

Критерии эволюционной оптимальности адаптивных признаков организма

М.И. Шпитонков

Федеральный исследовательский центр «Информатика и управление»
Российской академии наук, г. Москва, Россия

Аннотация. В работе предложена математическая модель динамики биологического сообщества, которая представляет собой систему дифференциальных уравнений, описывающих динамику переменных экосистемы. С использованием результатов по конкуренции получены алгоритмы определения эволюционно оптимальных значений адаптивных признаков особей популяции. Показано, что в ходе конкуренции за пищевой ресурс популяций, выживает только одна с набором признаков, обеспечивающим максимум функции размножения, что соответствует общему критерию эволюционной оптимальности. Предложены простые алгоритмы поиска эволюционно оптимальных значений различных адаптивных признаков организма.

Ключевые слова: эволюционная оптимальность, устойчивость равновесного состояния, конкуренция популяций, адаптивные признаки.

DOI: 10.14357/20790279260205 **EDN:** JUPCQM

Введение

Действие естественного отбора на популяцию организмов проявляется посредством конкуренции популяций за ресурс. Для того, чтобы организмы наилучшим образом приспособились к условиям обитания, природа снабдила их адаптивными признаками (а.п.). Предполагается, что адаптивные признаки имеют такие величины, которые способствуют популяции-носителю этих величин признаков победе в конкуренции. Такие значения признаков будем называть эволюционно оптимальными значениями (ЭОЗ). Перечислим наиболее известные публикации, посвященные определению оптимальных значений адаптивных признаков в свете дарвиновской теории естественного отбора: [1,2,4–6, 8–10,12,15–17,19–22]. В работе [7] сформулирован принцип оптимальной конструкции, согласно которому оптимальные в смысле естественного отбора значения признаков являются оптимальными и обычном смысле, а именно, доставляют экстремум некоторым оценочным функциям. Эти оценочные функции составляют суть критериев эволюционной оптимальности адаптивных признаков. В обзорных работах [11,14,20] рассматривается множество моделей, в которых определяются оптимальные величины различных адаптивных признаков. Для этого авторы предлагали разные критерии, смысл которых в том, что существуют целевые функции, кото-

рым оптимальные значения адаптивных признаков доставляют экстремумы. Наиболее популярным оказался *энергетический критерий*, суть которого в том, что адаптивный признак имеет такое ЭОЗ, при котором энергозатраты на его создание и функционирование минимальны.

Согласно дарвиновской теории эволюции, а так же принципу конкурентного исключения Гаузе, величина адаптивных признаков является продуктом естественного отбора, в процессе которого выживает популяция носителей признаков данной величины. Многие авторы при этом полагали, что эволюционные значения признаков доставляли экстремум некоторым целевым функциям.

Но многообразие различных критериев оптимальности, отсутствие связи между критериями, а также отсутствие доказательств соответствия этих критериев теории естественного отбора, представляют существенный дефект теории эволюционной оптимальности признаков организма и свидетельствует о незавершенности этого направления. Настоящая работа посвящена устранению перечисленных недостатков (а именно, показано существование единого критерия эволюционной оптимальности; установлена связь частных критериев с единым; доказано соответствие этих критериев дарвиновской теории естественного отбора). Проведена классификация адаптивных признаков по

типам. Было показано, что каждому типу признаков соответствует свой критерий эволюционной оптимальности. Доказано, что эти критерии являются следствием единого для всех, *общего критерия эволюционной оптимальности*. Предложен алгоритм поиска ЭОЗ адаптивного признака организма. На адаптивных признаках конкретных популяций животных (толщина шерстного покрова лис Аляски и скорость плавания пелагических рыб) показана справедливость изложенной в работе теории.

1. Динамика экосистемы

Динамику численности популяции представим уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = F(f, p, a)N, \quad (1)$$

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

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

Здесь N – плотность популяции, $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_m)$ – вектор признаков организма, P – вес тела особи, R – плотность ресурса. F – коэффициент размножения, определяется формулой

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

где f – плодовитость; d – коэффициент смертности.

Зависимость смертности от веса тела будем считать монотонно убывающей:

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

где D_p – компонента смертности, зависящая от веса особи.

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

2. Энергетический баланс особи

Количество пищевой энергии, приходящейся на одну особь:

$$B = \frac{V}{N}, \quad (6)$$

где V – пищевая энергия на единицу площади биоценоза; N – плотность численности популяции.

