

Математические модели эволюции репликаторных систем

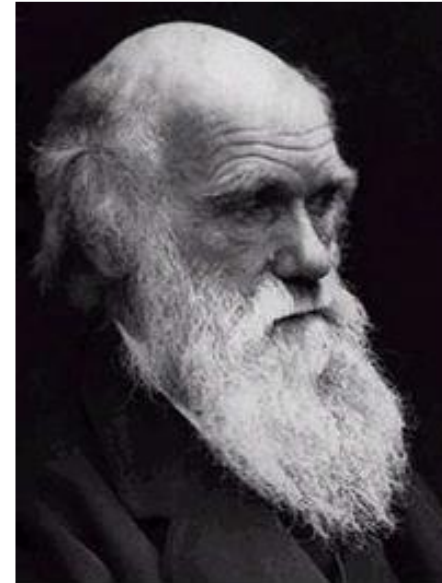
Братусь Александр Сергеевич

Совместно с Сергеем Дрожжиным и
Татьяной Якушкиной

НАУЧНЫЙ СЕМИНАР
Кафедра «Дифференциальные
Уравнения» МГУ, 09.12. 2019

Принципы эволюции

- Наследственность
- Изменчивость
- Естественный отбор



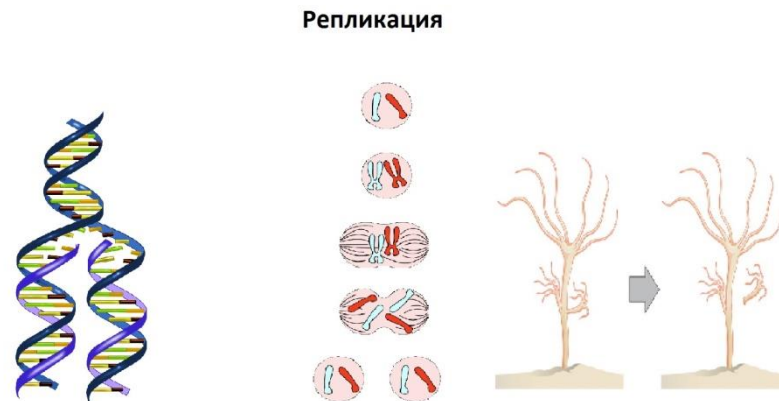
Чарльз Дарвин,
1809-1882

Основные понятия эволюционной теории: репликация и репликатор

Репликация (от лат. replicatio - возобновление, повторение) – размножение, копирование.

Вид – совокупность тождественных друг другу организмов, способных давать подобное потомство.

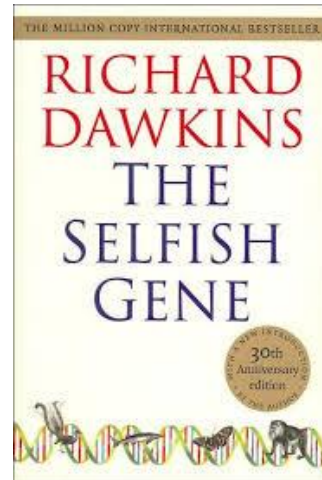
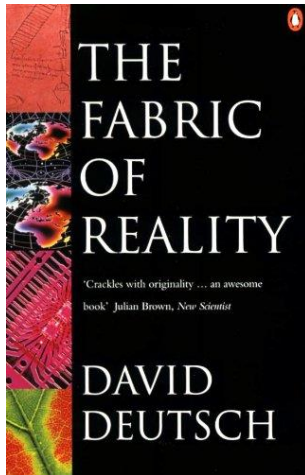
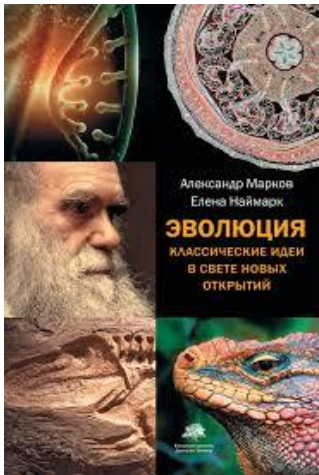
В теории биологической эволюции этот термин в основном применяется к процессу копирования молекул ДНК. В результате процесса репликации получаются две копии двойной спирали ДНК.



Различные подходы к определению репликатора

Репликатор –

- объект, обладающий способностью самовоспроизводиться и наследственной изменчивостью¹;
- любой объект, побуждающий особые среды его копировать²;
- сущность во вселенной, с которой сделаны копии³.



- 1) Марков А., Наймарк Е. Эволюция: Классические идеи в свете новых открытий. --- АСТ, Corpus, 2014.
- 2) Deutsch D. The fabric of reality. --- New York: Allen Lane, 1997.
- 3) Dawkins R. The selfish gene. --- New York: Oxford University Press, 1976.

Общая дарвиновская модель



Для математической формализации эволюционного процесса задается:

- репликатор как некоторая информационная целостность
- закон, определяющий интенсивность его копирования
- интенсивность мутации и значимые дополнительные факторы

Условная схема модели эволюции Ч. Дарвина, предложенная В.В. Курейчиком и В.М. Курейчиком

Модели эволюции и генетические алгоритмы // Бионические информационные системы и их практические применения. (под ред. Зинченко Л.А., Курейчика В.М., Редько В.Г.). М.: Физматлит, 2011. С. 109---126.

Репликаторная система в случае воспроизводства видов по закону Т. Мальтуса

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i(t), \quad N_i(0) = N_i^0$$

$\{N_i(t)\}_{i=1}^n$ - численности соответствующих популяций видов

Переход к относительным численностям (частотам)

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

$$\frac{du_i}{dt} = u_i(r_i - f(u)), \quad f(u) = \sum_{i=1}^n r_i u_i(t)$$

r_i – приспособленность i -го вида

$f(t)$ – средняя приспособленность сообщества видов

Теорема Р. Фишера

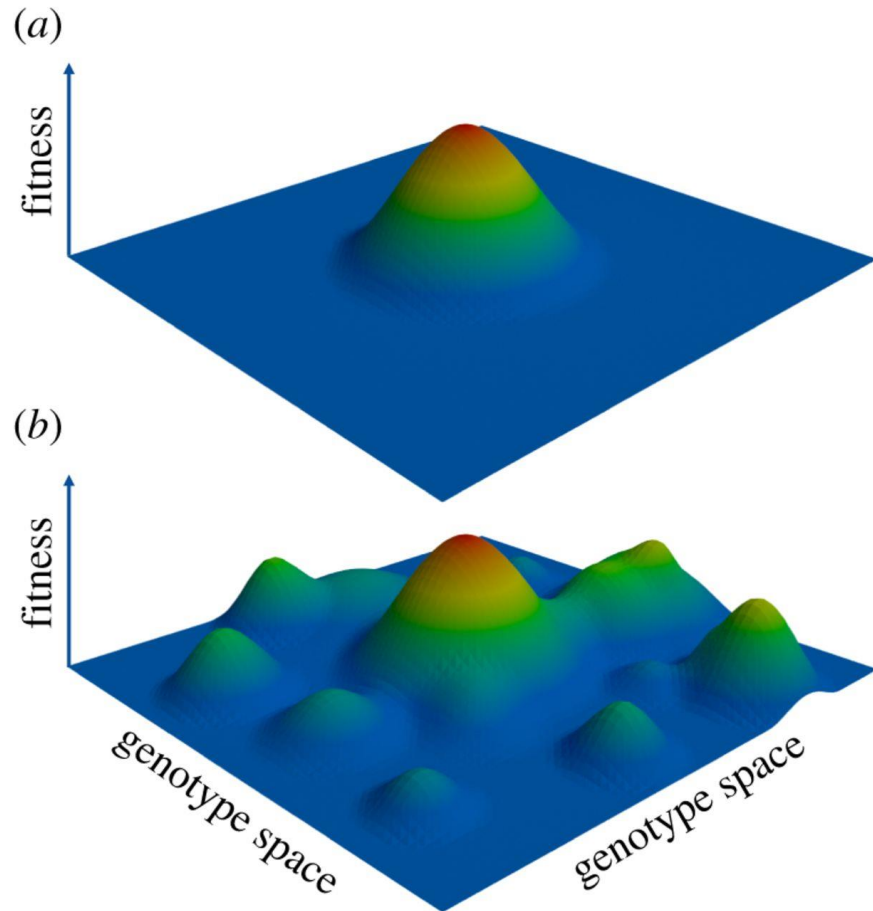
The rate of increase in (mean) fitness of any organism at any time is equal to its genetic variance in fitness at that time.

$$\frac{df(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n r_i \dot{u}_i = \sum_{i=1}^n r_i^2 u_i - \left(\sum_{i=1}^n r_i u_i \right)^2$$

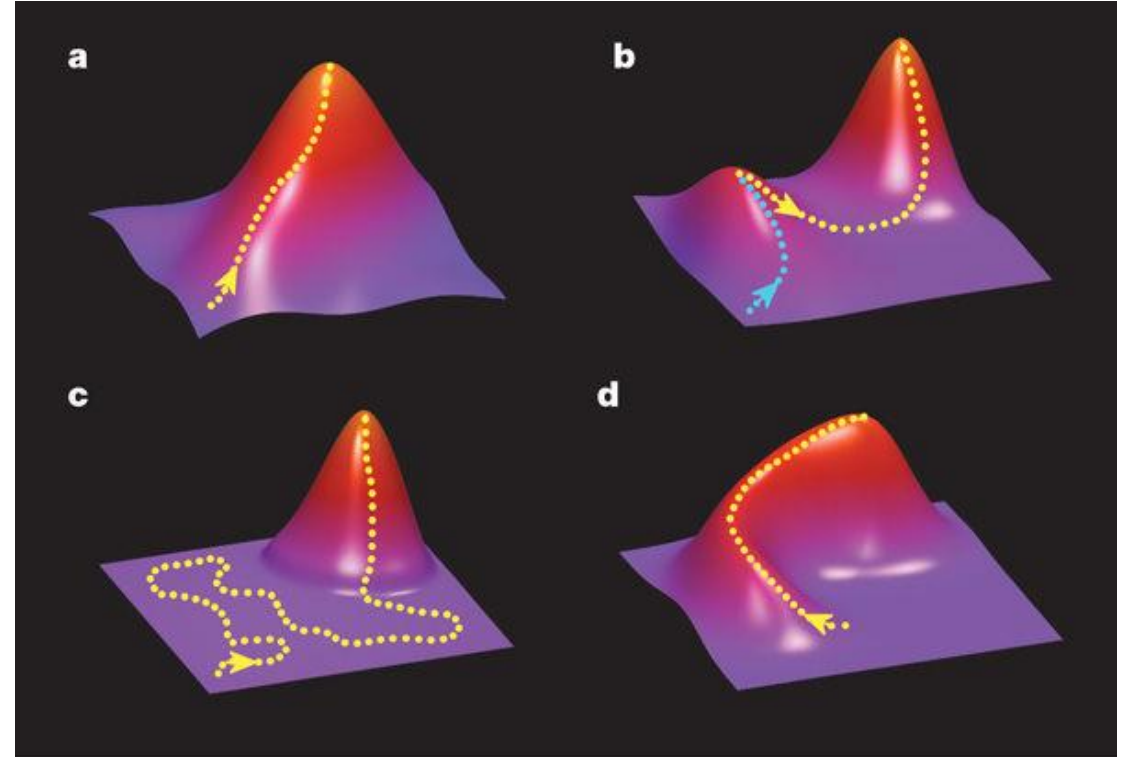
$$\sum_{i=1}^n u_i(t) = 1, u_i \geq 0$$



Ландшафт приспособленности



Pesce, Diego, Niles Lehman, and J. Arjan GM de Visser. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371.1706 (2016): 20150529.



