УДК 591.8+517.983

ООГЕНЕЗ ЛЯГУШКИ И КВАЗИ-ПАРЕТОВСКИЙ ЗАКОН НА ОСНОВЕ НОВОЙ КВАНТОВОЙ СТАТИСТИКИ

© 2009 О.Б. Трубникова[1], Б.А. Трубников[2]

[1] Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН, Москва; e-mail: oxtr@mail.ru
[2] Институт ядерного синтеза РНЦ «Курчатовский институт», Москва; e-mail: trubboris@yandex.ru

Исследовано распределение по размерам популяции ооцитов в яичнике травяной лягушки. Представлены результаты применения модели «конкурентов», отражающей «квази-паретовский закон».

Ключевые слова: *закон Парето, теоретическая экология, оогенез.*

ВВЕДЕНИЕ

На фоне быстро и успешно развивающегося математического моделирования в биоценологии все более ощутимой становится потребность в количественных моделях, описывающих популяционные закономерности в оогенезе. Несмотря на значительные успехи в понимании механизмов сложных гормонозависимых процессов, обеспечивающих рост и развитие отдельных ооцитов, описание этих процессов на уровне популяции ооцитов яичника остается одной из нерешенных задач. В эмбриологии млекопитающих она имеет непосредственное отношение к пониманию механизма выделения доминантного фолликула (Ireland et al., 2000), а в репродуктивной медицине - к проблеме сниженного овариального резерва и проблеме отбора эмбриона при осуществлении вспомогательных манипуляций с целью преодоления бесплодия (Никитин, 2005). У низших позвоночных она, по-видимому, связана с определением индивидуального репродуктивного потенциала, оценка которого, например, в рыбоводстве, имеет принципиальное значение при отборе производителей (Goncharov, 2002). К настоящему времени этот аспект оогенеза исследован недостаточно, так как не вполне определены подходы, которые можно применять для его изучения.

Оогенез низших позвоночных включает несколько этапов (деление, рост, созревание ооцитов и овуляцию зрелых гамет) и продолжается длительный период времени. Так, на формирование зрелой яйцеклетки у лягушки требуется три года (Рис. 3), а размеры клетки при этом увеличиваются в десятки тысяч раз (Токин, 1989). Поскольку ткани яичника объединяют развивающиеся ооциты нескольких возрастных генераций, популяцию ооцитов внутри яичника можно рассматривать как пример сообщества, состоящего из большого количества взаимосвязанных и взаимодействующих элементов. Так как скорость роста клетки, как правило, пропорциональна её массе (Мина, Клевезаль, 1976), то даже если вначале ооциты определенной генерации имели одинаковые массы, влияние различных случайных факторов в процессе их экспоненциального роста, приводит в итоге к их неравномерному распределению по массам.

Целью данного исследования было изучение особенностей распределения совокупности ооцитов по морфометрическим характеристикам с помощью предложенной ранее авторами модели «конкурентов», основанной на квази-паретовском законе (Трубников, 1993; Trubnikov, Trubnikova, 2005; Трубников, Трубникова, 2007а, 2007б).

Рассмотрим вначале два сходных рисунка, представляющих частотные распределения элементов различных систем. (Рис. 1).

В логарифмических координатах они примерно соответствуют прямым линиям с наклоном в 45°. Это означает, что в линейных координатах они имеют дифференциальные спектры, соответствующие «чисто паретовскому закону», с наклоном правой ветви спектра ($n_k = Ak^{-2}$, где A – нормировочный коэффициент, и k – отличительный признак).

Далее приведём иные примеры (Рис. 2).

Эти графики вероятностных распределений имеют наклоны и в правой и в левой ветвях спектра и описываются иной формулой, которую мы условимся называть «кзази-паретовским законом распределения».

МОДЕЛЬ

О трех квантовых статистиках.