Величина B пропорциональна плотности ресурса R и определяется выражением:

$$B = mR, \quad (7)$$

где m – коэффициент пропорциональности.

Эта энергия расходуется на различные виды жизнедеятельности.

W_0 – затраты на основной обмен и передвижение:

$$W_0 = \chi P^\beta, \quad (8)$$

где χ – коэффициент пропорциональности.

K_f – затраты на воспроизводство:

$$W_f = cf, \quad (9)$$

где c – энергозатраты на производство одного потомка.

W_a – затраты на функционирование адаптивного признака α :

$$W_a = K_a \alpha^\lambda, \quad (10)$$

где K_a – коэффициент пропорциональности.

В итоге уравнение энергетического баланса примет вид:

$$B = W_0 + W_f + W_a \quad (11)$$

или в конкретном виде

$$B = \chi P^\beta + cf + K_a \alpha^\lambda \quad (12)$$

3. Конкуренция популяций

Рассмотрим экосистему, в которой сосуществуют две популяции, отличающиеся величинами какого-либо адаптивного признака и массой тела. (Рассуждения без особого труда могут быть обобщены на случай k популяций и m адаптивных признаков).

Динамику этих популяций опишем уравнениями:

$$\frac{dN_j}{dt} = F_j N_j \quad j = 1, 2. \quad (13)$$

Общая численность популяций:

$$N = \sum_{j=1}^2 N_j. \quad (14)$$

Пищевая энергия, потребляемая одной особью, одинакова для обеих популяций и определяется из (6). Аналогично (12) можно записать:

$$B = \chi (P^j)^{0.75} + cf_j + K_a \alpha_j. \quad (15)$$

Здесь согласно [2] $\beta = 0.75$.

Уравнения (13)-(15) описывают динамику экосистемы, содержащей две конкурирующие популяции. Нетрудно показать, что эта система имеет два нетривиальных равновесных состояния: равновесие 1:

$$\hat{N}^1 > 0; F_1 = 0 \quad \hat{N}^2 = 0; F_2 \neq 0, \quad (16)$$

и равновесие 2:

$$\hat{N}_1 = 0; F_1 \neq 0 \quad \hat{N}_2 > 0; F_2 = 0. \quad (17)$$

В работах [6,8] было доказано, что из совокупности равновесных состояний

асимптотически устойчивым будет то, которое удовлетворяет условию:

$$F_j = \max_{P,\alpha}(F_1, F_2) = 0. \quad (18)$$

Выражение (18) представляет собой *общий критерий* эволюционной. Суть его в том, что в процессе конкуренции за ресурс популяций, отличающихся величинами адаптивных признаков и массы тела особей, выживает только одна популяция, особи которой обладают такими значениями перечисленных параметров, при которых коэффициент размножения достигает своего максимума, равного нулю в состоянии равновесия экосистемы. Это соответствует широко известному в экологии принципу конкурентного исключения Гаузе.

Динамическая модель конкуренции представляет собой наглядную демонстрацию эволюции адаптивных признаков, когда в ходе конкуренции выживает популяция – носитель наиболее оптимальных значений этих признаков.

Из общего критерия эволюционной оптимальности следует три частных. Это зависит от того, к какому из трех перечисленных типов принадлежит признак.

4. Классификация адаптивных признаков

Условно можно выделить следующие три типа адаптивных признаков. 1-й тип – «нейтральные» адаптивные признаки. Они не влияют ни на смертность, ни на плодовитость, а так же не способствуют добыванию пищи. Но, тем не менее, без них существование организма невозможно (например, угол ветвления кровеносных сосудов); 2-й тип – адаптивные признаки, влияющие на смертность и/или плодовитость. Например, шерстный покров у приполярных животных уменьшает их смертность от переохлаждения; 3-й тип – признаки, способствующие добыче пищи (например, длинная шея жирафа позволяет ему питаться высоко растущими листьями).

Если адаптивный признак принадлежит ко второму типу (влияет на плодовитость или смертность), то условие (18) эквивалентно следующему условию (доказательство в приложении):

$$\hat{B}_j = \min_{P,\alpha}(\hat{B}_1, \hat{B}_2). \quad (19)$$

Выражение (19) представляет собой *полный энергетический критерий эволюционной оптимальности*. Суть его в том, что в процессе конкуренции за ресурс популяций, отличающихся величинами адаптивных признаков и массы тела особей, выживает только одна популяция, та, особи которой обладают такими значениями перечисленных параметров, при которых равновесное количество пищевой энергии, потребляемого особью, минимально.