Poelwijk, Frank J., et al. "Empirical fitness landscapes reveal accessible evolutionary paths." *Nature* 445.7126 (2007): 383.

Ландшафт приспособленности

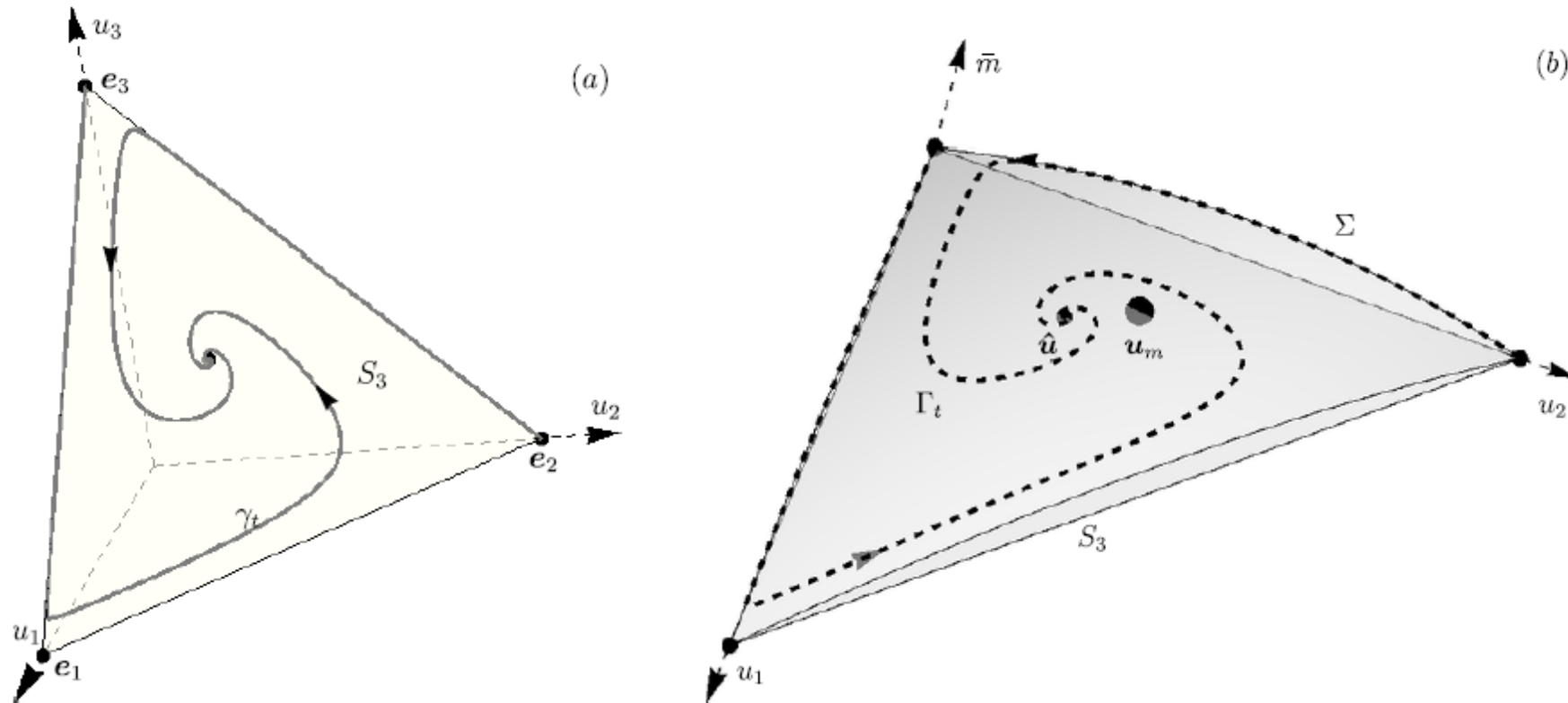
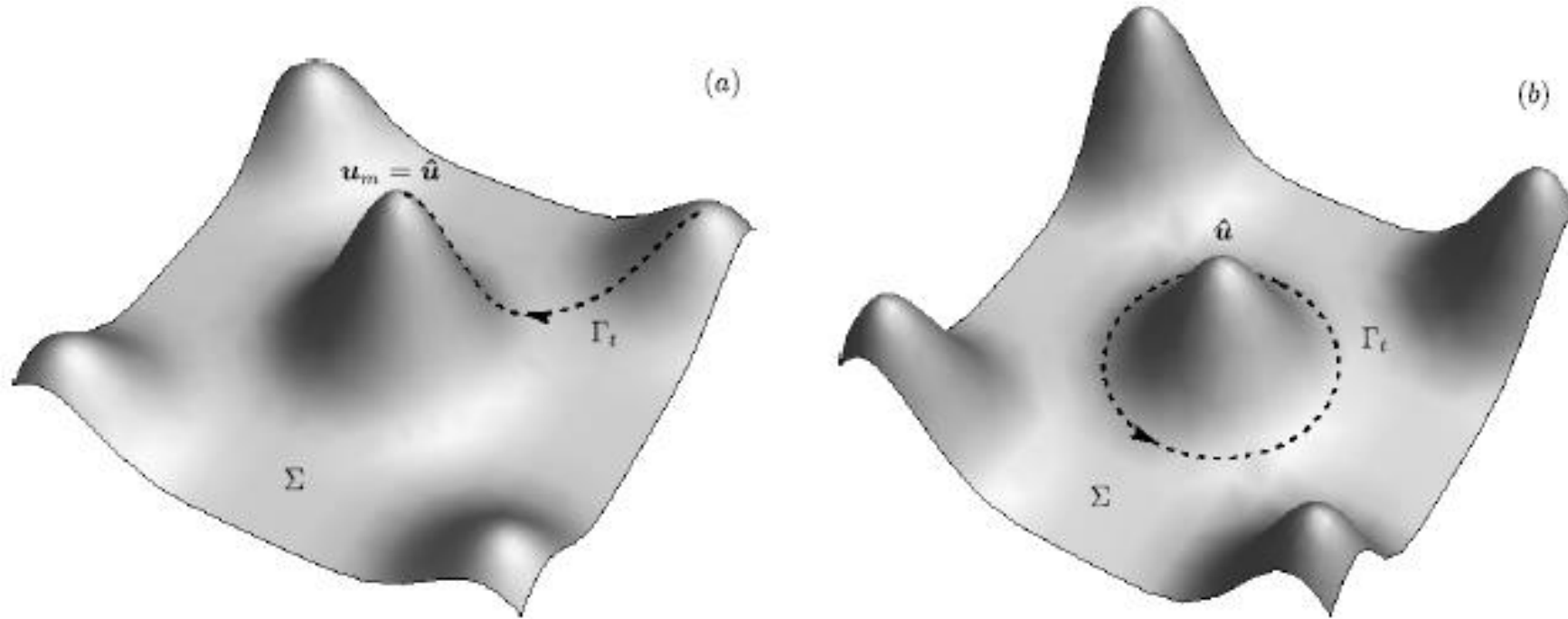


FIGURE 3. The phase space (a) and adaptive fitness landscape (b) of the hypercyclic system in Example 3.1 on S_3 . The parameters are $k_1 = 0.25, k_2 = 0.3, k_3 = 0.35$. Note that although there exists a strict Lyapunov function and the internal equilibrium \hat{u} is globally asymptotically stable, it is not evolutionary stable and does not coincide with the global maximum u_m on the mean fitness surface Σ .

Adaptive fitness landscape for replicator systems: to maximize or not to maximize. Bratus A.S., Semenov Y.S., Novozhilov A.S. Math. Model. Nat. Phenom. (2018, in press)

Ландшафт приспособленности



Схематическое представление примера ландшафта приспособленности гиперцикла.

(a) Единственное внутреннее положение равновесия совпадает с глобальным максимумом и является глобально асимптотически устойчивым.

(b) Внутреннее положение равновесия не является максимумом, решения сходятся к предельному циклу.

Adaptive fitness landscape for replicator systems: to maximize or not to maximize. Bratus A.S., Semenov Y.S., Novozhilov A.S. Math. Model. Nat. Phenom. (2018, in press)

Теория репликаторных систем Манфреда Эйгена



Manfred Eigen, born 1927

- ▶ M. Eigen, *Naturwissenschaften*, 58(10), 1971:465–523
- ▶ M. Eigen, P. Schuster, *The Hypercycle*, Springer, 1979
- ▶ M. Eigen, J. McCaskill, P. Schuster, *J Phys Chem*, 92(24), 1988:6881-6891

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

58. Jahrgang, 1971

Heft 10 Oktober

Selforganization of Matter and the Evolution of Biological Macromolecules

MANFRED EIGEN*

Max-Planck-Institut für Biophysikalische Chemie,
Karl-Friedrich-Bonhoeffer-Institut, Göttingen-Nikolausberg

