

Эволюционно оптимальные параметры организма

Л.Л. Овсянников¹, М.И. Шпитонков¹

¹ Первый МГМУ им. И.М. Сеченова, Москва, Россия

² Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Федерального исследовательского центра «Информатики и управления» РАН, Москва, Россия

Аннотация. Работа посвящена моделированию конкуренции за ресурс популяций, отличающейся величинами набора признаков организма. На основе критерия эволюционной оптимальности рассмотрен алгоритм поиска эволюционно оптимальных значений признаков организма. Определено понятие общего критерия биологической оптимальности и показана его связь с наиболее популярным энергетическим критерием.

Ключевые слова: эволюционная оптимальность, устойчивость равновесного состояния, модель конкуренции, множители Лагранжа.

DOI: 10.14357/20790279190106

Введение

Понятие оптимальности биологических сообществ связано с влиянием на них естественного отбора. Действие естественного отбора на популяцию организмов проявляется посредством конкуренции популяций за ресурс. Конкурирующие популяции отличаются значениями набора признаков α . В результате конкуренции выживает только одна популяция – носителей определенных значений набора признаков α^* . Этот набор будем называть эволюционно оптимальным. В работе [1] Рашевский сформулировал принцип оптимальной конструкции. Суть которого состоит в том, что «Организмы, обладающие биологической структурой, оптимальной в отношении естественного отбора, оптимальны также в обычном смысле. А именно минимизируют некоторую оценочную функцию, исходя из характеристик окружающей среды».

Другими словами, утверждается, что эволюционно-оптимальные значения набора параметров (признаков) организма могут быть также найдены путем поиска экстремума соответствующей функции (или функционала), выражающей критерий оптимальности. В [1,2] представлен обзор различных критериев оптимальности, с помощью которых авторы находили оптимальные значения параметров организма, хотя они не всегда были эволюционно оптимальными.

В работе [2] М.А. Ханин пишет: «Обилие различных критериев оптимальности справедливых в определенных частных биологических задачах, отсутствие общей связи между критериями представляет дефект теории. В тоже время, не

вызывает сомнений тот факт, что биологическая оптимальность обусловлена естественным отбором – основным процессом, обуславливающим совершенствование биологических структур и форм». Устранению этого дефекта и посвящена работа.

Для случая моделирования биологических систем, обладающих той или иной непрерывно распределенной структурой (например, возрастной или пространственной) наиболее удобной представляется теория, разработанная В.Н.Разжевайкиным [12]. Его работы посвящены исследованию квазилинейной теории, связывающей устойчивость с экстремальностью эволюционных характеристик для структурированных систем.

В настоящей статье определено понятие общего критерия биологической оптимальности и показана его связь с наиболее популярным энергетическим критерием.

1. Общий критерий оптимальности

Выживание вида в биоценозе можно исследовать, анализируя динамику его численности на больших промежутках времени. Рассмотрим динамику простейшего биоценоза, состоящего из популяции потребителя и растительного ресурса.

В общем виде модель биоценоза имеет вид:

$$\frac{dn}{dt} = F(\alpha, P)N, \quad (1)$$

$$\frac{d(Pc_b)}{dt} = W(R, P, \alpha), \quad (2)$$

$$\frac{dR}{dt} = M(R, N, \alpha) \quad (3)$$

где N – плотность популяции, $\alpha = (\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n)$ – вектор признаков организма, P – вес тела особи, c_b – удельная калорийность тела особи, R – плотность ресурса.

Уравнение (2) описывает энергетический баланс организма. Правая часть уравнения динамики плотности популяции определяется выражением:

$$F(\alpha, P) = f - d(P, \alpha), \quad (4)$$

где f – плодовитость; d – коэффициент смертности.

Очевидно, что они зависят от плотности пищевого ресурса, но опосредованно, через вес тела. Чем больше плотность пищевого ресурса, тем более упитана особь, тем выше ее плодовитость. Аналогичные рассуждения можно привести относительно коэффициента смертности: чем более истощена особь (чем больше ее вес отклоняется от нормы в меньшую сторону) тем выше коэффициент смертности. Упрощенно плодовитость будем полагать постоянной величиной.

Зависимость смертности от веса тела естественно считать монотонно убывающей. Этот фактор мы будем аппроксимировать простейшей зависимостью:

$$d = \frac{D_p}{P}, \quad (5)$$

где D_p – компонента смертности, зависящая от веса особи.

Эти соображения позволяют включить в модель вес тела в качестве дополнительной динамической переменной, определяемой уравнением энергетического баланса отдельной особи.

Кроме того, будем полагать, что на смертность влияет недостаток какого-либо признака α следующим образом: чем меньше величина параметра, тем больше смертность (по аналогии с весом): $d_\alpha = \frac{D_\alpha^i}{\alpha}$.