В том случае, если адаптивный признак принадлежит третьему типу (способствует добыче пищи), выражение (18) эквивалентно выражению:

$$\hat{R}_j = \min_{P,\alpha}(\hat{R}_1, \hat{R}_2). \quad (20)$$

Доказательство аналогично доказательству выражения (19).

Выражение (20) назовем *критерием минимума плотности ресурса*. Этот критерий созвучен высказыванию Мак-Артура [17], что естественный отбор способствует выживанию такого хищника, который питается наименьшим количеством жертв.

Если же адаптивный признак является «нейтральным» (первый тип), то для нахождения его эволюционно оптимального значения применяем *энергетический критерий*. Суть его в том, что в конкуренции побеждает та популяция, особи которой потребляют наименьшее количество энергии на создание и функционирование этого нейтрального признака, т.е. справедливо выражение:

$$W_a^j = \min(W_a^1, W_a^2). \quad (21)$$

Энергетический критерий впервые был применен в работе [14] при расчете оптимальных параметров кровеносной системы. В обзорных работах [15,16] а также в работе [13] приведена масса примеров применения этого критерия для определения оптимальных значений различных признаков организма.

5. Примеры эволюционно оптимальных значений адаптивных признаков конкретных животных

В этом разделе вначале рассмотрим пример ошибочного применения *энергетического критерия* для определения эволюционно оптимальных значений некоторых адаптивных признаков.

В работе [2] в качестве адаптивного признака рассматривался шерстяной покров арктических лис. Для определения эволюционно оптимальной величины шерстяного покрова авторы применили *энергетический критерий*, ошибочно полагая,

что полученное значение будет также эволюционным. Так на стр.206 авторы пишут: «Естественно предположить, что в ходе эволюции селективные преимущества имеют особи, у которых параметры термоизоляционного слоя обеспечивают минимальный расход энергии...». Таким образом, энергетический критерий оптимальности термоизоляции имеет вид:

$$W = W_T + W_h = \min, \quad (22)$$

где W_T - теплоотдача особи, которая определяется выражением:

$$W_T = (\varepsilon / h) S (T_s - T_e), \quad (23)$$

где ε - коэффициент теплопроводности, S - площадь поверхности тела особи, T_s - температура поверхности тела, T_e - средняя зимняя температура окружающей среды. Обозначим:

$$K_T = \varepsilon S (T_s - T_e). \quad (24)$$

Подставив (24) в (23) получаем:

$$W_T = K_T / h, \quad (25)$$

где h - толщина шерстного покрова. W_h - энергозатраты на генерацию шерсти:

$$W_h = K_h h. \quad (26)$$

Подставив выражения (25) и (26) в (22), получаем:

$$W = K_T h + K_h h = \min. \quad (27)$$

Продифференцировав (27) по h и приравняв производную к нулю, получаем оптимальное значение:

$$h_0 = \sqrt{\frac{K_T}{K_h}}. \quad (28)$$

Однако найденное значение не является продуктом эволюции, поскольку данный признак влияет на смертность и, следовательно, относится не к первому, а ко второму типу. Поэтому для нахождения ЭОЗ этого признака применим соответствующий *полный энергетический критерий*. Запишем его в виде:

$$B = W_0 + W_f + W_T + W_h = \min, \quad (29)$$

где B - полные энергозатраты организма на все виды жизнедеятельности, W_0 - энергозатраты на основной обмен W плюс механическое передвижение W_M : $W_a = \chi P^{0.75}$, $W_M = \theta W_a$, $\chi = 70$ ккал/(кг^{0.75} сутки), $\theta = 0.7$ [2]. В результате имеем:

$$W_0 = W_a + W_M = (1 + \theta) W_a. \quad (30)$$

W_f - энергозатраты на воспроизводство, которые определяются выражением:

$$W_f = c \hat{f}, \quad (31)$$

где $\hat{f}$ - равновесное значение плодовитости:

$$\hat{f} = \frac{d_h}{w}, \quad (32)$$

где w - выживаемость ювенильных особей, d_h - смертность взрослых особей от переохлаждения. Определяем ее выражением:

$$d_h = \frac{D_h}{h}. \quad (33)$$

В итоге получаем:

$$\hat{f} = \frac{D_h}{hw}. \quad (34)$$

Подставив (33) и (32) в (31), получаем:

$$W_f = c D_h / wh = K_f / h, \quad (35)$$

где

$$K_f = c D_h / w. \quad (36)$$

В результате выражение (29) представим в виде:

$$B = W_0 + K_f / h + K_T / h + K_h h = \min \quad (37)$$

Для нахождения эволюционно оптимального значения h продифференцируем (37) по h . Приравняв производную нулю, получаем ЭОЗ:

$$h^* = \sqrt{\frac{K_f + K_T}{K_h}}, \quad (38)$$

которое отличается от выражения (28).