| | | | |
|---|-----|---|-----|
| <i>I. Introduction</i> | 465 | <i>V. Selforganization via Cyclic Catalysis: Proteins</i> | 498 |
| I.1. Cause and Effect | 465 | V.1. Recognition and Catalysis by Enzymes | 498 |
| I.2. Prerequisites of Selforganization | 467 | V.2. Selforganizing Enzyme Cycles (Theory) | 499 |
| I.2.1. Evolution Must Start from Random Events | 467 | V.2.1. Catalytic Networks | 499 |
| I.2.2. Instruction Requires Information | 467 | V.2.2. The Selfreproducing Loop and Its Variants | 499 |
| I.2.3. Information Originates or Gains Value by Selection | 469 | V.2.3. Competition between Different Cycles: Selection | 501 |
| I.2.4. Selection Occurs with Special Substances under Special Conditions | 470 | V.3. Can Proteins Reproduce Themselves? | 501 |
| <i>II. Phenomenological Theory of Selection</i> | 473 | <i>VI. Selfordering by Encoded Catalytic Function</i> | 503 |
| II.1. The Concept "Informatics" | 473 | VI.1. The Requirement of Cooperation between Nucleic Acids and Proteins | 503 |
| II.2. Phenomenological Equations | 474 | VI.2. A Selfreproducing Hyper-Cycle | 503 |
| II.3. Selection Strains | 476 | VI.2.1. The Model | 503 |
| II.4. Selection Equilibrium | 479 | VI.2.2. Theoretical Treatment | 505 |
| II.5. Quality Factor and Error Distribution | 480 | VI.3. On the Origin of the Code | 508 |
| II.6. Kinetics of Selection | 481 | <i>VII. Evolution Experiments</i> | 511 |
| <i>III. Stochastic Approach to Selection</i> | 484 | VII.1. The Q β -Replicase System | 511 |
| III.1. Limitations of a Deterministic Theory of Selection | 484 | VII.2. Darwinian Evolution in the Test Tube | 512 |
| III.2. Fluctuations around Equilibrium States | 484 | VII.3. Quantitative Selection Studies | 513 |
| III.3. Fluctuations in the Steady State | 485 | VII.4. "Minus One" Experiments | 514 |
| III.4. Stochastic Models as Markov Chains | 487 | <i>VIII. Conclusion</i> | 515 |
| III.5. Quantitative Discussion of Three Prototypes of Selection | 487 | VIII.1. Limits of Theory | 515 |
| <i>IV. Selforganization Based on Complementary Recognition: Nucleic Acids</i> | 490 | VIII.2. The Concept "Value" | 515 |
| IV.1. True "Selfinstruction" | 490 | VIII.3. "Dissipation" and the "Origin of Information" | 516 |
| IV.2. Complementary Instruction and Selection (Theory) | 493 | VIII.4. The Principles of Selection and Evolution | 517 |
| IV.3. Complementary Base Recognition (Experimental Data) | 494 | VIII.5. "Indeterminate", but "Inevitable" | 518 |
| IV.3.1. Single Pair Formation | 494 | VIII.6. Can the Phenomenon of Life be Explained by Our Present Concepts of Physics? | 520 |
| | | <i>IX. Deutsche Zusammenfassung</i> | 520 |

Репликаторные уравнения для численностей видов

- Автокаталитическая репликация:

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

- Гиперциклическая репликация:

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

- Общий случай:

$$\frac{\dot{y}_i}{y_i} = (\mathbf{A}\mathbf{y})_i = \sum_j a_{ij} y_j, \quad i = 1, \dots, n.$$

- y_i - численность популяции вида i

Репликаторные системы дифференциальных уравнений для частот

$$p_i = \frac{y_i}{\sum_{i=1}^n y_i}, \quad \sum p_i = 1$$

$$\frac{\dot{p}_i}{p_i} = c_1 - f_1(p), \quad (\text{независимая}) \quad i=1, \dots, n$$

$$\frac{\dot{p}_i}{p_i} = b_i p_i - f_2(p), \quad (\text{автокаталитическая}) \quad i=1, \dots, n$$

$$\frac{\dot{p}_i}{p_i} = k_i p_{i-1} - f_3(p), \quad (\text{гиперцикл}) \quad i=1, \dots, n$$

Общий случай:

$$\frac{\dot{p}_i}{p_i} = \sum_j a_{ij} p_j - f(p), \quad f(p) = \sum_{i,j} a_{ij} p_i p_j = \langle \mathbf{A} \mathbf{p}, \mathbf{p} \rangle \quad i, j = 1, \dots, n.$$



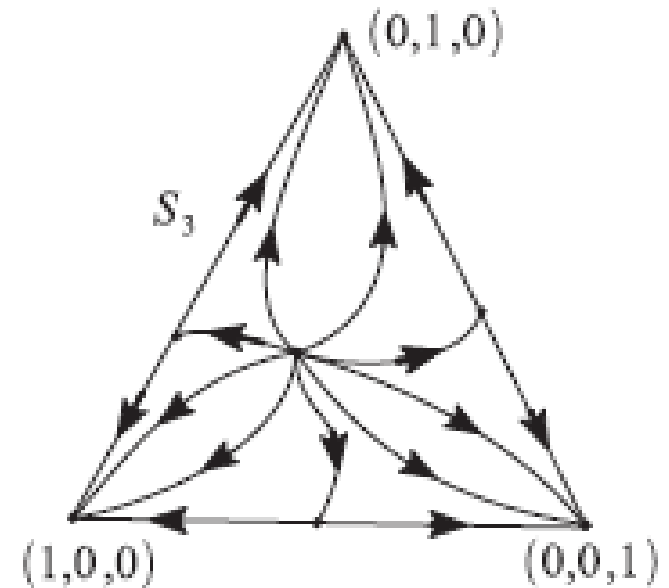
Принцип конкурентного исключения

➤ Независимая репликация

$$\dot{p}_i = p_i(a_i - \sum_j a_{ij} p_j), \quad \sum p_i = 1, \\ i=1, \dots, n$$

➤ Автокаталитическая репликация

$$\dot{p}_i = p_i(b_i p_i - \sum_j b_j p_j^2), \quad \sum p_i = 1, \\ i=1, \dots, n$$



Репликация Гиперцикл

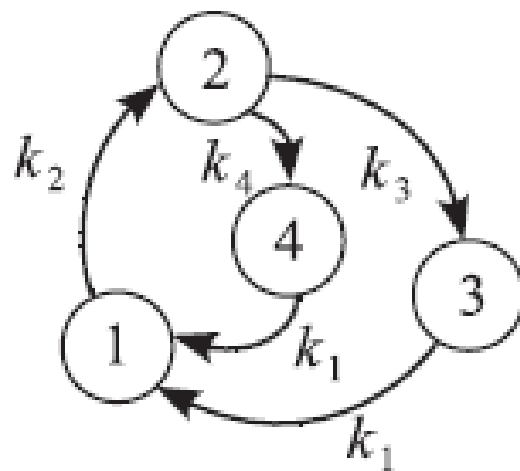
$$\dot{p}_i = p_i \left(k_i p_{i-1} - \sum_j k_j p_j p_{j-1} \right), \quad \sum p_i = 1$$

- Внутреннее положение равновесия $\hat{p} \in \text{int } S_n$ является глобально устойчивым при коротких гиперциклах ($n = 2, 3, 4$)
- Гиперциклическая реакция перманентна
- Для гиперциклов $n \geq 5$ появляется глобально устойчивый цикл

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

Mallet-Paret and Smith, *J Dyn Diff Eq*, 2, 1990

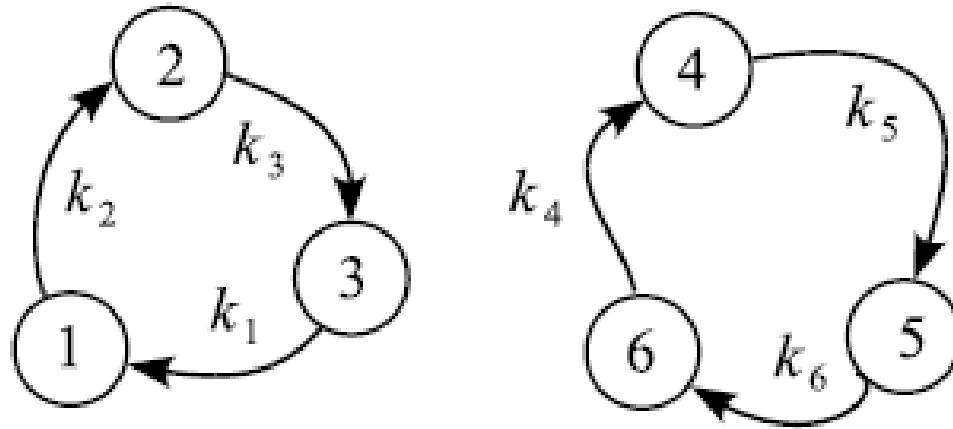
Изменчивость



$$\dot{p}_i = p_i(k_i p_{i-1} - \bar{f}), \quad i = 1, \dots, n$$

$$\bar{f} = \sum_{i=1}^4 k_i p_i p_{i-1}, \quad \mathbf{p} \in S_4.$$

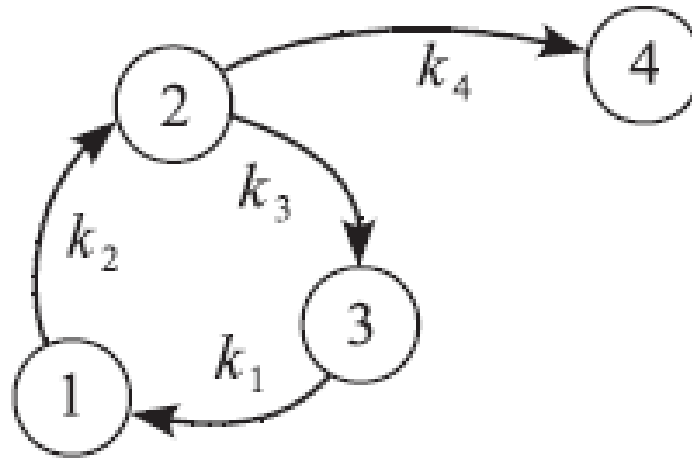
Отбор



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

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

Паразиты



$$\dot{p}_i = p_i(k_i p_{i-1} - \bar{f}), \quad i = 1, \dots, n$$

$$\bar{f} = \sum_{i=1}^4 k_i p_i p_{i-1}, \quad \mathbf{p} \in S_4.$$

Математическая модель гиперцикла и ее модификации

$$\dot{u}_i = u_i (k_i u_{i-1} - f(t)), i = 1, \dots, n.$$

$$\mathbf{u}(t) \in S_n = \left\{ \mathbf{u} \in \mathbb{R}^n, \mathbf{u} \geq 0, \sum_{i=1}^n u_i = 1 \right\}$$

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

○ Гиперцикл перманентен: если $u_i(0) \geq \varepsilon > 0$, то $u_i(t) \geq \delta > 0$.

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

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t f(t) dt = \bar{f}$$

$\bar{\mathbf{u}}, \bar{f}$ - положение равновесия

Предлагаемый
подход: система с
динамическим
ландшафтом

- Характерное время эволюционной адаптации параметров системы (*эволюционное время*) намного медленнее, чем время, описывающее динамику системы до достижения положения равновесия.
- Эволюционные изменения параметров системы могут происходить в положении равновесия на множестве допустимых ландшафтов приспособленности в соответствии с утверждением основной теоремы естественного отбора Р. Фишера.

Множество допустимых ландшафтов приспособленности

Предположим, что популяция развивается в условиях ограниченности ресурсов, заданных множеством матриц A , которые определяет ландшафт приспособленности. Множество ландшафтов ограничено, например, сферической нормой матрицы:

$$\sum_{i,j=1}^n a_{ij}^2(\tau) \leq R, \forall \tau \geq 0$$

Элементы матрицы A выбираются из этого множества в процессе изменения эволюционного параметра (времени) τ с целью максимизации средней приспособленности (фитнеса) системы т.е. являются функциями этого параметра.

