

Моделирование эволюции популяций с возрастной структурой: связь рождаемости со скоростью изменения среды

А. В. Соколов

Аннотация. Статья посвящена моделированию динамики популяции в изменяющейся природной среде. Предлагается оптимизационный принцип, связанный с эволюцией, естественным отбором на популяционном уровне. Результаты численных экспериментов демонстрируют правдоподобные зависимости возрастной рождаемости и смертности от скорости изменения среды, изменчивости популяции и других параметров.

Ключевые слова: моделирование, эволюция, популяция, возрастная структура, толерантность, рождаемость, изменение окружающей среды.

Введение

Возраст является одним из ключевых механизмов эволюции. Именно возраст определяет основные периоды жизни (детство, репродуктивный период и старость):

- В период между рождением и последующим размножением (до наступления репродуктивного возраста) происходит фильтрация (естественный отбор) «перспективных» особей, т. е. тех, кому удалось выжить в изменяющихся условиях внешней среды данного периода.
- В репродуктивный период происходит «копирование» выживших особей с некоторым разбросом. Однако и в этот период происходит проверка на соответствие популяции состоянию среды, так что «неперспективные» особи погибают.
- После репродуктивного периода особи (обычно в природе) достаточно быстро погибают и, таким образом, освобождают ресурсы для последующих поколений.

Для математической формализации данных процессов выбрана модель динамики популяции, особи которой распределены по возрасту и по толерантности (параметр приспособленности особи к окружающей среде, определяющий смертность). Выбранная модель позволяет формализовать процесс эволюции (изменения популяции, соответствующие изменяющимся внешним условиям) и сформулировать вариационную задачу с оптимизационным критерием, связанным с естественным отбором на уровне популяции, со способностью популяции эф-

фективно эволюционировать в изменяющейся среде. Критерий оптимизации отражает не только приспособленность (толерантность) популяции к состоянию среды в данный момент времени, но и *способность эволюционировать, приспосабливаться к её (среды) изменениям*, т. е. «первую производную» от толерантности.

Цель данного исследования — построить математическую модель, качественно описывающую известные связанные с возрастом биологические эффекты, привлекая минимальное число предположений. Поэтому некоторые из приведенных ниже предположений могут показаться упрощенными, некоторые известные факты — неучтенными.

Так как аналитическое решение поставленной задачи не представляется возможным, исследуется численная модель. Полученные численные результаты не относятся к конкретным популяциям. Однако, для удобства интерпретации параметры модели выбраны так, чтобы результаты моделирования отдаленно «напоминали» популяцию человека.

1. Постановка задачи. Предположения

1. Популяция. Рассматривается популяция, особи которой отличаются друг от друга двумя параметрами:

- хронологическим возрастом (τ) и
- толерантностью [1] к состоянию среды (a) (или приспособленностью, выживаемостью,

уязвимостью, устойчивостью). В общем случае a является вектором, однако в данном исследовании будем считать его величиной скалярной. Такой величиной может быть приспособленность к температуре (например, одни особи могут быть приспособлены к температуре 23° , другие — к 21°), влажности, толерантность к загрязнениям, устойчивость к болезням, паразитам, хищникам и т. д. Это может быть и абстрактный или комбинированный параметр, например, благоприятствующий особям большего размера или имеющим больший размер мозга. Отметим, что в рамках данной постановки толерантность близка к биологическому понятию приспособленности (способности особи сохранять свои гены в генофонде целой популяции, или, иначе, успеху в размножении [2]).

- Плотность особей в пространстве (τ, a) в момент времени t обозначим $n(\tau, a, t)$.

2. Толерантность. Толерантность особи (a) со временем не меняется ($\partial a / \partial t = 0$). Имеется в виду наследуемая толерантность. Ненаследуемая, изменяющаяся в течение жизни толерантность, которая может быть учтена путем уменьшения смертности, здесь не рассматривается.

3. Внешняя среда. Параметр состояния среды, толерантность популяции к которому рассматривается, обозначим A и будем считать, что он изменяется во времени с постоянной скоростью:

$$A(t) = r t,$$

где r — скорость изменения параметра состояния среды (например, град./год), предполагается заданной.

Здесь рассматривается среднескользящий тренд изменения среды, соответствующий характерным временам эволюционных процессов популяции, которые составляет, как минимум, несколько поколений. Случайные (ежегодные) флуктуации параметра среды считаются несущественными, хотя они и могут быть заметно больше рассматриваемых трендов. Учет флуктуаций предполагается провести в дальнейших работах.

