\varepsilon^3$ , если принимать во внимание только линейные члены по  $\Delta \tau = \varepsilon$ . Если же принять во внимание и квадратичные члены по приращению  $\Delta \tau$ , такие что

$$|a''_{ij}(\tau)| \leq k_2 \varepsilon^2, \quad k_2 = \text{const} > 0, \quad i, j = \overline{1, n},$$

то погрешность составит  $\varepsilon^5$ .

Для реализации описанного численного метода был написан комплекс программ, разработанный на языке программирования C++. Детали реализации и отрывки из исходного кода можно найти в конце работы. Полный код размещен в сети интернет и доступен по ссылке <https://github.com/DrozhzhinSV>.

Ниже на рисунке 1.1 показана блок – схема программного кода, которая описывает алгоритм реализации численного метода эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы.

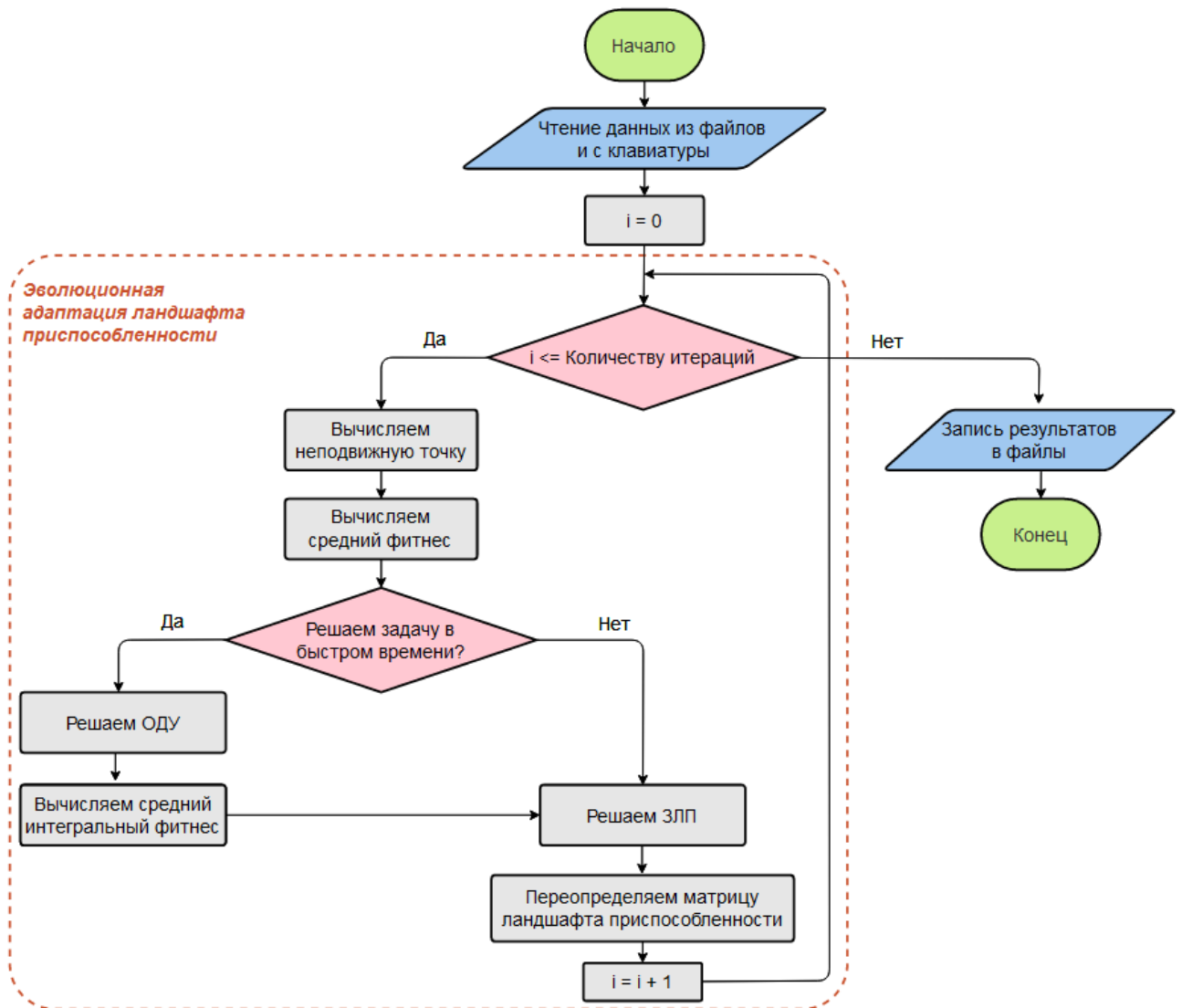


Рис. 1.1 — Блок – схема программного кода, реализующего процесс эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы.

#### 1.4 Необходимое и достаточное условие экстремума функции средней приспособленности

**Теорема 1.2.** При фиксированном значении  $\mathbf{u}^* \in S_n$  функционал

$$f(\mathbf{A}(\tau)) = (\mathbf{A}(\tau)\mathbf{u}^*, \mathbf{u}^*) \quad (1.18)$$

на множестве матриц  $\mathbf{A} \in \mathcal{M}(\tau)$ , заданном соотношением (1.1) достигает максимального значения на некотором элементе  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ .

**Доказательство.** Множество (1.1) матриц  $\mathbf{A}(\tau)$ , описывающее возможные изменения ландшафта приспособленности репликаторной системы общего вида (5) является выпуклым.

Действительно, пусть  $\mathbf{A}_1(\tau), \mathbf{A}_2(\tau) \in \mathcal{M}$ . Рассмотрим матрицы  $\mathbf{A}_\lambda(\tau)$ :

$$\mathbf{A}_\lambda(\tau) = \lambda \mathbf{A}_1(\tau) + (1 - \lambda) \mathbf{A}_2(\tau), \quad 0 < \lambda < 1.$$

Покажем, что  $\mathbf{A}_\lambda(\tau) \in \mathcal{M}$ :

$$\begin{aligned} \sum_{i,j=1}^n \left( \lambda a_{ij}^{(1)} + (1 - \lambda) a_{ij}^{(2)} \right)^2 &= \\ &= \lambda^2 \sum_{i,j=1}^n \left( a_{ij}^{(1)} \right)^2 + (1 - \lambda)^2 \sum_{i,j=1}^n \left( a_{ij}^{(2)} \right)^2 + 2(1 - \lambda)\lambda \sum_{i,j=1}^n a_{ij}^{(1)} a_{ij}^{(2)} \leq \\ &\leq (\lambda^2 + (1 - \lambda)^2) Q^2 + 2(1 - \lambda)\lambda \left( \sum_{i,j=1}^n \left( a_{ij}^{(1)} \right)^2 \right)^{1/2} \left( \sum_{i,j=1}^n \left( a_{ij}^{(2)} \right)^2 \right)^{1/2} = \\ &= (\lambda^2 + 2\lambda(1 - \lambda) + (1 - \lambda)^2) Q^2 = Q^2. \end{aligned}$$

Линейность функционала (1.18) очевидна. Докажем его ограниченность на элементах  $\mathbf{u}^* \in S_n$ , удовлетворяющих условию  $\mathbf{A}\mathbf{u}^* = \mathbf{I}f$ :

$$|f(\mathbf{A}(\tau))| \leq \|\mathbf{A}(\tau)\| \cdot \|\mathbf{u}^*\|^2.$$

Так как

$$\|\mathbf{u}^*\|^2 = \sum_{i=1}^n \left( u_i^* \right)^2 \leq \left( \sum_{i=1}^n u_i^* \right)^2 = 1$$

и  $\|\mathbf{A}(\tau)\| \leq Q^2$ , то  $|f(\mathbf{A})| \leq Q^2$ .

Следовательно, существует такой элемент  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ , на котором функционал (1.18) достигает максимальное значение.

□

**Следствие 1.2.** Пусть в процессе предложенной выше эволюционной адаптации при изменении эволюционного параметра от  $0 \leq \tau \leq \tau^*$  компоненты вектора решения системы (1.6) остаются неизменными. Тогда при  $\tau \in [0, \tau^*]$  существует максимальное среднее значение фитнеса репликаторной системы, которое достигается на некотором элементе  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ .

**Замечание 1.1.** Далее будет показано, что ситуация, описанная в следствии 1.2 является типичной в предложенном процессе эволюционной адаптации.

Сформулированные выше утверждения перестают быть справедливыми, если при изменении эволюционного параметра меняется компонента вектора решения системы (1.6).

**Теорема 1.3 (Необходимое условие максимума).** *Необходимое условие достижения локального максимума функцией средней приспособленности  $\bar{f}$  на допустимом множестве ландшафтов  $\mathcal{M}$ , заданных соотношением (1.1) в точке  $\tau^*$ , для которой  $\bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \in \text{int}S_n$ , заключается в выполнении условий*

$$\begin{aligned} \bar{u}_j(\tau^*)\bar{v}_i(\tau^*) &= \mu a_{ij}(\tau^*), \quad \mu = \text{const}, \quad i, j = \overline{1, n}, \\ \bar{v}_i(\tau^*) &= \left( \left( \mathbf{A}^T(\tau^*) \right)^{-1} \mathbf{I} \right)_i. \end{aligned} \quad (1.19)$$

**Доказательство.** Пусть  $F(\tau) = \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau))$  достигает локального максимума в точке  $\tau^* > 0$  на допустимом множестве ландшафтов приспособленности (1.1). Тогда для любых достаточно малых значений  $\Delta\tau$  должно выполняться неравенство

$$F(\tau^* + \Delta\tau) - F(\tau^*) = \delta F(\tau^*) \leq 0.$$

Используя последнее неравенство, соотношение (1.13), а также представление

$$\bar{v}_i(\tau^*) = \left( \left( \mathbf{A}^T(\tau^*) \right)^{-1} \mathbf{I} \right)_i$$

получим следующее:

$$\begin{aligned} \delta F(\tau^*) &= F(\tau^*) \left( \mathbf{A}^{-1}(\tau^*) \delta \mathbf{A}(\tau^*) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \mathbf{I} \right) = \\ &= F(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \left( \mathbf{A}^T(\tau^*) \right)^{-1} \mathbf{I} \right) = F(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \bar{\mathbf{v}}(\tau^*) \right) = \\ &= F(\tau^*) \sum_{i,j=1}^n a'_{ij}(\tau^*) \bar{u}_j(\tau^*) \bar{v}_i(\tau^*) \Delta\tau \leq 0. \end{aligned} \quad (1.20)$$

С другой стороны, принадлежность матрицы ландшафта приспособленности множеству  $\mathcal{M}$  означает, что

$$\sum_{i,j=1}^n a'_{ij}(\tau^*) a_{ij}(\tau^*) \Delta \tau \leq 0. \quad (1.21)$$

Поскольку неравенства (1.20) и (1.21) должны выполняться при любых достаточно малых  $\Delta \tau$ , то необходимо, чтобы выполнялись условия

$$\begin{aligned} \sum_{i,j=1}^n a'_{ij}(\tau^*) \bar{u}_j(\tau^*) \bar{v}_i(\tau^*) &= 0, \\ \sum_{i,j=1}^n a'_{ij}(\tau^*) a_{ij}(\tau^*) &= 0. \end{aligned}$$

Отсюда, в свою очередь, следует выполнение условия (1.19).

□

Вопрос о достаточности этих условий является более сложным. В этом случае, необходимо найти представление второй вариации  $\delta^2 \bar{f}(\tau)$  на множестве вариаций  $\delta \bar{f}(\tau)$ , для которых выполняется условие  $\delta \bar{f}(\tau) = 0$ .

**Теорема 1.4 (Достаточное условие максимума).** *Достаточное условие достижения локального максимума функцией средней приспособленности  $\bar{f}$  на допустимом множестве ландшафтов  $\mathcal{M}$ , заданных соотношением (1.1) в точке  $\tau^*$ , для которой  $\bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \in \text{int}S_n$ , заключается в выполнении условий*

$$\sum_{i,j=1}^n \left( a''_{ij}(\tau^*) - 2b_{ij}(\tau^*) \right) a_{ij} \leq 0, \quad (1.22)$$

где  $b_{ij}(\tau^*)$ ,  $i, j = \overline{1, n}$  — элементы матрицы  $\mathbf{B}(\tau^*) = \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \mathbf{A}^{-1}(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right)$ .

**Доказательство.**

Из выражения (1.12) следует, что

$$\left( \delta^2 \mathbf{A}(\tau^*) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) + 2 \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \left( \delta \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \right) + \mathbf{A}(\tau^*) \left( \delta^2 \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \right) = \left( \delta^2 \bar{f}(\tau^*) \right) \mathbf{I}. \quad (1.23)$$

Если выполняется необходимое условие экстремума, то есть  $\delta \bar{f}(\tau^*) = 0$ , то из равенства (1.12) следует, что

$$\mathbf{A}(\tau^*) \left( \delta \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \right) = - \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*),$$



или

$$\delta \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) = -\mathbf{A}^{-1}(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*).$$

Подставив последнее выражение в формулу (1.23), а также домножив ее скалярно на вектор

$$\bar{\mathbf{v}}(\tau^*) = \left( \mathbf{A}^T(\tau^*) \right)^{-1} \mathbf{I}$$

и учитывая, что

$$\left( \delta^2 \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \mathbf{I} \right) = 0,$$

получим

$$\begin{aligned} \delta^2 \bar{f}(\tau^*) \left( \bar{\mathbf{v}}(\tau^*), \mathbf{I} \right) &= \left( \left( \delta^2 \mathbf{A}(\tau^*) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \bar{\mathbf{v}}(\tau^*) \right) - \\ &\quad - 2 \left( \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \mathbf{A}^{-1}(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*), \bar{\mathbf{v}}(\tau^*) \right). \end{aligned}$$

Воспользовавшись соотношением

$$\begin{aligned} \left( \bar{\mathbf{v}}(\tau^*), \mathbf{I} \right) &= \left( \left( \mathbf{A}^T(\tau^*) \right)^{-1} \mathbf{I}, \mathbf{A}(\tau^*) \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \right) \bar{f}^{-1}(\tau^*) = \\ &= \left( \mathbf{I}, \bar{\mathbf{u}}(\tau^*) \right) \bar{f}^{-1}(\tau^*) = \bar{f}^{-1}(\tau) > 0 \end{aligned}$$

окончательно получим, что достаточное условие локального максимума функции  $\bar{f}(\tau^*)$  имеет вид

$$\sum_{i,j=1}^n \left( a''_{ij}(\tau^*) - 2b_{ij}(\tau^*) \right) \bar{u}_i(\tau^*) \bar{v}_j(\tau^*) \leq 0,$$

где  $b_{ij}(\tau^*)$ ,  $i, j = \overline{1, n}$  — элементы матрицы  $\mathbf{B}(\tau^*) = \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right) \mathbf{A}^{-1}(\tau^*) \left( \delta \mathbf{A}(\tau^*) \right)$ .

□

## 1.5 Эволюция гиперцикла

Рассмотрим результаты процесса эволюционной адаптации для системы гиперцикла, изначальная динамика которого описывается системой

$$\frac{du_i}{dt} = u_i(t)(u_{i-1}(t) - f(t)), \quad i = \overline{1, n}, \quad (1.24)$$

где

$$\sum_{i=1}^n u_i(t) = 1, \quad u_0 = u_n$$

и

$$f(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n u_i(t)u_{i-1}(t)$$

на множестве  $\mathcal{M}$ , заданном соотношением (1.1) с  $Q^2 = n$ .

При вычислениях полагалось, что величина  $\varepsilon$ , определяющая скорость эволюционного изменения ландшафта приспособленности, принимает значения из множества  $\{1 \cdot 10^{-3}; 5 \cdot 10^{-4}; 1 \cdot 10^{-4}\}$ . Тогда, например, для гиперциклической системы третьего порядка, изменения нормы матрицы  $\mathbf{A}$  составляют  $5 \cdot 10^{-3}$ ,  $1 \cdot 10^{-3}$  и  $5 \cdot 10^{-5}$  соответственно.

На рис. 1.2 представлена динамика изменения координат неподвижной точки системы (1.24) в эволюционном времени  $\tau$  при  $n = 9$ . На первых 150-ти шагах эволюционной адаптации, координаты практически не изменяются ( $u_i = 1/9, i = \overline{1,9}$ ). Начиная со 150-го шага происходит расщепление компонент неподвижной точки. После чего одна из компонент устремляется к единице, в то время как остальные стремятся к нулю. Затем наступает процесс стабилизации и координаты неподвижной точки перестают изменяться.

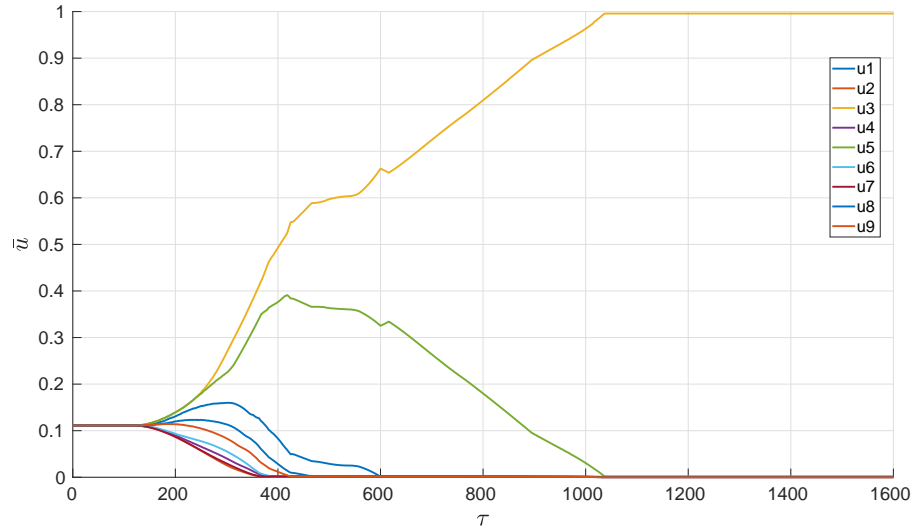


Рис. 1.2 — Динамика изменения положения равновесия  $\bar{\mathbf{u}}$  системы (1.24) в эволюционном времени  $\tau$  при  $n = 9$ .

На рис. 1.3 показана динамика изменения среднего фитнеса системы (1.24) при  $n = 9$ . Как видно из графика, фитнес является монотонно возрастающей

функцией эволюционного времени  $\tau$ . Если сравнить этот график с предыдущим, то можно заметить, что система продолжает эволюционировать (фитнес растёт) даже когда положение равновесия перестаёт изменяться. Но со временем и фитнес выходит на плато и эволюционный процесс завершается.

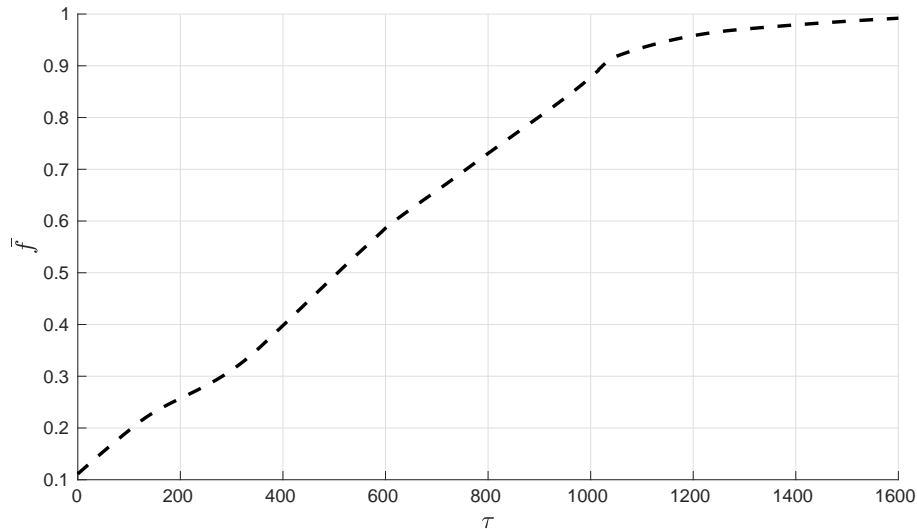


Рис. 1.3 — Динамика изменения среднего фитнеса  $\bar{f}$  системы (1.24) в эволюционном времени  $\tau$  при  $n = 9$ .

В случае гиперцикла более низкого порядка, мы можем легко визуализировать влияние эволюционного процесса на параметры системы. Так, на рис. 1.4 (а) показан граф взаимодействия элементов исходной системы (1.24) при  $n = 5$ , а на рис. 1.4 (b) проиллюстрировано взаимодействие элементов эволюционной системы, полученной на 350-ой итерации. Как видно из графика, исходная система репликации гиперцикла, построенная на основе альтруистического поведения макромолекул, претерпевает качественные изменения. Наряду с прямым циклом возникает обратный цикл, а также двойные связи между всеми элементами системы. Кроме того, в этом случае в системе возникают автокаталитические процессы.

С точки зрения классификации гиперциклов [14], возникает гиперцикл шестой степени связности.

В связи с появлением у каждого элемента гиперцикла эгоистических связей (автокатализ) интерес представляет исследование динамики изменения коэффициента эгоистичности в ходе процесса эволюционной адаптации. Определим коэффициент эгоистичности следующим образом:

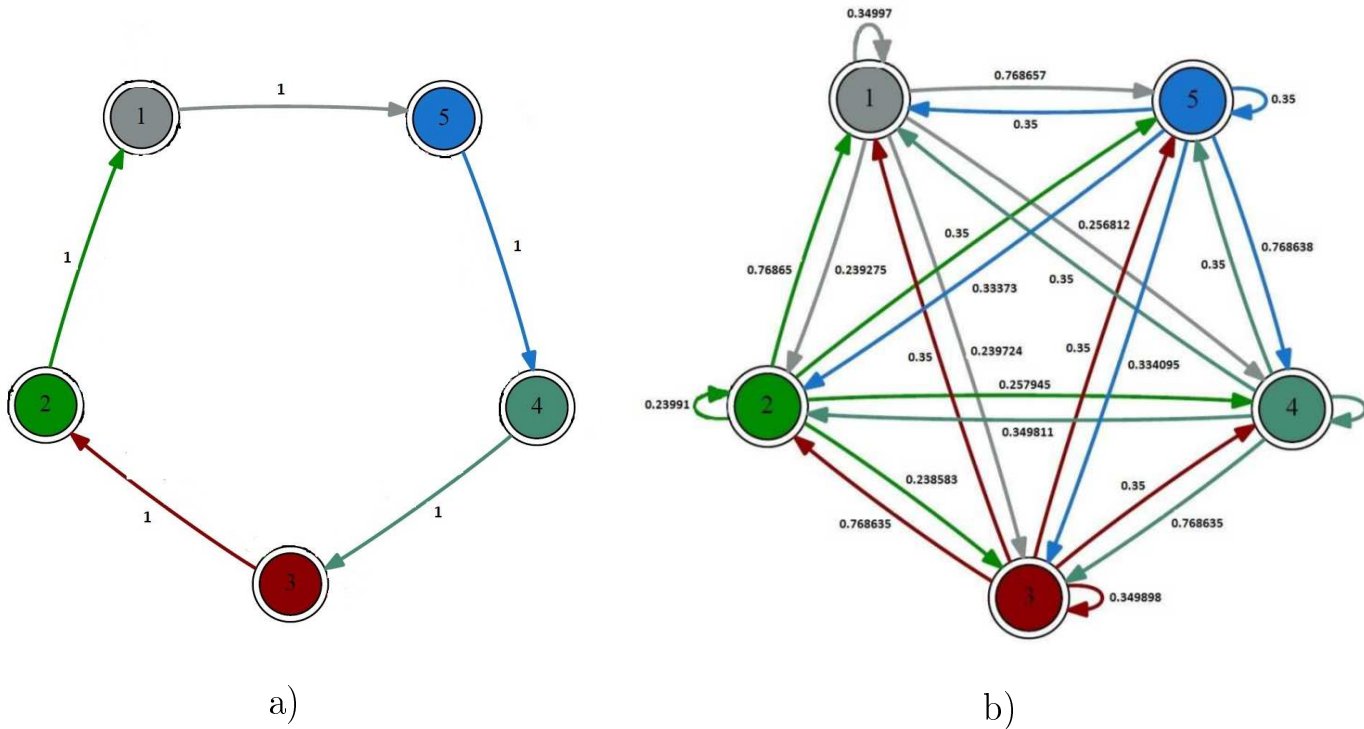


Рис. 1.4 — Визуализация взаимодействия элементов (а) исходной гиперциклической системы пятого порядка и (б) эволюционной, полученной на 350-ом шаге.

$$\text{Self-Influence Factor}_i = \frac{a_{ii}^2}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^2}.$$

Физический смысл этой величины — доля ресурсов  $i$ -го элемента затраченных на него от всех ресурсов затраченных на этот элемент.