Эволюционный процесс изменения ландшафта приспособленности

Эволюционный процесс максимизирует величину средней приспособленности в положении равновесия: элементы матрицы A меняются при условиях ограниченности ресурсов в масштабах эволюционного времени.

$$\bar{f}(\tau) = (A(\tau)\hat{u}(\tau), \hat{u}(\tau)) \rightarrow \max$$
$$\sum_{i,j=1}^n a_{ij}^2 \leq R, \forall \tau \geq 0$$

Каждый шаг эволюционного процесса сводится к задаче линейного программирования размерности $n \times n$.

Сведение к последовательной процедуре решения задач линейного программирования

$$\tau \rightarrow \tau + \Delta\tau, \tau_0 = 0$$

$$a_{ij}(\tau + \Delta\tau) = a_{ij}(\tau) + a'_{ij}(\tau)\Delta\tau + \frac{1}{2}a''_{ij}(\tau)\Delta\tau^2 + o((\Delta\tau)^2)$$

$$|a'_{ij}(\tau)| \leq \varepsilon, |a''_{ij}(\tau)| \leq \varepsilon, \Delta\tau \sim O(\varepsilon)$$

$$f(\tau + \Delta\tau) = f(\tau) + f_1(\tau)\Delta\tau + o(\Delta\tau)$$

$$u(\tau + \Delta\tau) = u(\tau) + u_1(\tau)\Delta\tau + o(\Delta\tau)$$

Максимизация среднего фитнеса на каждом шаге эволюционного процесса

$$\frac{df}{d\tau} = f(\tau)(A^{-1}A_1u, I) \rightarrow \max, I = (1, \dots, 1)$$

$$A_1 = \left\| a'_{ij}(\tau) \right\|_{i,j=1}^n$$

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

$$|a'_{ij}(\tau)| \leq \varepsilon$$

$$(A^{-1}A_1u, I)u \geq A^{-1}A_1u$$

Погрешность вычислений на каждом шаге имеет порядок $O(\varepsilon^3)$

Пример: эволюционное изменение системы гиперцикла

Рассматривается система:

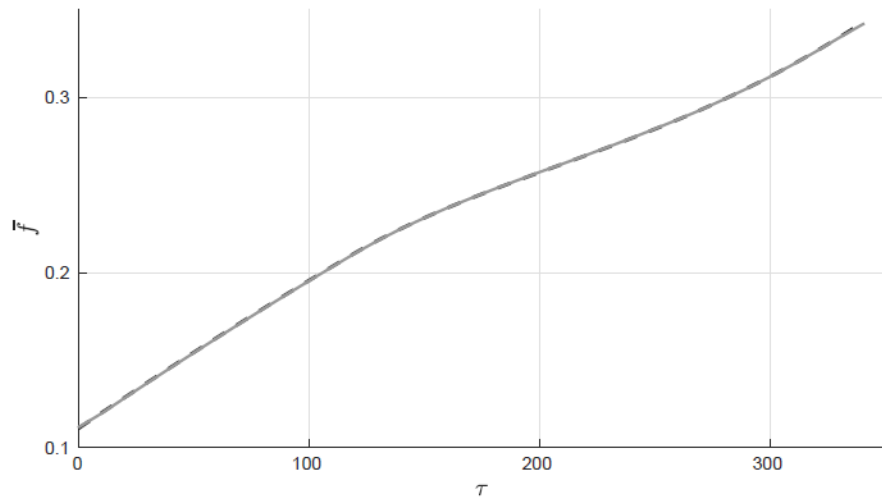
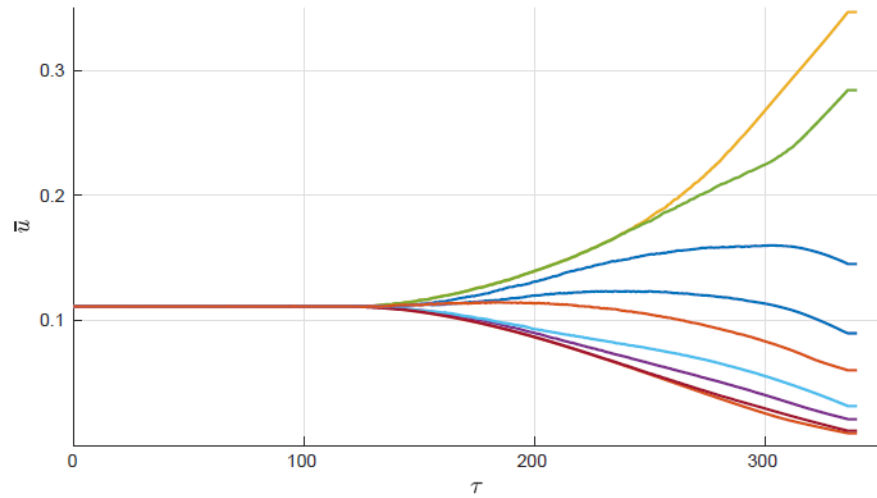
$$\dot{u}_i = u_i (u_{i-1} - \bar{f}(\mathbf{u})), i = 1, \dots, n$$

$$u_0 = u_n, \quad \mathbf{u} \in S_n$$

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

Матрица ландшафта приспособленности:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

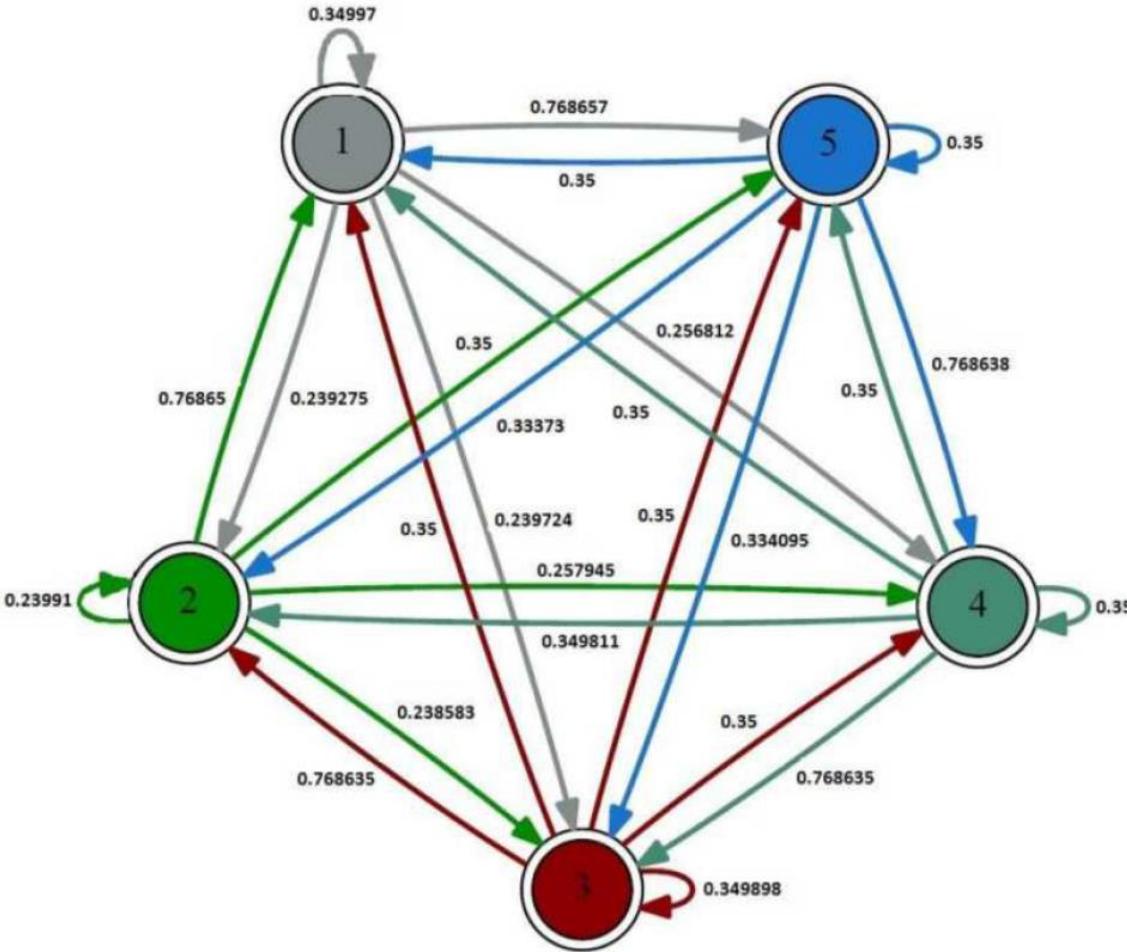
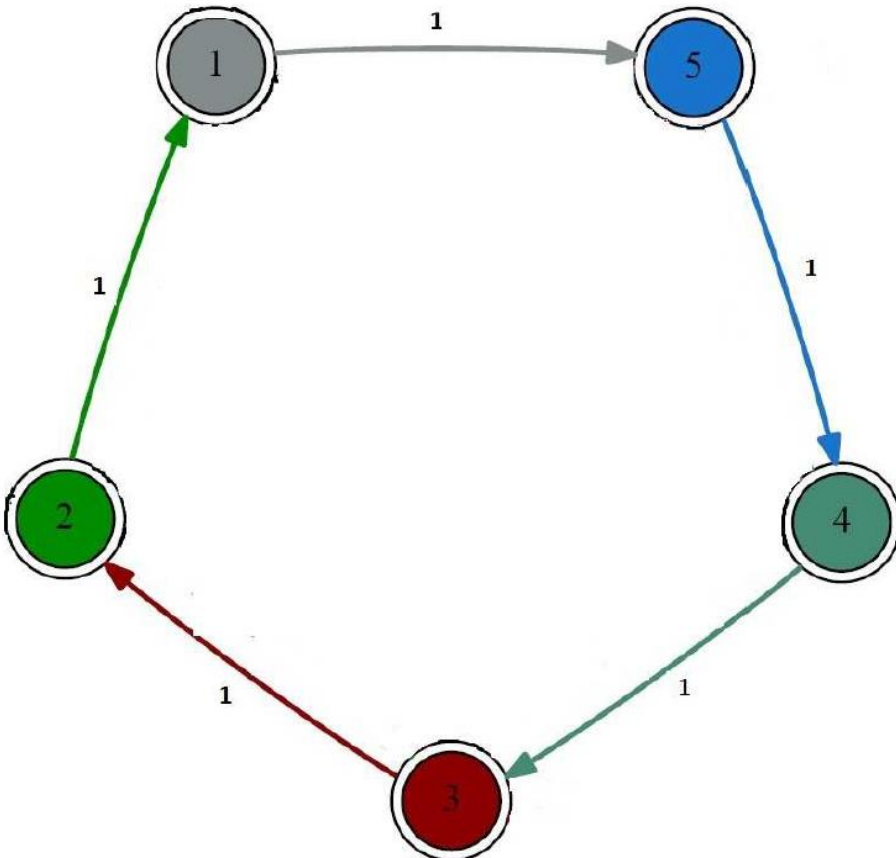


