

Системный анализ в медицине и биологии

Видовая продолжительность жизни как продукт эволюции

Л.Л. Овсянников¹

¹Первый Московский государственный медицинский университет
им. И.М. Сеченова, г. Москва, Россия

Аннотация. Статья посвящена проблеме видовой продолжительности жизни, а также связанной с ней проблемой старения организма. В основу работы положено понятие эволюционной оптимальности. В качестве оптимизируемого адаптивного признака рассматривается видовая продолжительность жизни, которая наряду с другими адаптивными признаками является продуктом эволюции. Автор представляет старение, как увеличение энергозатрат на самосохранение (метаболизм, активный обмен, терморегуляцию) с возрастом. Согласно предложенной математической модели наступает возраст, превышение которого ведет к дефициту энергии, полученной организмом с пищей. В результате недостаток энергии организм вынужден компенсировать за счет уменьшения затрат на жизненно важные органы, что ведет к смерти организма. Для определения конкретной величины видовой продолжительности жизни автор вводит понятие коэффициента старения, устанавливающего связь между энергией на самосохранение и возрастом. Исходя из эволюционной оптимальности продолжительности жизни, определяется коэффициент старения, что, в итоге, позволяет выразить видовую продолжительность жизни как функцию других параметров организма и факторов внешней среды. Автор не только излагает теорию вопроса, но и иллюстрирует ее справедливость конкретными расчетами.

Ключевые слова: экосистема, эволюционная оптимальность, адаптивные признаки, коэффициент старения, продолжительность жизни.

DOI: 10.14357/20790279190209

Введение

Понятие оптимальности биологических сообществ связано с влиянием на них естественного отбора. Действие естественного отбора на популяцию организмов проявляется посредством конкуренции популяций за ресурс. Одной из первых работ, в которой была представлена математическая формализация естественного отбора, была монография Ханина М.А. и др. [13]. В ней рассматривается асимптотическое поведение решения системы дифференциальных уравнений, описывающих

конкуренцию популяций за пищевой ресурс. Конкурирующие популяции отличаются значениями набора признаков α . В результате конкуренции выживает только одна популяция, популяция носителей определенных значений набора признаков α^* . Эти значения будем называть эволюционно-оптимальными.

Рашевский [8] и Р. Розен [9] сформулировали принцип оптимальной конструкции, суть которого в том, что «организмы, обладающие биологической структурой, оптимальной в отношении есте-

ственного отбора, оптимальны также в обычном смысле, а именно, минимизируют некоторую оценочную функцию». В обзорной статье Фурсовой [12] рассматриваются работы этого направления. Оказалось, что наиболее популярным критерием определения оптимальных значений параметров организма является энергетический критерий, суть которого в том, что оптимальные значения параметров организма доставляют минимум энергозатрат на формирование и функционирование этих признаков. Однако явной связи энергетического критерия, впрочем, как и множества других критериев, с принципами естественного отбора доказано не было.

Первыми работами, в которых установлена связь принципа оптимальности с теорией естественного отбора, следует считать публикации [10,13]. В них авторы сформулировали общий критерий эволюционной оптимальности, согласно которому в результате конкуренции популяций, отличающихся значениями признаков, выживает только та, значения признаков которой доставляют максимум коэффициенту размножения популяции, равного нулю в равновесном состоянии экосистемы. (Под коэффициентом размножения понимаем разность между рождаемостью и смертностью в единицу времени). Дальнейшее развитие это направление получило в работах: [6,7,14,15,11,1,5].

В представленной работе предлагается так называемый полный энергетический эволюционный критерий, который является следствием общего критерия эволюционной оптимальности (Ханина – Семевского). Суть этого критерия в том, что в результате конкуренции популяций, отличающихся значениями признаков, выживает только та, значения признаков которой доставляет минимум энергии, получаемой особью с пищей. Применяя этот критерий, автор показывает, что видовая продолжительность жизни является таким же продуктом эволюции, как и любой другой видовой адаптивный признак организма (плодовитость, длина шеи у жирафа, толщина шерстного покрова и т.д.).

В известной монографии Гаврилова Л. Н., Гавриловой Е.Н. [2], а также в более поздней статье Новосельцева В.Н. и др. [4], рассматриваются десятки математических моделей различных авторов, посвященных видовой продолжительности жизни. Однако не было представлено ни одной модели, в которой напрямую использовался дарвиновский механизм естественного отбора, хотя во многих работах и упоминается его роль в формировании величины видовой продолжительности жизни. В представленной работе на основе полного энергетического эволюционного критерия пред-

лагается алгоритм вычисления видовой продолжительности жизни как продукта эволюции. На популяции конкретных животных (сурикатах) этот алгоритм продемонстрирован.

Численным экспериментом показано, что, действительно, в результате конкуренции за ресурс виртуальных популяций, выживает лишь та, продолжительность жизни которой удовлетворяет предложенному критерию.

1. Модель биоценоза

Рассматривается модель биоценоза, представленная популяцией животных и энергией, поступающей с пищевым ресурсом.

Популяция представлена T возрастными когортами. Из них t_i – количество ювенильных когорт. $T-t_i$ – количество половозрелых когорт. Динамика численности когорт представляется популярной моделью Лесли.

Упрощенно полагаем, что плодовитость всех взрослых когорт не меняется с возрастом и равна f . Представим матрицу Лесли при $T=6, t_0=2$:

$$A = \begin{pmatrix} 0.0 & f & f & f & f & f \\ s & 0.0 & 0.0 & 0.0 & 0.0 & 0.0 \\ 0 & s & 0.0 & 0.0 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & s & 0.0 & 0.0 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0.0 & s & 0.0 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0.0 & 0.0 & s & 0.0 & 0.0 \end{pmatrix} \quad (1.1)$$

где s – выживаемость, которую упрощенно полагаем одинаковой во всех возрастных когортах, будем определять выражением:

$$s = \exp(-d), \quad (1.1a)$$

где d – коэффициент смертности.

Численности возрастных когорт в $j+1$ -й момент времени определяются выражением:

$$\mathbf{n}^{(j+1)} = A \mathbf{n}^{(j)}, \quad (1.2)$$

где $\mathbf{n} = (n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6)$.

Перепишем подробно выражение (1.2)

$$n_1^{(j+1)} = f \sum_{i=3}^6 n_i^{(j)} \quad (1.2a)$$

$$n_{i+1}^{(j+1)} = s n_i^{(j)}, \quad i=1, \dots, 5 \quad (1.2b)$$

В представленной модели смертность – величина постоянная, зависит от факторов внешней среды. Плодовитость является функцией состояния системы.