На рис.1.5 показана динамика введенного выше показателя в процессе изменения эволюционного времени для системы гиперцикла девятого порядка. В данном случае, максимальная компонента неподвижной точки, полученная в процессе эволюции, будет соответствовать третьему элементу.

Как видно из графика, в ходе процесса эволюции максимальным становится коэффициент эгоистичности, соответствующий элементу, компонента неподвижной точки которого максимальна. Иными словами, доминирующий в результате эволюции элемент все ресурсы получает исключительно от себя. Все остальные коэффициенты эгоистичности близки к нулю.

Важное свойство нового эволюционного гиперцикла составляет его резистентность (защищенность) по отношению к паразитическим видам, от воздействия которых система погибала до начала процесса эволюционного изменения.

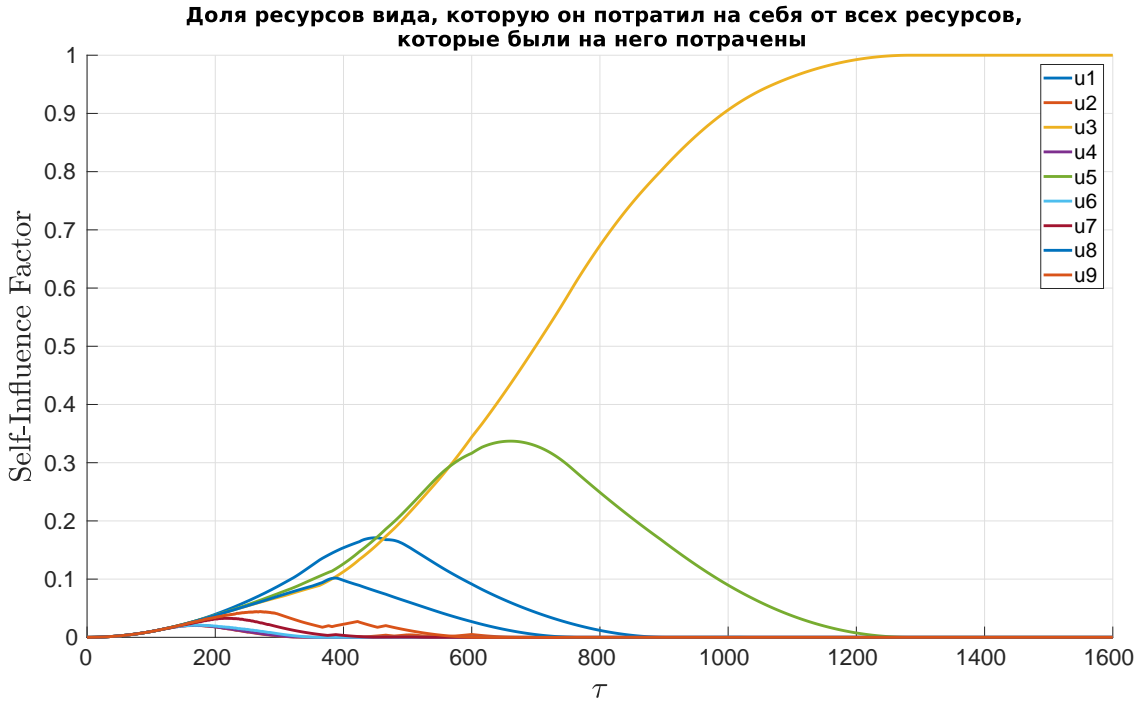


Рис. 1.5 — Динамика эволюционного изменения коэффициента эгоистичности при  $n = 9$ .

Рассмотрим подробнее процесс взаимодействия гиперцикла 5 - го порядка с паразитом. Система (1.24) принимает вид:

$$\begin{aligned} \dot{u}_i &= u_i(u_{i-1} - f(\mathbf{u})), \quad i = \overline{1, 5}, \\ \dot{u}_6 &= u_6(1.7u_5 - f(\mathbf{u})), \end{aligned} \quad (1.25)$$

$$f(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^5 u_i u_{i-1} + 1.7u_5 u_6, \quad \sum_{i=1}^6 u_i = 1, \quad u_0 = u_5$$

Исходный гиперцикл погибает при взаимодействии с паразитом. Однако, если мы возьмем эволюционный гиперцикл, полученный на 200-ом шаге и добавим к нему паразита, то увидим, что он устойчив и погибает уже паразит.

На рис. 1.6 (а) представлена активная динамика компонент  $u_i, i = \overline{1, 5}$  системы (1.25): исходный гиперцикл погибает. На рис. 1.6 (b) показана динамика изменения относительных частот видов, когда к эволюционному гиперциклу добавлен паразит (пунктирная линия): эволюционный гиперцикл выживает и погибает паразит.

Количество эволюционных шагов, необходимых для получения эволюционно устойчивого по отношению к паразитам гиперцикла, сильно зависит от коэффициента приспособленности паразита. Так, например, если в системе

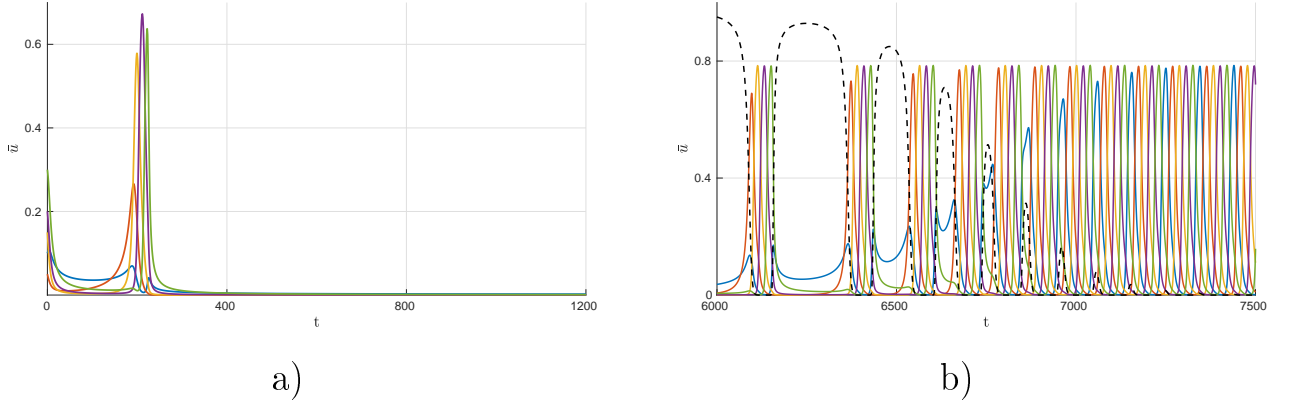


Рис. 1.6 — (а) Динамика изменения частот элементов исходной гиперциклической системы 5-го порядка при взаимодействии с паразитом. (б) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 200-ом шаге с паразитом.

(1.25) заменить коэффициент приспособленности паразита с 1.7 на 1.8, то двухсот итераций эволюции уже не хватает для получения устойчивого гиперцикла (рис. 1.7 (а)). В данном случае, необходимо провести как минимум 250 итераций эволюции (рис. 1.7 (б)).

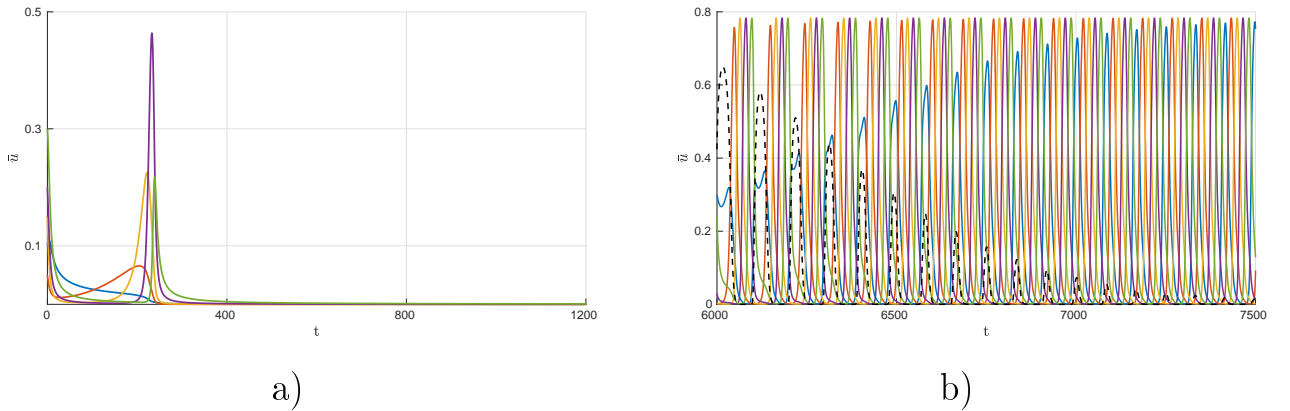


Рис. 1.7 — (а) Динамика изменения частот элементов эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 200-ом шаге при взаимодействии с паразитом. (б) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 250-ом шаге с паразитом.

Рассмотрим взаимодействие гиперцикла 9-го порядка с двумя паразитами:

$$\begin{aligned} \dot{u}_i &= u_i(u_{i-1} - f(\mathbf{u})), & i &= \overline{1, 9}, \\ \dot{u}_j &= u_j(0.95(u_8 + u_9) - f(\mathbf{u})), & j &= 10, 11, \end{aligned} \quad (1.26)$$

$$f(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^9 u_i u_{i-1} + 0.95(u_{10} + u_{11})(u_8 + u_9), \quad \sum_{i=1}^{11} u_i = 1, \quad u_0 = u_9$$

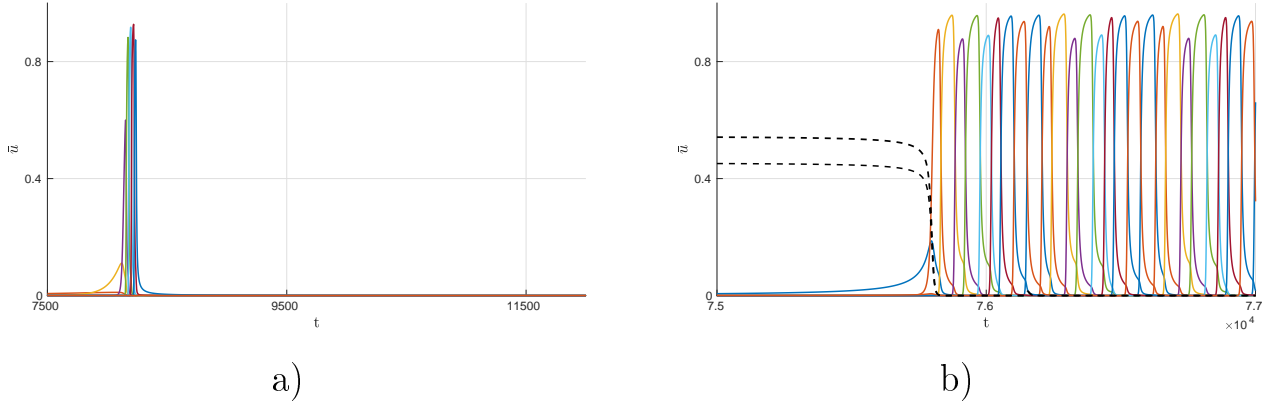


Рис. 1.8 — (а) Динамика изменения частот элементов исходной гиперциклической системы 9-го порядка при взаимодействии с паразитами. (б) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 9-го порядка, полученного на 200-ом шаге с паразитами.

На рис. 1.8 (а) представлена активная динамика компонент  $u_i, i = \overline{1, 9}$  системы (1.26): исходный гиперцикл погибает. На рис. 1.8 (б) показана динамика изменения относительных частот видов, когда к эволюционному гиперциклу, полученному на 200-ой итерации эволюции добавлен паразит (пунктирная линия): эволюционный гиперцикл выживает и погибает паразит.

Таким образом, эволюция ландшафта приспособленности улучшает устойчивость гиперциклов даже в случае нескольких паразитов - макромолекул.

Процесс эволюционной адаптации естественным образом ограничен некоторым порогом, после достижения которого, матрица ландшафта приспособленности  $\mathbf{A}$  стабилизируется и изменения параметров заканчиваются. Один из возможных способов избежать этого состоит в том, чтобы добавить функцию штрафа, например,  $g = \prod_{i=1}^n u_i^{u_i}$ ,  $\ln g = \sum_{i=1}^n u_i \ln u_i$ , которая определяет энтропию системы. В этом случае, каждый шаг итерации является максимизацией функционала

$$F(\mathbf{u}) = f(\mathbf{u}) - \prod_{i=1}^n u_i^{u_i}, \quad \sum_{i=1}^n u_i = 1. \quad (1.27)$$

Проведенные расчеты подтверждают, что во всех этих случаях процесс стабилизации неизбежен. Как показано на рис. 1.9, для гиперциклической системы (1.24) с длиной цикла  $n = 3$  и  $n = 9$  некоторые частоты стремятся к нулю, а значение средней приспособленности достигает плато.

В процессе эволюционной адаптации значительно изменяется геометрия поверхности фитнеса.

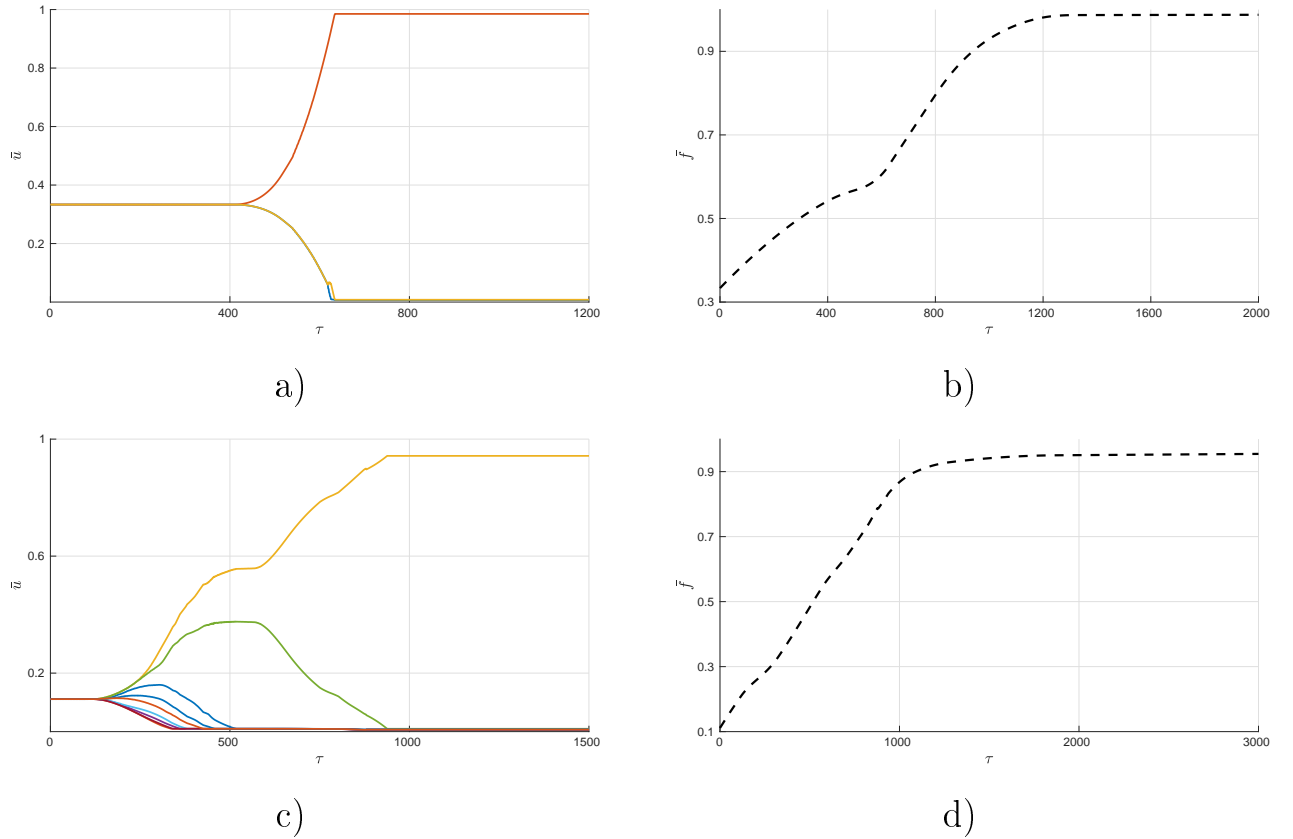


Рис. 1.9 — Стабилизация: (а, с) Динамика неподвижной точки гиперциклической системы (1.24) при  $n = 3$  и  $n = 9$ . (b, d) Динамика среднего фитнеса гиперциклической системы (1.24) при  $n = 3$  и  $n = 9$

На рис. 1.10 (а) показано изменение величины фитнеса в вершинах симплекса

$$(1, 0, 0, 0, 0) \quad (0, 1, 0, 0, 0), \quad (0, 0, 1, 0, 0) \quad (0, 0, 0, 1, 0) \quad (0, 0, 0, 0, 1),$$

а также в его центре  $(\frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5})$ .

А на рис. 1.10 (b) показано изменение величины фитнеса в центрах граней симплекса

$$\left(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0, 0, 0\right) \quad \left(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0, 0\right), \quad \left(0, 0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0\right) \quad \left(0, 0, 0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}\right) \quad \left(\frac{1}{2}, 0, 0, 0, \frac{1}{2}\right),$$

а также в его центре при изменении эволюционного параметра  $\tau$  для гиперцикла размерности 5. Эволюция центра отмечена пунктиром.

Анализ поведения фазовых траекторий показывает, что происходит изменение от устойчивого предельного цикла в начале, до гетероклинического цикла в конце процесса. Отметим, что подробное изучение изменения геометрии поверхности фитнеса в процессе его максимизации требует отдельного исследования и выходит за рамки данной работы.



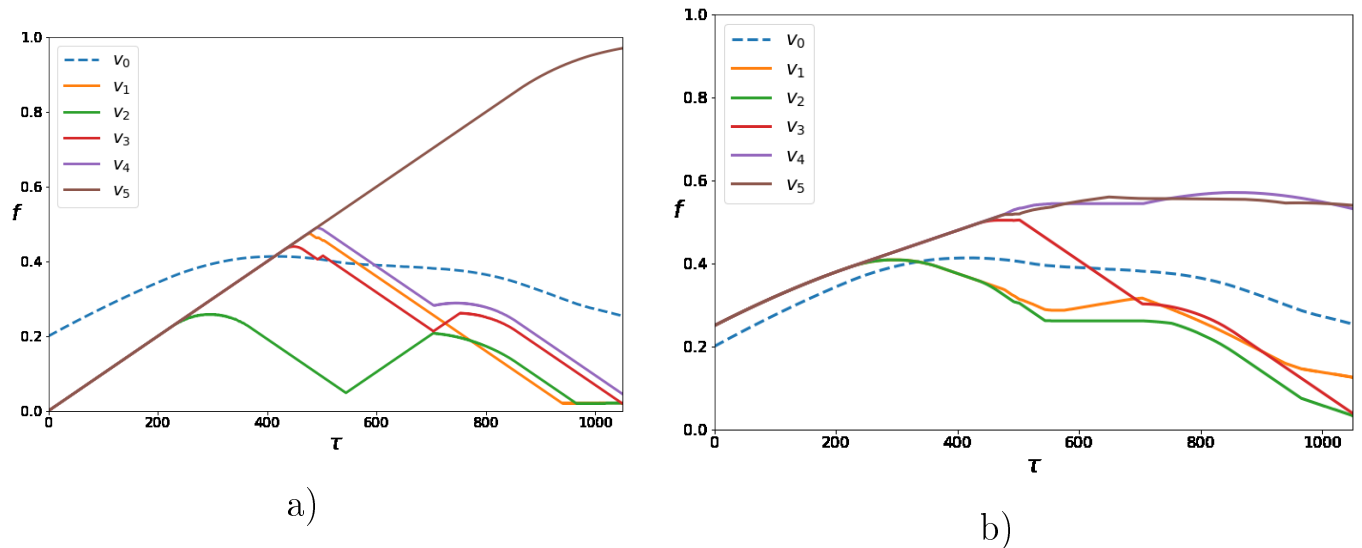


Рис. 1.10 — Изменение величины фитнеса (а) в центре симплекса и в его вершинах (b) в центре симплекса и центрах его границ.

## 1.6 Выводы к первой главе

В данной главе был предложен алгоритм для процесса эволюции средней приспособленности репликаторной системы. Одно из центральных предположений, сделанных для этого анализа состоит в том, что эволюционное время адаптации гораздо медленнее, чем время описывающее внутреннюю динамику системы. Данное предположение означает, что фундаментальная теорема Фишера о естественном отборе справедлива для стационарного состояния. Предложенный алгоритм был применен к гиперциклической системе. Анализ полученных результатов свидетельствует о следующем:

- Эволюционный гиперцикл устойчив по отношению к паразитическим видам, от которых система погибала до начала процесса эволюционного изменения. Причем количество итераций эволюции, необходимое для получения устойчивого гиперцикла, напрямую зависит от коэффициентов приспособленности эгоистов и их количества;
- В результате эволюционных изменений значительно изменяется структура матрицы ландшафта приспособленности: наряду с прямым циклом возникает обратный цикл, а также двойные связи между всеми элементами системы. Кроме того, в этом случае в системе возникают автокаталитические процессы;

- В начале процесса эволюционной адаптации компоненты положения равновесия остаются неизменными в течение долгого времени. Затем происходит расщепление компонент положения равновесия, в результате чего, одна из компонент устремляется к единице, а остальные сходятся к нулю, при этом средний фитнес системы в течение долгого времени продолжает расти. Выбор доминирующего элемента осуществляется случайно и варьируется от эксперимента к эксперименту;
- На заключительном этапе эволюционного процесса происходит стабилизация средней приспособленности. Данный процесс аналогичен явлению “порога катастроф” в модели квазивидов Эйгена.

## Глава 2. Эволюционные системы гиперцикла в условиях присоединения новых видов

Данная глава посвящена построению и исследованию модели эволюции гиперциклической системы, когда в случайные моменты времени в систему могут быть добавлены новые элементы [В, С]. В первой части главы описана постановка задачи, алгоритм переопределения системы после появления нового элемента, а также условия, при которых система остается перманентной в результате добавления нового элемента. Во второй части визуализируются численные результаты эволюционной адаптации системы. В заключении приводятся основные результаты, полученные в ходе описанного процесса.