В результате коэффициент смертности представим в виде:

$$d = \frac{D_p}{P} + \sum_i \frac{D_\alpha^i}{\alpha}$$

В итоге

$$F(\alpha, P) = f - \left(\frac{D_p}{P} + \sum_i \frac{D_\alpha^i}{\alpha} \right). \quad (6)$$

Энергетический баланс организма определяется выражением:

$$W = W_r - W_0 - W_f - W_\alpha, \quad (7)$$

где W – энергия, идущая на привес, определяется выражением

$$W = c_b \frac{dP}{dt},$$

где c_b – удельная калорийность тела особи, упрощенно считаем ее постоянной.

Энергия, полученная с пищей W_r определяется выражением:

$$W_r = Rm, \quad (8)$$

где m – коэффициент пропорциональности. Энергозатраты на метаболизм и передвижение W_0 упрощенно определяются выражением:

$$W_0 = a_0 P, \quad (9)$$

где a_0 – коэффициент удельного метаболизма.

Энергозатраты на функционирование признака организма $W_\alpha = K_\alpha \alpha$, где K – коэффициент пропорциональности.

Энергозатраты на воспроизводство

$$W_f = cf, \quad (10)$$

где f – плодовитость, c – энергозатраты на производство одного потомка.

Изменение плотности ресурса представим двумя компонентами:

$$M(R, N, \alpha) = M_1(R) - M_2(R, N, \alpha), \quad (11)$$

где $M_1(R)$ – динамика плотности ресурса в отсутствие потребителя:

$$M_1 = b(K_R - R)R, \quad (12)$$

где K_R – предельная плотность ресурса, b – скорость восстановления ресурса, M_2 – количество ресурса, потребляемое популяцией:

$$M_2 = \gamma NR, \quad (13)$$

где γ – коэффициент пропорциональности.

В результате запишем уравнения динамики биоценоза в следующем виде:

$$\frac{dN}{dt} = \left(f - \frac{D_p}{P} - \sum \frac{D_\alpha^i}{\alpha} \right) N, \quad (14)$$

$$\frac{dP}{dt} = (mR - aP - cf - \sum K_\alpha a_i) / c_b, \quad (15)$$

$$\frac{dR}{dt} = b(K_k - R)R - \gamma RN, \quad (16)$$

В состоянии равновесия имеем:

$$F(P, \alpha) = f - D/P - \sum_i \frac{D_i}{\alpha} = 0 \quad (17)$$

$$W(R, P, \alpha) = Rm - aP - cf - \sum_i K_a a = 0 \quad (18)$$

$$M(R, n, \alpha) = b(K_k - R)R - \gamma RN = 0. \quad (19)$$

Равновесные значения переменных, полученных из решения системы (17)-(19) обозначим $\hat{P}, \hat{R}, \hat{N}$.

2. Модель конкуренции за ресурс. Устойчивость равновесного состояния

Пусть имеется k популяций, особи которых отличаются величиной только одного признака α_i и питаются одним пищевым ресурсом. Уравнения конкуренции имеют вид:

$$\frac{dN_i}{dt} = F(\alpha_i, P_i)N_i, \quad (20)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = W(R, P_i, \alpha_i), \quad (21)$$

$$\frac{dR}{dt} = M_1(R) - RN_i \gamma_i. \quad (22)$$

Предположим, что процессы метаболизма проходят гораздо быстрее, чем изменяется биоценоз. Поэтому, в соответствии с теоремой А.Н. Тихонова [10], заменим дифференциальное уравнение динамики веса тела (21) на алгебраическое:

$$W(R, P_i, \alpha_i) = 0. \quad (23)$$

Напишем нетривиальное равновесное состояние этой системы уравнений:

$$n_j > 0; F(\alpha_j, P_j) = 0, \text{ если } i = j, \quad (24)$$

$$(R_k - \hat{R})b - \gamma_j \hat{n}_j = 0, \quad (25)$$

$$n_i = 0; F(\alpha_i, \hat{P}_i) \neq 0, \text{ если } i \neq j. \quad (26)$$

Было доказано [1,11], что это равновесие будет асимптотически устойчиво, если выполняются условия:

$$F(\alpha_i, \hat{P}_i) < 0 \text{ при } i \neq j, \quad (27)$$

$$F(\alpha_j, P) = 0 = \max_{\alpha} F(\alpha, \hat{P}). \quad (28)$$

Асимптотическая устойчивость равновесного состояния означает, что в ходе конкуренции за ресурс популяций, отличающихся между собой величинами признака α , выживает только одна, та,

которая обладает значением параметра α^* , удовлетворяющим условию:

$$F(\alpha_i, P_i) = 0, \quad (29)$$

$$F(\alpha_i^*, P_i) = \max F(\alpha_i, P_i). \quad (30)$$

При этом выполняется условие:

$$W(\hat{R}, \hat{P}, \alpha^*) = 0. \quad (31)$$

Это значение будем называть эволюционно оптимальным (ЭОЗ). Такое доказательство легко перенести на случай, когда оптимизируется не один адаптивный признак, а целый набор признаков, поскольку весь организм со всеми его признаками является продуктом естественного отбора.