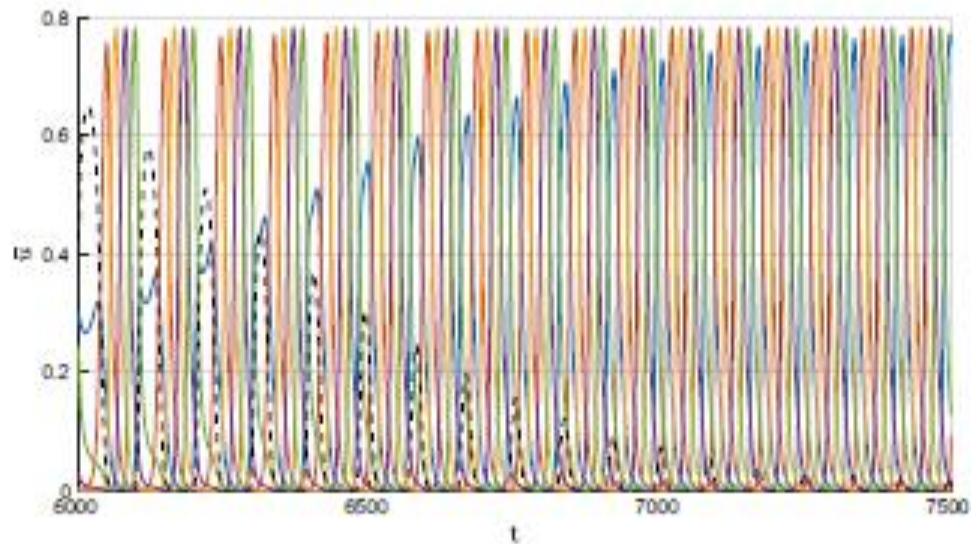
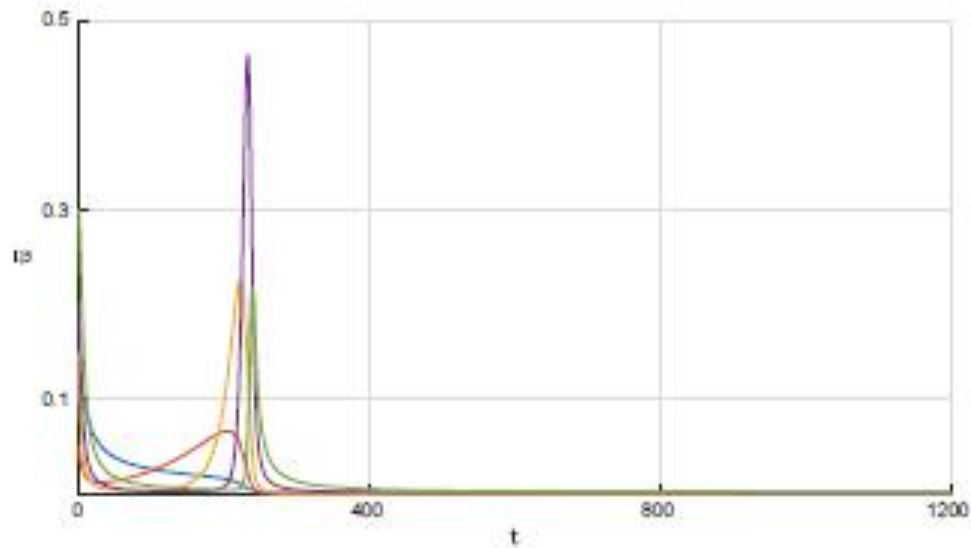
Динамика изменения координат положения равновесия и величины среднего фитнеса в процессе эволюционного изменения системы.

Bratus A., Drozhzhin S. Yakushkina T., On the Evolution of Hypercycles // *Mathematical Biosciences*, 2018.

(top) Steady-state $\mathbf{u} = \bar{u}$ of the hypercycle system) changing over evolutionary time τ for the cycle length $n = 9$
 (bottom) Mean fitness \bar{f} of the hypercycle system) changing over evolutionary time τ for the cycle length $n = 9$

Граф эволюционной адаптации ландшафта приспособленности гиперцикла





Результат применения эволюционного процесса к системе гиперцикла с паразитическим видом

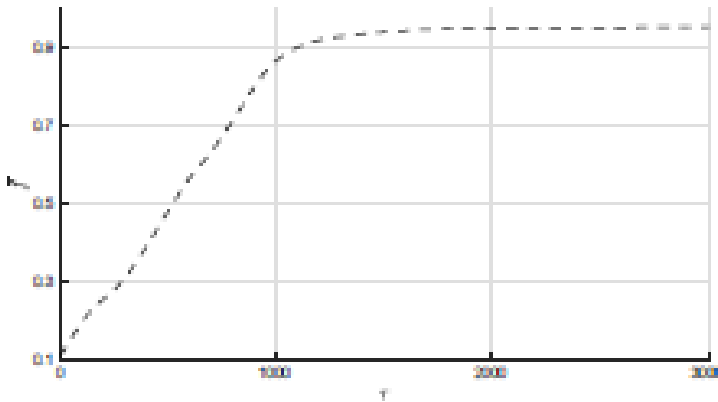
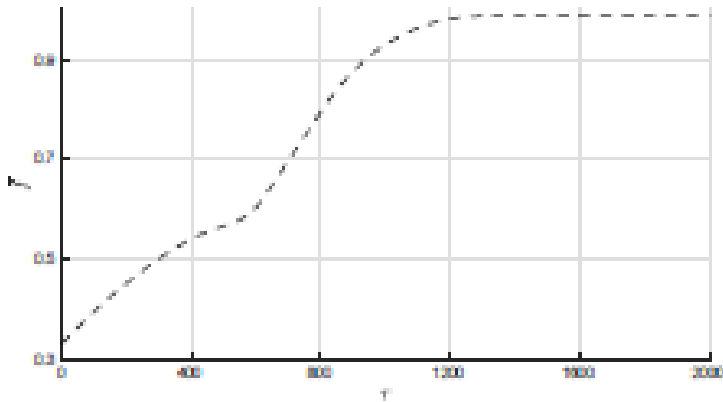
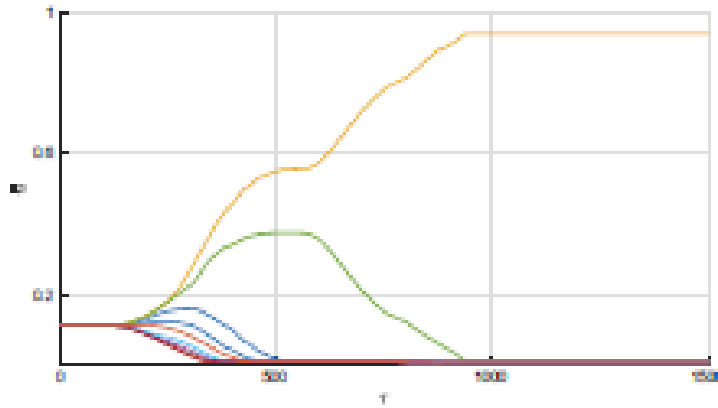
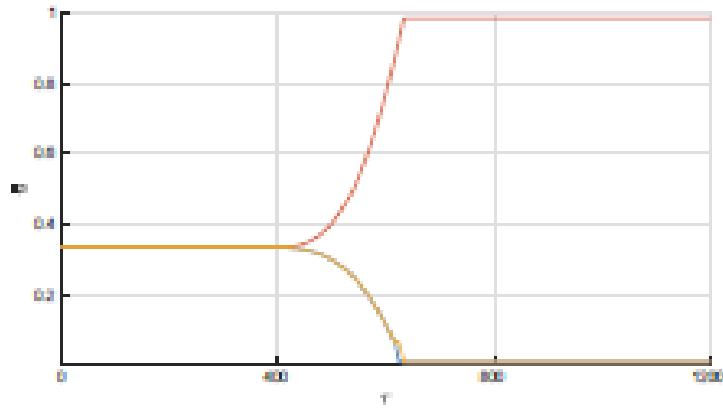
$$\dot{u}_i = u_i(u_{i-1} - \bar{m}(\mathbf{u})), i = 1, \dots, 5$$

$$\dot{u}_6 = u_6(u_5 + 1.7u_6 - \bar{m}(\mathbf{u}))$$

$$\bar{m}(\mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n u_i u_{i-1} + 1.7u_6 u_6$$

n=6

Figure 1 The frequencies of the species in the hypercycle system with a parasite () and cycle length $n = 5$ changing over system time t at the beginning (top) and at the 200th step (bottom) of the fitness landscape evolutionary process. Solid lines correspond to the original hypercycle, dots — to parasite



Порог
эволюции
(эффект
стабилизации)

Figure Stabilization:

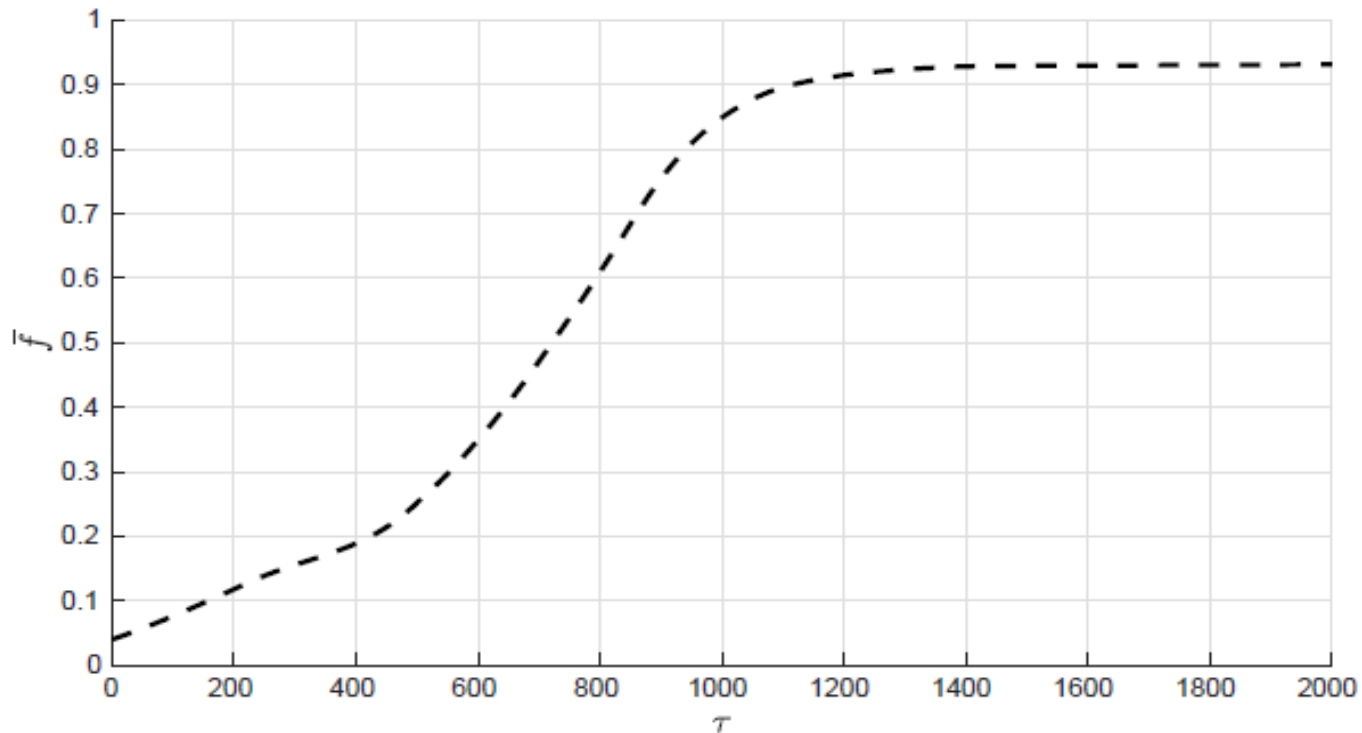
(top) The frequencies of the hypercycle system components with $n = 3$ changing over evolutionary time τ .