### 2.1 Достаточные условия присоединения новых видов в репликаторную систему

В части 0.3 было показано, что система гиперцикла обладает способностью к изменению. То есть, если вместо одного из видов появится другой вид с “лучшими” свойствами, то в гиперцикле с двумя петлями катализа происходит отбор лишь одной ветви. Свойство изменчивости представляет один из основных постулатов теории эволюции Ч. Дарвина. Поэтому большой интерес представляет изучение предложенного процесса эволюционной адаптации в случае, когда в случайные моменты времени появляются новые виды, способные встроиться в репликаторную систему. О важности реализации именно такого эволюционного процесса настаивают многие авторы [8], [47]. Численные эксперименты показывают, что присоединения нового вида в процессе эволюционной адаптации далеко не всегда приводит к включению этого вида в репликаторную систему. В некоторых случаях новый вид играет роль паразита и способен разрушить систему, а в других случаях сама система убивает новый вид, идентифицировав его как паразита. Ниже сформулированы условия, при выполнении которых гарантируется встраивание нового вида в уже существующую систему.

Предположим, что новый элемент добавляется в систему в случайный момент времени  $\tau_k = k\Delta\tau$ . Обозначим через  $\mathbf{A}^k \in \mathbb{R}^{(n+1) \times (n+1)}$  — матрицу, возникающую на  $k$ -ой итерации при добавлении нового вида в систему (5) размерности  $n$ . Через  $\bar{\mathbf{u}}_k = (u_1^k, u_2^k, \dots, u_{n+1}^k)$  обозначим вектор компонент положения равновесия на  $k$ -ой итерации.

Введем следующие предположения:

1. Среднее значение фитнеса  $\bar{f}(\tau_k)$  в положении равновесия на  $k$ -ой итерации такое же, каким оно было бы на этой итерации без появления нового вида:

$$\bar{f}(\tau_k) = \bar{f}_k. \quad (2.1)$$

2. Первые  $n$  строк и  $n$  столбцов матрицы  $\mathbf{A}^k$  совпадают с соответствующими строками и столбцами матрицы  $\mathbf{A}^{k-1}$ , полученной на предыдущем шаге:

$$a_{ij}^k = a_{ij}^{k-1}, \quad i, j = \overline{1, n}. \quad (2.2)$$

3. Первые  $n$  элементов вектора  $\bar{\mathbf{u}}$  на  $k$ -ой и  $(k-1)$ -ой итерациях удовлетворяют соотношениям:

$$\frac{u_i^k}{u_j^k} = \frac{u_i^{k-1}}{u_j^{k-1}}, \quad i, j = \overline{1, n}. \quad (2.3)$$

4. Вклад существующих элементов в новый одинаков:

$$a_{n+1, j}^k u_j^k = a_{n+1, i}^k u_i^k, \quad i, j = \overline{1, n+1}. \quad (2.4)$$

В условиях этих предположений, при встраивании в систему нового элемента необходимо переопределить матрицу ландшафта приспособленности (а точнее только ее новые строку и столбец) и вектор неподвижной точки.

Из предположения (2.3) следует, что существует параметр  $\alpha_k$ :

$$0 < \alpha_k < 1$$

и такой, что компоненты вектора  $\bar{\mathbf{u}}^k$  определяются следующим образом:

$$u_{n+1}^k = 1 - \alpha_k, \quad u_i^k = \alpha_k u_i^{k-1}, \quad i = \overline{1, n}. \quad (2.5)$$

Из соотношения (2.5) мы получаем, что

$$\sum_{i=1}^{n+1} u_i^k = \alpha_k \sum_{i=1}^n u_i^{k-1} + (1 - \alpha_k) = 1,$$

$$\bar{f}_k = \sum_{j=1}^{n+1} a_{ij}^k u_j^k = \alpha_k \bar{f}_{k-1} + (1 - \alpha_k) a_{i,n+1}^k.$$

Используя последнее равенство, можно определить все элементы последнего столбца новой матрицы  $\mathbf{A}^k$  за исключением элемента  $a_{n+1,n+1}^k$

$$a_{i,n+1}^k = \frac{\bar{f}_k - \alpha_k \bar{f}_{k-1}}{1 - \alpha_k}, \quad i = \overline{1, n}. \quad (2.6)$$

Наконец из формулы (2.4) можно получить элементы последней строки матрицы  $\mathbf{A}^k$

$$\begin{cases} a_{n+1,j}^k = \frac{\bar{f}_k}{\alpha_k u_j^k (n+1)}, & j = \overline{1, n}, \\ a_{n+1,n+1}^k = \frac{\bar{f}_k}{(1 - \alpha_k)(n+1)}, \end{cases} \quad (2.7)$$

Таким образом, в случае появления нового элемента на итерации с номером  $k$ , для переопределения системы достаточно задать лишь один параметр  $0 < \alpha_k < 1$ .

Численные эксперименты показывают, что при  $\alpha_k > \frac{1}{u_{min}^k + 1}$ ,  $u_{min}^k = \min(u_1^k, \dots, u_n^k)$  репликаторная система, полученная добавлением нового  $(n+1)$ -го вида, перестаёт быть перманентной. Если же частота нового вида будет максимальной по сравнению с частотами уже имеющихся видов, что реализуется при  $\alpha_k < \frac{1}{u_{max}^k + 1}$ ,  $u_{max}^k = \max(u_1^k, \dots, u_n^k)$ , то предложенный эволюционный процесс максимизации среднего стационарного значения фитнеса происходит без нарушения перманентности расширенной репликаторной системы.

Для определения шагов итерационного процесса, на которых в систему будут добавляться новые виды, используется процесс Пуассона. Кроме того, случайным образом выбирается и параметр  $\alpha_k$ . Для этого генерируется равномерно распределённая на интервале  $(0, 1)$  случайная величина  $\beta_k$ , после чего  $\alpha_k$  вычисляется по формуле

$$\alpha_k = \beta_k \frac{1}{u_{max}^k + 1}, \quad \beta_k \sim \mathbb{U}(0, 1).$$

Для реализации описанного численного метода был написан комплекс программ, разработанный на языке программирования C++. Детали реализации и отрывки из исходного кода можно найти в конце работы. Полный код размещен в сети интернет и доступен по ссылке <https://github.com/DrozhzhinSV>.

Ниже на рисунке 2.1 показана блок – схема программного кода, которая описывает алгоритм реализации численного метода эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы в условиях присоединения новых элементов в случайные моменты времени.

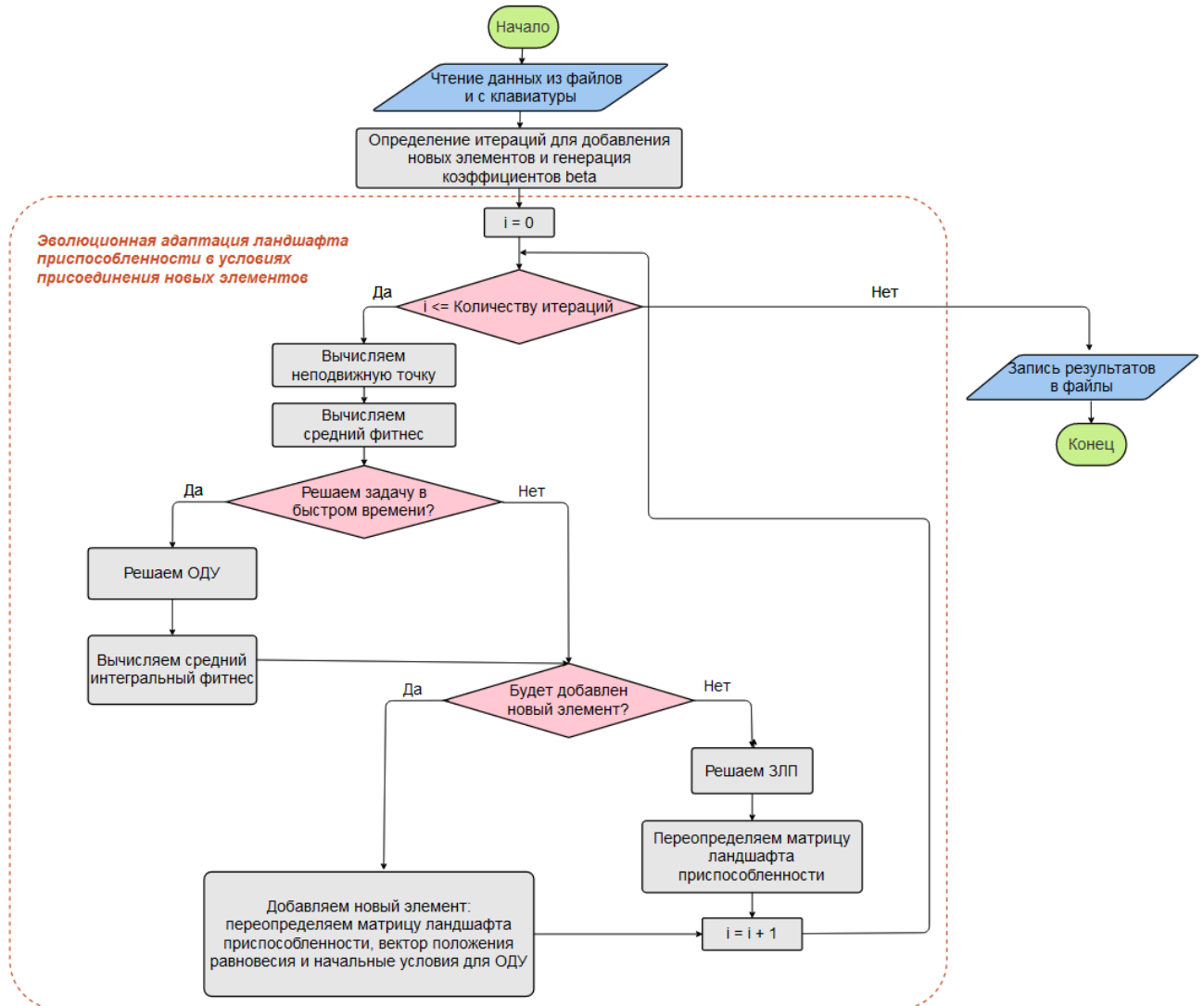


Рис. 2.1 — Блок – схема программного кода, реализующего процесс эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы в условиях присоединения новых элементов в случайные моменты времени.

## 2.2 Результаты численного моделирования

Проиллюстрируем результаты работы предложенного алгоритма на примере гиперциклической системы пятого порядка. В данном случае, с помощью

процесса Пуассона, было сгенерировано, что в систему будет добавлено два новых вида и их добавление произойдёт на 682-ой и 1240-ой итерациях эволюционного процесса. При этом параметры  $\beta_k$  имеют следующие значения:  $\beta_{682} = 0.829$  и  $\beta_{1240} = 0.557$ .

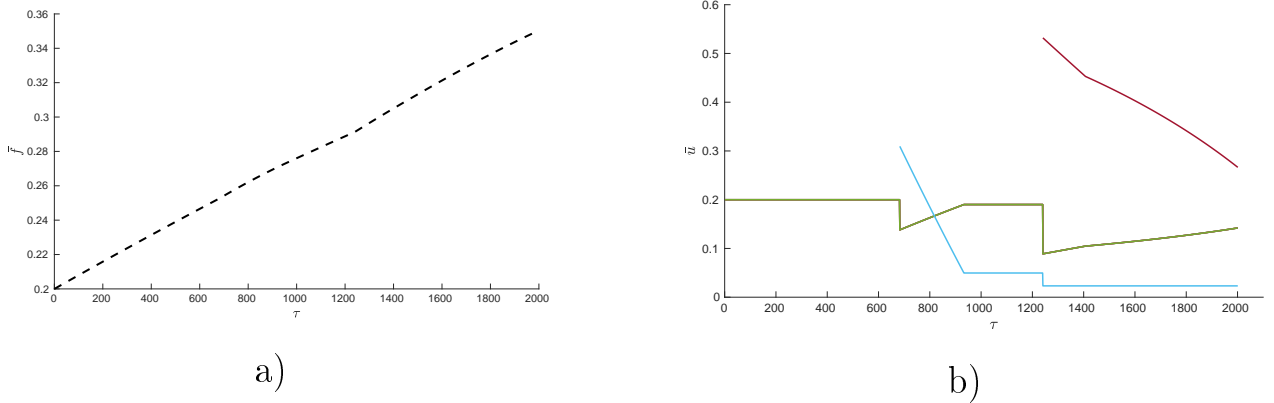


Рис. 2.2 — Динамика эволюционного изменения (а) среднего фитнеса и (б) неподвижной точки гиперциклической репликаторной системы размерности  $n = 5$  при добавлении в систему двух новых элементов

На рис. 2.2 (а) и 2.2 (б) представлены динамики среднего фитнеса и неподвижной точки рассматриваемой системы. Видно, что даже после добавления новых видов, система продолжает эволюционировать, увеличивая свою приспособленность.

На рис. 2.3, 2.4 и 2.5 показана активная динамика системы на 681 (то есть непосредственно перед добавлением первого нового вида), 1239 (то есть непосредственно перед добавлением второго нового вида) и 1735-ом шагах эволюционной адаптации.

На рис. 2.6 и 2.7 изображены графы взаимодействия видов в случае, когда исходная гиперциклическая система состояла из трёх видов. В данном случае, в систему также было добавлено два новых вида: на 68-ой и 529-ой итерациях. На рис. (а) — графы взаимодействия непосредственно перед добавлением первого и второго новых видов, а на рис. (б) сразу после добавления новых видов.

В заключение отметим, что при присоединении нового вида средний фитнес системы может изменяться скачкообразно. Частоты новых видов, встраиваясь в общую картину колебаний, локализуются в определённых зонах, которые являются более узкими по амплитуде колебаний, чем колебания исходной репликаторной системы.

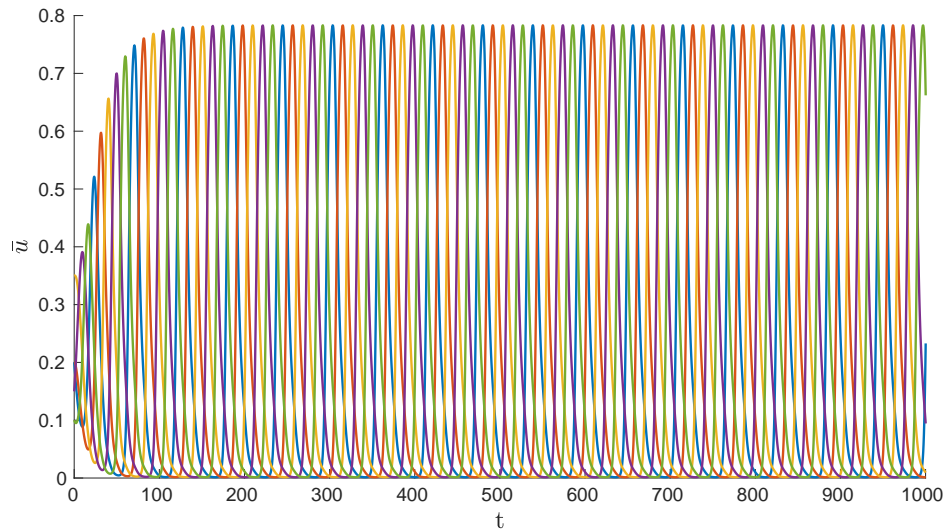


Рис. 2.3 — Активная динамика системы на 681-ой итерации при размерности системы  $n = 5$ .

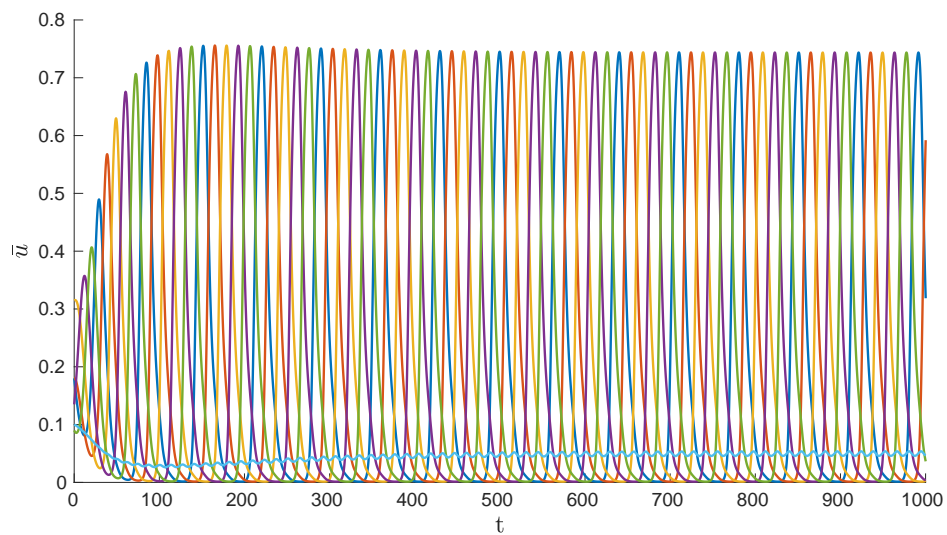


Рис. 2.4 — Активная динамика системы на 1239-ой итерации при размерности системы  $n = 5$ . Новый элемент изображён голубой линией снизу.

Используемые условия выделяют сравнительно узкий сегмент систем, которые допускают встраивание нового вида. Поэтому задача поиска условий, которые могут обеспечить этот процесс в более общем случае является актуальной.



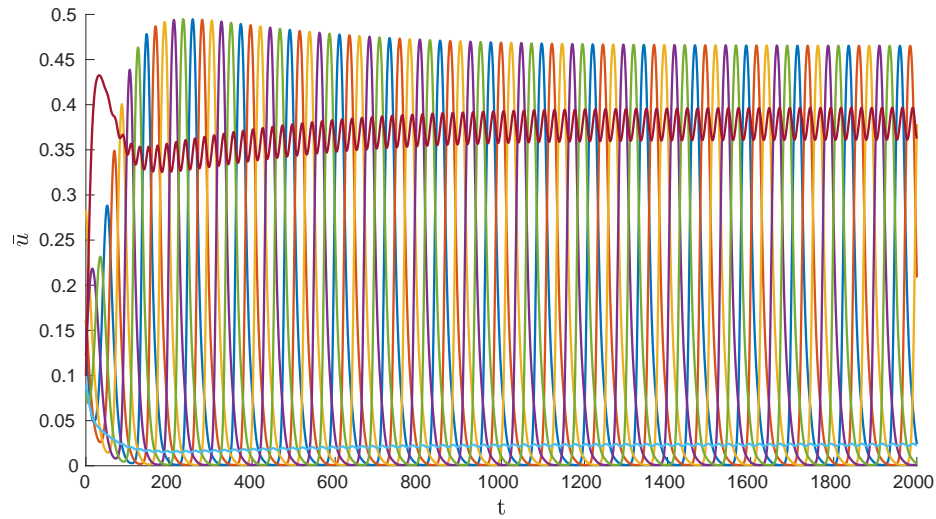


Рис. 2.5 — Активная динамика системы на 1735-ой итерации при размерности системы  $n = 5$ . Новые элементы изображены голубой и бордовой линиями.

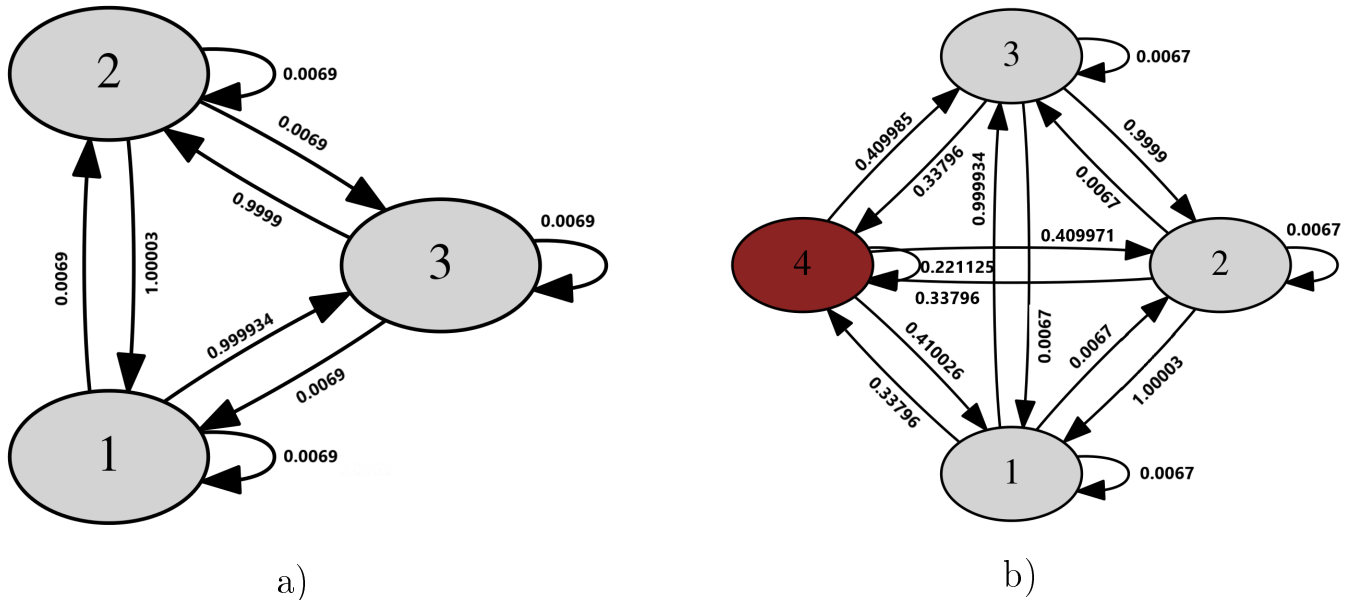


Рис. 2.6 — Графы взаимодействия на 67 (а) и 68-ой (б) итерациях эволюционного процесса при размерности системы  $n = 3$ .

### 2.3 Выводы ко второй главе

В данной главе был исследован процесс эволюции гиперциклической системы, в случае, когда в случайные моменты времени в систему могут быть добавлены новые элементы. Результаты, полученные в ходе исследования следующие:

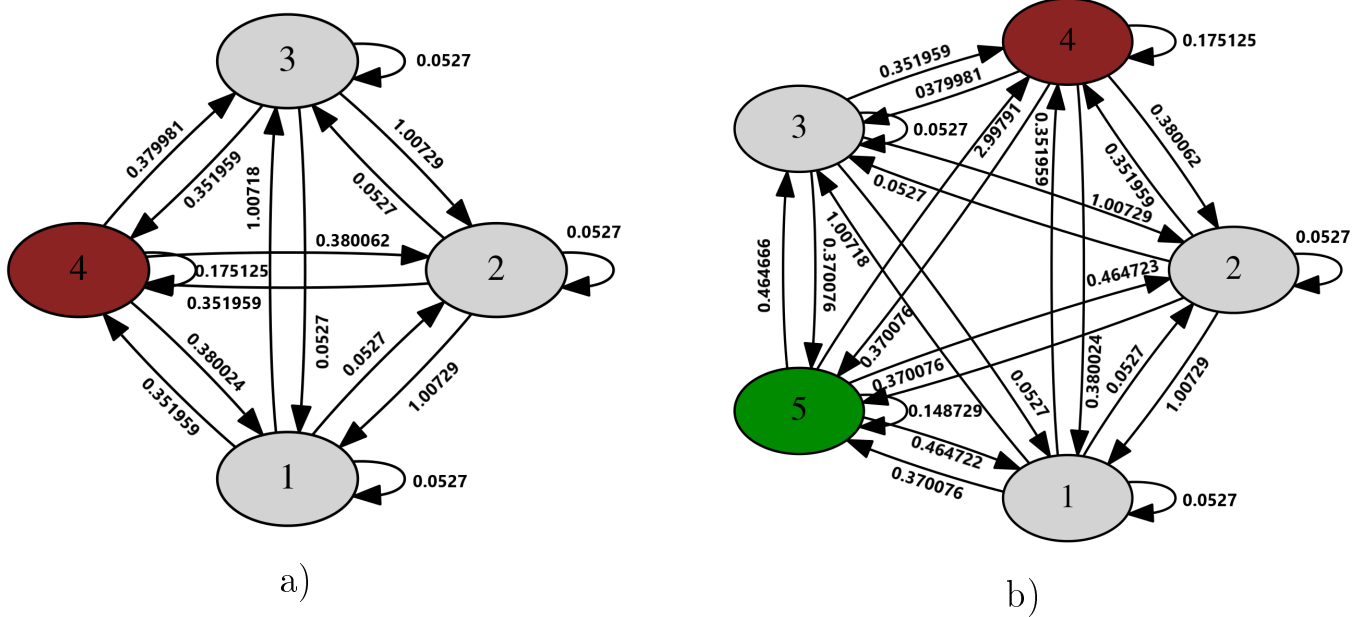


Рис. 2.7 — Графы взаимодействия на 528 (a) и 529-ой (b) итерациях эволюционного процесса при размерности системы  $n = 3$ .