Статистика изучает распределения какихлибо объектов по определенным отличительным признакам. В квантовой статистике изучаемыми объектами являются элементарные частицы двух видов – фермионы и бозоны, отличающиеся статистическим весом. В данной работе рас-

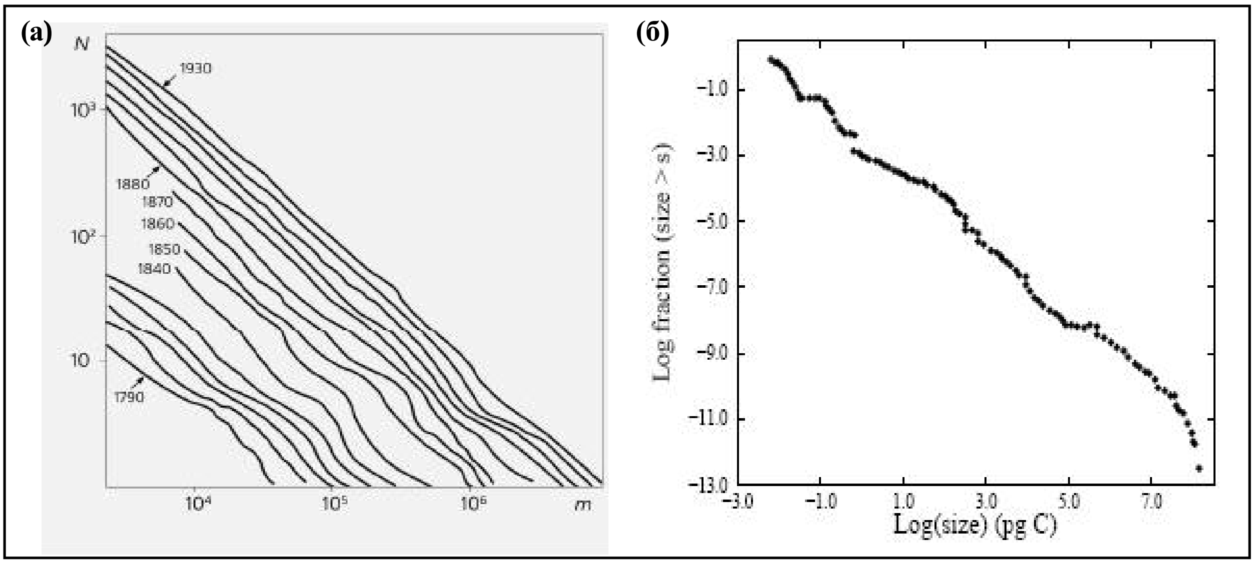

Рис.1. Интегральные спектры различных распределений: (а) - распределение числа городов (США) по числу жителей (Трубников, 1993); (б) – распределение числа организмов океана по массам (Camacho, Sole, 2001).