(bottom) The mean fitness of the hypercycle system $n = 3$ changing over evolutionary time τ .

Эволюция двойного гиперцикла

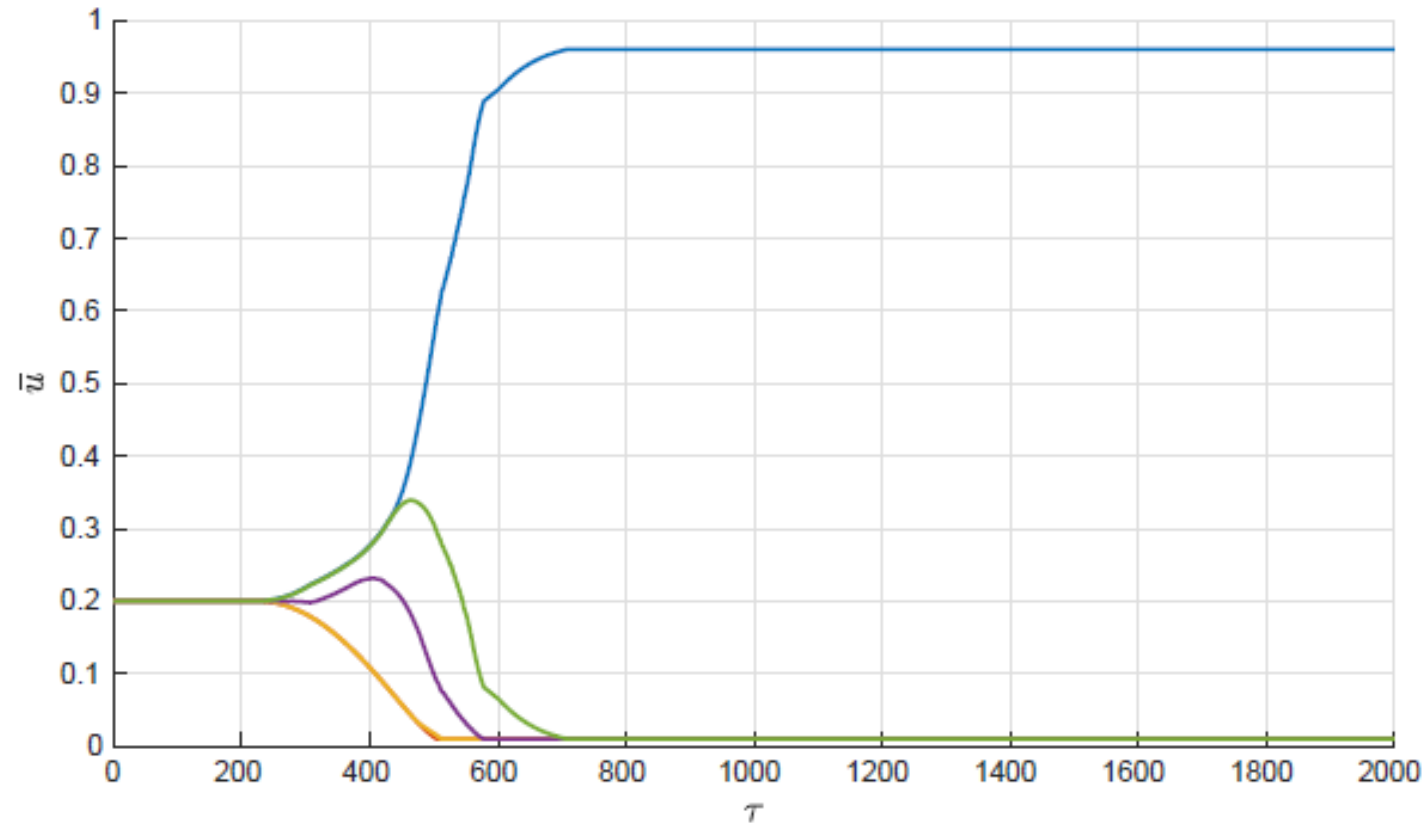
$$\dot{u}_i = u_i(a_i a_{i-1} u_{i-1}(t) u_{i-2}(t) - f(u)), i = 1, \dots, n$$

$$f(u) = \sum_{i=1}^n a_i a_{i-1} u_i(t) u_{i-1}(t) u_{i-2}(t)$$

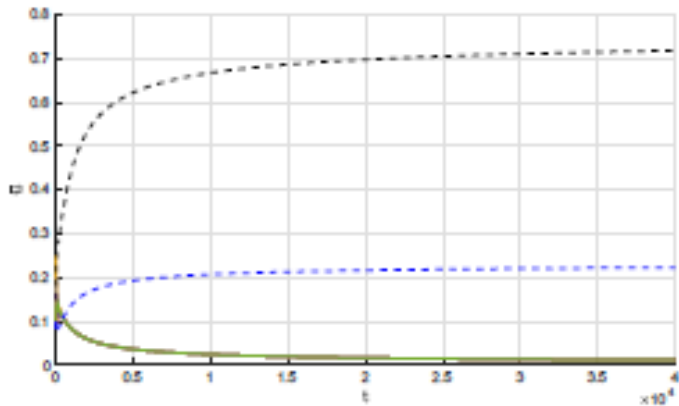


The mean fitness \bar{f} of the bi-hypercycle
for $n = 5$

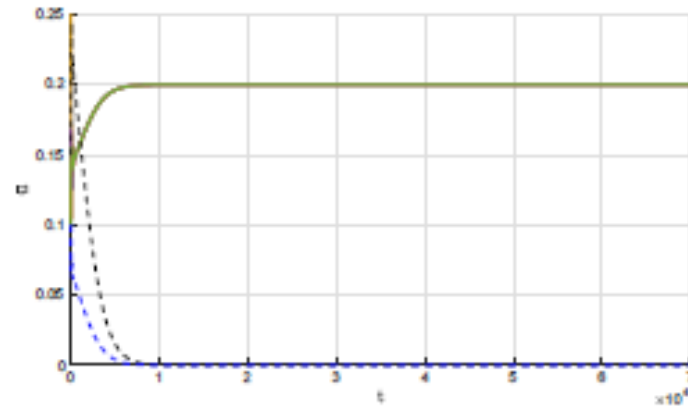
Эволюционная динамика координат положения равновесия двойного гиперцикла



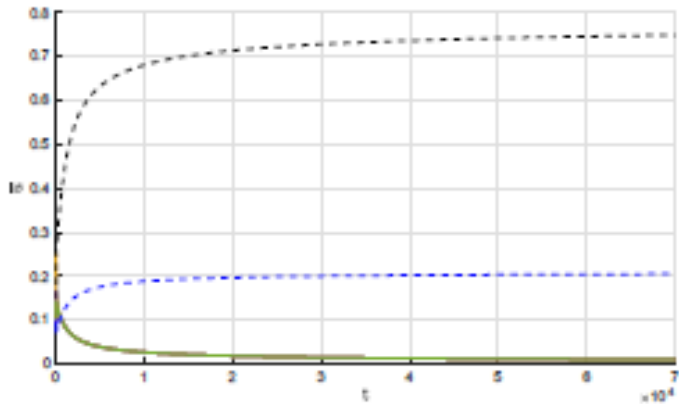
Результат взаимодействия эволюционного двойного гиперцикла с паразитическими видами



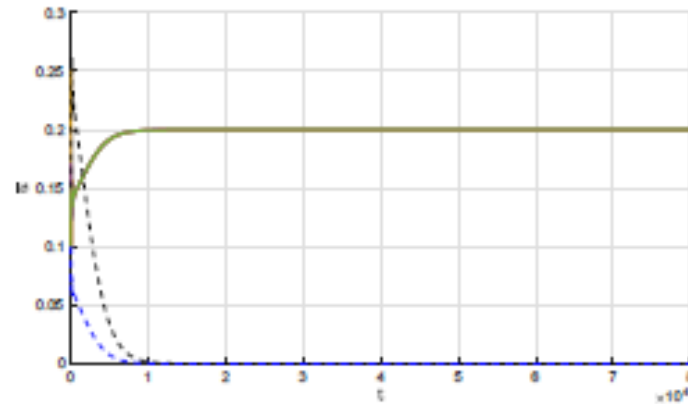
a)



b)



c)



d)

Частоты видов в двойном гиперцикле длины 5 относительно изменения эволюционного времени τ .

a) Начальное состояние.

b) 30 шагов эволюционного процесса

c) Увеличение интенсивности

воздействия паразита в два раза:

30 итераций эволюционного

изменения.

d) 55 шагов эволюционного процесса

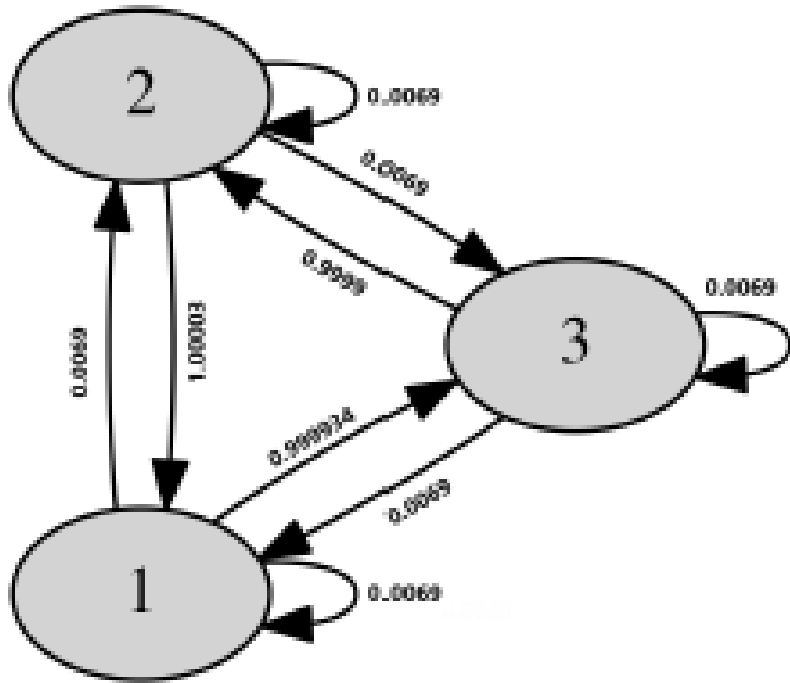
Эволюция системы двойного гиперцикла с включением нового вида в случайный момент времени

Рассматривается процесс оптимизации средней приспособленности популяции гиперцикла. В случайный момент (шаг) эволюционного процесса с номером k добавляется новый вид.