Энергия, получаемая особью с пищей. Пусть на единицу площади биоценоза падает по-

ток энергии в виде пищевого ресурса W . Если N – численность популяции особей, поглощающих эту энергию с пищей, то количество энергии, приходящейся на одну особь,

$$B = W/N_f. \tag{1.3}$$

Упрощенно будем полагать, что пищевой ресурс поглощают лишь зрелые когорты, ювенильные питаются за счет взрослых когорт, например, молоком матери. Численность половозрелых особей определяется выражением:

$$N_f = \sum_{i=t_0+1}^T n_i. \tag{1.3a}$$

Энергетический баланс организма. Энергия, получаемая с пищей взрослой особью, тратится на различные виды жизнедеятельности: жизнеобеспечение W_i ; воспроизводство W_f ; формирование адаптивного признака W_γ ; привес W_b . Уравнение энергетического баланса особи

$$B = W_0 + W_f + W_\gamma + W_b. \tag{1.4}$$

Напишем подробно компоненты этого уравнения. Энергозатраты на жизнеобеспечение («самосохранение») (основной обмен, передвижение, терморегуляцию т.д.) упрощенно представим выражением:

$$W_0 = aP. \tag{1.5}$$

где P – масса (вес) тела особи (одинакова во всех взрослых когортах); a – коэффициент жизнеобеспечения.

Энергозатраты на воспроизводство:

$$W_f = cf, \tag{1.6}$$

где c – энергозатраты на одного потомка.

Энергозатраты на развитие адаптивного признака γ

$$W_\gamma = \gamma c_\gamma, \tag{1.7}$$

где c_γ – коэффициент пропорциональности; W_b – энергозатраты на привес.

В случае дефицита поступающей с пищей энергии особь уменьшает энергозатраты на компоненты жизнеобеспечения (основной и активный обмен, терморегуляцию) и воспроизводство. При этом возможно, что только по одному компоненту энергозатраты меняются, а по остальным фиксированы. В этом случае признак, соответствующий изменяющимся энергозатратам, становится функцией состояния системы, в противном же случае, останется параметром. Например, если дефицит пищи ведет к снижению основного обмена, а следовательно, к уменьшению веса (при этом энер-

гозатраты на остальные виды жизнедеятельности постоянны), то вес тела особи является функцией состояния. Если же снижаются энергозатраты на воспроизводство, что ведет к снижению плодовитости, то функцией состояния становится плодовитость, а вес тела становится параметром, как и остальные признаки особи. Пусть в нашем примере плодовитость является функцией состояния, а вес тела P и величина адаптивного признака γ являются параметрами. В итоге, представим (1.4) в виде:

$$B = cf + W_c, \tag{1.8}$$

где

$$W_c = W_0 + W_\gamma + W_b.$$

Из уравнения (1.8) выразим плодовитость возрастной когорты, упрощенно полагая, что $W_\gamma = 0$; $W_b = 0$:

$$f_i = f = (B - W_c)/c. \tag{1.8a}$$

В результате модель динамики биоценоза примет вид:

$$n^{(j+1)} = An^{(j)}, \tag{1.9}$$

$$N_f^{(j+1)} = \sum_{i=t_0+1}^T n_i^{(j+1)}, \tag{1.10}$$

где $N_f^{(j+1)}$ – численность половозрелых особей в $j+1$ -й момент времени;

$$B^{(j+1)} = W/N_f^{(j+1)}; \tag{1.11}$$

$$f^{(j+1)} = (B^{(j+1)} - W_c)/c; \tag{1.12}$$

$$n = (n_1, n_2, \dots, n_T). \tag{1.13}$$

В итоге, получаем следующий алгоритм решения модели:

1. Задаем начальные значения численностей возрастных когорт $n_i^{(0)}$, вычисляем по формуле (1.3a) $N_f^{(0)}$, по формуле (1.11) вычисляем $B^{(0)}$ и определяем по формуле (1.8a) начальное значение плодовитости $f^{(0)}$.
2. По формуле (1.9) вычисляем численности когорт на следующем, первом временном шаге $n_i^{(1)}$.
3. По формуле (1.10) вычисляем $N_f^{(1)}$. Подставив его в (1.11), вычисляем $B^{(1)}$.
4. Из выражения (1.12) определяем $f^{(1)}$.
5. По найденным значениям $n^{(1)}$ и $f^{(1)}$ определяем переменные следующего шага. И так далее.

В результате экосистема приходит в равновесное состояние, в котором выполняется условие:

$$\hat{f} = \frac{1-s}{s^{t_0} - s^T} \tag{1.14}$$

$$B = \hat{f}c + W_c, \tag{1.15}$$

$$\hat{N}_f = \frac{W}{B}. \tag{1.15a}$$

В равновесном состоянии, численности возрастных когорт будут определяться выражением

$$n_{i+1} = n_1 s^i \quad (1.15в)$$

Численность половозрелых особей

$$N_f = \sum_{i_0+1}^T n_i = n_1 s^{i_0} (1 + s + \dots + s^{T-i_0-1}) = \frac{n_1 (s^{i_0} - s^T)}{1 - s}$$

Численность новорожденных

$$n_1 = N_f f = \frac{n_1 (s^{i_0} - s^T)}{1 - s} f,$$

откуда получаем формулу (1.14). Подставив f из (1.14) в (1.8) и (1.3), получаем выражения (1.15) и (1.15а).

Проиллюстрируем это расчетами. Пусть $s = 0,7$
Коэффициенты модели:

$W_c = 300$ ккал/сут, $W = 1000$ ккал/сут, $T = 6$ сут,
 $c = 1200$ ккал/потомок, $t_0 = 2$ сут.

Начальные значения: $n_1^{(0)} = 0,4$; $n_2^{(0)} = 0,6$;
 $n_3^{(0)} = 0,8$; $n_4^{(0)} = 0,4$; $n_5^{(0)} = 0,3$; $n_6^{(0)} = 0,1$. Вычисляем $N_f^{(0)} = 1,6$, $B^{(0)} = 625$ ккал/сут, $f^{(0)} = 0,27$ сут⁻¹.

На рис. 1 изображена начальная численность возрастных когорт, на рис. 2 – численность когорт равновесного состояния. Видно, что численности когорт устанавливаются в соответствии выражению (1.15в). Расчеты показали, что равновесное значение плодовитости устанавливается на уровне $f = 0,806$ сутки⁻¹, в соответствии с формулой (1.14). Равновесные значения B и N_f в соответствии с формулами (1.15), (1.15а)

установились на уровнях $\hat{B} = 1266$ ккал/сут;

$\hat{N}_f = 0,79$ особь/м².