Отметим, что ЭОЗ α^* доставляет минимум равновесной плотности ресурса:

$$R(\alpha^*) = \min R(\alpha). \quad (32)$$

Покажем это. Из уравнения (31) выразим \hat{P} как функцию \hat{R} и α : $\hat{P} = \hat{P}(\hat{R}, \alpha)$. Подставив в (29), получаем:

$$F(\alpha, \hat{R}(\alpha)) = 0. \quad (33)$$

Продифференцируем это выражение по формуле производной неявной функции:

$$\frac{\partial F}{\partial \alpha} + \frac{dF}{d\hat{R}} \frac{d\hat{R}}{d\alpha} = 0. \quad (34)$$

Из условия (30) следует, что

$$\frac{dF}{d\alpha} = 0. \quad (35)$$

В точке $\alpha = \alpha^*$ выполняется условие $d^2 \hat{R} / d\alpha^2 > 0$ (что легко проверяется), следовательно, выражение (32) справедливо.

Следует отметить, что, доставляя минимум равновесной плотности ресурса эволюционно оптимальные значения параметров, максимизируют функцию – скорость воспроизводства ресурса. Что в свою очередь максимизирует поток свободной энергии через биоценоз. Это совпадает с высказываниями Печуркина [6] и Одума [5], что «...экологические системы эволюционируют к такому состоянию равновесия, в котором поток энергии через систему максимален».

Полученный критерий и будем в дальнейшем использовать для определения эволюционно оптимальных значений признаков организма.

Сначала рассмотрим признаки, непосредственно влияющие на плодовитость или смертность особей. По возможности, полученное ЭОЗ

признака, будем подтверждать моделью конкуренции.

3. Алгоритм нахождения ЭОЗ параметров популяции

В результате получаем алгоритм нахождения эволюционно-оптимального значения параметра α^* . Проиллюстрируем это на примере плодовитости f (Упрощенно оптимизируем только один признак.) Для этого из (18) выразим P как функцию f и подставим в (17):

$$\hat{R} = \left(\frac{a_0 D}{f} + cf\right) / m. \quad (36)$$

Продифференцируем \hat{R} по f и приравняем нулю производную:

$$\frac{d\hat{R}}{df} = \left(-\frac{aD}{f^2} + c\right) / m = 0. \quad (37)$$

Откуда получаем ЭОЗ параметра f :

$$f^* = \sqrt{\frac{aD}{c}}. \quad (38)$$

Подставив f^* в (18)-(20) получаем соответствующие равновесные значения переменных экосистемы:

$$P^* = \sqrt{\frac{Dc}{a}}, \quad (39)$$

$$R^* = R(f^*) = \min R(f) = 2\sqrt{Dac}, \quad (40)$$

$$n^* = n(R^*) = \max n(R) = (K_R - R^*)b / \gamma. \quad (41)$$

Отметим, что ЭОЗ параметра f можно получить и другим способом, рассматривая в качестве оптимизируемого признака вес тела в равновесном состоянии экосистемы. Выразим из (17) P как функцию f и, подставив в (18), получаем:

$$\hat{R} = \left(a\hat{P} + \frac{cD}{\hat{P}}\right) / m. \quad (42)$$

Взяв производную по \hat{P} от правой части и приравняв ее нулю, получаем:

$$P^* = \sqrt{\frac{Dc}{a}}. \quad (43)$$

Отметим, что фазовая переменная \hat{P} является оптимизируемым параметром.

Как видим, выражения (39) и (43) идентичны. Далее находим оптимизируемый параметр и все остальные: d^*, P^*, R^*, n^* .

На численном примере покажем, что попу-

ляция носителей значения признака f^* выиграет конкуренцию у популяций носителей других значений f_i .

4. Иллюстрация эволюционной оптимальности

Убедимся в том, что оптимальное значение f^* будет так же эволюционно оптимальным, т.е. популяция носителей признака f^* выиграет конкуренцию у популяций с другими значениями f .