Убедимся в том, что полученное значение действительно эволюционно оптимальное. Для этого, используя модель конкуренции, проведем численный эксперимент, в котором покажем, что популяция - носитель значения h^* выиграет конкуренцию с другими значениями h .

Пусть коэффициенты экосистемы, содержащей популяцию рыжей лисы Аляски, имеют следующие значения [2]: $\varepsilon = 1.05$ ккал/(мг сутки), $T_s = 38^\circ C$, $T_e = -20^\circ C$, $S = 0.22 m^2$, $P = 5$ кг, $w = 0.7$, $D_h = 0.00023$ м/сутки, $c = 20000$ ккал/детеныш, $K_h = 5290$ ккал/(мг сутки), $\chi = 70$ ккал/(кг^{0.75} сутки), $t_0 = 2$ года, $T = 7$ лет.

По вышеприведенным формулам вычисляем: $K_T = 13.4$ ккал/сутки, $K_f = 6.57$ ккал/сутки, $h_0 = 0.05$ м., $h^* = 0.061$ м., $f^* = 0.0053$ (1/сутки). Полные энергозатраты организма, согласно (37), равны $B^* = 1048$ ккал/сутки.

Численный эксперимент по конкуренции. Рассмотрим три популяции, отличающиеся толщ-

ной шерстяного покрова. Эти популяции обитают в одной экологической нише.

Пусть $h_1 = h_0 = 0.05$, $h_2 = h^* = 0.061$, $h_3 = 0.07$. Соответствующие им равновесные значения B будут: $B_1 = 1062$, $B_2 = 1048$, $B_3 = 1054$.

Как видим, значению h^* соответствует минимальное значение B .

На рис. 1 представлены результаты конкуренции этих трех популяций.

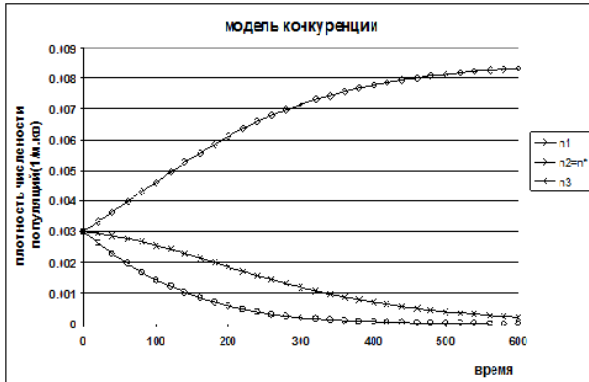


Рис. 1. Динамика численности конкурирующих популяций с разными значениями признака h

Из рис. 1 видно, что в конкуренции побеждает, как и ожидалось, популяция с ЭОЗ h . Численности популяций с другими значениями признака стремятся к нулю.

6. Алгоритм определения эволюционно оптимальных значений признака третьего типа.

В работе [18] в качестве адаптивного признака была рассмотрена скорость плавания пелагических рыб. Для определения оптимальной скорости плавания авторы ошибочно применили *энергетический критерий*. Однако этот признак относится к третьему типу (способствует добыче ресурса), поэтому для определения его ЭОЗ необходимо использовать *критерий минимума плотности ресурса*.

Рассмотрим водоем, в котором находится фитопланктон плотностью R . Количество пищевого ресурса (фитопланктона), потребляемого рыбой за сутки:

$$M = \eta v R, \quad (39)$$

где η — площадь забора ресурса, v — средняя скорость плавания рыбы (м/сутки).

Динамика численности популяции рыб:

$$\frac{dN}{dt} = (fw - d)N, \quad (40)$$

где N — плотность численности взрослых особей, f — плодовитость (количество икринок, произведенных самкой за нерест деленное на промежуток времени между соседними нерестами), w — выживаемость (доля икринок, доживших до начала взрослого возраста), d — смертность взрослых особей.