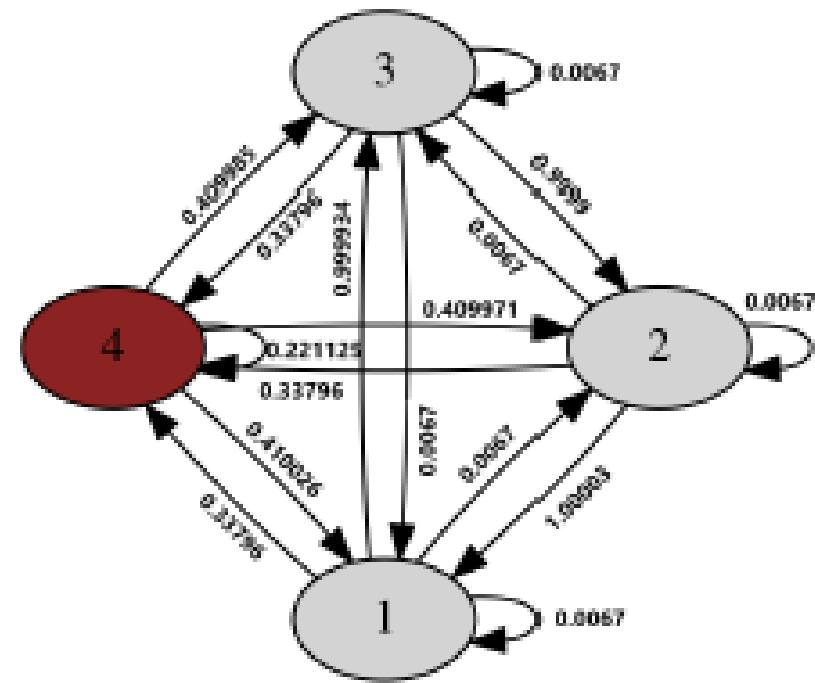
Основные предположения:

1. Среднее значение фитнеса на $(k+1)$ шаге совпадает со значением на предыдущем шаге.
2. Первые n строк и столбцов матрицы ландшафта приспособленности на $(k+1)$ шаге $A(k+1)$ совпадают с ландшафтом $A(k)$.
3. Первые n элементов распределения на k и $(k+1)$ шаге остаются неизменными с точностью до линейного коэффициента.

Эволюция системы гиперцикла с включением в случайный момент времени нового вида



a)

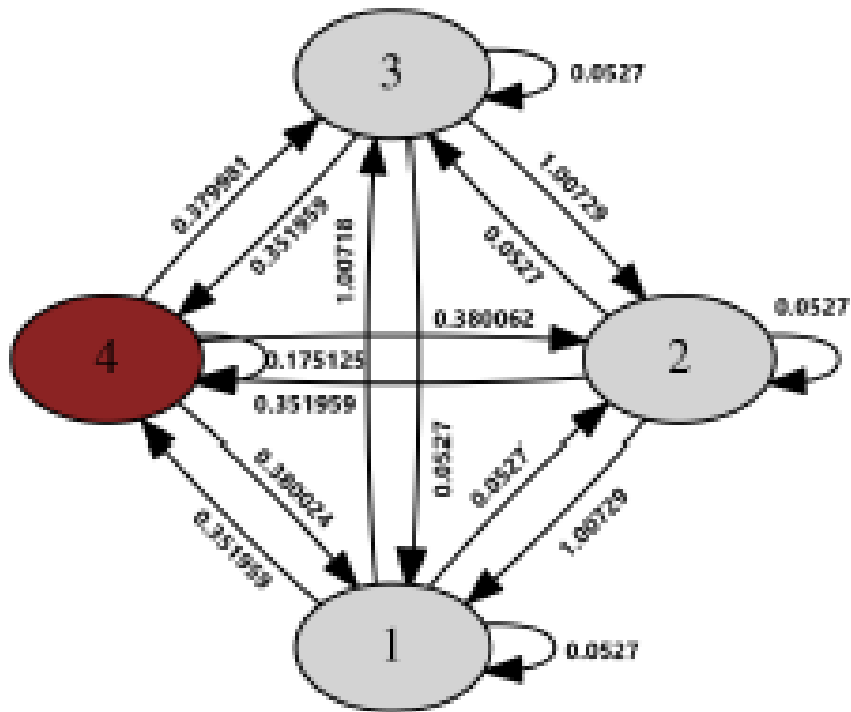


b)

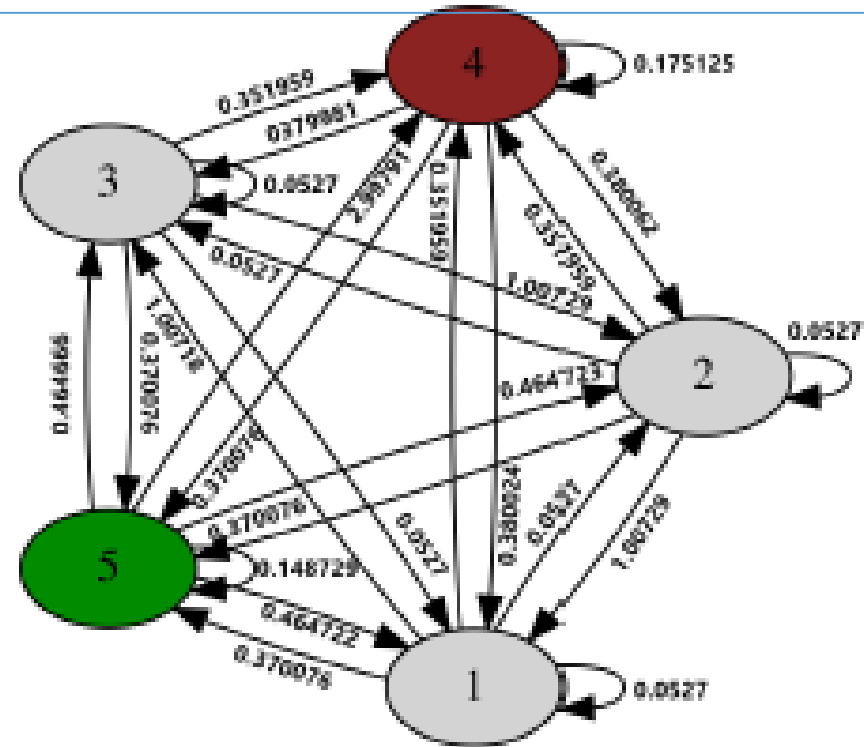
a) Граф взаимосвязей гиперцикла на 67 шаге эволюционного процесса.

b) Граф после присоединения нового вида на 68 шаге.

Эволюция системы двойного гиперцикла с включением второго вида в случайный момент времени



a)



b)

a) Граф гиперцикла на 528 шаге эволюционного процесса с видом присоединённым на 68 шаге. b) Граф после присоединения второго вида на 529 шаге.

Биологические приложения

- ▶ T.A. Lincoln, G.F. Joyce.
Self-Sustained Replication of an RNA Enzyme// Science. 2009. 323. P.1229–1232
- ▶ N. Vaidya, M.L. Manapat, I.A. Chen, R. Xulvi-Brunet, E.J. Hayden, N. Lehman.
Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators// Nature. 2012.



Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators

Nilesh Vaidya¹, Michael L. Manapat², Irene A. Chen^{3†}, Ramon Xulvi-Brunet³, Eric J. Hayden⁴ & Niles Lehman¹

The origins of life on Earth required the establishment of self-replicating chemical systems capable of maintaining and evolving biological information. In an RNA world, single self-replicating RNAs would have faced the extreme challenge of possessing a mutation rate low enough both to sustain their own information and to compete successfully against molecular parasites with limited evolvability. Thus theoretical analyses suggest that networks of interacting molecules were more likely to develop and sustain life-like behaviour. Here we show that mixtures of RNA fragments that self-assemble into self-replicating ribozymes spontaneously form cooperative catalytic cycles and networks. We find that a specific three-membered network has highly cooperative growth dynamics. When such cooperative networks are competed directly against selfish autocatalytic cycles, the former grow faster, indicating an intrinsic ability of RNA populations to evolve greater complexity through cooperation. We can observe the evolvability of networks through *in vitro* selection. Our experiments highlight the advantages of cooperative behaviour even at the molecular stages of nascent life.

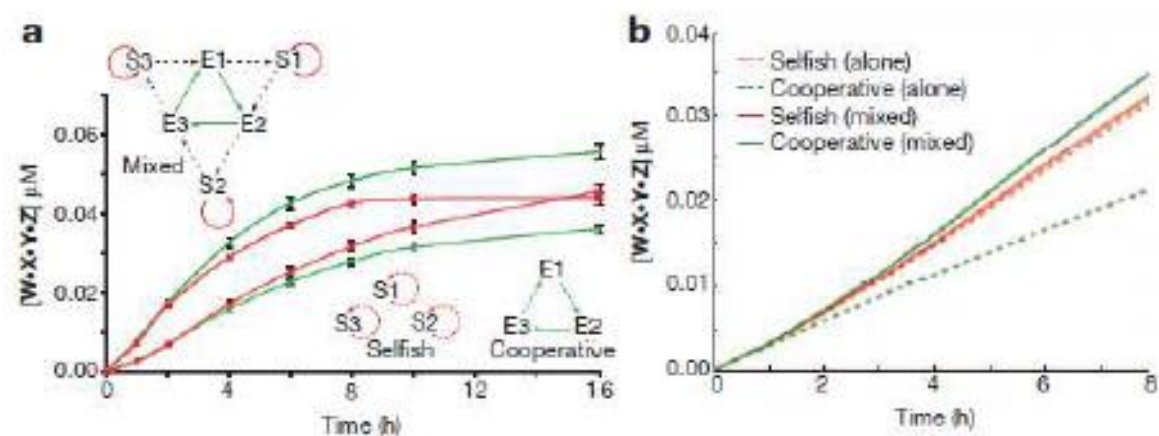
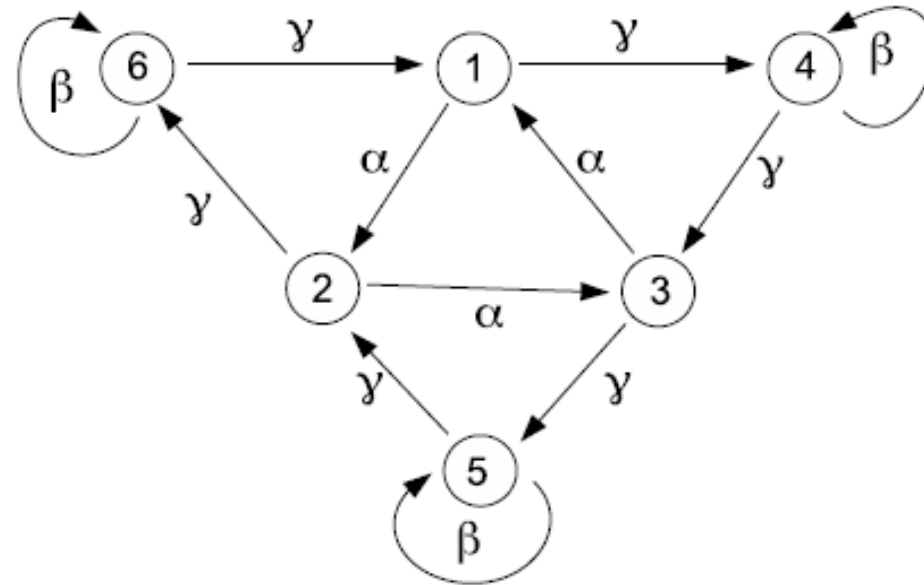