2. Продолжительность жизни при отсутствии внешней смертности

В том случае, если смертность от внешних факторов равна нулю ($d=0$), то выживаемость, согласно формуле (1.1а), равна единице ($s=1$). В ре-

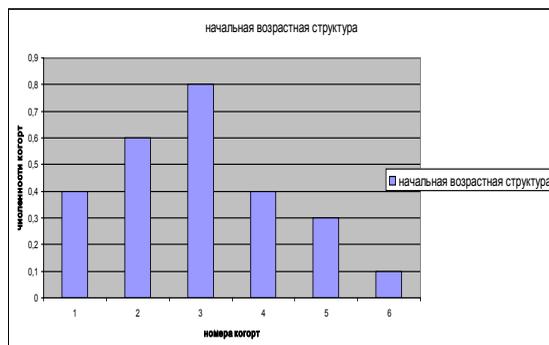


Рис. 1. Начальная численность возрастных когорт

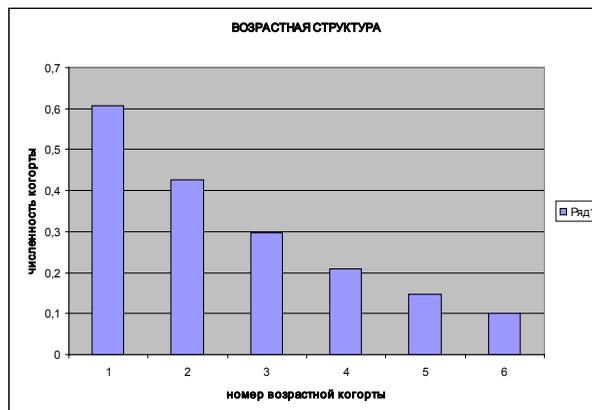


Рис. 2. Равновесная численность возрастных когорт

зультате выражение (1.14) преобразуется в выражение

$$f = \lim_{s \rightarrow 1} \frac{1 - s}{s^{t_0} - s^T} = \frac{1}{T - t_0}, \quad (2.1)$$

откуда

$$T = t_0 + \frac{1}{f}. \quad (2.2)$$

Таким образом, если смертность практически отсутствует, то видовая продолжительность жизни равна возрасту наступления зрелости плюс величина обратная плодовитости. Или продолжительность взрослого периода жизни особи равна обратной величине плодовитости.

3. Точечная модель биоценоза

Вначале рассмотрим равновесие по модели Лесли. Рассмотрим популяцию, в которой выживаемость во всех когортах одинакова и равна s . Тогда численность каждой когорты в равновесном состоянии

$$n_i = n_1 s^{i-1}; \quad i = \overline{2, T}, \quad (3.1)$$

где n_1 – численность первой когорты.

Общая численность популяции

$$N = \sum_1^T n_i = n_1 (1 + s + s^2 + \dots + s^{T-1}) = n_1 \frac{1 - s^T}{1 - s} \quad (3.2)$$

Численность половозрелой доли популяции

$$N_f = \sum_{i_0+1}^T n_i = n_1 \frac{s^{i_0} - s^T}{1 - s}. \quad (3.3)$$

Пополнение популяции определяем выражением:

$$N^+ = f N_f = f \sum_{i_0+1}^T n_i = f n_1 \frac{s^{i_0} - s^T}{1 - s}. \quad (3.4)$$

Убыль определяется выражением:

$$N^- = n_1. \quad (3.5)$$

В равновесном состоянии прирост популяции равен ее убыли:

$$N^+ = N^- ; n_1 \frac{s^{t_0} - s^T}{1 - s} f = n_1 . \quad (3.6)$$

Откуда получаем равновесную плодовитость

$$\bar{f} = f(T) = \frac{1 - s}{s^{t_0} - s^T} . \quad (3.6a)$$

Теперь перейдем к построению динамической упрощенной (точечной) модели динамики численности. Пусть динамика численности половозрелой части популяции имеет вид:

$$\frac{dN_f}{dt} = F(f, T)N_f , \quad (3.7)$$

где $F(f, T)$ – коэффициент размножения, определяется выражением

$$F(f, T) = f - \bar{f} = f - \frac{1 - s}{s^{t_0} - s^T} , \quad (3.8)$$

где смертность \bar{f} – фиксирована, а плодовитость f – является функцией состояния экосистемы.

Равновесное состояние экосистемы будет иметь вид:

$$F(f, T) = f - \bar{f} = f - \frac{1 - s}{s^{t_0} - s^T} = 0; \quad (3.9)$$

$$\bar{B} = c \bar{f} + W_{\bar{n}} ; \quad (3.10)$$

$$\bar{N}_f = W / \bar{B} . \quad (3.11)$$

Таким образом, равновесное состояние экосистемы, полученное по модели Лесли (система (1.14), (1.15), (1.15a)) и равновесное состояние по точечной модели (система (3.9) – (3.11)) совпадают.

Система уравнений (3.7), (1.8) и (1.3) представляет собой точечную модель динамики экосистемы, где динамической переменной является численность половозрелой части популяции N_f . Количество энергии, потребляемое одной особью B , и плодовитость особи f являются функциями состояния системы.

Продemonстрируем модель на численном примере.

Коэффициенты те же, что в предыдущей модели с возрастной структурой. Пусть $d=0,356$; $s=0,7$. Для данного значения s , при $t_0=2$ и $T=6$ по формуле (3.6a) получаем $\hat{f} = 0,806$. По формуле (1.8) вычисляем равновесное $B = 1266$; равновесное значение численности половозрелой части популяции будет $N_f = W/B = 1000/1266 = 0,793$. Общую чис-

ленность популяции, включая ювенильную часть, определяем выражением:

$$\hat{N} = N_f \frac{1 - s^{\hat{t}}}{s^{t_0} - s^T} = 1,87.$$

Теперь рассмотрим результаты моделирования. Результаты численного моделирования, приведенные на рис. 3-5, показывают, что система приходит в равновесное состояние, где значению T соответствуют равновесные значения f, B и N .

В итоге мы получили, что равновесные значения, полученные в результате решения упрощенной модели (система (3.8) – (3.10)) и модели Лесли, совпадают. Поскольку асимптотика решений по двум моделям идентична, в дальнейшем будем использовать упрощенную (точечную) модель.