Энергетический баланс взрослой особи представим выражением:

$$W = W_0 + W_f + W_a, \quad (41)$$

где W — полное количество энергии, получаемое с пищей, которое затем расходуется на различные виды жизнедеятельности. Оно определяется выражением:

$$W = c_b M = \lambda v R, \quad (42)$$

где $\lambda = c_b \eta$, c_b — удельная калорийность ресурса. W_0 — основной обмен. W_f — затраты на воспроизводство:

$$W_f = cf, \quad (43)$$

где c — калорийность одной икринки. W_a — мощность, расходуемая при плавании:

$$W_a = F_c v, \quad (44)$$

где $F_c = K_v v$ — сила сопротивления при плавании. В результате имеем:

$$W_a = K_v v^2. \quad (45)$$

Для определения ЭОЗ скорости плавания применим *критерий минимума плотности ресурса*. Подставив (45) в (41) получим для равновесного состояния:

$$\lambda v \hat{R} = W_0 + c\hat{f} + K_v v^2, \quad (46)$$

где $\hat{R}$ — равновесная плотность ресурса, $\hat{f} = \hat{d} / w$ — равновесная плодовитость. Из (46) выразим $\hat{R}$:

$$\hat{R} = \frac{1}{\lambda} \left(\frac{W_0 + c\hat{f}}{v} + K_v v \right). \quad (47)$$

Определим оптимальное значение v , доставляющее минимум $\hat{R}$. Для этого продифференцировав (47) по v и приравняв производную нулю, получаем:

$$v^* = \frac{W_0 + c\hat{f}}{K_v}. \quad (48)$$

По данным наблюдений за популяцией северо-байкальского омуля компоненты формулы (48) имеют следующие значения [19]: $W_0 = 1.9$ ккал/сутки, $W_f = 0.076$ ккал/сутки, $K_v = 12.24$ (ккал/сутки)(c^2/m^2). Подставив эти значения в (48), получаем ЭОЗ скорости плавания северо - байкальского

омуля $v^* = 0.4$ м/с, что совпадает с данными наблюдений за природными популяциями.

Подставив (48) в (45), получаем формулу активного обмена:

$$W_a^* = W_0 + cf. \quad (49)$$

Для рыб энергозатраты на воспроизводство обычно не превышают 4%. Поэтому справедливо следующее выражение:

$$W_a^* \approx W_0. \quad (50)$$

Иначе говоря, активный обмен примерно равен основному обмену. Этот факт эмпирически был обнаружен в работе [20].

Итак, мы видим, что для определения ЭОЗ адаптивных признаков нам не надо решать трудоемкую имитационную модель конкуренции, а достаточно определить, к какому типу относится данный признак, и применить соответствующий критерий эволюционной оптимальности.

Заключение

В работе была предложена математическая модель динамики биологического сообщества. Модель представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих динамику переменных экосистемы: плотность численности популяции, вес тела особей, плотность энергии, получаемой особью с пищей.

Было показано, что в ходе конкуренции за пищевой ресурс популяций, отличающихся между собой величинами набора признаков, выживает только одна, та, чей набор признаков обеспечивает максимум функции размножения, что соответствует общему критерию эволюционной оптимальности Ханина-Семевского [6,8].

Проведена классификация признаков по типам. Показано, что каждому типу соответствует свой критерий эволюционной оптимальности, который является следствием общего критерия.

В результате были предложены простые алгоритмы поиска ЭОЗ различных адаптивных признаков. Также определено оптимальное распределение энергозатрат на все виды жизнедеятельности организма.