- Численные эксперименты показали, что полученная после добавления нового элемента репликаторная система остается невырожденной лишь в случае, когда частота нового элемента максимальна по отношению к существующим элементам. Данные условия выделяют сравнительно узкий сегмент систем, которые остаются перманентными. Задача поиска условий, которые могут обеспечить этот процесс в более общем случае является актуальной;
- В результате эволюционных изменений значительно изменяется структура матрицы ландшафта приспособленности: помимо исходных связей возникает обратный цикл, а также двойные связи между всеми элементами системы. Кроме того, в этом случае в системе возникают автокаталитические процессы;
- Средний фитнес системы продолжает расти и после появления новых элементов.

### Глава 3. Эволюционная адаптация двойного гиперцикла

Третья глава посвящена построению и исследованию модели эволюции системы двойного гиперцикла (би-гиперцикла) [В, С]. Первая часть главы посвящена постановке задачи эволюционной адаптации элементов рассматриваемой системы. Во второй части показывается как исходная задача максимизации фитнеса на интервале эволюционного параметра  $\Delta\tau$  сводится к задаче линейного программирования. В третьей части описаны дополнительные условия на вариацию компонент неподвижной точки, которые гарантируют сохранение системой свойства невырожденности. В четвертой части кратко описываются условия достижения экстремума функцией средней приспособленности. В заключении приводятся основные результаты полученные в данной главе, а также краткое резюме.

#### 3.1 Модель эволюционной адаптации

Рассмотрим систему, которую в дальнейшем будем называть *би-гиперциклом*

$$\begin{aligned} \dot{u}_i(t) &= u_i(t)(a_i a_{i-1} u_{i-1}(t) u_{i-2}(t) - f(t)), \quad i = \overline{1, n}, \\ f(t) &= \sum_{i=1}^n a_i a_{i-1} u_i(t) u_{i-1}(t) u_{i-2}(t), \end{aligned} \quad (3.1)$$

где

$$\begin{aligned} a_i &> 0, \quad a_0 = a_n, \\ u_0(t) &= u_n(t), \quad u_{-1}(t) = u_{n-1}(t), \end{aligned}$$

и  $\mathbf{u} \in S_n = \left\{ u_i : u_i \geq 0, \sum_{i=1}^n u_i = 1 \right\}$ .

В гиперцикле данного типа, катализ вида с номером  $i$  осуществляется с помощью двух видов с номерами  $i-1$  и  $i-2$ . Как и в случае обычного гиперцикла, частоты  $u_i$  принадлежат симплексу  $S_n$ .

В [49] доказано, что двойной гиперцикл невырожден (перманентен) при  $n \geq 5$ . Двойной гиперцикл нечетной степени при  $n \geq 5$  имеет единственное положение равновесия, которое устойчиво при  $n = 5$  и неустойчиво при  $n > 5$ . Численные эксперименты показывают, что характер поведения фазовых

траекторий двойного гиперцикла аналогичен поведению траекторий обычного гиперцикла. Однако, автору неизвестно доказательство того, что в этом случае возникает устойчивый предельный цикл.

Перепишем систему уравнений (3.1) в матричной форме. Для этого введём матрицы

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & a_1 \\ a_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & a_3 & \dots & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & a_n & 0 \end{pmatrix} \quad \text{и} \quad \mathbf{U}(t) = \text{diag}(u_1(t), u_2(t), \dots, u_n(t)),$$

а также векторы

$$\mathbf{u}(t) = (u_1(t), u_2(t), \dots, u_n(t)) \quad \text{и} \quad \mathbf{I} = (1, 1, \dots, 1)$$

Тогда система уравнений (3.1) перепишется в виде

$$\begin{aligned} \dot{u}_i(t) &= u_i(t) \left( \left( (\mathbf{A}\mathbf{U}(t))^2 \mathbf{I} \right)_i - f(t) \right), \quad i = \overline{1, n}, \\ f(u(t)) &= \left( (\mathbf{A}\mathbf{U}(t))^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}(t) \right), \quad (\mathbf{U}(t)\mathbf{I}, \mathbf{I}) = 1. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Стационарное положение равновесия описывается равенством:

$$\left( \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}} \right)^2 \mathbf{I} = \bar{f}\mathbf{I}, \quad \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{I}, \mathbf{I} \right) = 1. \quad (3.3)$$

Поэтому равенство, описывающее эволюционную адаптацию системы при изменении эволюционного времени имеет вид:

$$\begin{aligned} \left( \mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{U}}(t, \tau) \right)^2 \mathbf{I} &= \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(t, \tau))\mathbf{I}, \\ \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(t, \tau)) &= \left( \left( \mathbf{A}(\tau)\bar{\mathbf{U}}(t, \tau) \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}(t, \tau) \right), \\ \left( \bar{\mathbf{U}}(t, \tau)\mathbf{I}, \mathbf{I} \right) &= 1. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Если система би-гиперцикла не вырождается при изменении эволюционного времени  $\tau$ , то средние интегральные значения функций  $u_i(t, \tau)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  и  $f(\mathbf{u}(t, \tau))$  совпадают со стационарным положением равновесия (3.4):

$$\begin{aligned}\bar{u}_i(\tau) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t u_i(t, \tau) dt, \quad i = \overline{1, n}, \\ \bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau)) &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t f(\mathbf{u}(t, \tau)) dt.\end{aligned}$$

Предполагая, что все элементы матрицы  $\mathbf{A}$  гладким образом зависят от параметра  $\tau \in [0, +\infty)$  и выполняется условие (1.1), получим, что задача о поиске эволюционного изменения системы на множестве ландшафтов приспособленности сводится к поиску максимума функции  $\bar{f}(\bar{\mathbf{u}}(\tau))$  на множестве решений уравнения (3.4).

### 3.2 Вычисление вариации фитнеса

**Теорема 3.1.** Пусть элементы невырожденной матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  и компоненты вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  являются дифференцируемыми функциями эволюционного параметра  $\tau$  и выполняется условие (1.8):

$$|a'_{ij}(\tau)| \leq k_1 \varepsilon, \quad k_1 = \text{const} > 0, \quad i, j = \overline{1, n}.$$

Тогда на достаточно малом интервале  $\Delta\tau$  изменения эволюционного параметра для приращения  $\delta\bar{f}(\tau)$  функции  $\bar{f}(\tau)$ , определенной в равенстве (3.4) справедливо

$$\delta\bar{f} = \frac{\left( (\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V})^{-1} \left( \mathbf{A}^{-1}(\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \bar{\mathbf{U}}(\delta\mathbf{A}) \right) \bar{\mathbf{u}}, \mathbf{I} \right)}{\left( (\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V})^{-1} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{I}, \mathbf{I} \right)}. \quad (3.5)$$

Здесь через  $\delta\bar{f}(\tau)$ ,  $\delta\mathbf{A}(\tau)$  обозначены главные части приращения функции  $\bar{f}(\tau)$  и элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  при изменении параметра от  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$ .

**Доказательство.** В силу гладкости элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  справедливо разложение (1.10). Поэтому из равенства (3.4) с точностью до членов порядка малости  $o(\Delta\tau)$  имеем:

$$\begin{aligned}
\left( (\mathbf{A} + \delta\mathbf{A})(\bar{\mathbf{U}} + \delta\bar{\mathbf{U}}) \right)^2 \mathbf{I} &= \left( \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}} + \mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{U}}) + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}} \right) \left( \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}} + \right. \\
&+ \left. \mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{U}}) + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}} \right) = (\mathbf{A}\bar{\mathbf{U}})^2 \mathbf{I} + \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{U}})\mathbf{I} + \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}(\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{I} + \\
&+ \mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{U}})\mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{I} + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{I} = \bar{f}\mathbf{I} + \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{u}}) + \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}(\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{u}} + \\
&+ \mathbf{A}(\delta\bar{\mathbf{U}})\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}}, \quad (3.6)
\end{aligned}$$

где  $\delta\mathbf{A}$ ,  $\delta\bar{\mathbf{U}}$ ,  $\delta\bar{\mathbf{u}}$  и  $\delta\bar{f}$  главные линейные части приращений матриц  $\mathbf{A}(\tau)$ ,  $\bar{\mathbf{U}}(\tau)$ , вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  и функции  $\bar{f}(\tau)$  соответственно при изменении параметра эволюции от  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$ .

Пусть

$$\bar{\mathbf{v}} = (v_1, v_2, \dots, v_n) = \mathbf{A}\bar{\mathbf{u}}, \quad \mathbf{V} = \text{diag}(v_1, v_2, \dots, v_n).$$

Можно показать, что

$$(\delta\bar{\mathbf{U}})\mathbf{A}\bar{\mathbf{u}} = (\delta\mathbf{U})\bar{\mathbf{v}} = \mathbf{V}(\delta\bar{\mathbf{u}}). \quad (3.7)$$

Тогда используя условие (3.7) можем переписать формулу (3.6) следующим образом

$$(\delta\bar{f})\mathbf{I} = \mathbf{A}(\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V})\delta\bar{\mathbf{u}} + \left( \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}(\delta\mathbf{A}) + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} \right)\bar{\mathbf{u}}. \quad (3.8)$$

Умножив последнее равенство на

$$\left( (\mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{A}\mathbf{V})^{-1} \right)^T \mathbf{I}$$

и учитывая, что

$$\left( (\delta\bar{\mathbf{U}})\mathbf{I}, \mathbf{I} \right) = 0,$$

получим формулу (3.5) для вариации среднего значения фитнеса при малом изменении эволюционного параметра  $\tau$ .  $\square$

### 3.3 Численный метод реализации процесса эволюционной адаптации

Из доказанной выше теоремы 3.1 следует, что процесс максимизации среднего значения фитнеса при малом изменении эволюционного параметра может быть сведен к задаче линейного программирования:

**Следствие 3.1.** *Задача о максимизации среднего значения фитнеса системы (3.4) на малом изменении интервала эволюционного параметра  $\Delta\tau$  сводится к задаче линейного программирования: среди всех возможных значений производных  $a'_{ij}(\tau)$ ,  $i, j = \overline{1, n}$  элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau) \in \mathcal{M}$  найти такие значения, которые удовлетворяют ограничениям (1.14), при которых линейная функция  $\delta\bar{f}(\tau)$  от элементов матрицы  $\mathbf{A}(\tau)$  достигает максимального значения.*

Таким образом, если мы хотим решить задачу эволюционной адаптации на более длинном интервале изменения эволюционного времени, например, на интервале  $k\Delta\tau$ , то в этом случае необходимо будет решить серию задач линейного программирования, а именно, последовательно решить  $k$  таких задач.

Как уже отмечалось ранее, данный метод справедлив лишь в случае невырожденных систем. Поэтому в процессе численных вычислений необходимо проверять выполнение условия

$$0 < \bar{\mathbf{u}}(\tau + \Delta\tau) < 1,$$

что соответствует соотношению  $\bar{\mathbf{u}}(\tau) + \delta\bar{\mathbf{u}}(\tau) \in \text{int}S_n$ .

Если же одна или несколько компонент вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  находятся вблизи границы симплекса, то необходимо задать дополнительные ограничения на компоненты вектора  $\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau)$ .

Связь между вариациями компонент вектора  $\delta\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  и элементов матрицы  $\delta\mathbf{A}(\tau)$  можно получить из формулы (3.8):

$$\delta\bar{\mathbf{u}} = \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V} \right)^{-1} \mathbf{A}^{-1} \left( (\delta\bar{f})\mathbf{I} - \left( \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}(\delta\mathbf{A}) + (\delta\mathbf{A})\bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} \right) \bar{\mathbf{u}} \right), \quad (3.9)$$

где величина  $\delta \bar{f}$  определяется равенством (3.5).

Пусть, например, компонента  $\bar{u}_i(\tau) = \delta_i \rightarrow 0$ . В этом случае, на допустимую вариацию  $\delta \bar{u}_i(\tau)$  необходимо добавить следующее ограничение

$$\delta_i + \delta \bar{u}_i(\tau) > 0.$$

То есть в этом случае должно выполняться неравенство

$$\delta \bar{f} \left( \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V} \right)^{-1} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{I} \right)_i > \left( \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V} \right)^{-1} \mathbf{A}^{-1} \left( \mathbf{A} \bar{\mathbf{U}} (\delta \mathbf{A}) + (\delta \mathbf{A}) \bar{\mathbf{U}} \mathbf{A} \right) \bar{\mathbf{u}} \right)_i - \delta_i. \quad (3.10)$$

Таким образом, если одна или несколько компонент вектора  $\bar{\mathbf{u}}(\tau)$  стремятся к нулю, то при решении соответствующей задачи линейного программирования, помимо ограничений (1.14) необходимо учитывать ограничение (3.10).

В случае, когда одна из компонент стремится к единице, условие (3.10) переписывается следующим образом

$$\delta \bar{f} \left( \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V} \right)^{-1} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{I} \right)_i < 1 + \left( \left( \bar{\mathbf{U}}\mathbf{A} + \mathbf{V} \right)^{-1} \mathbf{A}^{-1} \left( \mathbf{A} \bar{\mathbf{U}} (\delta \mathbf{A}) + (\delta \mathbf{A}) \bar{\mathbf{U}} \mathbf{A} \right) \bar{\mathbf{u}} \right)_i - \delta_i. \quad (3.11)$$

Для реализации описанного численного метода был написан комплекс программ, разработанный на языке программирования C++. Детали реализации и отрывки из исходного кода можно найти в конце работы. Полный код размещен в сети интернет и доступен по ссылке <https://github.com/DrozhzhinSV>.

Блок – схема программного кода для реализации процесса эволюционной адаптации бигиперциклической системы во многом схожа с той, что была представлена для системы обычного гиперцикла в главе 1 на рис. 1.1.

### 3.4 Необходимое и достаточное условие экстремума функции средней приспособленности

**Теорема 3.2.** При фиксированном значении  $\mathbf{u}^* \in S_n$  функционал

$$f(\mathbf{A}(\tau)) = \left( \left( \mathbf{A}(\tau) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) \quad (3.12)$$



на множестве матриц  $\mathbf{A} \in \mathcal{M}(\tau)$ , заданном соотношением (1.1) достигает максимального значения на некотором элементе  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ .

**Доказательство.** Очевидно, что функционал (3.12) является непрерывным и ограниченным на множестве  $\mathcal{M}$ , заданным соотношением (1.1), которое, как было показано в теореме 1.2 является выпуклым.

Покажем, что  $f(\mathbf{A}(\tau))$  является выпуклым. Поскольку  $f(\mathbf{A}(\tau)) \geq 0 \forall \mathbf{A}(\tau) \in \mathcal{M}$ , то  $\forall \mathbf{A}_1(\tau), \mathbf{A}_2(\tau) \in \mathcal{M}$  справедливо следующее

$$\begin{aligned} f(\mathbf{A}_1(\tau) - \mathbf{A}_2(\tau)) &= \left( \left( (\mathbf{A}_1(\tau) - \mathbf{A}_2(\tau)) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) = \\ &= \left( \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) - 2 \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) + \left( \left( \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) = \\ &= f(\mathbf{A}_1(\tau)) - 2 \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) + f(\mathbf{A}_2(\tau)) > 0. \end{aligned}$$

Следовательно,

$$f(\mathbf{A}_1(\tau)) + f(\mathbf{A}_2(\tau)) > 2 \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right).$$

Тогда

$$\begin{aligned} f(\lambda \mathbf{A}_1(\tau) + (1 - \lambda) \mathbf{A}_2(\tau)) &= \left( \left( (\lambda \mathbf{A}_1(\tau) + (1 - \lambda) \mathbf{A}_2(\tau)) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) = \\ &= \lambda^2 \left( \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) + 2\lambda(1 - \lambda) \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) + \\ &\quad + (1 - \lambda)^2 \left( \left( \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \right)^2 \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) = \lambda^2 f(\mathbf{A}_1(\tau)) + \\ &\quad + 2\lambda(1 - \lambda) \left( \mathbf{A}_1(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{A}_2(\tau) \mathbf{U}^* \mathbf{I}, \mathbf{u}^* \right) + (1 - \lambda)^2 f(\mathbf{A}_2(\tau)) \leq \\ &\leq \lambda^2 f(\mathbf{A}_1(\tau)) + (1 - \lambda)^2 f(\mathbf{A}_2(\tau)) + \lambda(1 - \lambda) f(\mathbf{A}_1(\tau)) + \\ &\quad + \lambda(1 - \lambda) f(\mathbf{A}_2(\tau)) = \lambda f(\mathbf{A}_1(\tau)) + (1 - \lambda) f(\mathbf{A}_2(\tau)). \end{aligned}$$

Таким образом, существует такой элемент  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ , на котором функционал (3.12) достигает максимальное значение.

□

**Следствие 3.2.** Пусть в процессе предложенной выше эволюционной адаптации при изменении эволюционного параметра от  $0 \leq \tau \leq \tau^*$  компоненты вектора решения системы (3.4) остаются неизменными. Тогда при  $\tau \in [0, \tau^*]$  существует максимальное среднее значение фитнеса бигиперциклической репликаторной системы, которое достигается на некотором элементе  $\mathbf{A}^* \in \mathcal{M}$ .

**Замечание 3.1.** Далее будет показано, что ситуация, описанная в следствии 3.2 является типичной в предложенном процессе эволюционной адаптации.

Аналогично случаю обычного гиперцикла, сформулированные выше утверждения перестают быть справедливыми, если при изменении эволюционного параметра меняется компонента вектора решения системы (3.4).

**Замечание 3.2.** Необходимое условие максимума фитнеса можно найти используя формулу (3.5) подобно тому, как это было сделано в теореме 1.3 для случая обычных гиперциклических репликаторных систем.

**Замечание 3.2.** Для нахождения достаточных условий экстремума необходимо исследовать знак второй производной  $\delta^2 \bar{f}(\tau)$ , при условии  $\delta \bar{f}(\tau) = 0$ .

Для этих целей представим первое равенство в системе (3.4) в виде

$$\mathbf{V}\bar{\mathbf{d}} = \bar{f}(\tau)\mathbf{I},$$

где  $\mathbf{V} = \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}$ ,  $\bar{\mathbf{d}} = \mathbf{A}\bar{\mathbf{U}}\mathbf{I}$ .

Если  $\delta \bar{f}(\tau) = 0$ , то  $(\delta \mathbf{V})\bar{\mathbf{d}} + \mathbf{V}(\delta \bar{\mathbf{d}}) = 0$  и имеет место равенство

$$(\delta \mathbf{V})\bar{\mathbf{d}} = -\mathbf{V}(\delta \bar{\mathbf{d}}).$$

Дальнейшие рассуждения полностью повторяют рассуждения, приведенные в теореме 1.4 при замене матриц  $\mathbf{A}$ ,  $\delta \mathbf{A}$ ,  $\delta^2 \mathbf{A}$  и векторов  $\delta \bar{\mathbf{u}}$ ,  $\delta^2 \bar{\mathbf{u}}$  на матрицы  $\mathbf{V}$ ,  $\delta \mathbf{V}$ ,  $\delta^2 \mathbf{V}$  и векторы  $\delta \bar{\mathbf{d}}$ ,  $\delta^2 \bar{\mathbf{d}}$  соответственно.

### 3.5 Эволюция би-гиперциклической системы

Рассмотрим эволюцию ландшафта приспособленности би-гиперциклической системы (3.2) с  $n = 5$  и матрицей

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.13)$$

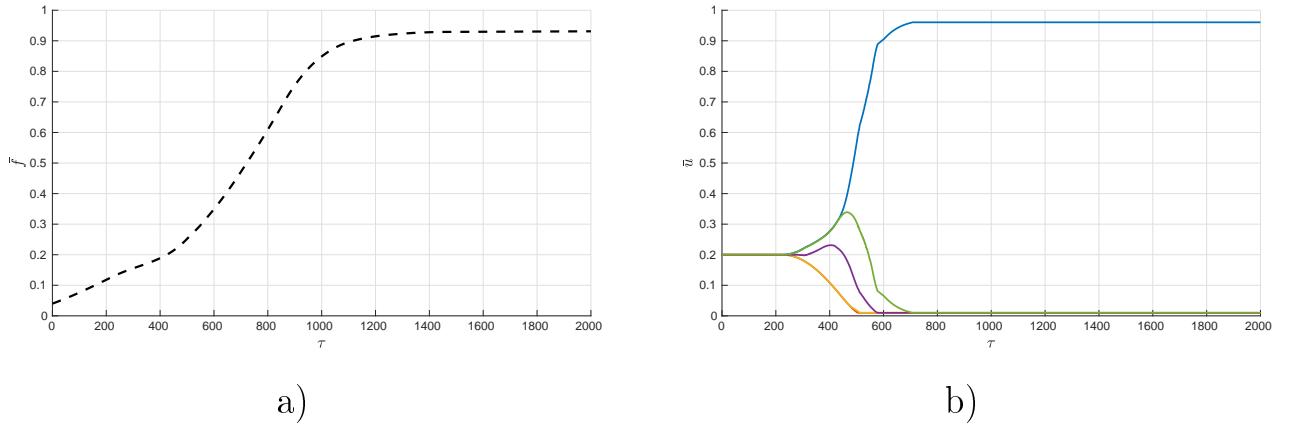


Рис. 3.1 — Динамика эволюционного изменения (а) средней приспособленности и (б) неподвижной точки системы (3.2) с матрицей  $\mathbf{A}$  (3.13).

На рис. 3.1 (а) изображено эволюционное изменение средней приспособленности  $\bar{f}$ . Из графика для функции  $\bar{f}$  видно, что через некоторое количество итераций величина среднего фитнеса сходится к максимальному значению. На рис. 3.1 (б) представлена динамика изменения неподвижной точки системы. Компоненты неподвижной точки остаются неподвижными на протяжении порядка 300 итераций эволюции, после чего, происходит расщепление координат на разные траектории, одна из которых устремляется к 1, в то время как остальные к границе симплекса.

На рис. 3.2 (а) показана активная динамика системы (3.2) с матрицей  $\mathbf{A}$  (3.13) на 200-ом шаге эволюции. Фазовые траектории, в данном случае, сходятся к устойчивому положению равновесия  $\bar{u}_i = 0.2, i = \overline{1, 5}$ . На рис. 3.2 (б) изображена динамика системы би-гиперцикла на 450-ом шаге эволюции. В отличие от предыдущего случая, здесь не наблюдается никаких устойчивых равновесий, а траектории системы имеют циклы.