В дальнейшем, на численном примере убедимся, что результаты, полученные с помощью

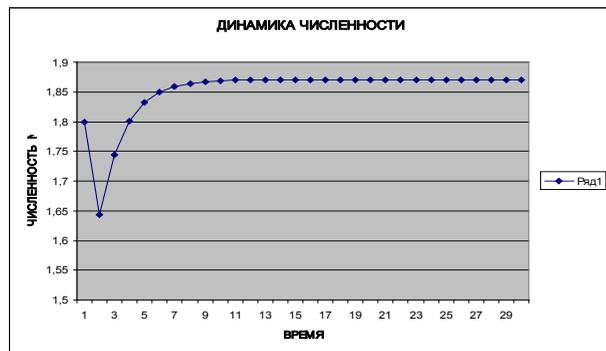


Рис. 3. Динамика численности популяции

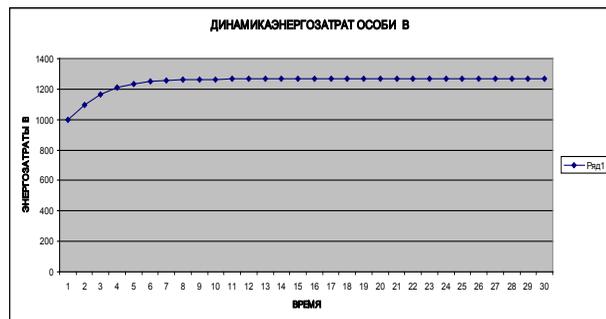


Рис. 4. Динамика энергии, получаемой особью с пищей

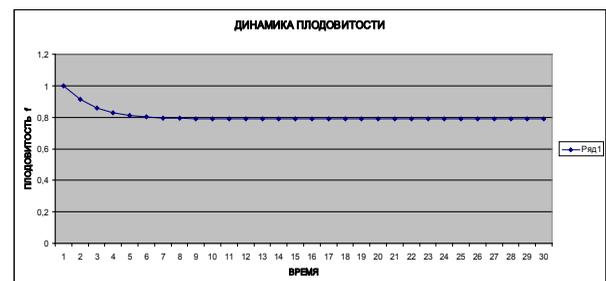


Рис. 5. Динамика плодовитости

упрощенной модели справедливы также для модели Лесли.

4. Конкуренция

Используя точечную модель динамики биоценоза, рассмотрим модель конкуренции популяций за энергию, поступающую с пищей. Пусть в биоценозе присутствует m популяций, отличающихся между собой величиной признака (в нашем случае продолжительностью жизни). При этом популяции питаются одним и тем же пищевым ресурсом и возраст наступления половой зрелости t_0 одинаков для всех популяций. Определим динамику численности популяций этого биоценоза.

Используя уравнение (3.7), запишем динамику численности половозрелой части всех конкурирующих популяций:

$$\frac{dN_f^{(j)}}{dt} = N_f^{(j)} F(f, T_j) \quad j = \overline{1, m}, \quad (4.1)$$

где

$$f^{(j)} = f(T_j) = \frac{1-s}{s^{t_0} - s^{T_j}} \quad \text{и}$$

$$F(f, T_j) = f - f^{(j)} = f - \frac{1-s}{s^{t_0} - s^{T_j}}. \quad (4.1a)$$

Общая численность половозрелых когорты всех популяций

$$N_f = \sum_{j=1}^m N_f^{(j)}. \quad (4.2)$$

Количество энергии, потребляемое одной половозрелой особью всех m популяций одинаково и равно:

$$B = W/N_f. \quad (4.3)$$

Плодовитость для всех популяций так же одинакова и равна:

$$f = f(B) = \frac{B - W_c}{c}, \quad (4.4)$$

где $W_{\bar{n}}$ - затраты энергии на основной обмен плюс другие виды жизнедеятельности. Подставив (4.4) в (4.1a), получаем:

$$F(B, T_j) = f(B) - f^{(j)} = \frac{B - W_c}{c} - \frac{1-s}{s^{t_0} - s^{T_j}} \quad (4.5)$$

В результате динамика конкурирующих популяций (4.1) примет вид:

$$\frac{dN_f^{(j)}}{dt} = N_f^{(j)} F(B, T_j). \quad (4.5a)$$

Система (4.5a) имеет равновесное состояние, в котором численность только одной, r -й популяции, не равна нулю. Численности остальных $m-1$ популяций равны нулю, т.е.

$$N^{(r)} > 0; \quad F(B, T_r) = 0, \quad \text{если } j = r, \quad (4.6)$$

$$\text{и}$$

$$N^{(j)} = 0; \quad F(B, T_j) \neq 0, \quad \text{если } j \neq r. \quad (4.6a)$$

(Поэтому систему (4.5a) еще называют «дарвиновской системой»)

Покажем это на двух популяциях. Пусть в равновесном состоянии экосистемы две популяции имеют отличные от нуля численности:

$$N^{(1)} > 0; \quad F(B, T_1) = f(B) - f(T_1) = 0; \quad (4.7)$$

$$N^{(2)} > 0; \quad F(B, T_2) = f(B) - f(T_2) = 0. \quad (4.7a)$$

где

$$f(T) = \frac{1-s}{s^{t_0} - s^T}.$$

Из формул (4.7) и (4.7a) получаем: $B_1 = B(T_1)$; $B_2 = B(T_2)$. Поскольку $T_1 \neq T_2$, то и $B_1 \neq B_2$.

С другой стороны, равновесная экосистема должна иметь одно равновесное значение потребляемой особью энергии, т.е.

$$B_1 = B_2 = B = \frac{W}{N_f^{(1)} + N_f^{(2)}}. \quad (4.8)$$

Получили противоречие, которое устраняется если

$$N^{(1)} > 0; \quad F(B, T_1) = 0; \quad (4.8a)$$

$$N^{(2)} = 0; \quad F(B, T_2) \neq 0; \quad (4.9)$$

или

$$N^{(1)} = 0; \quad F(B, T_1) \neq 0; \quad (4.10)$$

$$N^{(2)} \neq 0; \quad F(B, T_2) = 0. \quad (4.11)$$

Это свидетельствует о том, что в результате конкуренции выживает лишь одна популяция.

Как показали Ханин М.А. и др. [13] и Семеновский Ф.Н., Семенов С.М. [10], из этой совокупности равновесных состояний асимптотически устойчивым будет то, для которого выполняется условие:

$$F(T_r) = \underset{j}{MAX} F(B, T_j) = 0. \quad (4.12)$$

В итоге, равновесное значение плодовитости

$$f^* = f = \frac{1-s}{s^{t_0} - s^{T_r}}. \quad (4.13)$$

где T_r является эволюционно оптимальным T^* .

Равновесное количество энергии, приходящееся на одну взрослую особь, определяется выражением:

$$B^* = W_f^* + W_c, \quad (4.14)$$

где W_f^* – энергозатраты на воспроизводство. Определяются выражением:

$$W_f^* = cf^*, \quad (4.15)$$

W_c – энергозатраты на основной обмен и другие виды жизнедеятельности. Подставив (4.15) в (4.14), получаем:

$$B^* = cf^* + W_c. \quad (4.16)$$

Равновесная численность взрослых особей r -й популяции

$$N_f^* = \frac{W}{B^*}. \quad (4.17)$$

Равновесные численности других популяций равны нулю ($N_f^{(j)} = 0$ при $j \neq r$).