4. Смертность. Сила смертности (вероятность погибнуть в единицу времени) зависит только от параметра состояния среды (A) и толерантности к нему особи (a). Зависимость от возраста не рассматривается. Сила смертности предполагается унимодальной функцией, равной 0 в случае, когда толерантность особи точно соответствует среде ($a = A$) и возрастающей по мере отклонения a от A (см. рис. 1).

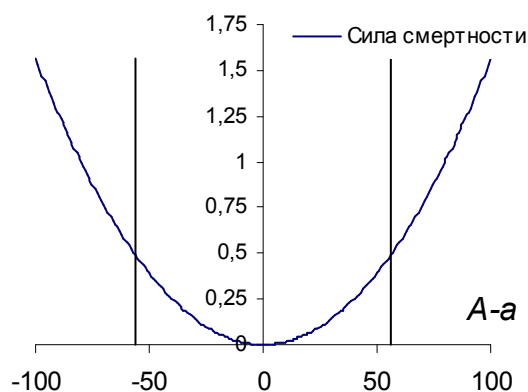


Рис. 1. Зависимость силы смертности от толерантности

Исходя из соображений гладкости и простоты интегрирования, выберем для силы смертности следующую параметризацию:

$$\mu(A, a) = \left(\frac{a - A}{d} \right)^m, \quad (1)$$

где $d > 0$, $m > 0$, m — четное, коэффициенты d и m предполагаются заданными.

На рис. 1 представлен график силы смертности со значениями параметров $d = 80$ и $m = 2$. Эти значения будут использоваться ниже при численном моделировании. Кроме того, на рис. 1 приведены вертикальные линии, отмечающие диапазон (приблизительно от -56 до $+56$), в котором сила смертности меньше 0,5.

Отсутствие в формуле (1) зависимости силы смертности от возраста не является принципиальным моментом для данного исследования. Численные эксперименты (которые здесь не приводятся) с силой смертности с дополнительным слагаемым, зависящим от возраста, показали результаты, аналогичные рассматриваемым ниже.

5. Численность. Численность популяции постоянна во времени:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da = N,$$

где $N > 0$, предполагается заданным.

6. Подобие. Рассмотрим асимптотический режим, к которому стремиться плотность особей $n(\tau, a, t)$ при $t \rightarrow \infty$ при изменении среды с постоянной скоростью (см. предположение 3). Будем считать, что популяция «отслеживает» изменения среды,

так что плотность особей $n(\tau, a, t)$ остается постоянной относительно состояния среды в любой момент времени. Более формально, если плотность особей в момент времени $t = 0$ равна $n(\tau, a, 0)$, то плотность особей при любом t определяется сдвигом по толерантности на rt :

$$n(\tau, a + rt, t) = n(\tau, a, 0), \quad (2)$$

т. е. представляет собой бегущую волну (со скоростью r по координате a).

Рис. 2 иллюстрирует такую динамику для новорожденных ($\tau = 0$)

$$n(0, a + rt, t) = n(0, a, 0).$$

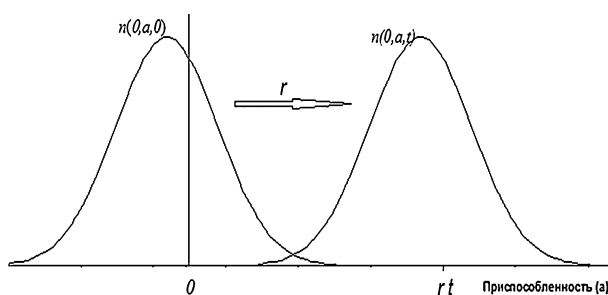


Рис. 2. Сдвиг плотности новорожденных во времени со скоростью r

Рассмотренное предположение 6 является ключевым для данной постановки. Оно позволяет свести задачу описания динамики популяции к поиску формы волны, не зависящей от времени.

7. Рождаемость. Особь возраста τ рождает в единицу времени $b(\tau)$ новорожденных. Эта величина ограничена

$$0 \leq b(\tau) \leq b_{\max},$$

где $b_{\max} > 0$ — предполагается заданной.

Функция $b(\tau)$ является неизвестной. Её поиск и составляет основной предмет исследования.