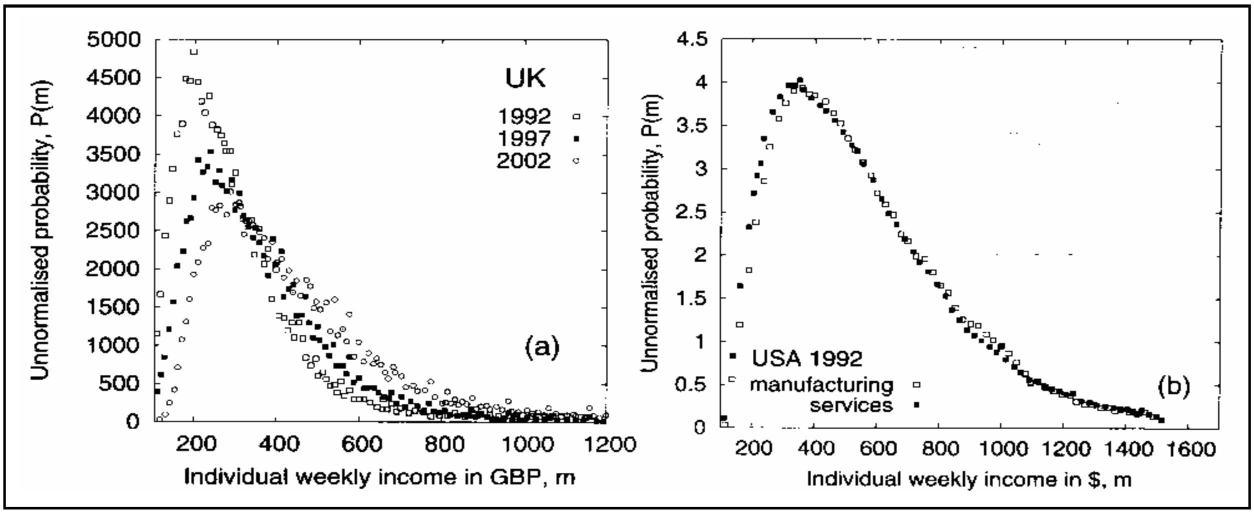

Рис. 2. Распределение относительного числа граждан Англии (a) и США (b) по доходам за неделю (Chatterjee, Chakrabarti, 2007)

сматривается возможность существования объектов третьего вида, которые также имеют целочисленный статистический вес, проявляющийся в ситуациях условной «конкуренции за ресурс» (условно назовем их «конкурентами»).

Рассмотрим случай, когда множество N частиц разбивается на n_k кластеров k-типа, а тип кластера определяется именно числом k попавших в него частиц. При этом считаются заданными суммы числа частиц и числа кластеров, а также некий суммарный ресурс R (здесь R_k - доля ресурса, приходящаяся на один кластер k-типа):

$$N = \sum_k N_k = \sum_k n_k k = const, K = \sum_k n_k = const\,,\ R = \sum_k R_k n_k = const\,, \qquad (1)$$

Общий статистический вес такого множества, по определению, считается равным

$$\Omega = A_1 / B_1 C_1,\ \ где\ A_1 = (N-1)!,\ \ B_1 = \prod_k (k!)^{n_k}\ \ и\ C_1 = \prod_k (N_k - 1)!, \qquad (2)$$

а энтропия задается логарифмом стат-веса $S = \ln \Omega$.

Для сравнения укажем формулы для стат-весов в статистике Ферми-Дирака для фермионов и статистике Бозе-Эйнштейна для бозонов, где N – число частиц, K – число возможных состояний частиц (Ландау и Лифшиц, 1964):

$$\Omega_{ФД} = A_2 / B_2 C_2 = K!/ N!(K-N)!, \qquad (3)$$

$$\Omega_{БЭ} = A_3 / B_3 C_3 = (N+K-1)!/ N!(K-1)!.$$

Важно отметить, что статистический вес Ω является квантовой характеристикой множества частиц. Он указывает число всех возможных состояний множества и *обязан быть целым числом*. В классической (не квантовой) статистике понятие статистического веса отсутствует - оно заменяется понятием относительной вероятности, которая *не обязана быть целым числом*. Для всех трех случаев стат-вес имеет вид дроби $\Omega = M!/Z_1 Z_2$. В ней числитель $M!$ – максимально *допустимое число* перестановок всех рассматриваемых объектов, а два множителя знаменателя указывают числа тех перестановок, которые *следует исключить* из подсчета, так как они были излишним образом введены числителем. Подобная процедура лежит в основе всех обсуждаемых квантовых статистик.

Квазиклассическое приближение.

В классическом пределе все факториалы можно заменить формулами Стирлинга, и тогда статистический вес (2) оказывается равным произведению малых стат-весов

$$\Omega = \prod_k \Omega_k \text{, где } \Omega_k \approx (eN/k^2 n_k)^{N_k} \qquad (4)$$

Он уже *не обязан быть целым числом*, а требование максимума энтропии при трех дополнительных условиях (1) приводит к дифференциальному спектру кластеров

$$n_k \approx \frac{N}{k^2}\exp(-\alpha - \frac{\beta + \gamma R_k}{k}) = \frac{A}{k^2}\exp(-\frac{\beta + \gamma R_k}{k}) \quad (5)$$

где α, β, γ - три параметра Лагранжа, и A - множитель общей нормировки системы «конкурентов».

При больших значениях аргумента k эта формула дает закон Парето $n_k = Ak^{-2}$, а при малых k проявляется влияние «обрезающей» экспоненты в левой части спектра. С учетом этих свойств условимся называть предлагаемую закономерность квази-паретовским законом.