Для этого построим модель конкуренции 3-х популяций с плодовитостями $f_1 = f^*, f_2, f_3$. Пусть N_i – плотности конкурирующих популяций:

$$dN_1 / dt = (f^* - D / P_1)N_1,$$

$$dP_1 / dt = (Rm - aP_1 - cf^*) / c_b,$$

$$dN_2 / dt = (f_2 - D / P_2)N_2,$$

$$dP_2 / dt = (Rm - aP_2 - cf_2) / c_b,$$

$$dN_3 / dt = (f_3 - D / P_3)N_3,$$

$$dP_3 / dt = (Rm - aP_3 - cf_3) / c_b,$$

$$\frac{dR}{dt} = b(Rm - R)R - \gamma R(N_1 + N_2 + N_3),$$

Для расчетов зададим параметры экосистемы, представленные в табл. 1.

Конкурирующие популяции имели следующие значения плодовитости:

$f_1 = f^* = 0,007$ сутки⁻¹; $f_2 = 0,0055$ сутки⁻¹; $f_3 = 0,0073$ сутки⁻¹.

Табл. 1

Параметры экосистемы

Параметр	Величина	Размерность
D	0,00918	кг/сутки
a	70	ккал/кг сутки
c	16800	ккал/особь
m	2240	ккал/сутки кг
c_b	1500	ккал/кг
b	0,36	м ² /кг сутки
R_m	0,286	кг/М ² М ²
γ	72	М ² /сутки

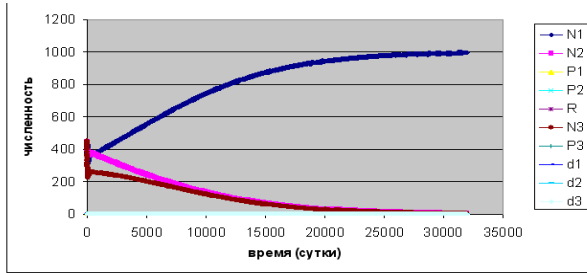


Рис. 1. Конкуренция за ресурс 3-х популяций, отличающихся плодовитостью

Из рис. 1 видно, что в конкуренции выигрывает популяция с оптимальной плодовитостью f^* .

5. Условный экстремум. Метод множителей Лагранжа

Отметим, что эволюционно оптимальные значения признаков организма можно получить, применяя метод условного экстремума функции приспособленности $F(f, P, \alpha)$.

Продемонстрируем это. Задача формулируется следующим образом: определить значения f, P, α , доставляющих максимум целевой функции $F(f, P, \alpha)$

$$\max F(f, P, \alpha) = 0 \quad (44)$$

при ограничении, которым является уравнение энергетического баланса организма (уравнение связи).

$$W_R - W_f - W_0 - \sum W_\alpha^i = 0 \quad (45)$$

Функция Лагранжа имеет вид

$$G(f, P, \alpha) = f - \frac{D}{P} - \sum \frac{D_\alpha^i}{\alpha} - \lambda (Rm - cf - aP - \sum K_\alpha^i \alpha_i) \quad (46)$$

Возьмем производные по f, P, α и приравняем их нулю:

$$\frac{dG}{df} = 1 + \lambda c = 0; \quad \frac{dG}{dP} = \frac{D_p}{P^2} + a\lambda = 0;$$

$$\frac{dG}{d\alpha_i} = \frac{D_\alpha}{\alpha^2} + K_\alpha \lambda = 0. \quad (47)$$

Откуда получаем оптимальные значения параметров:

$$P^* = \sqrt{\frac{Dc}{a}}; \quad \alpha_i^* = \sqrt{\frac{D_\alpha c}{K_i}}; \\ f^* = \sqrt{\frac{Da}{c}} + \sum_i \sqrt{\frac{D_i K_i}{c}}. \quad (48)$$

Подставив эти значения в выражение (16), получаем равновесное значение плотности ресурса:

$$R^* = 2(\sqrt{Dac} + \sum \sqrt{D_i K_i c}) / m. \quad (49)$$

Равновесная плотность численности популяции определяется выражением:

$$N^* = b(K_R - R^*) / \gamma. \quad (50)$$

Для конкретного биоценоза определим оптимальные значения параметров и покажем, что они являются продуктами эволюции, то есть популяция носителей этих значений признаков побеждает в ходе конкуренции за ресурс. Пусть имеем простейший виртуальный биоценоз со следующими параметрами: $m = 2500$ ккал. м²/кг; $D = 0,2$ кг/год; $R_k = 0,8$ кг/м; $c = 1333$ ккал/особь; $a = 300$ ккал/кг; $\gamma = 16$ м/год. $b = 2$ м²/кг.год.

Оптимизируемым признаком α будет толщина шерстного покрова северных животных со следующими значениями коэффициентов: $D_\alpha = 0,12$ см/год; $K_\alpha = 10$ ккал/см. Подставив эти значения в соответствующие формулы, получаем: $\alpha^* = 4$ см; $f^* = 248$ год⁻¹; $P^* = 0,942$ кг.