Литература

1. Волосова Н.В. Эволюция и оптимальность биологических систем. // Математические структуры и моделирование. М., 2016, Т.38.№2.С. 27-42
2. Образцов И.Ф., Ханин М.А. Оптимальные биомеханические системы. М.: Медицина. 1989. 271 с.
3. Овсянников Л.Л. Эволюционно оптимальные темпы развития организма // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53.№1. С.92-107.
4. Овсянников Л.Л., Пасеков В.П. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организма // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51.№5. С.709-716.
5. Розен Р. Принципы оптимальности в биологии. М.: Мир.1969. 216 с.
6. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат. 1982. 224 с.
7. Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели основанные на оптимизации использования энергии // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62.№1. С.286-295.
8. Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука. 1978. 256 с.
9. Kozlovski J., Weiner J. Interspecific allometries are byproducts of body size optimization // Amer. Nat. 1997. V.149. P. 423-441.
10. Charnov E.L. Life history invariants. Some exploration of symmetry in evolutionary ecology. Oxford: Univ. Press.
11. Ulanovicz R.E. The dual nature of ecosystem dynamics // Ecological modeling. 2009. V. 220. No 16. P. 1886-1892.
12. Овсянников Л.Л. Экстремальные принципы в биологии. М.: Московский гуманитарный университет.2017. 60 с.
13. Левич Л.П. Искусство и метод в моделировании систем. Москва-Ижевск. 2012. 728 с.
14. Рашевски Н. Модели и математические принципы в биологии. Теоретическая и математическая биология. 1968. М.: Мир. С. 48-68.
15. Фурсова П.В., Левич Л.П., Алексеев И.Л. Экстремальные принципы в математической биологии. Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. №2. С.115-137.
16. Волвенко И.В. Об экстремальных принципах и целевых функциях биоценологических систем. // Биофизика. 2012. Т.57. №3. С.476-490.
17. Мак-Артур Р. Экологические последствия естественного отбора. Теоретическая и математическая биология. 1968. М.: Мир. С.420-430.
18. Яржомбек А.А. Поведение рыб. 1994. М.: ВНИРО. 56 с.
19. Волерман И.Б., Конторин В.В. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале.1983. Иркутск. 248 с.
20. Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена у водных пойкилотермных животных //

- Журнал общей биологии. 1976. Т. 37. №1. С.56-70.
21. Полякова Т. А. Адаптивные стратегии и генетическая устойчивость видов рода SPIRAEA в природных популяционных системах. Успехи современной биологии. 2022. Т. 142. №5. С. 530-542.
 22. Разжевайкин В.Н. Применение теории эволюционной оптимальности для определения преждевременной и избыточной смертности в модели Лотки. // Труды МФТИ. 2024. Т.16. №2. С. 77-94.

Шпитонков Михаил Иванович. Федеральный исследовательский центр «Информатика и управление» Российской академии наук, г. Москва, Россия. Старший научный сотрудник. Кандидат физико-математических наук, доцент. Область научных интересов: математические модели в биологии, медицине, эпидемиологии, физиологии, экологии. E-mail: mixash@bk.ru.

Criteria for the evolutionary optimality of adaptive traits of an organism

M.I. Shpitonkov

Federal Research Center "Computer Science and Control" of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Abstract. This paper proposes a mathematical model of biological community dynamics, which is a system of differential equations describing the dynamics of ecosystem variables. Using competition data, algorithms for determining evolutionarily optimal values of adaptive traits in populations were developed. It was shown that during competition between populations for food resources, only one with a set of traits that maximizes reproductive performance survives, which corresponds to the general criterion of evolutionary optimality. Simple algorithms for finding evolutionarily optimal values of various adaptive traits of an organism are proposed.

Keywords: evolutionary optimality, stability of the equilibrium state, population competition, adaptive traits.

DOI: 10.14357/20790279260205 **EDN:** JUPCQM

References

1. Volosova N.V. Evolution and optimality of biological systems. *Matematicheskie struktury i modelirovanie*. 2016; 38(2): 27-42. (In Russ.).
2. Obrazhtsov I.F., Khanin M.A. *Optimalnye biomekhanicheskie sistemy = Optimal biomechanical systems*. Moscow: Medicine. 1989. 271 p. (In Russ.).
3. Ovsyannikov L.L. Evolutionarily optimal rates of development of the organism. *Zhurnal obshchej biologii*. 1992; 53(1): 92-107. (In Russ.).
4. Ovsyannikov L.L., Pasekov V.P. Energetics and evolutionary optimality of organism traits. *Zhurnal obshchej biologii*. 1990; 51(5): 709-716. (In Russ.).
5. Rozen R. *Printsypy optimalnosti v biologii = Principles of optimality in biology*. Moscow: Mir; 1969. 216 p. (In Russ.).
6. Semevskii F.N., Semenov S.M. *Matematicheskoe modelirovanie ekologicheskikh protsessov = Mathematical modeling of ecological processes*. Lenin-grad: Gidrometeoizdat; 1982. 224 p. (In Russ.).
7. Terekhin A.T., Budilova E.V. Life Cycle Evolution: models based on energy optimization. *Zhurnal obshchej biologii*. 2001; 62(1): 286-295. (In Russ.).
8. Khanin M.A., Dorfman N.L., Bykharov I.B., Levadnyi V.G. *Ekstremalnye printsypy v biologii i fiziologii = Extreme principles in biology and physiology*. Moscow; Nauka. 1978. 256 p. (In Russ.).
9. Kozlovski J., Weiner J. Interspecific allometries are byproducts of body size optimization // *Amer. Nat.* 1997;(149): 423-441.
10. Charnov E.L. *Life history invariants. Some exploration of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford: Univ. Press. 1993; 324.
11. Ulanovicz R.E. The dual nature of ecosystem dynamics // *Ecological modeling*. 2009; 220(16): 1886-1892.
12. Ovsyannikov L.L. *Extreme principles in biology*. Moscow: University for the Humanities. 2017. 60 p. (In Russ.).
13. Levich L.P. *Iskysstvo i metod v modelirovanii system = Art and method in systems modeling*. Moscow-Izhevsk. 2012. 728 p. (In Russ.).
14. Rashevski N. *Modeli i matematicheskie printsypy v biologii. // Teoreticheskay I*