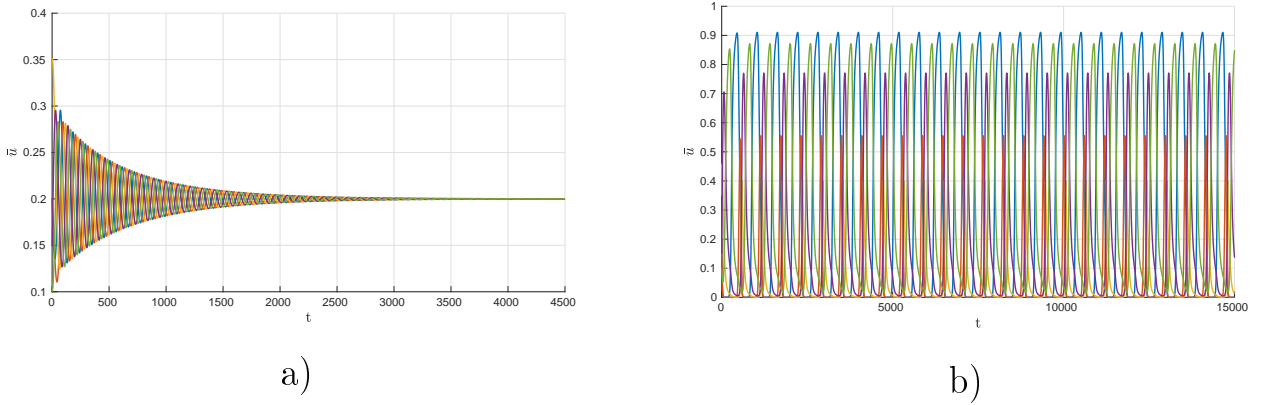


Рис. 3.2 — Активная динамика системы (3.2) с матрицей  $\mathbf{A}$  (3.13) (a) на 200-ой и (b) 450-ой итерациях эволюции.

На рис. 3.3 представлены графы, описывающие взаимодействие видов для исходного би-гиперцикла пятого порядка и эволюционного би-гиперцикла, полученного 300-ой итерации эволюции. Как видно из графика, система заметно усложняется: возникает обратный цикл, а также автокаталитические реакции. Кроме того, граф становится полным, т.е. между каждой парой вершин возникают взаимно обратные связи.

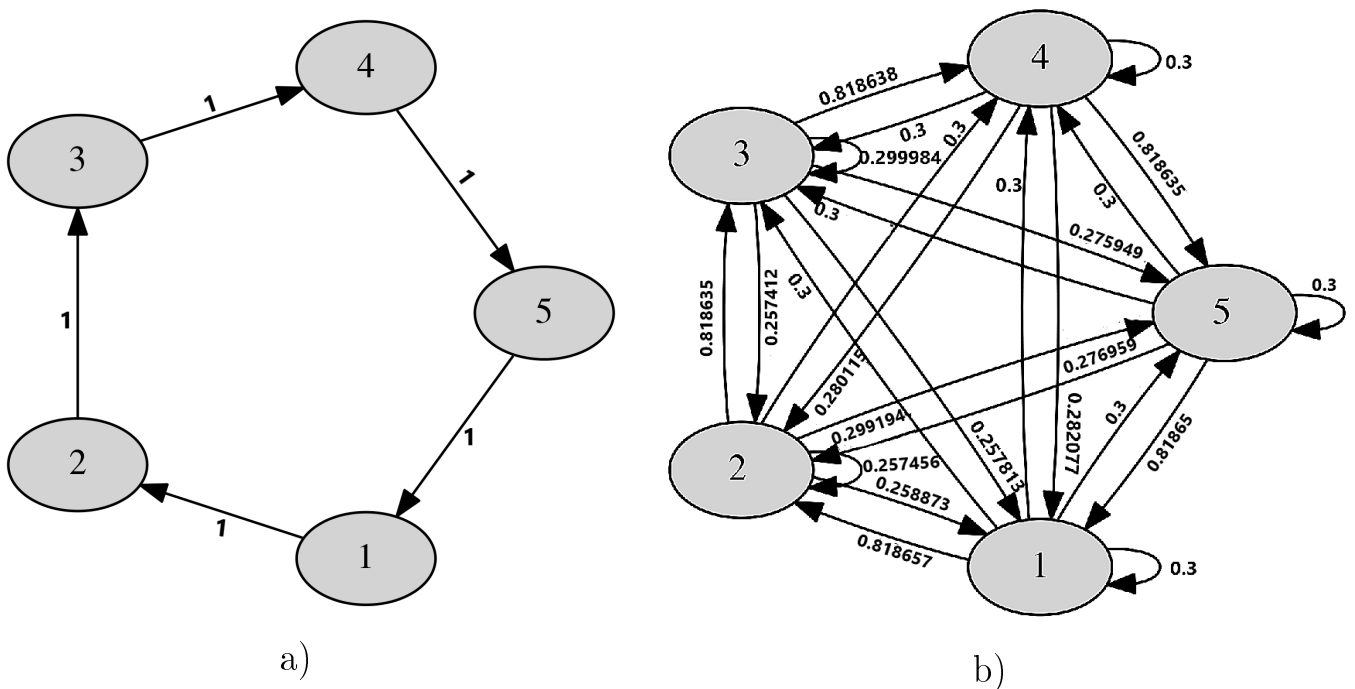


Рис. 3.3 — Визуализация графа взаимодействия элементов (a) исходной би-гиперциклической системы пятого порядка и (b) эволюционной, полученной на 300-ом шаге.

Изучим процесс эволюционной адаптации двойного гиперцикла пятого порядка в случае взаимодействия с двумя паразитическими видами.

В этом случае, к уравнениям состояния с матрицей (3.13) добавятся уравнения

$$\begin{aligned}\frac{du_6}{dt} &= u_6(1.1u_5u_4 - f(\mathbf{u})), \\ \frac{du_7}{dt} &= u_7(1.1u_6u_5 - f(\mathbf{u})), \\ f(\mathbf{u}) &= \sum_{i=1}^5 u_i u_{i-1} u_{i-2} + 1.1(u_4 u_5 u_6 + u_7 u_6 u_5),\end{aligned}\tag{3.14}$$

где  $u_0 = u_5, u_{-1} = u_4$ .

Соответствующая матрица расширенной системы имеет вид

$$\tilde{\mathbf{A}} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1.1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1.1 & 0 & 0 \end{pmatrix}.\tag{3.15}$$

Как было показано ранее, для обычных гиперциклов, начиная с некоторой итерации, полученный эволюционный гиперцикл становится устойчивым по отношению к паразитам. То же свойство имеют и би-гиперциклические системы. На рис. 3.4 (а) представлена активная динамика системы при взаимодействии исходного би-гиперцикла с двумя паразитами: исходный би-гиперцикл погибает. На рис. 3.4 (b) изображена активная динамика системы при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла, полученного на 30-ом шаге эволюции с двумя паразитами: в данном случае, 30 шагов эволюции достаточно для того, чтобы получить би-гиперцикл устойчивый по отношению к паразитам. Если же в системе (3.14) изменить коэффициенты приспособленности паразитов с 1.1 на 1.2, то 30 итераций эволюции уже недостаточно для получения устойчивой системы (рис. 3.4 (c)). В данном случае, необходимо уже 55 итераций (рис. 3.4 (d)). Ниже также представлен вид матрицы расширенной системы, которая была получена из матрицы (3.15) в результате 30 шагов эволюционной адаптации исходной системы двойного гиперцикла.

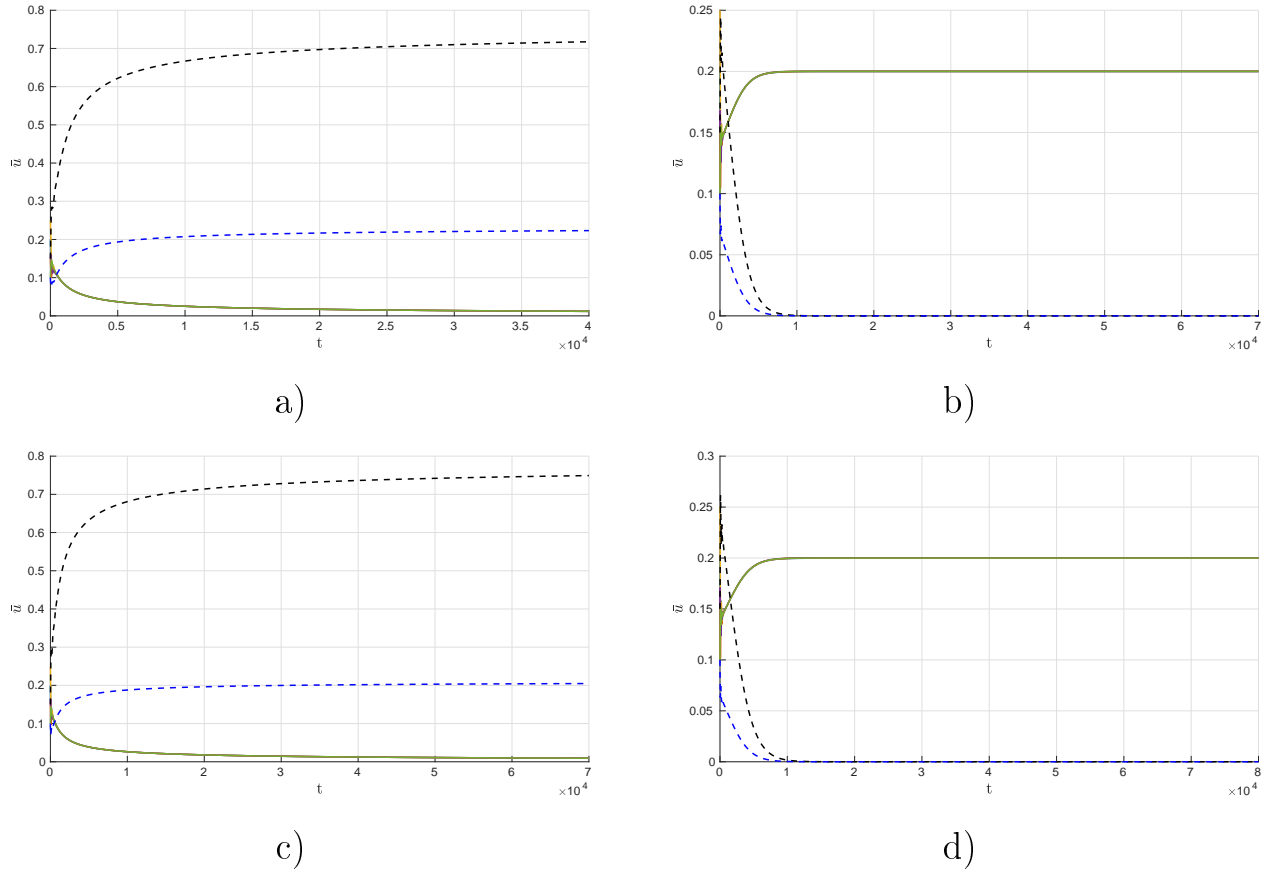


Рис. 3.4 — (а) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии исходного би-гиперцикла 5-го порядка с двумя паразитами. (б) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 30-ой итерации с двумя паразитами. (с) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 30-ой итерации с двумя паразитами после увеличения их коэффициентов приспособленности. (д) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 55-ой итерации с двумя паразитами после увеличения их коэффициентов приспособленности.

$$\tilde{\mathbf{A}}_{30} = \begin{pmatrix} 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0.998096 & 0 & 0 \\ 0.999063 & 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0 & 0 \\ 0.03 & 0.998857 & 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0 & 0 \\ 0.03 & 0.03 & 0.997774 & 0.03 & 0.03 & 0 & 0 \\ 0.03 & 0.03 & 0.03 & 0.997564 & 0.03 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1.1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1.1 & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.16)$$

### 3.6 Выводы к третьей главе

В данной главе был исследован процесс эволюции ландшафта приспособленности перманентной бигиперциклической репликаторной системы. Для его исследования была использована гипотеза о том, что эволюционное время адаптации бигиперциклической системы гораздо медленнее, чем время описывающее внутреннюю динамику системы. Другими словами, мы предполагаем, что принципы эволюции Дарвина, основанные на фундаментальной теореме Фишера о естественном отборе верны для стационарного состояния. Результаты, полученные в ходе исследования аналогичны результатам главы 1:

- Эволюционный бигиперцикл приобретает свойство резистентности по отношению к паразитическим видам, от которых погибал до начала процесса эволюционного изменения;
- В результате эволюционных изменений значительно изменяется структура матрицы ландшафта приспособленности: помимо альтруистического типа взаимодействия возникает автокаталитическая репликация, что способствует появлению элементов эгоистического поведения. Кроме того, между каждой парой вершин возникают взаимно обратные связи;
- В начале процесса эволюционной адаптации компоненты положения равновесия остаются неизменными в течение долгого времени. Затем происходит расщепление компонент положения равновесия, в результате чего, одна из компонент начинает увеличиваться, в то время как остальные уменьшаются, при этом средний фитнес системы в течение долгого времени продолжает расти. Выбор доминирующего элемента осуществляется случайно и варьируется от эксперимента к эксперименту;
- На заключительном этапе эволюционного процесса происходит стабилизация системы и она перестает изменяться. Данный процесс аналогичен явлению “порога катастроф” в модели квазивидов Эйгена.

## Глава 4. Эволюционная адаптация репликаторной системы “муравейник” и сети РНК молекул

В данной главе отдельно рассмотрены случаи двух репликаторных систем, первая из которых напоминает структуру биологического сообщества, управление которым происходит с помощью одного центрального элемента - “муравейник” [C, D, G]. Вторая система взята из результатов конкретной системы [19], полученной биохимическим путем и задающая репликацию реальных объектов.

### 4.1 Модель эволюционной адаптации системы “муравейник”

Рассмотрим репликаторную систему, которую условно можно охарактеризовать именем “муравейник” или “улей”, имея ввиду характер взаимодействия видов в этой системе. Граф системы изображён на рис 4.1.

Виды  $0 - 1 - \dots - n - 1$  образуют гиперцикл. Каждый из этих видов дополнительно катализируется видом с номером  $n$ , который играет роль “матки”. В свою очередь вид с номером  $n$  катализируется с помощью всех остальных элементов гиперцикла.

Уравнения состояния имеют вид

$$\begin{aligned} \dot{u}_i &= u_i \left( \alpha u_n + k_i u_{i-1} - f(t) \right), \quad i = \overline{0, n-1}, \\ \dot{u}_n &= u_n \left( \sum_{i=0}^{n-1} \beta_i u_i - f(t) \right), \quad \mathbf{u} \in S_{n+1}, \end{aligned} \tag{4.1}$$

$$\begin{aligned} f(t) &= \alpha u_n \sum_{i=0}^{n-1} u_i + \sum_{i=0}^{n-1} k_i u_i u_{i-1} + u_n \sum_{i=0}^{n-1} \beta_i u_i, \\ \alpha, \beta_i, k_i &> 0, \quad i = \overline{0, n-1}, \quad u_{-1} = u_{n-1}. \end{aligned}$$

Естественно рассматривать случай, когда  $n = 3, 4, \dots$ . Система (4.1) имеет единственное положение равновесия  $\bar{\mathbf{u}} \in \text{int}S_n$ , что является необходимым условием невырожденности [28].



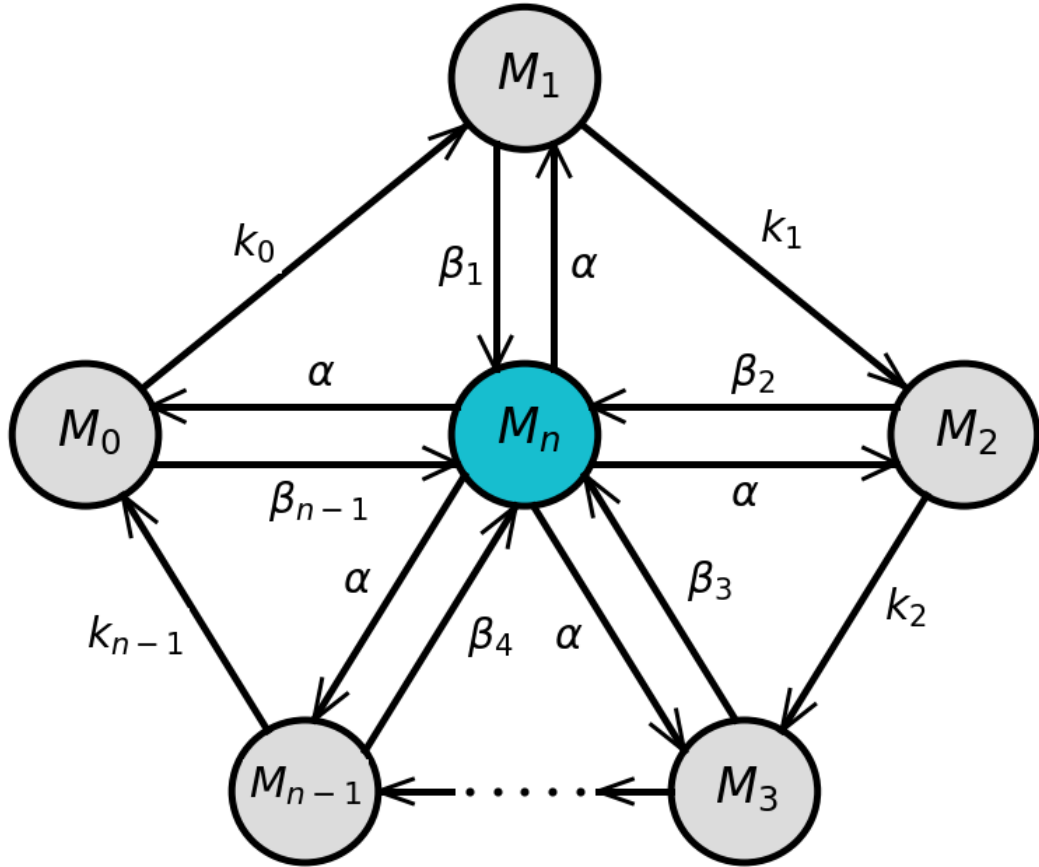


Рис. 4.1 — Граф, описывающий репликаторную систему “муравейник”.

Из уравнений (4.1) следует, что

$$k_i \bar{u}_{i-1} = f - \alpha \bar{u}_n, \quad i = \overline{0, n-1}.$$

Поэтому

$$\begin{aligned} k_1 \bar{u}_0 &= k_2 \bar{u}_1 = \dots = k_{n-1} \bar{u}_{n-2} = k_0 \bar{u}_{n-1}, \\ \bar{u}_i &= \frac{k_1}{k_{i+1}} \bar{u}_0, \quad i = \overline{1, n-1}, \quad k_n = k_0. \end{aligned}$$

Следовательно,

$$\alpha \bar{u}_n + k_1 \bar{u}_0 = \beta_0 \bar{u}_0 + \bar{u}_0 \sum_{j=1}^{n-1} \beta_j \frac{k_1}{k_{j+1}}, \quad k_n = k_0.$$

Так как  $\bar{u}_n = 1 - \sum_{j=0}^{n-1} \bar{u}_j$ , то

$$\bar{u}_0 = \alpha \left[ \left( (\alpha + 1) \sum_{j=1}^{n-1} \frac{1}{k_{j+1}} - 1 \right) k_1 + \alpha + \beta_0 \right]^{-1} > 0.$$

Докажем, что при выполнении ряда условий на параметры системы (4.1) выполняется достаточное условие невырожденности.

**Утверждение 4.1.** Пусть

$$\begin{aligned} k_m &= \min\{k_0, k_1, \dots, k_{n-1}\}, & k_M &= \max\{k_0, k_1, \dots, k_{n-1}\}, \\ \beta_m &= \min\{\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_{n-1}\}, & \beta_M &= \max\{\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_{n-1}\}. \end{aligned}$$

Если выполняются условия

$$k_M < \beta_m, \quad \alpha + \beta_m > \frac{k_m}{n} > \beta_M, \quad n = 3, 4, \dots, N, \quad (4.2)$$

то система (4.1) невырождена.

**Доказательство.** Рассмотрим функцию

$$\Phi(\mathbf{u}) = \ln \prod_{i=0}^{n-1} \left( u_i(t) \right)^{\frac{1}{n}} - \ln u_n(t).$$

Тогда

$$\dot{\Phi}(\mathbf{u}) = \frac{1}{n} \sum_{i=0}^{n-1} \frac{\dot{u}_i}{u_i} - \frac{\dot{u}_n}{u_n} = \alpha u_n + n \sum_{i=0}^{n-1} k_i u_{i-1} - n \sum_{i=0}^{n-1} \beta_i u_i.$$

Справедливы оценки

$$\begin{aligned} \sum_{i=0}^{n-1} k_i u_{i-1} &\geq k_m \sum_{i=0}^{n-1} u_i = k_m (1 - u_n), \\ \sum_{i=0}^{n-1} \beta_i u_i &\leq \beta_M \sum_{i=0}^{n-1} u_i = \beta_M (1 - u_n). \end{aligned} \quad (4.3)$$

Поэтому, если выполняется условие (4.2), то

$$\dot{\Phi}(\mathbf{u}) \geq \delta_0 > 0, \quad \delta_0 = \frac{k_m}{n} - \beta_M > 0.$$

Следовательно,

$$\prod_{i=0}^{n-1} \left( u_i(t) \right)^{\frac{1}{n}} \geq C e^{\delta_0 t} u_n(t). \quad (4.4)$$

Рассмотрим функцию  $S(t) = \sum_{i=0}^{n-1} u_i(t) = 1 - u_n$ .

$$\dot{S}(t) = \alpha S(1 - S) - \alpha(1 - S)S^2 + (1 - S) \sum_{i=0}^{n-1} k_i u_i u_{i-1} - S(1 - S) \sum_{i=0}^{n-1} \beta_i u_i.$$

В силу оценок (4.3) и оценки  $\sum_{i=0}^{n-1} k_i u_i u_{i-1} \leq k_M S$  получаем, что

$$\dot{S}(t) \leq (\alpha + \beta_m) S(S-1)(S-r^2),$$

здесь  $r^2 = \frac{k_M + \alpha}{\beta_m + \alpha} < 1$ , в силу того, что выполняются условия (4.3).

Из теоремы сравнения [26] следует, что

$$S(t) \leq \max\{r^2, \varphi^2\},$$

где  $\varphi^2 = S(0) = \sum_{i=0}^{n-1} u_i(0) < 1$ ,  $u_n(0) = 1 - \varphi^2 > \varepsilon_0 > 0$ .

Поэтому  $u_n(t) = 1 - S(t) \geq \min\{1 - r^2, 1 - \varphi^2\}$ .

□

Проиллюстрируем результаты применения алгоритма эволюционной адаптации к системе “муравейник”.

Положим в системе (4.1)  $\alpha = 0.1, \beta_i = 0.8, k_i = 1, n = 5$ . Тогда матрица ландшафта приспособленности имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0.1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0.1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0.1 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0.1 \\ 0.8 & 0.8 & 0.8 & 0.8 & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.5)$$

Эволюционные изменения во время адаптации системы и максимизации средней приспособленности приводят к уменьшению параметров  $\beta_i$ , которые определяют катализ доминирующей макромолекулы (“матки”) (рис. 4.2). Координата положения равновесия соответствующая доминирующей макромолекуле сходится к нулю (примерно на 310-ом шаге).

На рис. 4.3 показана активная динамика системы (4.1) с матрицей  $\mathbf{A}$  (4.5) на 50, 175, 250 и 400-ой итерациях процесса эволюции средней приспособленности. Компонента вектора относительных частот, соответствующая доминирующей макромолекуле представлена пунктирной линией. Стоит отметить, что влияние “матки” с каждым шагом итерационного процесса снижается, в то время как амплитуда остальных макромолекул возрастает.