Таким образом, в соответствии с дарвиновским понятием естественного отбора, выживает лишь одна популяция с эволюционно-оптимальным значением признака (в данном случае продолжительности жизни).

Полный энергетический эволюционный критерий. Возможна ли бесконечная жизнь. Покажем в приложении, что условие (4.12) эквивалентно условию:

$$B^* = B(f(T^*)) = \min B(T). \quad (4.18)$$

Это значит, что в процессе конкуренции за энергию, поступающую с пищей, выживает только одна популяция, та, каждая особь которой потребляет меньше энергии. Таким образом, получен новый альтернативный критерий эволюционной оптимальности, который назовем полным энергетический эволюционный критерий.

Продemonстрируем это численными расчетами модели конкуренции.

Пусть имеются 3 популяции с тремя различными значениями продолжительности жизни: $T_1 = 8$; $T_2 = 10$; $T_3 = 12$. Определим, особи какой из них потребляют минимум энергии. Для этого рассмотрим каждую популяцию отдельно от других (каждую в своем ареале). Каждая экосистема приходит к своему равновесию со своими равновесными значениями плодовитости и потребляемой особью энергией $f^{(j)}$ и $B^{(j)}$ ($j=1,2,3$), которые определяются выражениями:

$$f^{(j)} = \frac{1-s}{s^{t_0} - s^{T_j}}; \quad (4.19)$$

$$B^{(j)} = cf^{(j)} + W_{\bar{n}}. \quad (4.20)$$

Вычислим эти значения при следующих величинах параметров экосистем:

$$s=0,7; c=2000; W_{\bar{n}}=300; t_0=2.$$

$$\text{Получаем: } f^{(1)} = 0,694; f^{(2)} = 0,65; f^{(3)} = 0,63.$$

А соответствующие равновесные B , согласно (4.20), будут:

$$B^{(1)} = 1688; B^{(2)} = 1600; B^{(3)} = 1560 = \text{MIN}.$$

Как видим, минимум соответствует третьей популяции.

Теперь поместим все 3 популяции в один ареал, где они потребляют один и тот же корм, т.е. конкурируют за пищевой ресурс. И используем динамическую модель конкуренции (причем любую: как точечную, так и Лесли). Отметим, что при конкуренции, количество ресурса, потребляемое одной особью всех трех популяций, одинаково и равно:

$$B = \frac{W}{N_f^{(1)} + N_f^{(2)} + N_f^{(3)}},$$

где $N_f^{(j)}$ – численности половозрелых особей конкурирующих популяций.

В результате получаем динамику экосистемы, состоящей из конкурирующих популяций. Применим точечную модель. Результаты расчетов представлены на рис. 6.

Как видно из графика в конкуренции побеждает третья популяция, у которой особь потребляет минимальное количество энергии. Расчеты так же показали, что при $t \rightarrow \infty$ динамические значения f и B третьей (выжившей) популяции стремятся к равновесным $f^{(3)} = 0,63$ и $B^{(3)} = 1650$ (т.е. при $t \rightarrow \infty$; $f_3 \rightarrow f^{(3)}$, $B_3 \rightarrow B^{(3)}$).

Как видно из графика, конкуренцию выигрывает популяция с наибольшей продолжительностью жизни. При этом соответствующее ей равновесное значение B минимально.

Поскольку B монотонно убывает по T , то минимальное равновесное значение B достигается

$$\text{при } T \rightarrow \infty. \text{ При этом } f(T) \rightarrow f^* = \frac{1-s}{s^{t_0}} = 0,61,$$

согласно формуле (4.14), $B_{\min} = 1524$. Конкуренцию выигрывает популяция с бесконечной продолжительностью жизни. Отметим, что в природе существуют такие виды, у которых продолжительность жизни отдельных особей очень велика. Например, красный морской еж или «голый землекоп». При этом замечено, что бесконечно живущие особи не стареют, и их масса все время возрастает. Однако если смертность от внешних факторов будет равна нулю ($s=1$), получаем из (4.19):

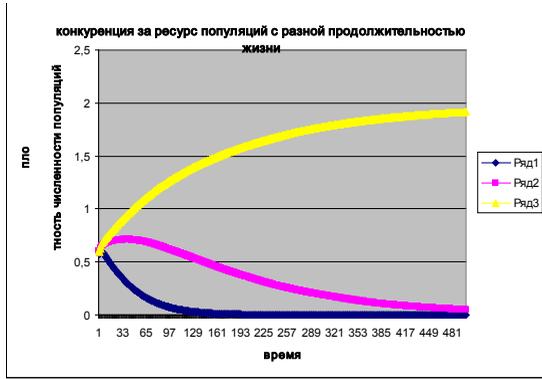


Рис. 6. Конкуренция популяций с различной продолжительностью жизни особей: $T_1=8; T_2=10; T_3=12$

$$f = \lim_{s \rightarrow 1} \frac{1-s}{s^{t_0} - s^T} = \frac{1}{T - t_0}. \quad (4.21)$$

Откуда видно, что при $T \rightarrow \infty, f \rightarrow 0$. Это означает, что виды, у которых все особи имеют бесконечную продолжительность жизни в отсутствие внешней смертности, должны иметь нулевую плодовитость. А поскольку случайная смертность все же бывает, то отсутствие плодовитости, в конечном итоге, приведет к вымиранию. Избежать этого можно, если организм особей подвержен старению и, следовательно, смертен.

5. Старение

В геронтологической литературе понятию старения дается множество определений. Мы же будем придерживаться понятия гомеостаза, предложенного в работе [4], которое можно интерпретировать как увеличением с возрастом энергозатрат на исправление различных нарушений в организме. Полученная особью с пищей энергия расходуется на «самосохранение» (основной обмен, передвижение, терморегуляцию и т.д.) W_c , воспроизводство W_f и привес W_b :

$$B = W_c + W_f + W_b. \quad (5.1)$$

Энергозатраты на «самосохранение» зависят от возраста, и для особей i -й когорты будем определять выражением:

$$W_c^{(i)} = a^{(i)} P^{(i)}, \quad (5.2)$$

где $a^{(i)}$ – коэффициент самосохранения, растет с возрастом. Его будем определять выражением:

$$a^{(i)} = a_0 (1 + m(i - t_0)), \quad i = t_0 + 1, T, \quad (5.3)$$

где m – коэффициент старения.

Подставив (5.3) в (5.2), получаем:

$$W_c^{(i)} = P^{(i)} a_0 (1 + m(i - t_0)). \quad (5.4)$$

Энергозатраты на привес определяются выражением:

$$W_b^{(i)} = c_b \Delta P^{(i)}, \quad (5.5)$$

где c_b – удельная калорийность тела особи; $\Delta P^{(i)} = P^{(i)} - P^{(i-1)}$ – привес особей i -й возрастной когорты.