8. Наследственность и Изменчивость. Распределение новорожденных по толерантности a от родителей с толерантностью a_p подчиняется нормальному закону

$$P(a, a_p) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(a-a_p)^2}{2\sigma^2}},$$

где σ — предполагается заданным.

Обмен генами в данной постановке не предполагается.

9. Критерий оптимизации. Существование популяции в изменяющихся условиях предполагает обновление популяции через процессы рождения и

смерти. Рождение новых особей требует значительных ресурсов, как минимум пищевых. Таким образом, количество новорожденных может служить мерой эффективности стратегии размножения.

Популяция, которая может в изменяющихся условиях сохранять постоянную численность (успевать обновляться) при минимальном количестве новорожденных, имеет эволюционные преимущества:

$$F = \min_{b(\tau)} \int_{-\infty}^{\infty} n(0, a, t) da.$$

Можно показать, что в рамках рассматриваемой постановки этот критерий эквивалентен критерию максимизации численности популяции:

$$F = \max_{b(\tau)} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da,$$

при постоянном потоке поступления пищевых ресурсов C :

$$c_1 \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da + c_2 \int_{-\infty}^{\infty} n(0, a, t) da = C,$$

где c_1 — количество пищевых ресурсов в единицу времени, необходимых на поддержание жизни одной особи, c_2 — количество пищевых ресурсов, необходимых для рождения одной особи.

2. Математическая постановка задачи

Предположения 1–4, приводят к уравнению динамики популяции (уравнение неразрывности):

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial \tau} = -\mu(A, a)n. \quad (3)$$

Предположения 7–8, определяют граничное условие:

$$n(0, a, t) = \int_{-\infty}^{\infty} P(a, a_p) \int_0^{\infty} b(\tau) n(\tau, a_p, t) d\tau da_p. \quad (4)$$

Проинтегрировав (3) вдоль характеристики получим с учетом (2) уравнение

$$\begin{aligned} n(\tau, a, t) &= n(0, a, t - \tau) e^{-\int_{t-\tau}^t \mu(A(t'), a) dt'} = \\ &= n(0, a - r(t - \tau), 0) e^{-\int_{t-\tau}^t \mu(A(t'), a) dt'}, \end{aligned}$$

подставив которое в (4) получим для $t = 0$:

$$n(0, a, 0) = \int_{-\infty}^{\infty} P(a, a_p) \int_0^{\infty} b(\tau) n(0, a_p + r\tau, 0) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a_p) d\tau'} d\tau da_p.$$

Обозначим распределение новорожденных по толерантности в момент времени 0:

$$n_0(a) = n(0, a, 0).$$

Тогда постановка задачи в окончательном виде состоит в поиске функций возрастной рождаемости $b(\tau)$ (интегрируемой по Лебегу) и плотности новорожденных $n_0(a)$ (непрерывной), которые минимизируют количество новорожденных

$$F = \min_{b(\tau), n_0(a)} \int_{-\infty}^{\infty} n_0(a) da,$$

при условиях:

$$n_0(a) = \int_{-\infty}^{\infty} P(a, a_p) \int_0^{\infty} b(\tau) n_0(a_p + r\tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a_p) d\tau'} d\tau da_p.$$

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n_0(a) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a) d\tau'} d\tau da = N,$$

$$0 \leq b(\tau) \leq b_{\max},$$

$$A(\tau) = r\tau,$$

$$\mu(A, a) = \left(\frac{a - A}{d} \right)^m,$$

$$P(a, a_p) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(a-a_p)^2}{2\sigma^2}}.$$

Математическое исследование решения сформулированной задачи в предложенной постановке представляет сложную задачу и пока не проведено. Однако можно высказать ряд предположений:

- Решение $b(\tau)$ имеет вид:

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & \tau < \tau_{\min}, \\ \tau_{\min} \leq \tau \leq \tau_{\max}, \\ 0, & \tau > \tau_{\max}. \end{cases}$$

- При достаточно больших значениях параметра скорости изменения среды r решение не существует: при любых допустимых значениях возрастной рождаемости ($b(\tau) \leq b_{\max}$) популяция не может адаптироваться к слишком быстрым изменениям среды (вымирает).

Эти предположения подкрепляются результатами численных экспериментов.