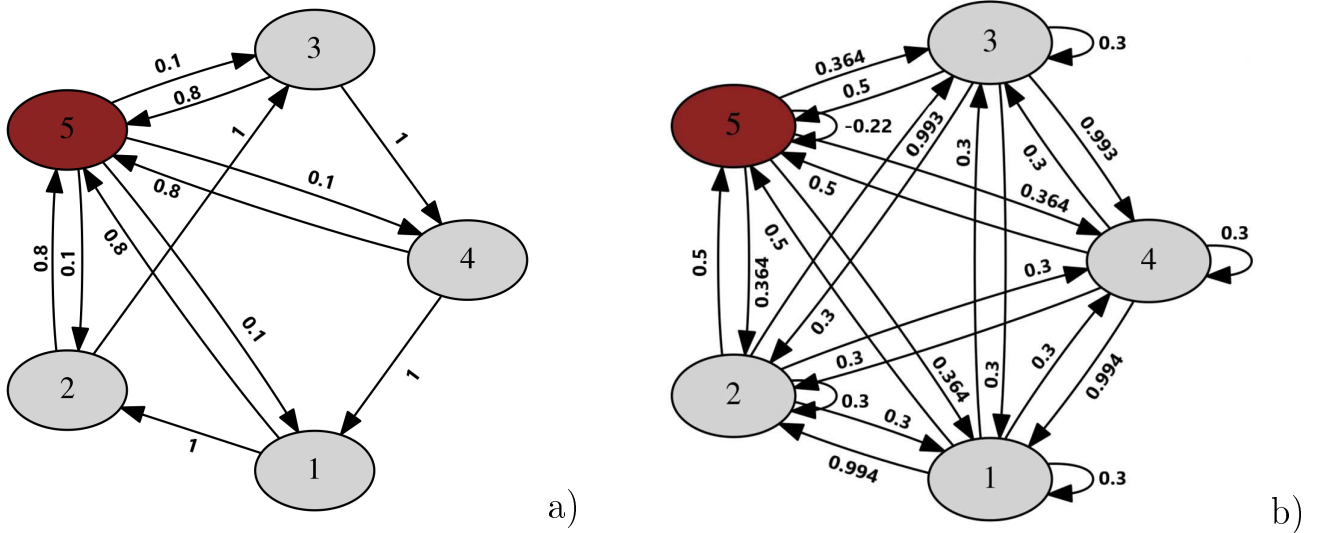


Рис. 4.2 — Визуализация графа взаимодействия элементов (а) исходной системы “муравейник” и (б) эволюционной системы “муравейник”, полученной на 300-ом шаге.

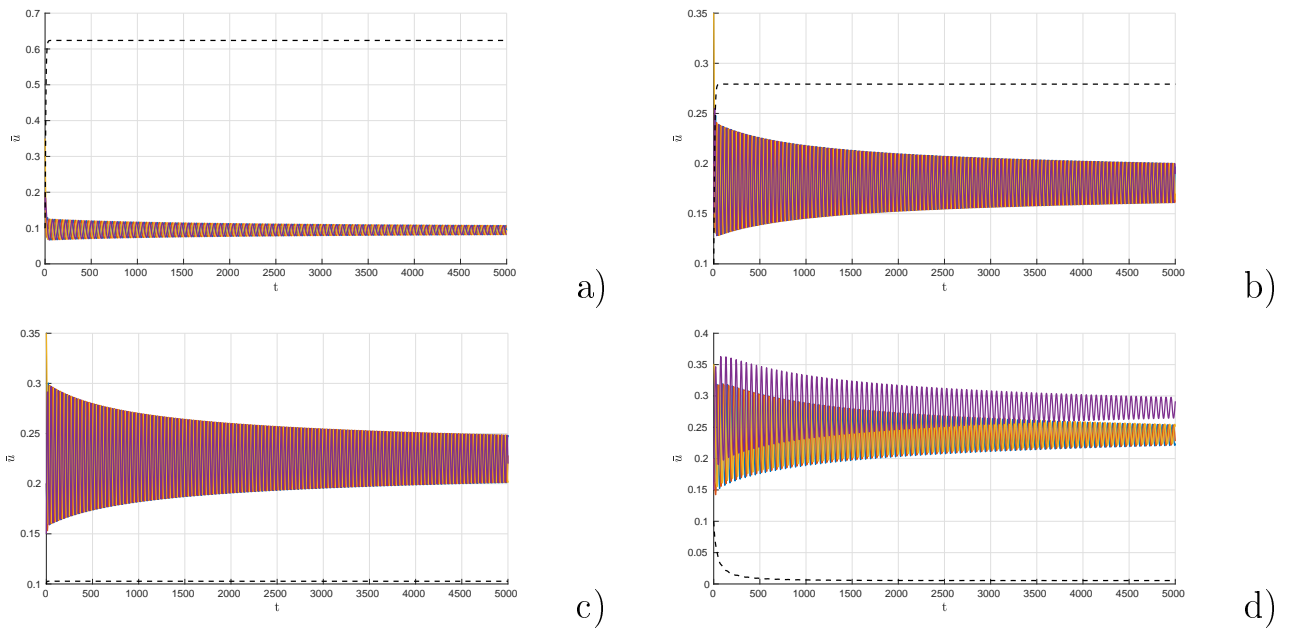


Рис. 4.3 — Активная динамика системы (4.1) с матрицей  $\mathbf{A}$  (4.5) на шаге эволюции  $N$ : (а)  $N = 50$  (б)  $N = 175$  (с)  $N = 250$  (д)  $N = 400$ .

## 4.2 Модель эволюционной адаптации сети РНК молекул

Репликационные системы являются предметом изучения не только теоретиков, математиков и биологов, но и объектом экспериментальных опытов с привлечением реальных биохимических реакций. Так в работе [18] была создана гиперциклическая реакция, состоящая из двух элементов. В работе [19] была

представлена репликаторная система, состоящая из шести видов макромолекул, граф которой приводится ниже (рис. 4.4).

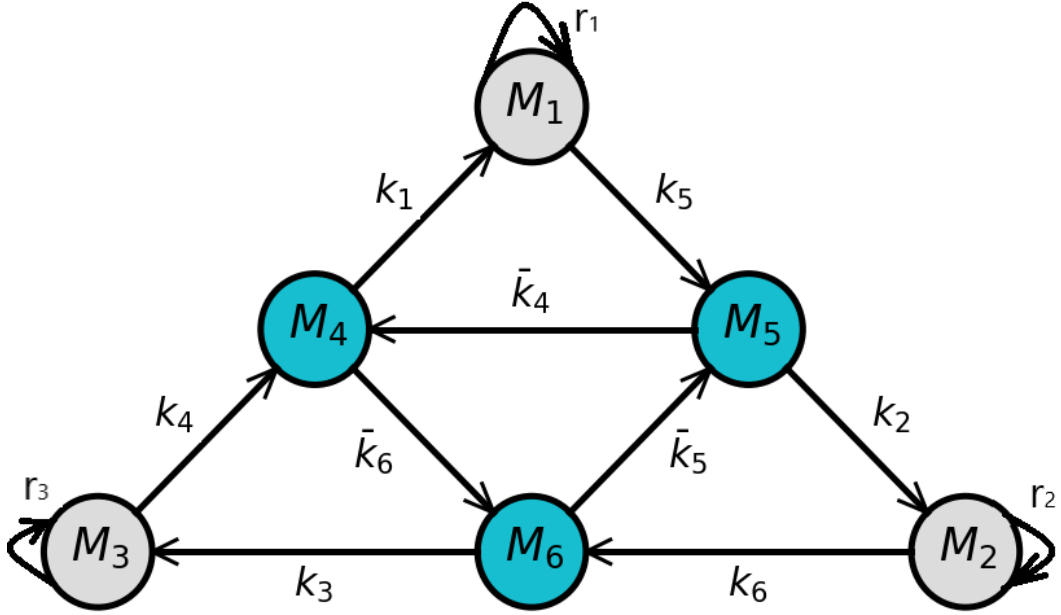


Рис. 4.4 — Граф, описывающий взаимодействие шести различных РНК - молекул.

Здесь элементы 4 – 5 – 6 образуют гиперцикл, а элементы 1 – 2 – 3 наряду с участием в гиперцикле, обладают также свойствами автокаталитической репликации, т.е. имеют двойственную природу. Уравнения состояния имеют вид

$$\begin{aligned}
 \dot{u}_1 &= u_1(r_1 u_1 + k_1 u_4 - f(t)), \\
 \dot{u}_2 &= u_2(r_2 u_2 + k_2 u_5 - f(t)), \\
 \dot{u}_3 &= u_3(r_3 u_3 + k_3 u_6 - f(t)), \\
 \dot{u}_4 &= u_4(k_4 u_3 + \bar{k}_4 u_5 - f(t)), \\
 \dot{u}_5 &= u_5(k_5 u_1 + \bar{k}_5 u_6 - f(t)), \\
 \dot{u}_6 &= u_6(k_6 u_2 + \bar{k}_6 u_4 - f(t)), \\
 \mathbf{u} &\in S_6, \quad k_i, \bar{k}_i > 0.
 \end{aligned} \tag{4.6}$$

Средний фитнес системы определяется следующим образом

$$f(t) = \sum_{i=1}^3 r_i u_i^2 + k_1 u_1 u_4 + k_2 u_2 u_5 + k_3 u_3 u_6 + \bar{k}_4 u_4 u_5 + \bar{k}_5 u_5 u_6 + \bar{k}_6 u_6 u_4.$$

Каждый вид представляется макромолекулой, имеющей определённые биохимические свойства. Реальные опыты, проведённые в [19] подтверждают, что

динамика системы аналогична динамике невырожденной репликаторной системы.

Положим в системе (4.6)

$$\begin{aligned} r_1 &= r_2 = r_3 = -0.3 = \alpha, \\ k_1 &= k_2 = k_3 = 0.4 = \beta, \\ k_4 &= k_5 = k_6 = 0.1 = \sigma, \\ \bar{k}_4 &= \bar{k}_5 = \bar{k}_6 = 0.05 = \gamma. \end{aligned}$$

Тогда матрица ландшафта приспособленности имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -0.3 & 0 & 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & -0.3 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \\ 0 & 0 & -0.3 & 0 & 0 & 0.4 \\ 0 & 0 & 0.1 & 0 & 0.05 & 0 \\ 0.1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.05 \\ 0 & 0.1 & 0 & 0.05 & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.7)$$

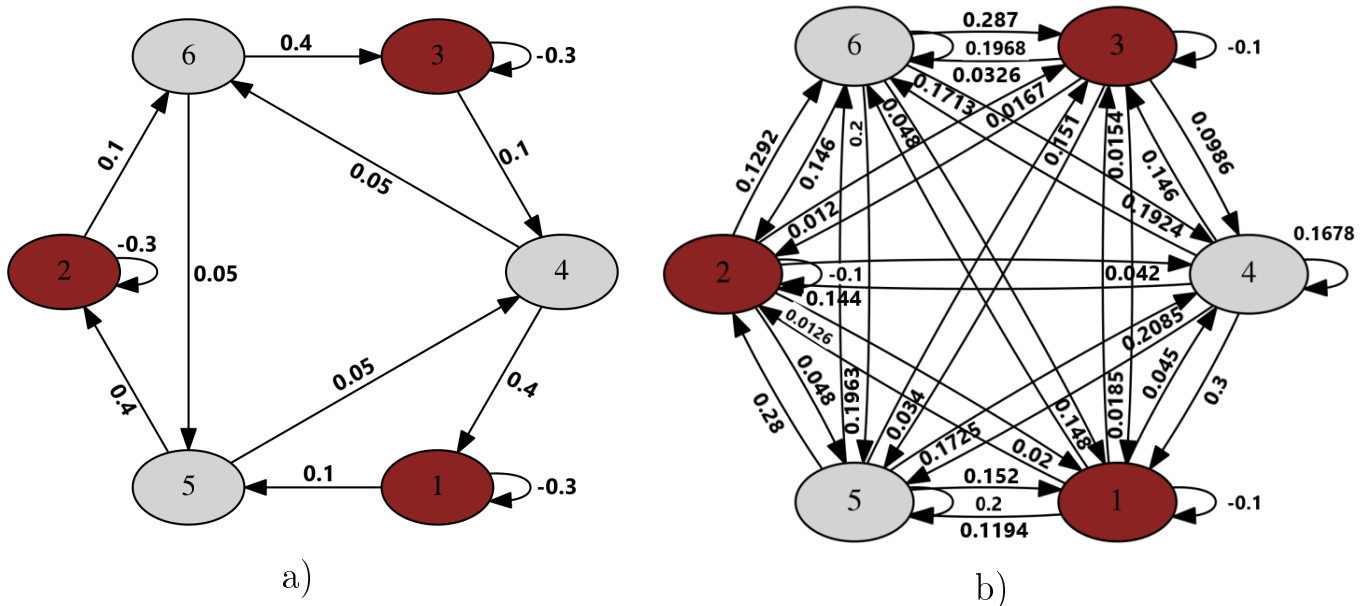


Рис. 4.5 — Визуализация графа взаимодействия элементов (а) исходной системы (4.6) с матрицей  $\mathbf{A}$  (4.7) и (б) эволюционной системы (4.6) полученной на 200-ом шаге.

Граф, описывающий взаимодействие видов для исходной системы (4.6) с матрицей  $\mathbf{A}$  (4.7) представлен на рис. 4.5 (а). На рис. 4.5 (б) показан граф, описывающий взаимодействие элементов эволюционной системы, полученной на 200-ом шаге эволюционного процесса. Стоит отметить, что в процессе эволюции

увеличивается коэффициент  $\alpha$ , с которым молекулы первой группы (1–2–3) катализируют себя. Коэффициент  $\gamma$ , с которым молекулы второй группы (4–5–6) катализируют соседа своей группы так же увеличивается, в то время как коэффициент  $\sigma$ , с которым молекулы второй группы (4–5–6) катализируют соседа другой группы (1–2–3) уменьшается.

На рис. 4.6 представлена активная динамика системы (4.6) до начала процесса эволюции, а также на 125, 175 и 200-ом шагах эволюционной адаптации. Отметим, что на первых итерациях процесса происходит увеличение частот молекул второй группы (4–5–6), затем же динамика траекторий характеризуется циклическими скачками, амплитуда которых у молекул первой группы (1–2–3) значительно ниже.

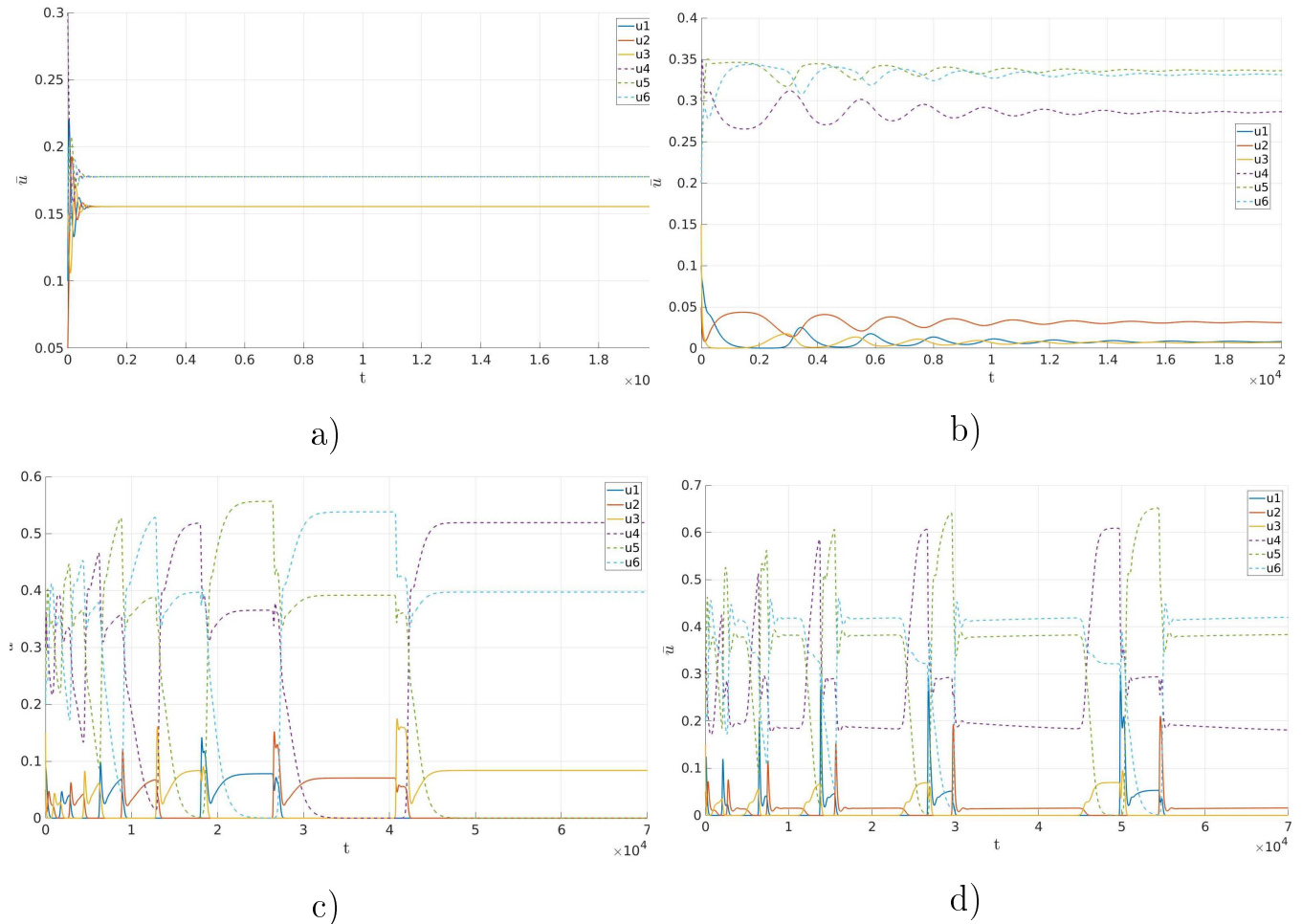


Рис. 4.6 — Активная динамика системы (4.6) с матрицей  $\mathbf{A}$  (4.7) на шаге эволюции  $N$ : (a)  $N = 0$  (b)  $N = 125$  (c)  $N = 175$  (d)  $N = 200$ .

### 4.3 Выводы к четвертой главе

В данной главе были рассмотрены две репликаторные системы: “муравейник” и система, описывающая взаимодействие шести различных РНК-молекул.

Для системы “муравейник” были получены следующие результаты:

- Эволюционные изменения параметров системы с целью увеличения средней приспособленности приводят к уменьшению значений параметров, характеризующих процесс катализации центральной макромолекулы;
- Компонента положения равновесия, соответствующая центральной макромолекуле, приближается к нулевому значению;
- В эволюционной системе влияние центральной макромолекулы практически исчезает (рис. 4.3), в то время как амплитуда колебаний простых макромолекул увеличивается;
- Так же, как и в случае с гиперциклическими системами, рассмотренными в предыдущих главах, в данном случае также наблюдается явление аналогичное явлению “порога катастроф” в модели квазивидов Эйгена.

Для второй системы характерно значительное изменение поведения, сложившегося в результате процесса эволюции. Если фазовые траектории исходной системы довольно быстро выходили на постоянный уровень, то для эволюционной системы характерно циклическое поведение фазовых траекторий, причем амплитуда скачков молекул второй группы гораздо выше.



## Заключение

Основные результаты диссертации состоят в следующем:

В работе предложен алгоритм эволюции ландшафта приспособленности репликаторной системы, основанный на трех основных гипотезах:

1. время в течение которого происходит адаптация ландшафта приспособленности является во много раз более медленным, чем время, которое описывает активную динамику системы;
2. изменения ландшафта приспособленности происходят на некотором допустимом множестве ландшафтов приспособленности;
3. критерием успеха эволюционной адаптации является рост функции средней приспособленности на множестве допустимых ландшафтов приспособленности в процессе изменения эволюционного времени.

В результате исходная задача о максимизации средней приспособленности системы сводится к задаче о максимизации средней приспособленности в стационарном положении равновесия путем варьирования параметров системы в условиях ограниченности значений этих параметров. Задача сводится к последовательному решению серии задач линейного программирования, которые решаются в предположении, что сферическая норма матрицы ландшафта приспособленности ограничена. Результаты численного моделирования показывают, что процесс максимизации средней приспособленности для системы бигиперцикла качественно схож с аналогичным процессом для системы обычного гиперцикла: в начале процесса адаптации стационарное состояние остается неизменным в течение длительного времени. Тем не менее, значительно изменяется структура матрицы ландшафта приспособленности: помимо исходных связей, появляются новые типы взаимодействия, такие как автокатализ, обратный цикл, а также двойные связи между всеми элементами системы. Такое поведение системы можно интерпретировать как более разнообразное и устойчивое эволюционное состояние. После некоторого количества итераций, координаты положения равновесия делятся на две части: один из элементов начинает доминировать, а соответствующая ему компонента положения равновесия устремляется к единице. Этот процесс характеризуется значительным увеличением автокаталитического коэффициента для данного элемента. В то же время, частоты остальных элементов сходятся к минимальному значению.

Выбор доминирующего элемента осуществляется случайно и варьируется от эксперимента к эксперименту. Автор предполагаем, что этот выбор зависит от вычислительных ошибок. На заключительном этапе эволюционного процесса происходит стабилизация средней приспособленности. Этот процесс аналогичен явлению “порога катастроф” в модели квазивидов Эйгена.

Из численных экспериментов следует, что чем больше ресурс матрицы  $\mathbf{A}$ , определенный постоянной  $Q^2$  в соотношении (1.1), тем позднее наступает процесс стабилизации и тем выше предельное значение фитнеса.

Существенной характеристикой предложенного процесса эволюционной адаптации является тот факт, что система приобретает свойство резистентности (защищенности) от паразитических видов, от воздействия которых эта же система погибала до начала этого процесса. Причем чем больше ресурс матрицы  $\mathbf{A}$ , тем больше потенциальная защищенность системы от воздействия паразитических видов.

Если сравнивать предложенный процесс с широко распространенными моделями эволюции, основанными на использовании теоретико-игрового подхода [28, 51], то можно заключить следующее. Условия равновесия по Нэшу, так же как и условие эволюционно устойчивого состояния приводят к условиям устойчивости (и даже глобальной устойчивости) этого состояния в смысле Ляпунова, что фактически означает полное доминирование одной группы стратегий над другими. При этом сама система, находясь в устойчивом положении равновесия, застывает в своем развитии.

С этих позиций предложенный процесс эволюционной адаптации оказывается более адекватным в случае невырожденных (перманентных) систем, поскольку не требует от системы выполнения условий устойчивости. При этом сам процесс максимизации среднего значения величины фитнеса можно трактовать как максимизацию “общественной пользы” всего сообщества видов в целом и не сводится к доминированию какой-то одной группы видов.

Численные эксперименты показывают, что в случае, когда к системе присоединяются новые элементы, возможны три варианта: успешное присоединение нового элемента к системе, аннигиляция самого присоединяемого элемента, аннигиляция всей системы в целом. Найдены условия, гарантирующие встраивание нового элемента в уже существующую систему. При этом приспособленность системы продолжает расти, а структура матрицы ландшафта приспособленности значительно изменяется.

В заключение автор выражает благодарность доктору физико-математических наук, профессору А. С. Братусю и кандидату физико-математических наук Т. С. Якушкиной, а также всем сотрудникам кафедры системного анализа ВМК МГУ за помощь и поддержку.