Энергозатраты на воспроизводство определяются выражением:

$$W_f = cf. \quad (5.6)$$

Предположим, что количество энергии, получаемое особью, одинаково для особей всех когорт ($B^{(i)} = B$). Поскольку полагаем, что плодовитость одинакова во всех возрастных когортах, то W_f – постоянная величина.

Перепишем выражение (5.1) в виде:

$$B - W_f = W_c^{(i)} + W_b^{(i)}. \quad (5.7)$$

Из выражения (5.7) следует, что сумма энергозатрат на «самосохранение» и привес одинакова для всех половозрелых когорт. Из этого факта следует выражение:

$$W_c^{(i)} + W_b^{(i)} = W_c^{(T)} + W_b^{(T)}. \quad (5.8)$$

Полагаем (это положение будет в дальнейшем обосновано), что вес тела половозрелой особи достигает максимума в возрасте T . Откуда

$$\frac{dP}{dt} \Big|_{t=T} = 0.$$

А значит, что и $\Delta P^{(T)} = 0$. Следовательно, энергозатраты на привес особей последней T – й когорты равны нулю ($W_b^{(T)} = 0$).

В результате представим выражение (5.7) в виде:

$$B(T) = W_c^{(T)} + W_f. \quad (5.9)$$

Это значит, что энергия, получаемая с пищей особью любой возрастной когорты равна энергозатратам на «самосохранение» последней T -й когорты плюс энергозатраты на воспроизводство.

Запишем выражение (5.9), с учетом формул (5.4), (5.6), (1.14):

$$B(T) = P^{(T)} a_0 (1 + m(T - t_0)) + c \frac{1-s}{s^{t_0} - s^T} \quad (5.10)$$

Таким образом, учет старения привел к тому, что в формуле зависимости B от T появился компонент, который монотонно возрастает по T . Это позволяет получить минимальное значение B не при $T \rightarrow \infty$, а при конечной величине продолжительности жизни. Найдем это значение.

Для этого продифференцируем (5.10) по T и приравняем нулю производную.

Полагая, что вес особи возраста T не зависит от T (так как $P^{(T)} = const$), получаем:

$$\frac{\partial B}{\partial T} = a_0 m P^{(T)} - \frac{c(1-s)ds^T}{(s^{t_0} - s^T)^2} = 0, \quad (5.11)$$

где d – коэффициент смертности.

В результате получаем:

$$X^2 - (2y + b)X + y^2 = 0, \quad (5.12)$$

где $s = \exp(-d)$; $X = s^{\dot{}}$; $y = s^{t_0}$; $b = \frac{cd(1-s)}{a_0 P_T m}$.

Откуда

$$X = \frac{2y + b - \sqrt{4yb + b^2}}{2}; \quad (5.13)$$

$$T^* = -\frac{\ln(X)}{d}. \quad (5.14)$$

По найденному значению T^* определяем соответствующие равновесные значения остальных показателей экосистемы: f^* , B^* , N^* .

Итак, получена формула видовой продолжительности жизни. Отметим, что

$$\lim_{d \rightarrow 0} T^* = t_0 + \frac{1}{f^*}, \text{ где } f^* = \sqrt{\frac{a_0 P_T m}{c}}.$$

Следовательно

$$T_O^* = t_0 + \sqrt{\frac{c}{a_0 P_T m}}. \quad (5.15)$$

Формула (5.15) определяет величину продолжительности жизни в отсутствие смертности.

Приведем некоторые полезные рассуждения по поводу оптимальности значения продолжительности жизни. Рассмотрим выражение (5.10). С одной стороны, увеличение продолжительности жизни увеличивает энергозатраты на «самосохранение» (гомеостаз) организма. С другой стороны, это ведет к уменьшению плодовитости, а, следовательно, к уменьшению расхода энергии на воспроизводство. Противостояние этих двух факторов и обуславливает наличие оптимальной продолжительности жизни.

Таким образом, получаем конечную эволюционно-оптимальную видовую продолжительность жизни как функцию других параметров организма и факторов внешней среды.

Однако выражение (5.14) мало информативно, поскольку содержит коэффициент старения, который, не известно, как определять.

6. Определение коэффициента старения

Рассмотрим уравнение энергетического баланса взрослой особи в состоянии равновесия экосистемы.

$$c_b \frac{dP}{dt} = B - cf - Pa_0(1 + m(t - t_0)). \quad (6.1)$$

В выражении (6.1), величина $\frac{dP}{dt}$ будет убывать с возрастом, пока не станет равной нулю в момент смерти T .

Причиной гибели организма является нехватка энергетического ресурса организма на его самосохранение (гомеостаз). Для особи предельного возраста T уравнение (6.1) примет вид:

$$B - cf - P_T a_0(1 + m(T - t_0)) = 0. \quad (6.2)$$

Подставив (6.2) в (6.1), получаем дифференциальное уравнение динамики веса тела особи:

$$\frac{dP}{dt} = k(P_T(1 + m(T - t_0)) - P(1 + m(t - t_0))) \quad (6.3)$$

Начальное условие:

$$P(0) = P_0,$$

где $k = a_0 / c_b$; P_T – вес особи T -й когорты.

Решение дифференциального уравнения (6.3) совместно с уравнениями (5.13), (5.14) дает возможность определить коэффициент старения m и соответствующую эволюционно-оптимальную величину видовой продолжительности жизни T . К сожалению, уравнение (6.3) не решается в квадратурах. Поэтому предлагаем лишь численный алгоритм поиска.

Покажем, что определенное по формулам (5.13) и (5.14) значение T^* будет действительно эволюционно-оптимальным.

В качестве объекта иллюстрации рассмотрим популяцию сурикатов. Используя литературные данные, получаем следующие значения коэффициентов: возраст наступления половой зрелости $t_0 = 200$ суток; вес тела особи в момент наступления зрелости $P_0 = 0,9$ кг; вес тела взрослой особи в конце жизни $P_T = 1,3$ кг; пусть внешняя смертность в популяции будет $d = 0,003$ сутки⁻¹; соответствующая выживаемость $s = 0,997$; удельный коэффициент основного обмена примем $a_0 = 10$ ккал/кг. сутки; удельная калорийность тела $c_b = 2000$ ккал/кг; энергозатраты на одного потомка $c = 700$ ккал/детеныш.

Подставив эти значения коэффициентов в формулы (5.13) и (5.14), получаем для каждого значения коэффициента старения m соответствующее значение продолжительности жизни T .