3. Результаты численного моделирования

Для численного исследования поставленной задачи была разработана оптимизационная модель с дискретным возрастом ($\tau_i = h_\tau i$, $i \in [0, T]$, T — предельный возраст) и дискретной толерантностью ($a_j = h_a j$, $j \in [-A, A]$, при $|a| > A$ толерантность предполагается равной 0). Численная модель, которая получается из аналитической очевидной заменой непрерывных функций на сеточные и заменой интегрирования на суммирование, здесь не приводится. Отметим лишь, что удобно выбрать $h_a = r h_\tau$.

Для формирования исходных данных оптимизационной задачи и оформления результатов решения использовался транслятор языка оптимизационного моделирования AMPL. Для поиска решения в полученной нелинейной задаче математического программирования применялся пакет Iport [4].

Ниже приведены результаты численного исследования поставленной выше задачи. Представленные результаты получены для следующих значений параметров:

- ограничение рождаемости (новорожденных/год) $b_{\max} = 0.5$;
- дисперсия распределения новорожденных $\sigma = 40$;
- параметры смертности $d = 80$, $m = 2$;
- численность популяции (значение несущественно) $N = 10000$;
- шаг дискретизации численной модели по возрасту $h_\tau = 1$, по толерантности $h_a = r h_\tau$.

На рис. 3–5 приведены графики возрастной рождаемости $b(\tau)$ и возрастной силы смертности

$$mor(\tau) = \frac{\int_{-\infty}^{\infty} \mu(A(0), a) n_0(a + r\tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a) d\tau'} da}{\int_{-\infty}^{\infty} n_0(a + r\tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a) d\tau'} da},$$

полученные в результате решения оптимизационной задачи для различных значений скорости изменения среды (r).

На Рис. 6 представлены распределения особей по толерантности для различных возрастов.