Во многих случаях для ресурса возникает пропорциональная зависимость ресурса от числа объектов в кластере, $R_k \propto k$, тогда параметр γ можно опустить, и в интегральной форме квази-паретовский закон принимает вид:

$$N(>m) = (A/\beta)[\exp(-\beta/m_{\max}) - \exp(-\beta/m)] \quad (6)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для проверки применимости модели к распределению совокупности ооцитов нами были получены морфометрические характеристики развивающихся ооцитов травяной лягушки Rana temporaria L. Измерения проводили в программе Photoshop 8.0 по микрофотографиям ткани яичника, сделанных с помощью цифровой камеры с разрешением 10 мега-пикселей (Рис. 3). На основании значений максимальных и минимальных диаметров 150 ооцитов, расположенных в непосредственной близости друг от друга в пределах определенного участка ткани яичника, высчитывали их условный объем и условную массу. Полученные данные аппроксимировали с помощью формулы «квази–паретовского закона». Аналогичным образом были обработаны данные для трех самок.

Рис. 3. Фотография участка яичника; видны окруженные тканями яичника ооциты разных размеров.

На рисунке 4 представлен один из примеров полученных распределений. Видно, что предложенная модель «конкурентов» весьма хорошо описывает результаты измерений (Рис. 4 *б*). Наличие в формуле левой «обрезающей» экспоненты обеспечивает соответствие линии регрессии экспериментальным данным в области малых значений аргумента по сравнению с формулой собственно закона Парето (Рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании предложенной статистики нами получена формула распределения объектов множества

$$N(>m) = (A/\beta)[\exp(-\beta/m_{\max}) - \exp(-\beta/m)],$$

где величина $N(>m)$ указывает число объектов, массы которых превышают текущее значение m, A является множителем нормировки; m_{max} есть масса самого крупного из них, а «управляющий параметр» β, некоторое её «промежуточное значение». В предельном случае формула принимает вид закона Парето, поэтому она была условно названа квази-паретовским законом. Применение формулы для распределения ооцитов по массам показало ее высокую адекватность в качестве модели.

Мы предполагаем, что квази-паретовский закон описывает явление, известное в популяционной экологии как «конкуренция за ресурс»

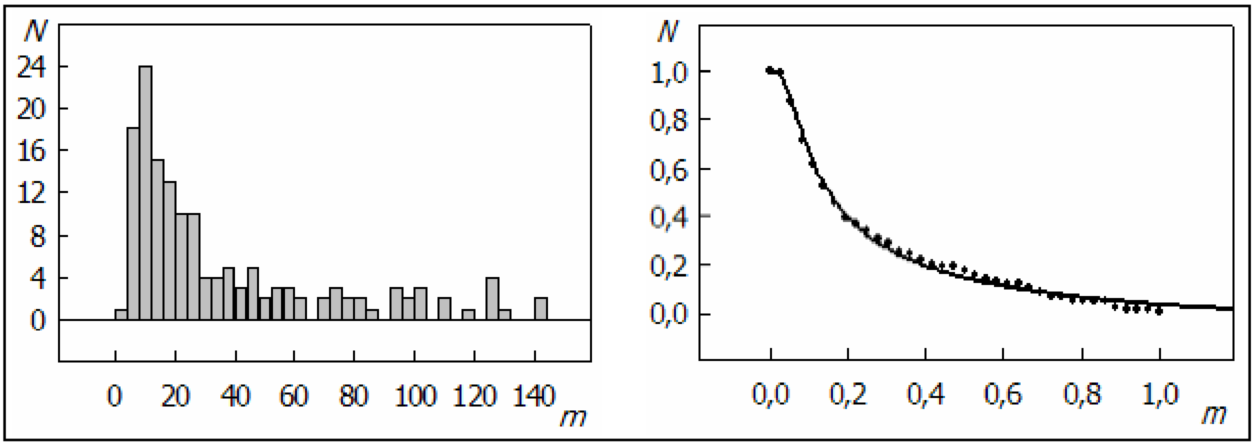

Рис. 4. Дифференциальный (а) и интегральный (б) спектры распределения ооцитов по массам; линия соответствует аппроксимации с помощью формулы квази-паретовского закона.