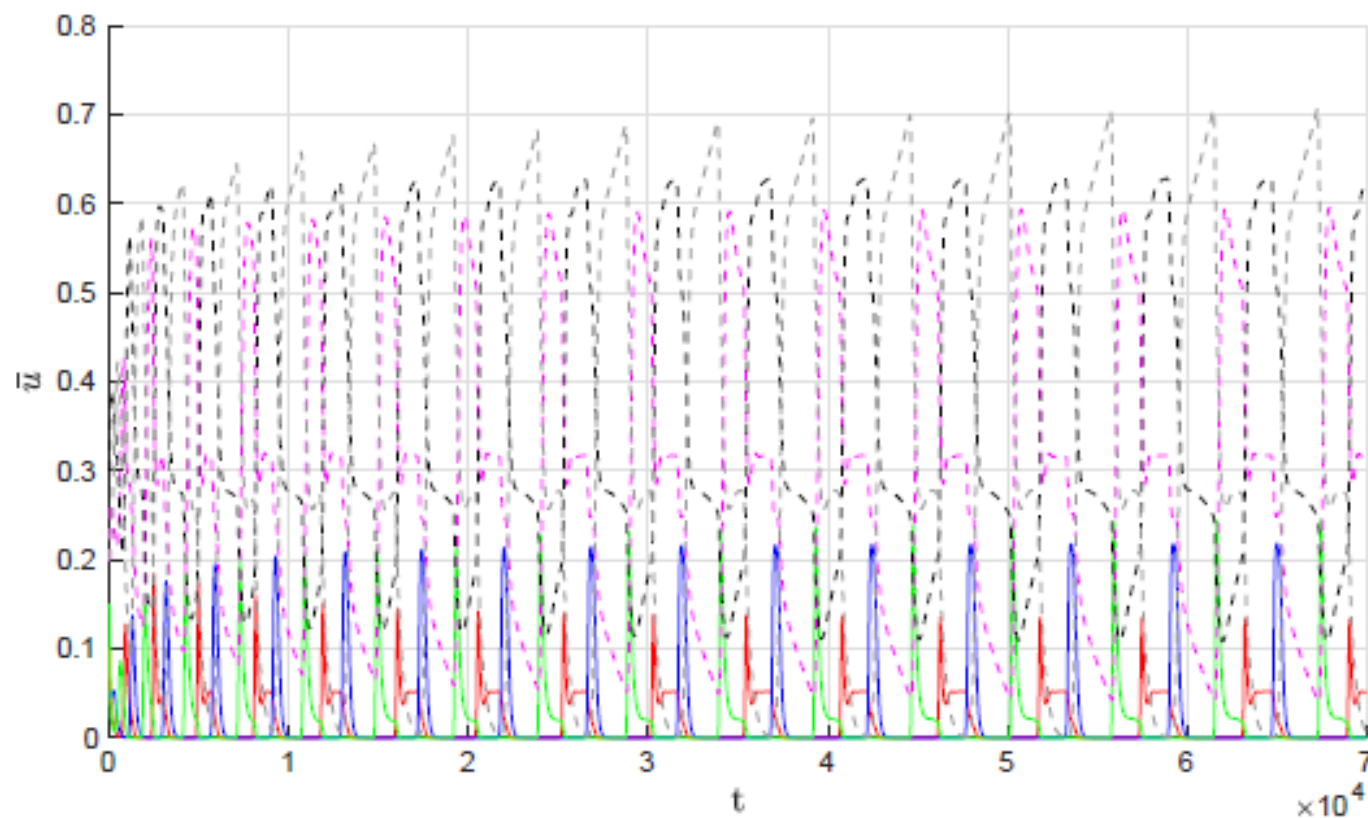
Figure 2 | Cooperative chemistry out-competes selfish chemistry when directly competed. a, Empirical results using cooperative (I_1, I_2 and I_3 , that is, Fig. 1b) and selfish subsystems (S_1, S_2 and S_3 , where IGS and IGS targets were changed to be matching in each subsystem). Yields of total $W \cdot X \cdot Y \cdot Z$ RNA tracked the concentrations of cooperative (mismatched) or selfish (matched) W -containing RNAs ($0.05 \mu\text{M}$ initial concentrations) over time either when the cooperative (green) and selfish (red) sets of subsystems were incubated separately (dashed lines) or together in the same reaction mixture (solid lines; upper left inset). Data points are averages of three independent trials. Error bars show the standard error of the mean (s.e.m.), and the yields of the cooperative trials in the mixed experiment are significantly greater than those of the selfish trials at the 10- and 16-h time points ($P < 0.05$ by t -tests using Sidák's correction for multiple *a posteriori* comparisons). b, Simulation of growth dynamics using a toy model of the network of cooperation and selfish interactions (see Supplementary Information). Cooperative enzymes fare better in competition than do selfish enzymes, as demonstrated empirically in panel a.

Каталитическая сеть самореплицирующихся молекул РНК



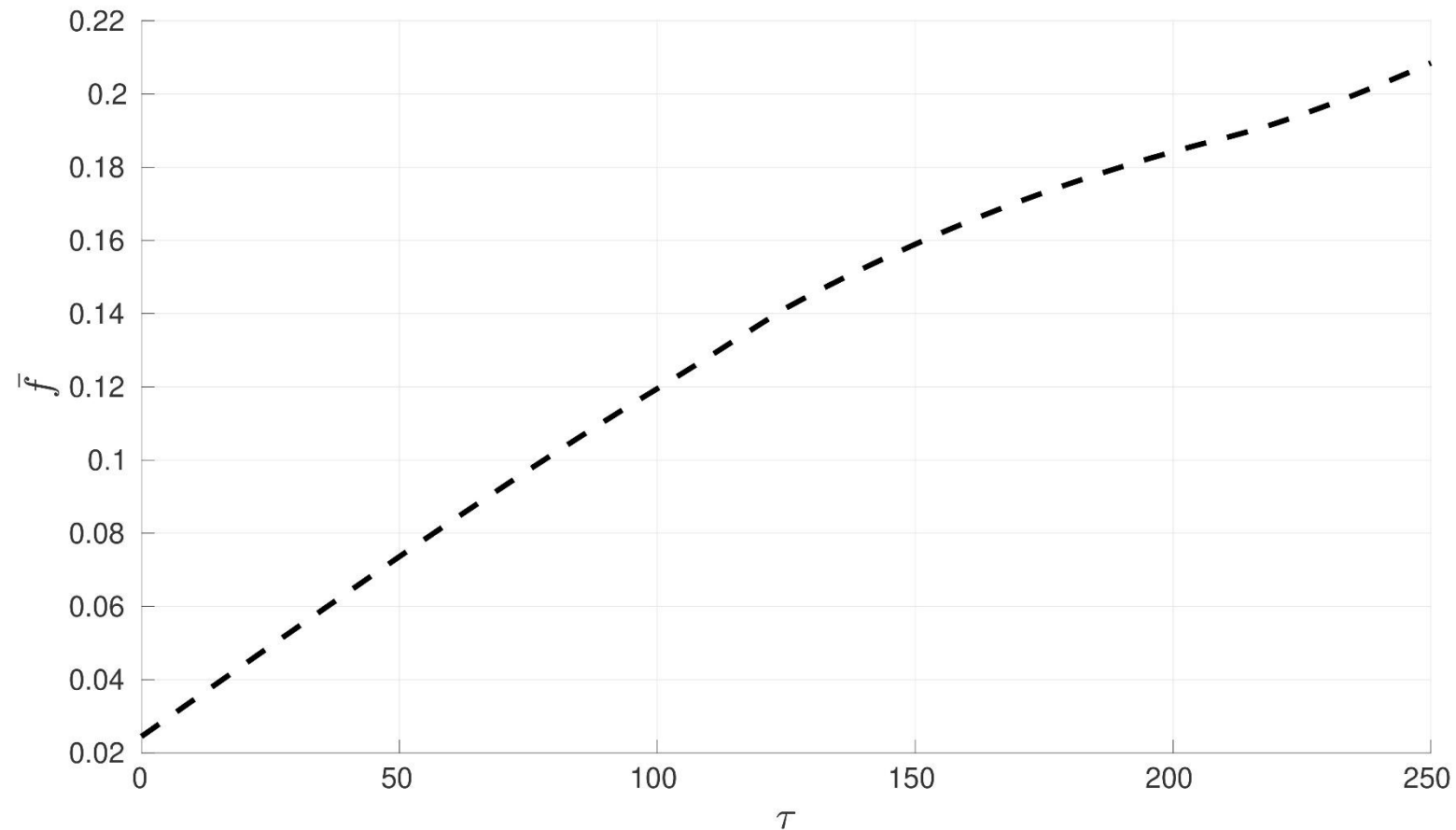
Каталитическая сеть из шести макромолекул. Стрелки показывают возможную каталитическую активность молекул. Коэффициенты на стрелках соответствуют интенсивностям перехода.

Каталитическая сеть самореплицирующихся молекул РНК: график динамики частот



Частоты в гиперцикле: 200 шаг эволюционного процесса

Эволюция сети самореплицирующихся молекул РНК. График эволюционного изменения средней приспособленности (фитнеса)



Заключение

- Предложен алгоритм эволюционной адаптации ландшафта приспособленности, который опирается на гипотезу о том, что эволюционное время протекает значительно медленнее, чем время активного изменения динамики системы до выхода системы в стационарное положение равновесия.
- Показано, что процесс эволюционной адаптации приводит к значительному усложнению поведения системы, увеличению величины средней приспособленности (фитнеса), устойчивости эволюционной системы к воздействию паразитических видов.
- Показано, что при заданном ресурсе происходит стабилизация эволюционного процесса.



Группа:
T. Yakushkina
I. Smokhin
S. Drozhzhin
Y. Semenov
A. Novozhilov
I. Yegorov



Спасибо за внимание!

Вопросы?