С другой стороны, решив уравнение (6.3), получаем зависимость веса тела от возраста. При этом максимального веса P_T особь достигает

в момент T (поскольку, $\frac{dP(T)}{dt} = 0$). Каждому

значению m соответствует определенное значение T . Подбираем величину m так, чтобы значение T , вычисленное по формулам (5.13), (5.14) и полученное из решения уравнения (6.3), совпали. Это произойдет, если $m = 0,0022 \text{сутки}^{-1}$. Так, по формулам (5.13), (5.14), получаем $T=407,7$ суток. На рис. 7 приведено решение уравнения (6.3) при $m = 0,0022 \text{сутки}^{-1}$.

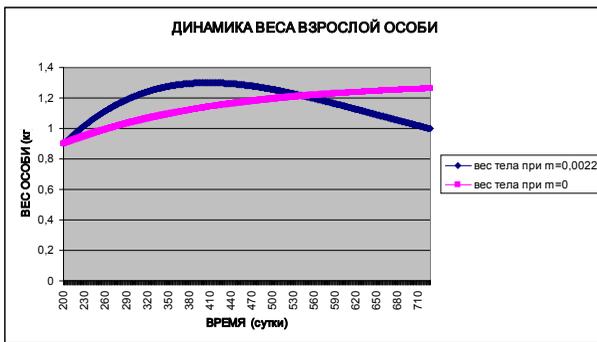


Рис. 7. Динамика веса особи при наличии (выпуклая кривая) и отсутствии (монотонная кривая) старения

Из графика видно, что при наличии старения максимального веса $P_T = 1,3$ кг особь достигает в момент $t=T=408$ суток (то есть значения T , определенные двумя разными способами совпали) При этом $dP/dt=0$. В этот момент наступает смерть организма, поскольку при возрасте большем T энергия на гомеостаз расходуется за счет жизненно важных органов.

В том случае, если старение у особей вида отсутствует, то зависимость веса тела данных особей от возраста монотонно возрастает, достигая максимального значения при $T \rightarrow \infty$ (при этом

$\frac{dP}{dt}|_{t=T} = 0$), как показывает кривая на рис. 7. Это

совпадает с данными натуральных наблюдений за популяцией красных морских ежей, масса тела которых растет на протяжении всей, очень долгой, жизни.

Покажем на численном эксперименте, что полученное оптимальное значение продолжительности жизни будет действительно эволюционно-оптимальным. Для этого рассмотрим конкуренцию трех популяций со следующими значениями продолжительности жизни: $T_1=300$ суток, (что $< T^*$),

$T_2 = T^*= 408$ суток, $T_3 = 500$ суток (что $> T^*$). Результаты конкуренции представлены на рис. 8.

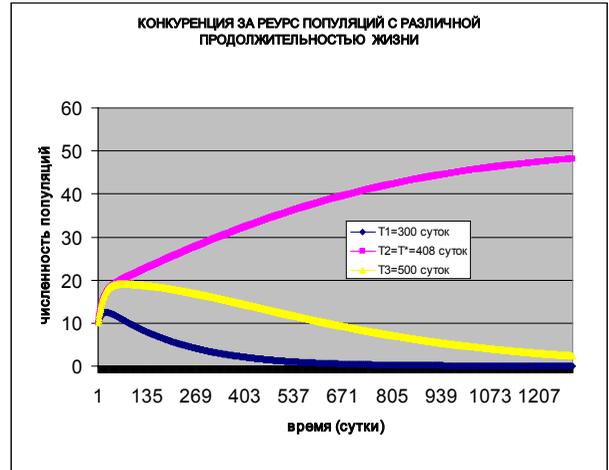


Рис. 8. Конкуренция за ресурс популяций с разными величинами продолжительности жизни

На рисунке видно, что популяция с оптимальной продолжительностью жизни $T_2 = T^* = 408$ суток побеждает в конкуренции. При этом ее численность стремится к равновесному значению. А численности двух других популяций стремятся к нулю.

Заключение

Предлагается простейшая математическая модель экосистемы, состоящей из популяции организмов и потока энергии, поглощаемой (с пищей) этой популяцией. Потребляемая особью энергия расходуется на различные виды жизнедеятельности организма, в том числе на адаптивный признак.

В качестве адаптивного признака рассмотрена видовая продолжительность жизни и доказано, что ее величина является продуктом эволюции.

Показано, что эволюционно-оптимальной является такая продолжительность жизни, при которой особи потребляют минимум энергии.

Найдена зависимость видовой продолжительности жизни от других параметров организма и факторов внешней среды. Эта зависимость представлена в формульном виде.

Доказано, что старение организма является необходимым условием конечной продолжительности жизни. Предложен алгоритм определения коэффициента старения.

Показано, что в том случае, когда старение отсутствует, возможно существование видов, некоторые особи, которых живут «бесконечно» долго (красный морской еж, «голый землекоп», раковые клетки).

Все изложенные заключения подтверждены численными экспериментами.

Приложение

Пусть имеются функции

$$F(f, T) = \frac{s^{t_0} - s^T}{1 - s} f - 1 \quad (\text{п1})$$

и

$$B(f) = cf + W_o. \quad (\text{п2})$$

Выразив f через B и подставив в (п1), получаем

$$F(f, T) = F(B, T). \quad (\text{п3})$$

Утверждение. Если

$$F(B, T) = 0; \quad (\text{п4}),$$

$$F(B, T^*) = \underset{T}{\text{MAX}} F(B, T) \quad (\text{п5})$$

и

$$\frac{d^2 F}{dT^2} < 0, \text{ то следует, что}$$

$$B(T^*) = \underset{T}{\text{MIN}} B(T). \quad (\text{п6})$$

Доказательство. К выражению (п4) применим теорему о производной неявной функции:

$$\frac{dF}{dT} = \frac{\partial F}{\partial T} + \frac{dF}{dB} \frac{dB}{dT} = 0, \quad (\text{п7})$$

Откуда

$$\frac{\partial F}{\partial T} = - \frac{dF}{dB} \frac{dB}{dT}. \quad (\text{п8})$$

Поскольку справедливо условие (п5), то

$$\frac{\partial F}{\partial T} \Big|_{T=T^*} = 0, \text{ а следовательно}$$

$$\frac{dB}{dT} \Big|_{T=T^*} = 0. \quad (\text{п9})$$

Продифференцируем (п8) по T

$$\frac{d^2 F}{dT^2} = - \frac{d^2 F}{dB^2} \frac{dB}{dT} - \frac{dF}{dB} \frac{d^2 B}{dT^2}. \quad (\text{п10})$$

Так как справедливо условие (п9), то из (п10) получаем:

$$\frac{d^2 B}{dT^2} \Big|_{T=T^*} = - \frac{d^2 F}{dT^2} \Big|_{T=T^*} / \frac{dF}{dB}. \quad (\text{п11})$$

Поскольку

$$\frac{d^2 F}{dT^2} \Big|_{T=T^*} < 0, \text{ а } \frac{dF}{dB} > 0, \text{ то } \frac{d^2 B}{dT^2} \Big|_{T=T^*} > 0,$$