По формулам (49), (50) вычисляем равновесные значения: $R^* = 0,258$ кг/м; $N^* = 0,0677$ 1/м².

Покажем, что найденные значения параметров являются также эволюционно-оптимальными и популяция носитель этих значений выигрывает в конкуренции за ресурс.

Уравнение энергетического баланса особи:

$$W_R = W_f + W_0 + W_\alpha \quad (51)$$

или

$$Rm = cf + a_0 P + \alpha K_\alpha. \quad (52)$$

Напишем уравнения конкуренции:

$$\frac{dN_1}{dt} = (f^* - \frac{D}{P_1} - \frac{D_\alpha}{\alpha^*}) N_1, \quad (53)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (f^* - \frac{D}{P_2} - \frac{D_\alpha}{\alpha}) N_2. \quad (54)$$

Из уравнения (52) выразим вес тела особи:

$$P_1 = (mR - cf^* - K_\alpha \alpha^*) / c_b, \quad (55)$$

$$P_2 = (mR - cf^* - K_\alpha \alpha) / c_b, \quad (56)$$

$$\frac{dR}{dt} = b(R_k - R)R - \gamma R(N_1 + N_2). \quad (57)$$

Начальные условия: $N_1(0) = N_2(0) = 0,04$ особь/м²; $R(0) = 0,26$ кг/м.

Рассмотрим два сценария конкуренции популяций, отличающихся толщиной шерстного покрова. Первый – одна популяция, особи которой имеют покров оптимальной толщины α^* , другая популяция имеет толщину $\alpha > \alpha^*$. Второй сценарий – наоборот, $\alpha < \alpha^*$. В том случае, если в обоих

сценариях в конкуренции побеждает популяция с оптимальной толщиной покрова, то значение α^* является эволюционно – оптимальным.

На рис. 2 представлены результаты конкуренции двух популяций, отличающихся величиной признака α (толщина шерстного покрова). Одна популяция – носитель ЭОЗ $\alpha^* = 4$ см, другая имеет $\alpha = 5$ см. Видно, что популяция носитель ЭОЗ $\alpha^* = 4$ см выигрывает конкуренцию.

На рис. 3 представлены результаты конкуренции двух популяций, отличающихся величиной признака α (толщина шерстного покрова). Одна популяция – носитель ЭОЗ $\alpha^* = 4$ см, другая имеет $\alpha = 3$ см. Видно, что популяция – носитель ЭОЗ $\alpha^* = 4$ см выигрывает конкуренцию.

Таким образом, видно, что величина $\alpha^* = 4$ см. есть результат естественного отбора.

6. Двойственность

Как было показано в предыдущем разделе, оптимальные значения признаков организма можно определить, используя понятие условного экстремума (метод множителей Лагранжа). Ока-

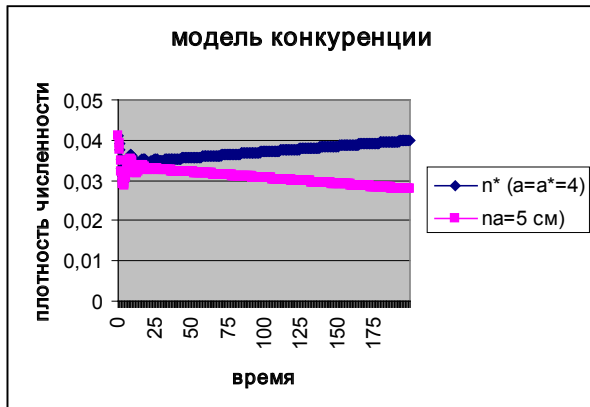


Рис. 2. Модель конкуренции с $\alpha^* = 4$ см и $\alpha = 5$ см

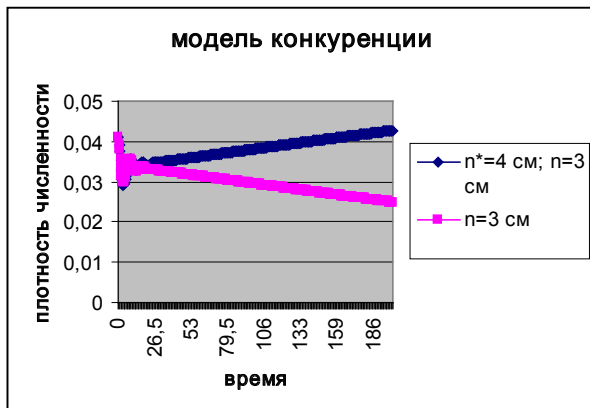


Рис. 3. Модель конкуренции с $\alpha^* = 4$ см и $\alpha = 3$ см

залось, что два выше упомянутых критерия эволюционной оптимальности (критерий Ханина – Семевского и критерий минимума потребляемой особями популяцией энергии) представляют собой двойственную задачу (две стороны одной медали). Целевой функцией прямой задачи является стремящийся к максимуму коэффициент размножения, а функцией связи – уравнение энергетического баланса организма. В двойственной задаче целевой функцией является стремящееся к минимуму количество потребляемой с пищей энергии, а функцией связи служит равный нулю коэффициент размножения.