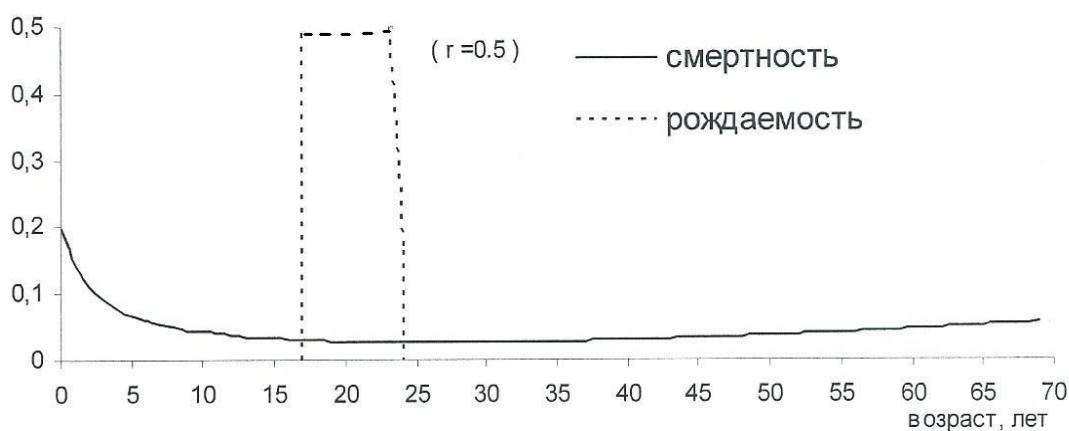


Рис. 3. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 0,5$

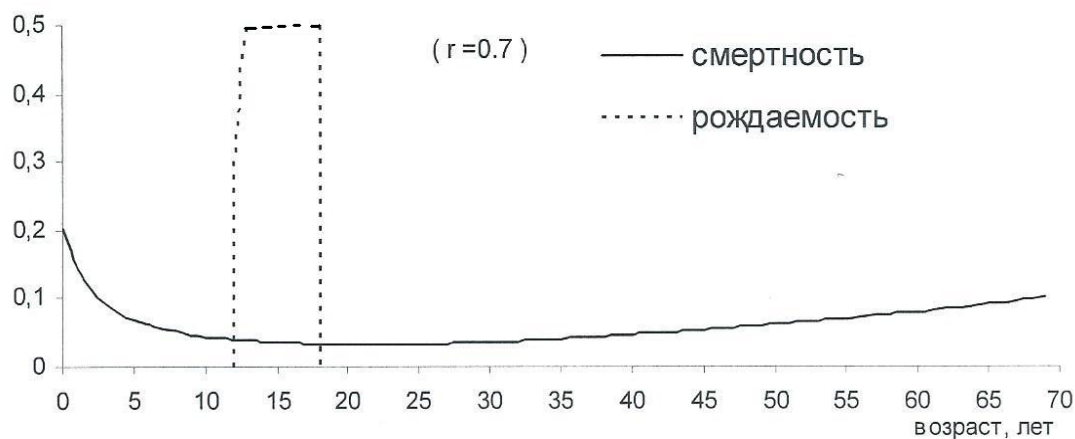


Рис. 4. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 0,7$

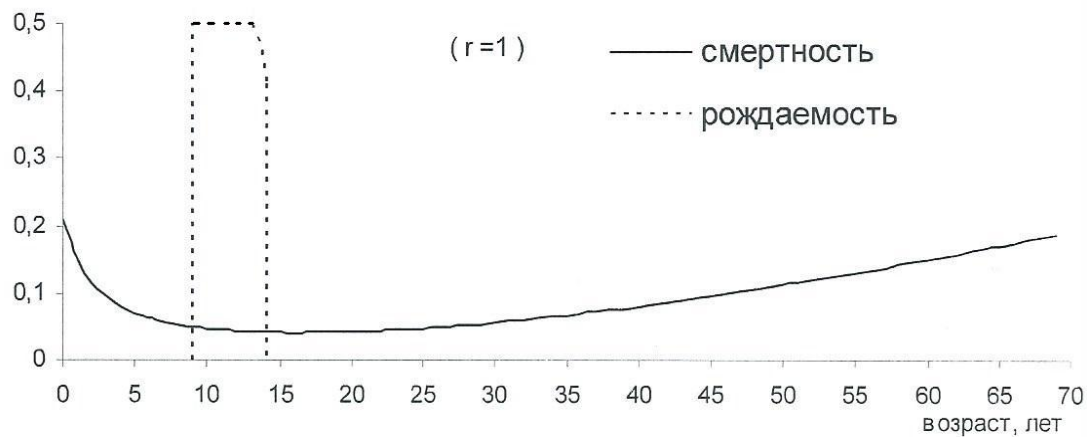


Рис. 5. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 1$

Анализ графиков (рис. 3–7) позволяет сделать следующие выводы:

- Кривые смертности (рис. 3–5) имеют характерный вид: смертность сначала падает, достигает минимума и затем возрастает. Для объяснения этого эффекта рассмотрим кривые распределения особей по толерантности для различных возрастов, представленные на рис. 6. По мере увеличения возраста исходное распределение «вымирает» сначала за счет быстрого уменьшения краев распределения (отсев нежизнеспособных в данных условиях новорожденных особей, особенно вне интервала $-56, +56$, где сила смертности > 0.5), а затем за счет смещения распределения влево из-за изменения среды с постоянной скоростью r . Особи популяции (при $r = 1$) лучше всего толерантны (приспособлены) к среде в 13 лет, так как на этот возраст приходится минимум смертности.
- Увеличение скорости изменения среды требует более интенсивного отбора особей, что реализуется увеличением рождаемости и сокращением жизненного цикла особей популяции за счет смещения рождаемости к более ранним возрастам. Такие тенденции известны в популяционных исследованиях [2]. Примером может служить наблюдаемое [3] при увеличении антропогенной нагрузки смещение стратегии выживания от

К-стратегии развития (с длинным жизненным циклом) в сторону г-стратегии (с коротким жизненным циклом). Аналогичные тенденции можно наблюдать и в демографии при переходе от развитых стран (относительное постоянство, длинный жизненный цикл, поздняя рождаемость) к развивающимся (быстрые изменения, более короткий жизненный цикл, ранняя рождаемость).

- Возраст начала рождаемости находится близко к возрасту минимальной смертности. Этот эффект так же наблюдается в демографии. В предложенной модели возраст начала рождаемости несколько меньше возраста минимальной смертности. На первый взгляд представляется логичным «брать» для размножения особей, имеющих минимальную смертность, т. е. наиболее приспособленных к среде в данный момент. Однако, если принять во внимание изменение среды с постоянной скоростью, становится понятным, что в более ранних возрастах содержится больше «перспективных» особей. Рассуждения поясняются рис. 6. Здесь для $r = 1$ представлены распределения особей по приспособленности в возрасте 0 (новорожденные), 9 (возраст начала рождаемости), 13 (возраст минимальной смертности) и 29 (90 % процентов особей погибли) лет. «Перспективные» особи находятся в правой части распределения, «устаревшие» — в левой.