(Трубников, Трубникова, 2005), а параметры формулы позволяют отслеживать состояние системы. Данное исследование представляет собой начальный этап в осуществлении предлагаемого нами подхода. Однако полученный результат демонстрирует, что этот подход может быть использован в дальнейшем для описания популяции ооцитов яичника в условиях воздействия различных гормональных и экологических факторов.

В математическом моделировании биологических процессов или состояния системы важным элементом является выбор правильного уравнения или системы уравнений наиболее адекватно описывающих изучаемое явление.

Нами получена формула распределения элементов системы, которая хорошо описывает целый спектр различных биологических, социальных и физических систем в широком диапазоне масштабов. Ее преимуществами являются небольшое число параметров, учитывающих интегральный вклад многочисленных воздействующих факторов, а также способность успешно аппроксимировать и правую и левую части размерного спектра.

Таким образом, формула квази - паретовского закона, полученная на основе предложенной новой статистики, может служить удобной моделью не только в дальнейшем изучении динамики репродуктивной системы у низших позвоночных, но и при исследованиях других сообществ и отдельных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Никитин А.И.* Некоторые вопросы фолликуло- и оогенеза, оплодотворения при проведении процедур вспомогательной репродукции // Лечение женского и мужского бесплодия. Вспомогательные репродуктивные технологии (под ред. В.И. Кулакова, Б.В. Леонова, Л.Н. Кузьмичева). М.: МИА, 2005. С. 33-42.
2. *Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М.* Статистическая физика. М.: Наука, 1964. С. 183.
3. *Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. С. 21.
4. *Токин Б.П.* Эмбриология. М.: Мир, 1989. С. 59.
5. *Трубников Б.А.* Закон распределения конкурентов // Природа. 1993. № 3. С. 3-13.
6. *Трубников Б.А., Трубникова О.Б.* Распределение конкурентов с тремя параметрами // Матер.межд. конф. «Вперед в будущее», Москва, ИПМ РАН, 2007. URL: http://nonlin.ru/node/116 (дата обращения 10.09.2009).
7. *Трубников Б.А., Трубникова О.Б.* Пять великих распределений // Общ. и прикл. ценология. 2007. № 11. С. 13-20.
8. *Camacho J., Sole R.V.* Scaling and Zipf's law in ecological size spectra // Europhys. Lett. 2001. V.55. P.774-780.
9. *Chatterjee A., Chakrabarti B.K.* Kinetic exchange models for income and wealth distributions // Europ. Physical. J. B. 2007. V. 60. N 11. P.135-149.
10. *Goncharov B.F.* In vitro approach to studying the mechanisms of final oocyte maturation in sturgeon: Fundamental and applied aspects // J. Fish. Biol. 2002. V.18. P. 368-374.
11. *Ireland J.J., Mihm M., Austin E., Diskin M.G., Roche J.F.* Historical perspective of turnover of dominant follicles during the bovine estrous cycle: key concepts, studies, advancements, and terms // J. Dairy Sci. 2000. V. 83. № 7. P. 1648-1658.
12. *Trubnikov B.A., Trubnikova O.B.* Theory of Competition // Book of abstr.13th Gen. Conf. of the Euro Physical Society. «Beyond Einstein – Physics for the 21st Century».Bern, 2005. P.119.

FROG OOGENESIS AND THE QUASI-PARETO'S LAW ON THE BASIS OF NEW QUANTUM STATISTICS

© 2009 O.B. Trubnikova[1], B.A. Trubnikov[2]

[1]Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow;
e-mail: oxtr@mail.ru
[2]Russian Research Center "Kurchatov Institute", Nuclear fusion Institute, Moscow;
e-mail: trubboris@yandex.ru

Research of size distribution of the oocytes population in the common frog ovary conducted. Results of applying the "competitors" model reflecting «quasi-Pareto's law» are presented.

Key words: Pareto's law, theoretical ecology, oogenesis.