Это позволит нам расширить алгоритм поиска ЭОЗ некоторых параметров. Конкретизируем алгоритм решения двойственной задачи, а именно – целевой функцией стало уравнение энергетического баланса организма:

$$W_R = W_f + W_0 + \sum W_\alpha^i \rightarrow \min .$$

Функцией связи стала функция приспособленности:

$$F(f, P, \alpha) = 0 .$$

В этом случае функцией Лагранжа будет выражение:

$$G(f, P, a) = W_f + W_0 + \sum W_\alpha^i + \lambda F(f, P, \alpha) .$$

Решив двойственную задачу, получаем значения параметров идентичные параметрам прямой задачи.

Продемонстрируем алгоритм поиска эволюционно оптимальных параметров. Определим оптимальные значения параметров f, P, α_i , доставляющих минимум получаемой особью энергии:

$$W_R = cf + Pa + K_\alpha \alpha . \quad (58)$$

При ограничении, которым является функция приспособленности

$$F(\alpha, P(\alpha)) = f - \frac{D}{P} - \frac{D_\alpha}{\alpha} = 0 . \quad (59)$$

Функция Лагранжа примет вид:

$$G(f, P, \alpha) = f - \frac{D}{P} - \frac{D_\alpha}{\alpha} - \lambda(-mR + cf + Pa_0 + K_\alpha \alpha) \quad (60)$$

Продифференцируем G по f, P и α . Приравняв нулю производные, получаем те же самые значения параметров, что и в прямой задаче.

В работе [2] рассматривается масса частных критериев оптимальности и бездоказательно утверждается, что они являются частными случаями общего критерия Ханина – Семевского. Но отсутствие доказательства подрывает доверие к полученным результатам. В следующем разделе мы рассмотрим популярный энергетический критерий и установим его связь с критерием Ханина – Семевского.

7. Соответствие энергетического критерия и общего критерия эволюционной оптимальности

Среди множества критериев, изложенных в работе [8], наиболее популярным оказался энергетический критерий.

Суть энергетического критерия состоит в том, что организм тратит на образование и функционирование какого-либо признака минимальное количество энергии. Причем, этот признак не входит в функцию приспособленности, то есть не влияет непосредственно ни на плодовитость, ни на смертность. Но этот признак присутствует в организме. Значит он должен влиять каким-то образом на приспособленность. Пусть у одной доли популяции энергозатраты на функционирование какого-либо признака уменьшились на величину ΔW . В результате, эта доля популяции имеет избышек энергии по сравнению со второй. Этот избышек организм может направить на увеличение веса тела особи и/или на изменение иного параметра. Пусть этот избышек пойдет на увеличение веса

тела $\Delta P = \frac{\Delta W}{c_b}$, где c_b калорийность тела особи.

Равновесие биоценоза будет нарушено. Появился конкурент, у которого возросла масса тела и, в следствие этого, понижен коэффициент смертности. В результате, доля популяция с новым значением признака, вытеснит оставшуюся часть. При этом плотность ресурса в соответствии с понятием двойственности переходит в новое равновесное состояние с меньшей величиной.

Равновесные значения плотности ресурса и численностей будут определяться выражениями:

$$R^* = \frac{\Delta W + W_f + W_0}{m}; N_1^* = (K_R - R^*)b/\gamma; N_2 = 0.$$

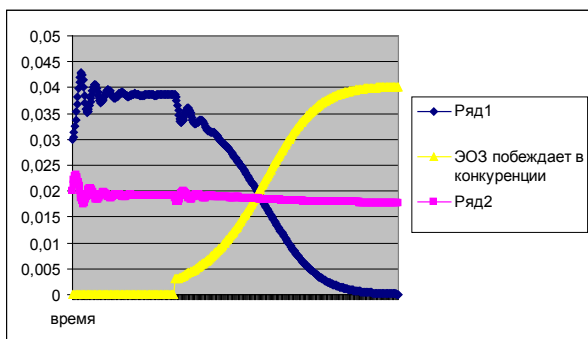


Рис. 4. Конкуренция двух популяций

На рис. 4 приведены результаты моделирования конкуренции двух виртуальных популяций. Вначале в биоценозе была только одна

популяция со значением признака α . Затем в популяции произошла мутация и появились особи, носители нового значения признака α^1 . Энергозатраты на функционирование уменьшились на ΔW . На рис. 4 видно, что новая популяция вытесняет старую. Уровень плотности ресурса уменьшается (средняя линия).