## Публикации по теме диссертации

*Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности:*

- A Bratus A., Drozhzhin S., Yakushkina T. On the evolution of hypercycles. *Mathematical Biosciences*. 2018. N 306. P. 119–125. [Импакт-фактор WoS: 2.144] <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2018.09.001>
- B Bratus A., Drozhzhin S., Yakushkina T. Evolutionary Adaptation of the Permanent Replicator System. *Trends in Biomathematics, Modelling Cells, Flows, Epidemics and Environment*. BIOMAT. Springer. 2019. P. 1–7. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-46306-9\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-46306-9_1)
- C Drozhzhin S., Bratus A., Yakushkina T. Fitness Optimization and Evolution of Permanent Replicator Systems. *Journal of Mathematical Biology*. 2021. N 3(82). P. 1–26. [Импакт-фактор WoS: 2.259] <https://doi.org/10.1007/s00285-021-01548-8>  
Работа поддержана грантом РФФ 19-11-00008 и Министерством науки и высшего образования РФ 075-15-2019-1621.
- D Дрожжин С. В., Братусь А С. Математическая модель эволюции репликаторных систем. *Вестник Московского университета. Серия 15. Вычислительная математика и кибернетика*. 2018. N 3. С. 36а–41.

*Иные публикации:*

- E Bratus A., Yakushkina T., Drozhzhin S., Samokhin I. Mathematical Models of Evolution for Replicator Systems: Fitness Landscape Adaptation. *Proceedings of the International Conference “Mathematical Biology and Bioinformatics”*. IMPB RAS - Branch of KIAM RAS. 2018. N 7. P. e71.1–e71.4.

<https://doi.org/10.17537/icmbb18.54>

- F А. С. Братусь, С. В. Дрожжин. Математические модели эволюции репликаторных систем. Современные проблемы математики и механики. Материалы международной конференции посвященной 80—летию академика В. А. Садовниченко. Макс Пресс, Москва. 2019. Том N 2. С. 637–640.
- G А. С. Братусь, С. В. Дрожжин, Т. С. Якушкина. Экстремальные принципы эволюционной адаптации в математических моделях репликаторных систем. Теория управления и теория обобщенных решений уравнений Гамильтона-Якоби. Материалы III международного семинара, посвященного 75—летию академика А. И. Субботина. Екатеринбург: ИММ УрО РАН. 2020. С. 117–119. ISBN 978-5-8295-0729-9

## Литература

- [1] Darwin C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1859. London: John Murray.
- [2] Зинченко Л. А., Курейчик В. М., Редько В. Г. *Бионические информационные системы и их практические применения*. 2011. Москва: Физматлит.
- [3] Malthus T. *An Essay on the Principle of Population, as it affects the future Improvement of Society*. 1798. London: J. Johnson.
- [4] Verhulst P. *Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement*. 1838. *Corresp. Math. Phys.* N 10. P. 113-121.
- [5] Lotka A. J. *Contribution to the energetics of evolution*. 1922. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* N 6. P. 147-151.
- [6] Volterra V. *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. 1926. *Mem. Accad. Lincei.* N 2. P. 31-113.
- [7] Kostitzin V. A. *La biologie mathematique*. 1937. Paris: P. A. Colin.
- [8] Марков А. В., Наймарк Е. Б. *Эволюция: Классические идеи в свете новых открытий*. 2014. АСТ: Corpus.
- [9] Deutsch D. *The fabric of reality*. 1997. New-York: Allen Lane.
- [10] Dawkins R. *The selfish gene*. 1976. New-York: Oxford University Press.
- [11] Kolmogorov A. *Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenze*. 1936. *G. Inst. Ital. Attuari.* N 1(7). P. 74–80.
- [12] Арнольд В. *Обыкновенные дифференциальные уравнения*. 1971. Главная редакция физико-математической литературы издательства “Наука” .
- [13] Eigen M. *Self-organization of matter and the evolution of biological macromolecules*. 1971. *Naturwissenschaften.* N 58. P. 465–532.
- [14] Eigen M., Schuster P. *The hypercycle. A principal of natural self-organization. Part A: Emergence of the hypercycle*. 1977. *Naturwissenschaften.* N 64. P. 541–565.
- [15] Полуэктов Р. А. *Динамическая теория биологических популяций*. 1974. Москва: Наука.

- [16] Пых Ю. А. Обобщённые системы Лотки - Вольтерра: теория и приложения. 2017. Санкт - Петербург: Санкт - Петербургский государственный институт психологии и социальной работы.
- [17] Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. 1978. Москва: Наука.
- [18] Lincoln A., Joyce G. Self-Sustained Replication of an RNA Enzyme. 2009. Science. N 323. P. 1229–1232.
- [19] Vaidya N., Manapat M., Chen I., Xulvi-Brunet R., Hayden E., Lehman N. Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators. 2012. Nature. N 491(7422). P. 72–77.
- [20] Hofbauer J., Mallet-Paret J. and Smith H. L. Stable periodic solutions for the hypercycle system. 1991. J. of Dyn. and Diff. Eq. N 3. P. 423–436.
- [21] Hofbauer J. Competitive Exclusion of Disjoint Hypercycles. 2002. J. Phys. Chem. N 216. P. 35–39.
- [22] Sigmund K. The calculus of selfishness. 2010. Princeton University Press, Princeton.
- [23] Fisher R. The Genetical Theory of Natural Selection. 1930. Oxford: At The Clarendon Press.
- [24] Hofbauer J., Sigmund K. The Theory of Evolution and Dynamical Systems. 1978. Cambridge University Press.
- [25] Беллман Р. Введение в теорию матриц. 1976. Москва: Наука.
- [26] Тихонов А. Н., Васильева А. Б., Свешников А. Г. Дифференциальные уравнения. 1985. Москва: Наука.
- [27] Шилов Г. Е. Математический анализ. Конечномерные линейные пространства. 1969. Москва: Наука.
- [28] Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary Games and Population Dynamics. 2003. Cambridge University Press.
- [29] Mallet-Paret J., Smith H. L. The Poincare-Bendixson theorem for monotone cyclic feedback systems. 1990. J. of Dyn. and Diff. Eq. N 2. P. 367–421.
- [30] Wright S. The genetical theory of natural selection: a review. 1930. Journal of Heredity. N 21(8) P. 349–356.
- [31] Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. 1932. Proc. Sixth Internat. Congress Genetics. P. 356–366.

- [32] Crow J. F. Here's to Fisher, additive genetic variance, and the fundamental theorem of natural selection. 2002. *Evolution*. N 56. P. 1313–1316.
- [33] Dieckmann U., Doebeli M., Metz J. A. J., Tautz D. Adaptive speciation. 2004. Cambridge University Press.
- [34] Ewens W. J. Mathematical population genetics: I. Theoretical introduction. 2004. Berlin: Springer - Verlag.
- [35] Grafen A. Fisher the evolutionary biologist. *The statistician*. 2003. N 52. P. 319–329.
- [36] Grodwohl J. B. “The Theory was Beautiful Indeed” : Rise, Fall and Circulation of Maximizing Methods in Population Genetics (1930 – 1980). 2017. *Journal of the History of Biology*. N 50(3). DOI:10.1007/s10739-016-9449-4.
- [37] Bratus A. S., Novozhilov A. S., Semenov Y. S. Adaptive fitness landscape for replication systems: to maximize or not maximize. 2018. *Mathematical modelling of natural phenomena*. N 13(3). P.25. <https://doi.org/10.1051/mmnp/2018040>
- [38] Ao P. Laws in Darwinian evolutionary theory. 2005. *Physics of Life Reviews* 2. P. 117–156.
- [39] Poelwijk Frank J., et al. Empirical fitness landscapes reveal accessible evolutionary paths. 2007. *Nature*. N 445(7126) P. 383.
- [40] Pesce D., Lehman N., J. Arjan G. M. de Visser Sex in a Test Tube: Testing the Benefits of In Vitro Recombination. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2016. N 371(1706).
- [41] Burger R. The mathematical theory of selection, recombination and mutation. 2000. New - York: John Wiley.
- [42] Gavrilets S. Fitness landscape and the origin of species. 2004. Princeton Univ. Press.
- [43] Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. 1983. Cambridge Univ. Press.
- [44] Rice S. H. Evolutionary theory: mathematical and conceptual foundations. 2004. Sinauer Associates.
- [45] Stewart I. Self - organization in evolution: a mathematical perspective. 2003. *Phil. Trans. R Soc. London*. N 361 P. 1101–1123.



- [46] Hofbauer J., Sigmund K. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. 1988. Cambridge University Press, Cambridge.
- [47] Кунин Е. *Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции*. 2017. Центрполиграф.
- [48] Тихонов А. Н. О зависимости решений дифференциальных уравнений от малого параметра. 1948. Матем. сб. Том N 22(64). N 2. С. 193–204.
- [49] Safro M. Asymptotics and limit behavior of double hypercycle. *Nonlinear World*. 2016. N 22. P. 1–14.
- [50] Berge C.: *Theorie generale des jeux an personnes games*. 1957. Paris: Gauther Villars.
- [51] Maynard Smith J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press. 1982.

## Список иллюстраций

1	Условная схема эволюции Ч. Дарвина. . . . .	3
2	Граф, описывающий гиперциклическую репликацию. . . . .	10
3	Фазовый поток системы (9) в случае $n = 3$ . . . . .	15
4	Граф, описывающий гиперциклическую репликацию с матрицей (17)	24
5	Граф, описывающий гиперциклическую репликацию с матрицей (18)	25
6	Граф, описывающий взаимодействие гиперцикла 3-го порядка с паразитом. . . . .	26
7	Визуальное представление ландшафта средней приспособленности. . . . .	29
1.1	Блок – схема программного кода, реализующего процесс эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы. . . . .	44
1.2	Динамика изменения положения равновесия $\bar{u}$ системы (1.24) в эволюционном времени $\tau$ при $n = 9$ . . . . .	49
1.3	Динамика изменения среднего фитнеса $\bar{f}$ системы (1.24) в эволюционном времени $\tau$ при $n = 9$ . . . . .	50
1.4	Визуализация взаимодействия элементов (а) исходной гиперциклической системы пятого порядка и (b) эволюционной, полученной на 350-ом шаге. . . . .	51
1.5	Динамика эволюционного изменения коэффициента эгоистичности при $n = 9$ . . . . .	52
1.6	(а) Динамика изменения частот элементов исходной гиперциклической системы 5-го порядка при взаимодействии с паразитом. (b) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 200-ом шаге с паразитом. . . . .	53
1.7	(а) Динамика изменения частот элементов эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 200-ом шаге при взаимодействии с паразитом. (b) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 5-го порядка, полученного на 250-ом шаге с паразитом. . . . .	53
1.8	(а) Динамика изменения частот элементов исходной гиперциклической системы 9-го порядка при взаимодействии с паразитами. (b) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного гиперцикла 9-го порядка, полученного на 200-ом шаге с паразитами. . . . .	54
1.9	Стабилизация: (а, с) Динамика неподвижной точки гиперциклической системы (1.24) при $n = 3$ и $n = 9$ . (b, d) Динамика среднего фитнеса гиперциклической системы (1.24) при $n = 3$ и $n = 9$ . . . . .	55

1.10	Изменение величины фитнеса (а) в центре симплекса и в его вершинах (b) в центре симплекса и центрах его границ. . . . .	56
2.1	Блок – схема программного кода, реализующего процесс эволюционной адаптации невырожденной репликаторной системы в условиях присоединения новых элементов в случайные моменты времени. . . . .	61
2.2	Динамика эволюционного изменения (а) среднего фитнеса и (b) неподвижной точки гиперциклической репликаторной системы размерности $n = 5$ при добавлении в систему двух новых элементов	62
2.3	Активная динамика системы на 681-ой итерации при размерности системы $n = 5$ . . . . .	63
2.4	Активная динамика системы на 1239-ой итерации при размерности системы $n = 5$ . Новый элемент изображён голубой линией снизу. . .	63
2.5	Активная динамика системы на 1735-ой итерации при размерности системы $n = 5$ . Новые элементы изображены голубой и бордовой линиями. . . . .	64
2.6	Графы взаимодействия на 67 (а) и 68-ой (b) итерациях эволюционного процесса при размерности системы $n = 3$ . . . . .	64
2.7	Графы взаимодействия на 528 (а) и 529-ой (b) итерациях эволюционного процесса при размерности системы $n = 3$ . . . . .	65
3.1	Динамика эволюционного изменения (а) средней приспособленности и (b) неподвижной точки системы (3.2) с матрицей <b>A</b> (3.13). . . . .	74
3.2	Активная динамика системы (3.2) с матрицей <b>A</b> (3.13) (а) на 200-ой и (b) 450-ой итерациях эволюции. . . . .	75
3.3	Визуализация графа взаимодействия элементов (а) исходной би-гиперциклической системы пятого порядка и (b) эволюционной, полученной на 300-ом шаге. . . . .	75
3.4	(а) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии исходного би-гиперцикла 5-го порядка с двумя паразитами. (b) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 30-ой итерации с двумя паразитами. (с) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 30-ой итерации с двумя паразитами после увеличения их коэффициентов приспособленности. (d) Динамика изменения частот элементов при взаимодействии эволюционного би-гиперцикла 5-го порядка, полученного на 55-ой итерации с двумя паразитами после увеличения их коэффициентов приспособленности. . . . .	77
4.1	Граф, описывающий репликаторную систему “муравейник”. . . . .	80

4.2	Визуализация графа взаимодействия элементов (а) исходной системы “муравейник” и (b) эволюционной системы “муравейник”, полученной на 300-ом шаге. . . . .	83
4.3	Активная динамика системы (4.1) с матрицей $\mathbf{A}$ (4.5) на шаге эволюции $N$ : (а) $N = 50$ (b) $N = 175$ (с) $N = 250$ (d) $N = 400$ . . . . .	83
4.4	Граф, описывающий взаимодействие шести различных РНК - молекул. . . . .	84
4.5	Визуализация графа взаимодействия элементов (а) исходной системы (4.6) с матрицей $\mathbf{A}$ (4.7) и (b) эволюционной системы (4.6) полученной на 200-ом шаге. . . . .	85
4.6	Активная динамика системы (4.6) с матрицей $\mathbf{A}$ (4.7) на шаге эволюции $N$ : (а) $N = 0$ (b) $N = 125$ (с) $N = 175$ (d) $N = 200$ . . . . .	86

## Приложение А

### Численное моделирование и листинги программ

В этом разделе приведены детали реализации и отрывки из исходного кода программ, использовавшихся для численного моделирования процесса эволюционной адаптации ландшафта приспособленности невырожденной репликаторной системы, системы бигиперциклической репликации, а также гиперциклической системы в условиях присоединения новых видов. Реализация всех численных методов выполнена на языке программирования C++, для визуализации полученных результатов использовались специализированные комплексы программ Matlab.

Для решения задачи использовались библиотеки численных вычислений [GNU Scientific Library](#) и [GNU Linear Programming Kit](#).

#### А.1 Эволюционная адаптация репликаторной системы

Исходный код, использовавшийся для численного моделирования процесса эволюционной адаптации ландшафта приспособленности невырожденной репликаторной системы размещен в сети интернет и доступен по ссылке <https://github.com/DrozhzhinSV/Hypercycle>. Ранее, в главе 1, была показана блок-схема (рис. 1.1), описывающая программную реализацию этого процесса.

На листинге 4.1 представлена функция для вычисления координат положения равновесия системы на каждой итерации предложенного процесса.

```

1  /* Функция для определения неподвижной точки
2  *
3  *
4  *   Поскольку в положении равновесия средние приспособленности
5  *   всех видов равны, то для отыскания неподвижной точки
6  *   достаточно решить СЛАУ, в которой первые (sizeA - 1) уравнений
7  *   - это разность средней приспособленности 1-го элемента
8  *   со средними приспособленностями остальных элементов,
9  *   а последнее уравнение - это условие нормировки - сумма
10 *   всех частот равна 1
11 *
12 *
13 *   Вход:
14 *       sizeA - размер матрицы ландшафта приспособленности

```

```

15 *           A           - матрица ландшафта приспособленности
16 *
17 *   Выход:
18 *           x           - координаты неподвижной точки
19 */
20
21
22
23 gsl_vector *get_freq(int sizeA, gsl_matrix *A)
24 {
25     gsl_matrix *left_part = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
26
27     gsl_vector *v1 = gsl_vector_alloc(sizeA);
28     gsl_vector *v2 = gsl_vector_alloc(sizeA);
29
30     for(int j = 1; j < sizeA; j++)
31     {
32         gsl_matrix_get_row(v1, A, 0);
33         gsl_matrix_get_row(v2, A, j);
34         gsl_vector_sub(v1, v2);
35         gsl_matrix_set_row(left_part, (j - 1), v1);
36     }
37     gsl_vector_set_all(v1, 1);
38     gsl_matrix_set_row(left_part, (sizeA - 1), v1);
39     gsl_vector_free(v1);
40     gsl_vector_free(v2);
41
42     gsl_vector *right_part = gsl_vector_calloc(sizeA);
43     gsl_vector_set(right_part, (sizeA - 1), 1);
44
45     gsl_vector *x = gsl_vector_alloc(sizeA);
46
47     int s;
48     gsl_permutation *p = gsl_permutation_alloc(sizeA);
49     gsl_linalg_LU_decomp(left_part, p, &s);
50     gsl_linalg_LU_solve(left_part, p, right_part, x);
51
52     gsl_vector_free(right_part);
53     gsl_matrix_free(left_part);
54     gsl_permutation_free(p);
55
56     return x;
57 }

```

Листинг 4.1: Вычисление координат положения равновесия

На листинге 4.2 показана функция, реализующая решение задачи линейного программирования.

```

1 /* Решаем задачу линейного программирования: находим приращения
2 * элементов матрицы ландшафта приспособленности
3 *
4 *
5 *   Вход:

```

```

6  *           A - матрица ландшафта приспособленности
7  *           x - координаты положения равновесия
8  *           sizeA - порядок матрицы ландшафта приспособленности
9  *
10 *           Выход:
11 *           B - матрица приращений ландшафта приспособленности
12 */
13
14
15 gsl_matrix *solve_lin_prog(gsl_matrix *A, gsl_vector *x, int sizeA)
16 {
17     /* Находим обратную матрицу для матрицы A */
18     gsl_matrix *invA = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
19     gsl_matrix *A2 = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
20     gsl_matrix_memcpy(A2, A);
21     int s;
22
23     gsl_permutation *p = gsl_permutation_alloc(sizeA);
24     gsl_linalg_LU_decomp(A2, p, &s);
25     gsl_linalg_LU_invert(A2, p, invA);
26     gsl_matrix_free(A2);
27     gsl_permutation_free(p);
28
29     /* Находим коэффициенты перед приращениями */
30     gsl_matrix *B = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
31     gsl_matrix_set_zero(B);
32     double a;
33
34     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
35     {
36         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
37         {
38             for(int k = 0; k < sizeA; k++)
39             {
40                 a = 0;
41                 for(int m = 0; m < sizeA; m++)
42                 {
43                     a = a + gsl_matrix_get(invA, j, m);
44                 }
45
46                 gsl_matrix_set(B, i, j, gsl_matrix_get(B, i, j)
47                     + a * gsl_matrix_get(invA, k, i));
48             }
49         }
50     }
51
52     /* Ставим ЗЛП */
53     glp_prob *lp;
54     lp = glp_create_prob();
55     glp_set_obj_dir(lp, GLP_MAX);
56
57     /* Добавляем ограничения:
58     * - на приращения (они должны быть меньше некоторой малой
59     * величины constr, заданной глобально)

```

```

60     *   - на сумму произведений элементов матрицы ландшафта
61     *     приспособленности и приращений
62     *   - на элементы неподвижной точки: после получения новой
63     *     матрицы ландшафта приспособленности они не должны
64     *     попадать на границу, т.е. система не должна вырождаться
65     */
66     int count_chng = 0, count_chng2 = 2;
67     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
68     {
69         if((gsl_vector_get(x, i) <= EPS) ||
70            (gsl_vector_get(x, i) >= (1 - EPS))) count_chng++;
71     }
72
73     glp_add_rows(lp, 1 + count_chng);
74     glp_set_row_bnds(lp, 1, GLP_UP, 0.0, 0.0);
75
76     if(count_chng > 0)
77     {
78         for(int i = 0; i < sizeA; i++)
79         {
80             if(gsl_vector_get(x, i) <= EPS)
81             {
82                 glp_set_row_bnds(lp, count_chng2, GLP_LO, 0, 0);
83                 count_chng2++;
84             }
85
86             if(gsl_vector_get(x, i) >= (1 - EPS))
87             {
88                 glp_set_row_bnds(lp, count_chng2, GLP_UP, 0, 0);
89                 count_chng2++;
90             }
91
92             if((count_chng2 - 2) >= count_chng) break;
93         }
94     }
95
96     int ia[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
97     int ja[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
98     double ar[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
99     int ind1 = 1;
100    count_chng2 = 1;
101
102    for(int k = 1; k <= (sizeA + 1); k++)
103    {
104        if((k == 1) ||
105           (gsl_vector_get(x, k - 2) <= EPS) ||
106           (gsl_vector_get(x, k - 2) >= (1 - EPS)))
107        {
108            for(int i = 0; i < sizeA; i++)
109            {
110                for(int j = 0; j < sizeA; j++)
111                {
112                    ia[ind1] = count_chng2;
113                    ja[ind1] = i * sizeA + j + 1;

```



```

114         if (count_chng2 == 1)
115             ar[ind1] = gsl_matrix_get(A, i, j);
116         else
117         {
118             ar[ind1] = 0;
119             for(int m = 0; m < sizeA; m++)
120             {
121                 ar[ind1] = ar[ind1]
122                     + gsl_matrix_get(invA, m, i)
123                     * gsl_vector_get(x, j)
124                     * gsl_vector_get(x, k - 2);
125             }
126             ar[ind1] = ar[ind1]
127                 - gsl_matrix_get(invA, k - 2, i)
128                 * gsl_vector_get(x, j);
129         }
130         ind1 = ind1 + 1;
131     }
132 }
133     count_chng2++;
134 }
135 }
136     gsl_matrix_free(invA);
137
138
139     ind1 = 1;
140     glp_add_cols(lp, sizeA * sizeA);
141     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
142     {
143         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
144         {
145             glp_set_col_bnds(lp, ind1, GLP_DB, -constr, constr);
146             ind1 = ind1 + 1;
147         }
148     }
149
150     /*Решаем ЗЛП*/
151     ind1 = 1;
152     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
153     {
154         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
155         {
156             glp_set_obj_coef(lp, ind1, gsl_matrix_get(B, i, j));
157             ind1 = ind1 + 1;
158         }
159     }
160
161     glp_load_matrix(lp, (count_chng + 1) * sizeA * sizeA, ia, ja, ar);
162     glp_simplex(lp, NULL);
163
164     ind1 = 1;
165     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
166     {
167         for(int j = 0; j < sizeA; j++)

```

```

168     {
169         gsl_matrix_set(B, i, j, glp_get_col_prim(lp, ind1));
170         ind1 = ind1 + 1;
171     }
172 }
173
174 glp_delete_prob(lp);
175
176 return B;
177 }

```

#### Листинг 4.2: Реализация ЗЛП

Вычисление коэффициента эгоистичности (доля ресурсов вида, затраченная на себя от всех ресурсов, приходящихся на этот вид) представлено на листинге 4.3.

```

1  /* Функция для расчета коэффициента, определяющего какая доля
2  * ресурсов, приходящаяся на вид, идет от него самого
3  *
4  *
5  *   Вход:
6  *       sizeA - размер матрицы ландшафта приспособленности
7  *       A     - матрица ландшафта приспособленности
8  *
9  *   Выход:
10 *       selfish_factor - вектор коэффициентов эгоистичности
11 */
12
13
14 gsl_vector *get_self_influence_factor(int sizeA, gsl_matrix *A)
15 {
16     gsl_vector *self_influence_factor = gsl_vector_alloc(sizeA);
17
18     double denominator, numerator;
19     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
20     {
21         denominator = 0;
22         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
23         {
24             denominator = denominator + gsl_matrix_get(A, i, j)
25                 * gsl_matrix_get(A, i, j);
26             if(j == i)
27                 numerator = gsl_matrix_get(A, i, i)
28                     * gsl_matrix_get(A, i, i);
29         }
30         gsl_vector_set(self_influence_factor, i, numerator / denominator);
31     }
32
33     return self_influence_factor;
34 }