что и доказывает, при выполнении (п9), справедливость Утверждения:

$$B(T^*) = \underset{T}{\text{MIN}} B(T)$$

Литература

1. Волосова Н.В. Эволюция и оптимальность биологических систем // Математические структуры и моделирование. 2016. Т. 2 (38). С. 27-42.
2. Гаврилов Л.А., Гаврилова Н.С. Биология продолжительности жизни. 1991. М.: Наука. 280 с.
3. 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. 1978. Т. 3. С. 263-267.
4. Новосельцев В.Н., Новосельцева Ж.А., Яшин А.И. Математическое моделирование в геронтологии- Стратегические перспективы // Успехи геронтологии. 2003. Вып. 12. С. 149-165.
5. Образцов И.А., Ханин М.А. Оптимальные биомеханические системы. М.: «Медицина». 1989. 271 с.
6. Овсянников Л.Л., Свирежев Ю.М. Эволюция плодовитости и критерий Фишера // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 5, с. 621-626.
7. Овсянников Л.Л., Пасеков В.П. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организма. // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 5, С. 709-716.
8. Раишевски Н. Модели и математические принципы в биологии.-В кн.: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир. 1968. С.48-68.
9. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии.- Перев. с англ. М.: Мир. 1969. 214 с.
10. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. М.: Гидрометеиздат. 1982. 280с.
11. Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели основанные на оптимизации распределения энергии. В кн. Математика и реальность: конфронтация строгости и сложности. М.: Солитон. 2012. С. 70-85.
12. Фурсова П.В., Левич Л.П., Алексеев И.Л. Экстремальные принципы в математической биологии. // Успехи современной биологии. 2003. Том 123, № 2, С.115-137.
13. Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука. 1978. 256 с.
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 sinnetryin evolutionary ecology. Oxford: Univ. Press. 1993. P. 125-136.

Овсянников Леонид Леонидович. Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова, Москва, Россия. Доцент кафедры медицинской информатики и статистики. Кандидат физико-математических наук. Количество печатных работ: 50. Область научных интересов: математическое моделирование в экологии, экономике, биологии и медицине.
E-mail: tatiana-chap@yandex.ru

Species life span as a product of evolution

L.L. Ovsyannikov¹

¹ First MGUM im.I. M. Sechenov, Moscow, Russia

Abstract. The article is devoted to the problem of species life span, as well as related the problem of aging. The basis of the presented work is the concept of evolutionary optimality. As an optimized adaptive trait the species life span is considered, which, along with other adaptive traits, is a product of evolution. The author presents aging as an increase in energy consumption for self-preservation (metabolism, active metabolism, thermoregulation) with age. According to the proposed mathematical model, an age comes, the excess of which leads to a shortage of energy received by organisms with food. As a result, the body is forced to compensate the deficit of energy by the tissue of vital organs, which leads to death of the body. To determine the value of species life span, the author introduces the concept of aging coefficient, which establishes a relationship between energy expenses on self-preservation and age. Based on the evolutionary optimality of life expectancy, the magnitude of the aging coefficient is determined, which, as a result, makes it possible to express the species life expectancy as a function of other parameters organism and environmental factors. The author not only expounds the theory of the question, but also illustrates its validity with concrete calculate

Keywords: *ecosystem, evolutionary optimality, adaptive traits, coefficient of aging, life expectancy.*

DOI: 10.14357/20790279190209

References

1. *Volosova N.V.* 2016. Evolucia I optimalnost biologicheskikh sistem. \ Matematicheskie strukturi I modelirovanie. [Evolution and optimality of biological systems. \ Mathematical Structures and Modeling], Vol. 2 (38), pp. 27-42.
2. *Gavrilov LA, Gavrilova N.S.* 1991. Biology of life expectancy. M. The science. 280 s.
3. *Dorfman N.L., Ovsyannikov L.L., Khanin M.A.* 1978. Determination of optimal biological parameters using a simulation mathematical model of the population. // Abstracts of the 3rd All-Union Conference on Biological and Medical Physics. Moscow – Sukhumi ; V.3. P. 263-267.
4. *Novoseltsev V.N., Novoseltseva Z.A., Yashin A.I.* 2003. Mathematical modeling in gerontology-STRATEGIC PROSPECTS. // Successes of gerontology. vvp. 12.- pp. 149- 165.
5. *Obraztsov I.A., Khanin M.A.* 1989., Optimalnie biomechanicheskie sistemi. [Optimal biomechanical systems]. M. "Medicine", 271 p.
6. *Ovsyannikov L.L., Svirezhev Yu.M.* 1983. [The evolution of fecundity and the Fisher criterion] // Zhurn. biol. V. 44, No. 5, p. 621-626.
7. *Ovsyannikov L.L., Pasekov V.P.* Energetika i evolyutsionnaya optimal'nost' priznakov organizma. [Energy and evolutionary optimality traits of an organism]. Zhurnal obshchej biologii. 51, No. 5, P. 709-716.
8. *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.
9. *Rosen R.* 1969. Principi optimalnocti v biologii. [The principle of optimality in biology] .- Trans. from English. World. M. 214 s.
10. *Semevsky F.N., Semenov S.M.* 1982. Matematicheskoe modelirovanie ekologicheskikh procesov. [Mathematical modeling of ecological processes]. Hydrometeoizdat. 280c.
11. *Terekhin A.T., Budilova E.V.* 2012. Evoluciya ziznennogo cikla. Modely osnovannie na optimaln-m raspredelenii energii. [The Evolution of the

- Life Cycle: Models Based on Optimization of the Energy Distribution]. In the book *Mathematics and Reality: Confrontation of Austerity and Complexity*, Moscow. Soliton. C. 70-85.
12. *Fursova P.V., Levich L.P., Alekseev I.L.* 2003, *Ekstremalnie prinsipi v matematicheskoi biologii// Uspehi sovremennoi biologii*. [Extreme principles in mathematical biology. // *Successes of modern biology*]. Vol 123, No. 2, P.115-137.
 13. *Khanin M.A., Dorfman N.L., Bukharov I.B., Levadnii V.G.* 1978. *Ekstremalnie prinsipi v biologii b fiziologii*. [Extreme principles in biology and physiology]. – М.: Nauka, 256 p.
 14. *Kozlovski J., Weiner J.* 1997. Intraspecific allometries are byproducts of body size optimization // *Amer. Nat.* V.149. P. 423-441.
 15. *Charnov E.L.* 1993. *Life history invariants. Some exploration of its evolutionary ecology*. Oxford: Univ. Press. P. 125-136.

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: 50. Research interests: mathematical models in biology, medicine, ecology, and economy. E-mail: tatiana-chap@yandex.ru