Как видим, энергетический критерий совпадает с общим критерием эволюционной оптимальности.

Заключение

1. Построена модель конкуренции за ресурс популяций, отличающихся величинами набора признаков организма.
2. Алгоритм поиска эволюционно – оптимальных значений признаков организма свелся к нахождению условного экстремума прямой и/или двойственной задач выпуклого программирования.
3. Рассмотрены случаи, когда параметр непосредственно не влиял ни на плодовитость, ни на смертность особи, а способствовал только уменьшению энергозатрат на функционирование соответствующего органа.
4. Применение метода множителей Лагранжа (решение прямой и двойственной задач) позволяет без особого труда оптимизировать сразу несколько параметров организма, поскольку возможно, что в природе эволюции могут подвергаться одновременно несколько признаков.
5. Показано, что, энергетический критерий согласуется с общим критерием эволюционной оптимальности Ханина – Семевского.

Литература

1. Дорфман Н.Л., Овсянников Л.Л., Ханин М.А. Определение оптимальных биологических параметров с помощью имитационной математической модели популяции // Тезисы 3-й Всесоюзной конференции по биологической и медицинской физике. Москва – Сухуми.. Т.3, 1978. С. 62-65.
2. Образцов И.А., Ханин М.А. Оптимальные биомеханические системы. М.: Медицина. 1989. 271с.
3. Овсянников Л.Л., Свирежев Ю.М. Эволюция плодовитости и критерий Фишера // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44. №5. С. 621-626.
4. Овсянников Л.Л., Пасеков В.П. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организма// Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 709-716.
5. Одум Ю. Экология. 1985. М.: Мир. Т. 1. 328с.

6. Печуркин Н.С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. 1982. М.: Наука. 118с.
7. Рашевски Н. Модели и математические принципы в биологии. В книге Теоретическая и математическая биология. 1968. М.: Мир. С.48-68.
8. Фурсова П.В., Левич Л.П., Алексеев И.Л. Экстремальные принципы в математической биологии. Успехи современной биологии. 2003. Т.123. №2. С.115-137.
9. Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели, основанные на оптимизации распределения энергии. В книге Математика и реальность: конфронтация строгости и сложности. 2012. М.: Солитон. 352 с.
10. Тихонов А.Н. Системы дифференциальных уравнений, содержащие малые параметры при производных // Матем. сборник. 1952. №31. С.147-156.
11. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоздат. 1982. 224 с.
12. Разжевайкин В.Н. Эволюционная оптимальность и устойчивость в распределенных системах. М.: ВЦ АН СССР. 1989. 31с.
13. Kozlovski J., Weiner J. Intraspecific allometries are byproducts of body size optimization// Amer. Nat. 1997. V.149. P. 423-441.
14. Charnov E.L. Life history invariants. Some exploration of symmetry in evolutionary ecology. Oxford: Univ. Press. 1993. 324 p.
15. Ulanowicz R.E. The dual nature of ecosystem dynamics. // Ecological modelling. 2009. V. 220(16). P. 1886-1892.
16. Webb J.N. Hamilton's variational principle and ecological models // Ecological modelling. 1995. V. 80. P. 35.
17. Wilhelm T., Brüggemann R. Goal functions for the development of natural systems // Ecological Modelling. 2000. V. 132. 231 p.

Овсянников Леонид Леонидович. Первый МГМУ им. И.М. Сеченова, Москва. Доцент кафедры медицинской информатики и статистики. Кандидат физико-математических наук. Количество печатных работ: 45. Область научных интересов: математическое моделирование в экологии, экономике, биологии и медицине. E-mail: tatiana-chap@yandex.ru

Шпитонков Михаил Иванович. Вычислительный центр им. А.А. Дородницына ФИЦ ИУ РАН. Москва. Старший научный сотрудник. Кандидат физико-математических наук, доцент. Количество печатных работ: 80. Область научных интересов: математические модели в биологии, медицине, эпидемиологии, физиологии, экологии, экономике. E-mail: mixash@bk.ru

Evolutionary optimal parameters of the organism

L.L. Ovsyannikov^I, M.I. Shpitionkov^{II}

^I I.M. Sechenov First Moscow State Medical University, Moscow, Russia

^{II} A.A. Dorodnitsyn computing center FRC IC of RAS, Moscow, Russia

Abstract. The work is devoted to the modeling of competition for the resource populations, differing values of the set of organism characteristics. Based on the criterion of evolutionary optimality, an algorithm for searching of evolutionarily optimal values of the organism characteristics is considered. The concept of the General criterion of biological optimality is defined and its connection with the most popular energy criterion is shown.