```

#### Листинг 4.3: Вычисление коэффициента эгоистичности

На листинге 4.4 показан код, реализующий процесс эволюционной адаптации поверхности фитнеса невырожденной репликаторной системы.

```

1  /* Основной процесс эволюции ландшафта приспособленности*/
2  for(int i = 0; i <= count_iter; i++)
3  {
4      /*Находим неподвижную точку*/
5      x = get_freq(sizeA, A);
6
7      /*Находим коэффициенты эгоистичности*/
8      gsl_matrix_set_col(coef_self_influence_factor, i,
9                          get_self_influence_factor(sizeA, A));
10
11     /*Смотрим, что все компоненты неподвижной точки принадлежат еди-
12     ничному симплексу*/
13     if(gsl_vector_min(x) >= 0)
14     {
15         /*Сохраняем найденную неподвижную точку*/
16         gsl_matrix_set_col(U, i, x);
17
18         /*Вычисляем средний фитнес*/
19         gsl_vector_set(fitness_vec, i, 0);
20         for(int k = 0; k < sizeA; k++)
21             for(int j = 0; j < sizeA; j++)
22                 gsl_vector_set(fitness_vec, i,
23                                 gsl_vector_get(fitness_vec, i)
24                                 + gsl_matrix_get(A, k, j)
25                                 * gsl_vector_get(x, k)
26                                 * gsl_vector_get(x, j));
27
28         /*Вычисляем сферическую норму*/
29         gsl_vector_set(matrix_norm_vec, i, 0);
30         for(int k = 0; k < sizeA; k++)
31             for(int j = 0; j < sizeA; j++)
32                 gsl_vector_set(matrix_norm_vec, i,
33                                 gsl_vector_get(matrix_norm_vec, i)
34                                 + gsl_matrix_get(A, k, j)
35                                 * gsl_matrix_get(A, k, j));
36
37         /*Сохраняем вид матрицы ландшафта приспособленности на каж-
38         дой итерации*/
39         for(int k = 0; k < sizeA; k++)
40             for(int j = 0; j < sizeA; j++)
41                 gsl_matrix_set(A_time, k * sizeA + j, i,
42                                 gsl_matrix_get(A, k, j));
43
44         /*Смотрим нужно ли решать ОДУ*/
45         if (i == 0 ||
46             i == count_iter ||
47             solve_step2 == solve_step)
48         {
49             sys = {func, jac, sizeA, A};
50             d = gsl_odeiv2_driver_alloc_y_new(
51                 &sys, gsl_odeiv2_step_rk8pd, 1e-6, 1e-6, 0.0);

```

```

50
51     for(int k = 0; k < sizeA; k++)
52     {
53         y[k] = gsl_vector_get(u0, k);
54         gsl_matrix_set(U_continuos, count_solve_step2,
55                       k * (count_step + 1), y[k]);
56     }
57
58     t0 = 0.0;
59     for(int k = 0; k < count_step; k++)
60     {
61         double ti = h * (k + 1);
62         int status = gsl_odeiv2_driver_apply(d, &t0,
63                                             ti, y);
64         if (status != GSL_SUCCESS)
65         {
66             printf ("error, return value=%d\n", status);
67             break;
68         }
69         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
70             gsl_matrix_set(U_continuos, count_solve_step2,
71                           j * (count_step + 1) + k + 1,
72                           y[j]);
73     }
74
75     /*Вычисляем средний интегральный фитнес*/
76     gsl_vector_set(fitness_vec_avg, count_solve_step2,
77                  get_avg_integral_fitness(U_continuos,
78                                          A, sizeA,
79                                          count_solve_step2,
80                                          count_step));
81
82     gsl_odeiv2_driver_free(d);
83     count_solve_step2++;
84 }
85 solve_step2++;
86 if (solve_step2 > solve_step) solve_step2 = 1;
87 }
88
89 else
90 {
91     count_iter = i - 1;
92     count_solve_step = count_solve_step2;
93     cout << "COMPONENTS LESS 0" << endl;
94
95     for(int ii = 0; ii < sizeA; ii++)
96         cout << gsl_vector_get(x, ii) << " ";
97     break;
98 }
99
100 /*Решаем ЗЛП*/
101 B = solve_lin_prog(A, x, sizeA);
102 /*Переписываем матрицу ландшафта приспособленности*/
103 gsl_matrix_add(A, B);

```



```

26  gsl_matrix *newA = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
27
28  gsl_vector_set(num_view, size_vec, sizeA);
29
30  double new_f = 0;
31
32  /*Решаем ЗЛП*/
33  gsl_matrix *B = gsl_matrix_alloc(sizeA - 1, sizeA - 1);
34  gsl_matrix *A_copy = gsl_matrix_alloc(sizeA - 1, sizeA - 1);
35  B = solve_lin_prog(A, x, sizeA - 1);
36  gsl_matrix_memcpy(A_copy, A);
37
38  /*Переписываем матрицу ландшафта */
39  gsl_matrix_add(A_copy, B);
40  gsl_matrix_free(B);
41
42  /*Находим неподвижную точку*/
43  gsl_vector *y = gsl_vector_alloc(sizeA - 1);
44  y = get_freq(sizeA - 1, A_copy);
45
46  /*Считаем фитнес*/
47  for(int i = 0; i < sizeA - 1; i++)
48      for(int j = 0; j < sizeA - 1; j++)
49          new_f = new_f + gsl_matrix_get(A_copy, i, j)
50              * gsl_vector_get(y, i) * gsl_vector_get(y, j);
51  gsl_matrix_free(A_copy);
52  gsl_vector_free(y);
53
54  for(int i = 0; i < sizeA - 1; i++)
55      for(int j = 0; j < sizeA - 1; j++)
56          gsl_matrix_set(newA, i, j, gsl_matrix_get(A, i, j));
57
58  double alpha = 1 / (gsl_vector_max(x) + 1) * beta;
59
60  for(int i = 0; i < sizeA - 1; i++)
61  {
62      gsl_matrix_set(newA, i, sizeA - 1,
63                    (new_f - alpha * old_f) / (1 - alpha));
64      gsl_matrix_set(newA, sizeA - 1, i,
65                    new_f / (alpha * sizeA * gsl_vector_get(x, i)));
66  }
67  gsl_matrix_set(newA, sizeA - 1, sizeA - 1,
68                new_f / ((1 - alpha) * sizeA));
69
70  return newA;
71 }

```

Листинг 4.5: Переопределение элементов матрицы ландшафта приспособленности в случае добавления в систему нового элемента

Ниже на листинге 4.6 показана реализация процесса эволюционной адаптации поверхности фитнеса.

```

1 | /*Основной процесс эволюции ландшафта приспособленности*/

```

```

2 for(int i = 0; i <= count_iter; i++)
3 {
4     /*Находим неподвижную точку*/
5     x = get_freq(sizeA, A);
6
7     if(gsl_vector_min(x) >= 0)
8     {
9         /*Записываем количество видов,
10        которое будет на данной итерации*/
11        gsl_vector_set(count_view, i, sizeA);
12
13        /*Сохраняем найденную неподвижную точку*/
14        for(int k = 0; k < sizeA; k++)
15        {
16            gsl_vector_set(U, sizeU2_, gsl_vector_get(x, k));
17            sizeU2_++;
18        }
19
20        /*Вычисляем средний фитнес*/
21        gsl_vector_set(fitness_vec, i, 0);
22        for(int k = 0; k < sizeA; k++)
23            for(int j = 0; j < sizeA; j++)
24                gsl_vector_set(fitness_vec, i,
25                               gsl_vector_get(fitness_vec, i)
26                               + gsl_matrix_get(A, k, j)
27                               * gsl_vector_get(x, k)
28                               * gsl_vector_get(x, j));
29
30        /*Вычисляем сферическую норму*/
31        gsl_vector_set(matrix_norm_vec, i, 0);
32        for(int k = 0; k < sizeA; k++)
33            for(int j = 0; j < sizeA; j++)
34                gsl_vector_set(matrix_norm_vec, i,
35                               gsl_vector_get(matrix_norm_vec, i)
36                               + gsl_matrix_get(A, k, j)
37                               * gsl_matrix_get(A, k, j));
38
39        /*Сохраняем вид матрицы ландшафта приспособленности на каждой
40        итерации*/
41        for(int k = 0; k < sizeA; k++)
42            for(int j = 0; j < sizeA; j++)
43            {
44                gsl_vector_set(A_time, sizeA2_,
45                               gsl_matrix_get(A, k, j));
46                sizeA2_++;
47            }
48
49        /*Смотрим нужно ли решать ОДУ*/
50        if (gsl_vector_get(solve_odu_vector, i) == 1)
51        {
52            double y[sizeA];
53            sys = {func, jac, sizeA, A};
54            d = gsl_odeiv2_driver_alloc_y_new
                    (&sys, gsl_odeiv2_step_rk8pd, 1e-6, 1e-6, 0.0);

```

```

55
56     for(int k = 0; k < sizeA; k++)
57     {
58         gsl_vector_get(u0, k);
59         gsl_vector_set(U_continuos, sizeU_, y[k]);
60         sizeU_++;
61     }
62
63     t0 = 0.0;
64     for(int k = 0; k < count_step; k++)
65     {
66         double ti = h * (k + 1);
67         int status = gsl_odeiv2_driver_apply (d, &t0, ti, y);
68         if (status != GSL_SUCCESS)
69         {
70             printf ("error, return value=%d\n", status);
71             break;
72         }
73
74         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
75         {
76             gsl_vector_set(U_continuos, sizeU_, y[j]);
77             sizeU_++;
78         }
79     }
80
81     /*Вычисляем средний интегральный фитнес*/
82     gsl_vector_set(fitness_vec_avg, count_solve_step2,
83                   get_avg_integral_fitness(U_continuos,
84                                           A, sizeA,
85                                           count_step,
86                                           sizeU_));
87
88     gsl_odeiv2_driver_free(d);
89     count_solve_step2++;
90 }
91 }
92
93 else
94 {
95     cout << "COMPONENTS LESS 0" << endl;
96     for(int l = 0; l < sizeA; l++)
97         cout << gsl_vector_get(x, l) << " ";
98     cout << endl << endl;
99     break;
100 }
101
102 if(i < count_iter)
103 {
104     /* Проверяем будет ли система изменена */
105     if(gsl_vector_get(poisson_vector, (i + 1)) > 0)
106     {
107         sizeA++;
108         /*перезаписываем матрицу ландшафта*/

```



```

109     gsl_matrix *newA = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
110     newA = get_new_matrix_A(A, sizeA, x, num_view, size_vec,
111         gsl_vector_get(fitness_vec, i),
112         gsl_vector_get(beta_vector, i + 1));
113
114     gsl_matrix_free(A);
115     A = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
116     gsl_matrix_memcpy(A, newA);
117     gsl_matrix_free(newA);
118
119     /*перезаписываем вектор неподвижной точки*/
120     double alpha = 1 / (gsl_vector_max(x) + 1)
121         * gsl_vector_get(beta_vector, i + 1);
122
123     gsl_vector *newX = gsl_vector_alloc(sizeA);
124     for(int k = 0; k < sizeA - 1; k++)
125         gsl_vector_set(newX, k, gsl_vector_get(x, k) * alpha);
126
127     gsl_vector_set(newX, sizeA - 1, (1 - alpha));
128     gsl_vector_free(x);
129     x = gsl_vector_alloc(sizeA);
130     gsl_vector_memcpy(x, newX);
131     gsl_vector_free(newX);
132
133     /*перезаписываем вектор начальных данных*/
134     gsl_vector *new_u0 = gsl_vector_alloc(sizeA);
135     gsl_vector_set(new_u0, (sizeA - 1), 0);
136     for(int k = 0; k < (sizeA - 1); k++)
137         gsl_vector_set(new_u0, k,
138             0.9 * gsl_vector_get(u0, k));
139
140     gsl_vector_set(new_u0, (sizeA - 1), 0.1);
141     gsl_vector_free(u0);
142     u0 = gsl_vector_alloc(sizeA);
143     gsl_vector_memcpy(u0, new_u0);
144     gsl_vector_free(new_u0);
145     size_vec++;
146 }
147 }
148
149 if(i < count_iter)
150 {
151     if(gsl_vector_get(poisson_vector, (i + 1)) == 0)
152     {
153         /* Решаем ЗЛП */
154         B = solve_lin_prog(A, x, sizeA);
155         gsl_matrix_add(A, B);
156         gsl_matrix_free(B);
157     }
158 }
159 gsl_vector_free(x);
160 }

```

Листинг 4.6: Реализация процесса эволюционной адаптации

### А.3 Эволюционная адаптация би-гиперциклической репликаторной системы

Полный исходный код, использовавшийся для численного моделирования процесса эволюционной адаптации ландшафта приспособленности невырожденной би-гиперциклической репликаторной системы размещен в сети интернет и доступен по ссылке <https://github.com/DrozzhinSV/Behypercycle>.

Программная реализация этого процесса во многом схожа с той, что была предложена для реализации эволюционной адаптации ландшафта приспособленности невырожденной гиперциклической репликаторной системы. Значимое отличие заключается лишь в функции, обеспечивающей решение задачи линейного программирования (листинг 4.7). Здесь, помимо приращений элементов матрицы ландшафта, она вычисляет также приращения элементов неподвижной точки.

```

1
2  /* Решаем задачу линейного программирования:
3   * находим приращения элементов матрицы ландшафта приспособленности
4   * и элементов неподвижной точки
5   *
6   *   Вход:
7   *     A      - матрица ландшафта приспособленности
8   *     x      - координаты положения равновесия
9   *     sizeA  - порядок матрицы ландшафта приспособленности
10  *     f      - текущее значение среднего фитнеса
11  *
12  *   Выход:
13  *     B - матрица размера (sizeA + 1) * sizeA,
14  *        где первые n строк - приращения элементов матрицы
15  *        ландшафта приспособленности, а последняя строка -
16  *        приращение компонент неподвижной точки
17  */
18
19
20 gsl_matrix *solve_lin_prog(gsl_matrix *A, gsl_vector *x,
21                           int sizeA, float f)
22 {
23     /* Находим вектор v */
24     gsl_vector *v = gsl_vector_alloc(sizeA);
25     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
26     {
27         double s = 0;
28         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
29             s = s + gsl_matrix_get(A, i, j) * gsl_vector_get(x, j);
30         gsl_vector_set(v, i, s);
31     }

```

```

32
33  /* Находим матрицу C = UA + V */
34  gsl_matrix *C = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
35  for(int i = 0; i < sizeA; i++)
36      for(int j = 0; j < sizeA; j++)
37          if (i == j)
38              gsl_matrix_set(C, i, i,
39                             gsl_matrix_get(A, i, i)
40                             * gsl_vector_get(x, i)
41                             + gsl_vector_get(v, i));
42          else
43              gsl_matrix_set(C, i, j,
44                             gsl_matrix_get(A, i, j)
45                             * gsl_vector_get(x, i));
46
47
48  /* Находим обратную матрицу к матрице C */
49  gsl_matrix *invC = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
50  int s_c;
51  gsl_permutation *p_c = gsl_permutation_alloc(sizeA);
52  gsl_linalg_LU_decomp(C, p_c, &s_c);
53  gsl_linalg_LU_invert(C, p_c, invC);
54  gsl_matrix_free(C);
55  gsl_permutation_free(p_c);
56
57  /* Находим обратную матрицу к матрице A */
58  gsl_matrix *invA = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
59  gsl_matrix *A2 = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
60  gsl_matrix_memcpy(A2, A);
61  int s_a;
62
63  gsl_permutation *p_a = gsl_permutation_alloc(sizeA);
64  gsl_linalg_LU_decomp(A2, p_a, &s_a);
65  gsl_linalg_LU_invert(A2, p_a, invA);
66  gsl_matrix_free(A2);
67  gsl_permutation_free(p_a);
68
69  /* Находим знаменатель: (C^(-1) * A^(-) * I, I) */
70  double const_c = 0;
71  for(int k = 0; k < sizeA; k++)
72      for(int j = 0; j < sizeA; j++)
73          for(int i = 0; i < sizeA; i++)
74              const_c = const_c
75                  + gsl_matrix_get(invA, i, j)
76                  * gsl_matrix_get(invC, k, i);
77
78  /* Находим коэффициенты перед приращениями */
79  gsl_matrix *B = gsl_matrix_alloc(sizeA, sizeA);
80  gsl_matrix_set_zero(B);
81
82  for(int i = 0; i < sizeA; i++)
83  {
84      for(int j = 0; j < sizeA; j++)
85      {

```

```

86
87     double s1 = 0, s2 = 0;
88     for(int l = 0; l < sizeA; l++)
89     {
90         s2 = s2
91             + gsl_matrix_get(invC, l, i)
92             * gsl_vector_get(x, i)
93             * gsl_vector_get(x, j);
94
95         for(int m = 0; m < sizeA; m++)
96             for(int k = 0; k < sizeA; k++)
97                 s1 = s1
98                     + gsl_matrix_get(invA, k, i)
99                     * gsl_matrix_get(A, j, m)
100                     * gsl_vector_get(x, j)
101                     * gsl_matrix_get(invC, l, k)
102                     * gsl_vector_get(x, m);
103     }
104     gsl_matrix_set(B, i, j, (s1 + s2) / const_c);
105
106 }
107 }
108
109 /* Ставим ЗЛП */
110 glp_prob *lp;
111 lp = glp_create_prob();
112 glp_set_obj_dir(lp, GLP_MAX);
113
114 /* Добавляем ограничения:
115  *   - на приращения (они должны быть меньше некоторой малой
116  *   величины const_r, заданной глобально)
117  *   - на сумму произведений элементов матрицы ландшафта
118  *   приспособленности и приращений
119  *   - на элементы неподвижной точки: после получения новой
120  *   матрицы ландшафта приспособленности они не должны попадать
121  *   на границу, т.е. система не должна вырождаться
122  */
123
124 int count_chng = 0, count_chng2 = 2;
125 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
126     if((gsl_vector_get(x, i) <= EPS)
127         || (gsl_vector_get(x, i) >= (1 - EPS)))
128
129         count_chng++;
130
131 glp_add_rows(lp, 1 + count_chng);
132 glp_set_row_bnds(lp, 1, GLP_UP, 0.0, 0.0);
133
134 if(count_chng > 0)
135 {
136     for(int i = 0; i < sizeA; i++)
137     {
138         if(gsl_vector_get(x, i) <= EPS)
139         {

```

```

140         glp_set_row_bnds(lp, count_chng2, GLP_LO, 0, 0);
141         count_chng2++;
142     }
143
144     if(gsl_vector_get(x, i) >= (1 - EPS))
145     {
146         glp_set_row_bnds(lp, count_chng2, GLP_UP, 0, 0);
147         count_chng2++;
148     }
149
150     if((count_chng2 - 2) >= count_chng)
151         break;
152 }
153
154
155 int ia[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
156 int ja[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
157 double ar[(count_chng + 1) * sizeA * sizeA + 1];
158 int ind1 = 1;
159 count_chng2 = 1;
160
161 for(int k = 1; k <= (sizeA + 1); k++)
162 {
163     if((k == 1) || (gsl_vector_get(x, k - 2) <= EPS)
164         || (gsl_vector_get(x, k - 2) >= (1 - EPS)))
165     {
166         for(int i = 0; i < sizeA; i++)
167         {
168             for(int j = 0; j < sizeA; j++)
169             {
170                 ia[ind1] = count_chng2;
171                 ja[ind1] = i * sizeA + j + 1;
172
173                 if (count_chng2 == 1)
174                     ar[ind1] = gsl_matrix_get(A, i, j);
175                 else
176                 {
177                     double s3 = 0, s4 = 0, s5 = 0;
178                     for(int l = 0; l < sizeA; l++)
179                     {
180                         for(int m = 0; m < sizeA; m++)
181                         {
182                             s3 = s3
183                                 + gsl_matrix_get(invC, k - 2, m)
184                                 * gsl_matrix_get(invA, m, l);
185
186                             s4 = s4
187                                 + gsl_matrix_get(invC, k - 2, m)
188                                 * gsl_matrix_get(invA, m, l)
189                                 * gsl_matrix_get(A, l, i)
190                                 * gsl_vector_get(x, i)
191                                 * gsl_vector_get(x, j);
192
193                             s5 = s5

```

```

194         + gsl_matrix_get(invC, k - 2, m)
195         * gsl_matrix_get(invA, m, i)
196         * gsl_matrix_get(A, j, l)
197         * gsl_vector_get(x, l)
198         * gsl_vector_get(x, j);
199     }
200 }
201     ar[ind1] = s3
202         * gsl_matrix_get(B, i, j)
203         - s4 - s5;
204     }
205
206     ind1 = ind1 + 1;
207 }
208 }
209     count_chng2++;
210 }
211 }
212
213 ind1 = 1;
214 glp_add_cols(lp, sizeA * sizeA);
215 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
216 {
217     for(int j = 0; j < sizeA; j++)
218     {
219         glp_set_col_bnds(lp, ind1, GLP_DB, -constr, constr);
220         ind1 = ind1 + 1;
221     }
222 }
223
224 /*Решаем ЗЛП*/
225 ind1 = 1;
226 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
227 {
228     for(int j = 0; j < sizeA; j++)
229     {
230         glp_set_obj_coef(lp, ind1, gsl_matrix_get(B, i, j));
231         ind1 = ind1 + 1;
232     }
233 }
234
235 glp_load_matrix(lp, (count_chng + 1) * sizeA * sizeA, ia, ja, ar);
236 glp_simplex(lp, NULL);
237
238 ind1 = 1;
239 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
240 {
241     for(int j = 0; j < sizeA; j++)
242     {
243         gsl_matrix_set(B, i, j, glp_get_col_prim(lp, ind1));
244         ind1 = ind1 + 1;
245     }
246 }
247

```

```

248 /*Находим приращения неподвижной точки*/
249 gsl_vector *u = gsl_vector_alloc(sizeA);
250 double z = glp_get_obj_val(lp);
251
252 for(int k = 0; k < sizeA; k++)
253 {
254     double s6 = 0, s7 = 0;
255     for(int l = 0; l < sizeA; l++)
256         for(int j = 0; j < sizeA; j++)
257             {
258                 s7 = s7 + gsl_matrix_get(invC, k, j)
259                     * gsl_matrix_get(invA, j, l);
260
261                 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
262                     for(int m = 0; m < sizeA; m++)
263                         s6 = s6 + gsl_matrix_get(invC, k, m)
264                             * gsl_matrix_get(invA, m, l)
265                             * (gsl_matrix_get(A, l, i)
266                                 * gsl_vector_get(x, i)
267                                 * gsl_matrix_get(B, i, j)
268                                 + gsl_matrix_get(B, l, i)
269                                 * gsl_vector_get(x, i)
270                                 * gsl_matrix_get(A, i, j))
271                             * gsl_vector_get(x, j);
272             }
273
274     gsl_vector_set(u, k, z * s7 - s6);
275 }
276
277 gsl_matrix_free(invA);
278 gsl_matrix_free(invC);
279 gsl_vector_free(v);
280 glp_delete_prob(lp);
281
282 gsl_matrix *B2 = gsl_matrix_alloc(sizeA + 1, sizeA);
283 for(int i = 0; i < sizeA; i++)
284 {
285     for(int j = 0; j < sizeA; j++)
286         gsl_matrix_set(B2, i, j, gsl_matrix_get(B, i, j));
287
288     gsl_matrix_set(B2, sizeA, i, gsl_vector_get(u, i));
289 }
290
291 gsl_matrix_free(B);
292 gsl_vector_free(u);
293 return B2;
294 }

```

Листинг 4.7: Реализация вычисления приращений матрицы ландшафта приспособленности и компонент неподвижной точки