- matematicheskay biologiya = Theoretical and mathematical biology*. Moscow: Mir; 1968. 48-68.
15. Fursova P.V., Levich L.P., Aleekseev I.L. Extreme principles in mathematical biology. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2003;123(2):115-137. (In Russ.).
 16. Volvenko I.V. On extreme principles and target functions of biocenotic systems. *Biofizika*. 2012; 57(3):476-490. (In Russ.).
 17. Mak-Artur R. Ekologicheskie posledstviua estestvennogo otbora. *Teoreticheskay I matematicheskay biologiya = Theoretical and mathematical biology*. Moscow: Mir; 1968. 420-430. (In Russ.).
 18. Uarzhombek A.A. *Povedenie ryb = Fish behavior*. Moscow: VNIRO; 56 p. (In Russ.).
 19. Volerman I.B., Kontorin V.V. *Biologicheskie soobshchestva ryb I nerpy v Baikale = Biological communities of fish and seals in Lake Baikal*. Irkutsk: 1983; 248 p. (In Russ.).
 20. Vinberg G.G. Dependence of energy metabolism in aquatic poikilothermic animals. *Zhurnal obshchej biologii*. 1976; 37(1):56-70. (In Russ.).
 21. Polyakova T.A. Adaptive strategies and genetic stability of species of the genus SPIRAEA in natural population systems. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2022;142(5): 530-542. (In Russ.).
 22. Razzhevaikin V.N. Application of evolutionary optimality theory to determine premature and excess mortality in the Lotka model. *Trudy MFTI*. 2024;16(2): C. 77-94.

Shpitionkov Mikhail I. Ph.D. (Phys.-Math.), Senior Researcher, Federal Research Center “Computer Science and Control” of Russian Academy of Sciences, 44/2 Vavilova str., Moscow, 119333, Russia. E-mail: mixash@bk.ru

Приложение

Пусть функция $z = \varphi(x, y)$ задана уравнением $F(x, y, z) = 0$, причем $F(x, y, z)$ дифференцируемая функция своих переменных.

Утверждение. Если

$$F(x^*, y^*, z) = \max_{x, y} F(x, y, z) \quad (51)$$

и

$$\Delta > 0, A > 0, \quad (52)$$

где

$$A = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial x^2}, B = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial x \partial y},$$

$$C = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial y^2}, \Delta = AC - B^2,$$

то

$$z^* = \varphi(x^*, y^*) = \min_{x, y} \varphi(x, y) \quad (53)$$

Доказательство. Из (51) следует, что

$$\frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial x} = \frac{\partial F}{\partial z} \frac{\partial \varphi(x^*, y^*)}{\partial y} = 0,$$

$$\frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial y} = \frac{\partial F}{\partial z} \frac{\partial \varphi(x^*, y^*)}{\partial x} = 0.$$

Если $\frac{\partial F}{\partial z} \neq 0$, то $\frac{\partial \varphi(x^*, y^*)}{\partial y} = 0$ и $\frac{\partial \varphi(x^*, y^*)}{\partial x} = 0$.

Отсюда следует, что точка (x^*, y^*) является подозрительной на экстремум для функции $z = \varphi(x, y)$.

Но поскольку выполнено достаточное условие экстремума функции (52), то выражение (53) справедливо. Таким образом, утверждение доказано.