Keywords: *evolutionary optimality, stability of equilibrium state, competition model, Lagrange multipliers.*

DOI: 10.14357/20790279190106

References

1. *Dorfman N.L., Ovsyannikov L.L., Khanin M.A.* Opredelenie optimalnykh biologicheskikh parametrov s pomoshch'yu imitatsionnoi matematicheskoi modeli populyatsii [Determination of optimal biological parameters by means of simulation mathematical model of population.] Trudy 3-ey Vsesoyuzhnoi konferentsii po biologicheskoi i meditsinskoj fizike. [3rd All-Union Conference on Biological and Medical Physics]. Moscow – Sukhumi, 1978. V.3. 62-65.
2. *Obrazhtsov I.A., Khanin M.A.* Optimal'nye biomekhanicheskie sistemy.[Optimal biomechanical systems]. Moscow: «Medicine», 1989, 271 p.
3. *Ovsyannikov L.L., Svirezhev Yu.M.* Evolyutsiya plodovynosti i kriteriy Fishera.[The evolution of fertility and Fisher criterion]. Zhurnal obshchej biologii [Journal of General biology]. 1983. T.44, №5, p. 621-626.
4. *Ovsyannikov L.L., Pasekov V.P.* Energetika i evolyutsionnaya optimal'nost' priznakov organizma. [Energy and evolutionary optimality traits of an organism]. Zhurnal obshchej biologii. [Journal of General biology]. 1990. V.51, №5, p. 709-716.
5. *Odum Yu.* Ekologiya. [Ecology]. Moscow: The world. V.1, 1985, 328 p.
6. *Pechurkin N.S.* Energeticheskie aspekty razvitiya nadorganizmennykh system [Energy aspects of the development of supra-organizational systems]. M. Nauka. 1982. 118 p.
7. *Rashevski N.* Modeli i matematicheskie printsipy v biologii. [Models and mathematical principles in biology]. In the book Theoretical and mathematical biology. Moscow. The world, 1968, p.48-68.
8. *Fursova P.V., Levich L.P., Alekseev I.L.* Ekstremal'nye printsipy v matematicheskoi biologii. [Extreme principles in mathematical biology]. Uspekhi sovremennoj biologii.[The successes of modern biology]. 2003.V. 123, №2, p.115-137.
9. *Terekhin A.T., Budilova E.V.* Evolyutsiya zhiznennogo tsikla: modeli osnovannye na optimizatsii raspredeleniya energii.[Evolution life cycle: models based on optimization of energy distribution]. In the book Mathematics and reality: confrontation of severity and complexity. Moscow. Soliton. 2012. 352 p.
10. *Tikhonov A.N.* Sistemy differentsial'nykh uravnenij, sodержashchie malye parametry pri proizvodnykh.[Systems of differential equations containing small parameters at the derivatives]. Matematicheskij sbornik. [Mathematical collection]. 1952. №31, p.147-156.
11. *Semevskii F.N., Semenov S.M.* Matematicheskoe modelirovanie ekologicheskikh protsessov. [Mathematical modeling of ecological processes]. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1982, 224 p.
12. *Razhevajkin V.N.* Evolyutsionnaya optimal'nost' i ustojchivost' v raspredelennykh sistemakh.[Evolutionary optimality and stability in distributed systems]. M.: CCRAS, 1989. 31 p.
14. *Kozlovski J., Weiner J.* Intraspecific allometries are byproducts of body size optimization// Amer. Nat.1997. V.149. P. 423-441.
15. *Charnov E.L.* Life history invariants. Some exploration of sinnetry in evolutionary ecology. Oxford: Univ. Press. 1993. 342 p.

Ovsyannikov Leonid Leonidovitch. associate professor of the medical informatics and statistics department of I.M. Sechenov First Moscow State Medical University. Moscow. Trubetskaya str., 8, building 2. Ph.D. Graduated from MIPT in 1971. Number of publications: 80. Research interests: mathematical models in biology, medicine, ecology, and economy. E-mail: tatiana-chap@yandex.ru

Shpionkov Mikhail Ivanovitch. Senior researcher. A.A. Dorodnicyn computing center FRC IC of RAS . Moscow, Vavilova st., 40. Ph.D, associate professor. Graduated from Moscow State University in 1982. Number of publications: 80. Research interests: mathematical models in biology, medicine, epidemiology, physiology, ecology, and economy. E-mail: mixash@bk.ru