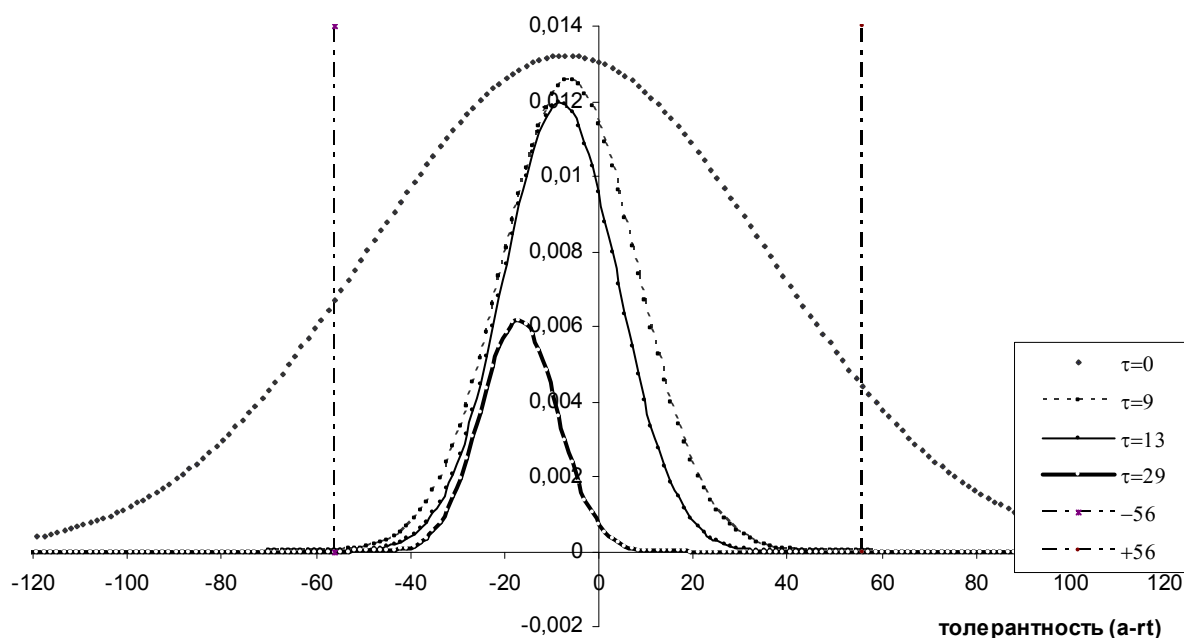


Рис. 6. Распределение особей по толерантности для различных возрастов ($r = 1$)

Заключение

Приведенные результаты численных экспериментов (функции возрастной рождаемости и смертности, различные распределения) показывают, что предложенная математическая модель качественно описывает некоторые известные эффекты:

- кривые рождаемости и смертности качественно соответствуют наблюдаемым в природе,
- увеличение скорости изменения среды приводит к сокращению жизненного цикла особей популяции, к сдвигу рождаемости в более ранние возраста,
- возраст начала рождаемости находится близко к возрасту минимальной смертности.

Однако следует упомянуть и другие результаты, определяющие направление дальнейших исследований.

В первую очередь это касается добавления в оптимизационные переменные параметра σ , определяющего гауссово распределение новорожденных по толерантности (предположение 8). Численные эксперименты, которые здесь не приводятся, проде-

монстрировали контринтуитивное поведение сложных систем — полученные в этом случае решения всегда (насколько можно употреблять это слово в численном моделировании) соответствуют г-стратегии в чистом виде (репродуктивный период начинается сразу после рождения). В дальнейших исследованиях предполагается разрешить это противоречие путем модификации модели, например, более «правдоподобного» описания динамики внешней среды, учитывающего случайные флуктуации (предположение 3).

Литература

1. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир. 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
2. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 400 с.
3. *Моисеенко Т. И.* Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.
4. [Электронный ресурс] <https://projects.coin-or.org/Ipopt>

Соколов Александр Витальевич. Вед. н. с. ИППИ РАН. К. ф.-м. н. Окончил в 1978 г. МФТИ. Количество печатных работ: 59. Область научных интересов: математическое моделирование в биологии, ГИС, обработка данных. E-mail: alexander.v.sokolov@gmail.com