— БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ =

574.5: 51.7

ГИПОТЕЗЫ ОБ АДАПТАЦИИ ВОДОРОСЛЕЙ К ПЕРИОДИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

© 2021 г. В.Г. Ильичев*, О.А. Ильичева**

*Южный научный центр РАН, 344006, Ростов-на-Дону, ул. Чехова, 41 E-mail: vitaly369@yandex.ru **Донской государственный технический университет, 344022, Ростов-на-Дону, ул. Социалистическая, 162 E-mail: oaili@yandex.ru Поступила в редакцию 25.06.2020 г. После доработки 12.10.2020 г. Принята к публикации 20.10.2020 г.

Предложена новая эколого-эволюционная модель водорослей малой размерности. В ней реализована одновременная динамика переменных (биомассы популяций) и параметров-границ интервала температурной толерантности [a - d, a + d]. При заданном периодическом режиме температуры данные параметры стремятся к некоторым финальным, так называемым эволюционно-устойчивым значениям. В результате расчетов установлено, что на плоскости (a, d) все эволюционноустойчивые параметры располагаются в форме «радуги», наиболее удаленные точки которой соответствуют холоднолюбивым (диатомовым) и теплолюбивым (синезеленым) водорослям. Проведен анализ адаптации водорослей к двум периодическим факторам среды (температуры и солености) с заданными интервалами толерантности по температуре [a - d, a + d] и по солености [b - c, b + c]. Установлено, что область эволюционно-устойчивых параметров в плоскости (a, b) зависит от степени синхронности факторов среды. В одних случаях эти параметры лежат на линейном отрезке, а в других вариантах возможно их неожиданное расположение на нелинейном овале.

Ключевые слова: модель, адаптация, эволюционно—устойчивые параметры, температура, соленость. **DOI:** 10.31857/S0006302921020162

Возможное потепление климата вызовет леформацию не только температурного, но и других факторов среды. Так, в разных районах планеты изменится уровень осадков, что, в свою очередь, трансформирует там объем и сезонный режим речного стока. В частности, вариация донского стока всегда порождает преобразования солености Азовского моря – ключевого регулятора его продуктивности [1]. Известные модели ([2, 3] и др.) ориентированы преимущественно на описание поведения продукционных процессов. Однако для адекватной оценки долговременных экологических последствий при новых условиях среды требуются иные методы прогнозирования, а именно учет одновременной динамики и микроэволюции морских биоценозов. Игнорирование механизмов биологической адаптации приводит к занижению показателей биологической продуктивности.

Существуют разные подходы к построению моделей адаптации и микроэволюции. Создание достаточно эффективных эколого-эволюционных моделей связано с одновременным развитием математической экологии ([4, 5] и др.) и математической генетики ([6, 7] и др.). Однако прямолинейная попытка соединить эти формализации приводит к построению эколого-эволюционных моделей очень большой размерности. Это замедляет скорость расчетов и затрудняет проведение «асимптотических» прогнозов динамики экосистем на эволюционно-значимые времена.

В данной работе на основе идей эволюционного моделирования предложены новые компьютерные схемы [8], реализующие эти процессы. По сути, эволюция — это «естественный интеллект экосистем». Важное достоинство предлагаемого подхода — небольшая размерность моделей, что позволяет проводить долгосрочные прогнозы (на эволюционно-значимые времена) за приемлемое машинное время.

Ниже на основе эколого-эволюционной модели обнаружена взаимосвязь оптимальных темпе-

Сокращение: ЭУ-параметры — эволюционно-устойчивые параметры.

ратур и оптимальных соленостей развития для эволюционно-зрелых видов водорослей. Это позволяет существенно снизить биологу выбор возможных исходов при адаптации водорослей.

АДАПТАЦИЯ ВОДОРОСЛЕЙ К ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ. ГИПОТЕЗА КРИТИЧЕСКИХ ЗНАЧЕНИЙ

Исследование характера адаптации популяций к температурному режиму среды является довольно популярной темой [9]. Здесь можно выделить два подхода, которые можно условно назвать внутренним и внешним.

Во внутреннем подходе делается упор на пространственных преобразованиях структур некоторых макромолекул клетки при деформации температуры среды. Так, полагают, что при нагреве она «раскручивается», а при охлаждении – «скручивается» [10].

Во внешнем подходе ключевую роль играет концепция Ф. Добжанского [11] о жестком полиморфизме природных популяций. Суть ее в том, что популяция представляет собой набор узкоспециализированных субпопуляций (форм) с возможно разными скоростями роста. В этом случае изменение температуры среды вызывает перестройку доминирующих форм, отчего меняются продукционные характеристики популяции в целом.

Ниже будет использован второй подход. Он составляет основу эволюционной экологии, а его функции проще поддаются математическому описанию. Этот путь достаточно универсален и был применен при поиске закономерностей коадаптации маршрутов миграции взаимодействующих рыбных популяций [12].

Обычно в эколого-эволюционных моделях «прямолинейно» соединены экологические и генетические процессы [13]. Предполагается, что любая популяция состоит из ряда субпопуляций,

каждая из которых является носителем своих экологических параметров. В результате их антагонизма большая часть конкурентов погибает, а оставшиеся (одна или несколько) — являются носителями «оптимальных» параметров.

Несколько другой подход был предложен в работе [14], автор которой считал, что в процессе адаптации происходит поиск так называемых «эволюционно-устойчивых» параметров (ЭУ-параметры) с использованием теоретико-игровых соображений о выборе оптимальной стохастической стратегии поведения. Этот удачный термин может быть применен и в детерминированной ситуации. А именно, носителем ЭУ-параметра является популяция, которая не вытесняется своими мутантами с параметрами, близкими к исходным.

Напомним, основной недостаток традиционного подхода — необходимость задания в модели большого числа субпопуляций (1000 и более) на каждом трофическом уровне. Возникает противоречие между требованиями биологической адекватности и высокой скорости вычислений.

Здесь компромиссное решение основано на изобретении новой модельной конструкции «Адаптация». Она имитирует эволюционный процесс в малом, имеет небольшую размерность и поэтому обладает высоким быстродействием. В качестве иллюстрации ее практического применения будет проведен анализ динамики и микро-эволюции фитоценоза при ежегодном периодическом изменении температуры водной среды.

Так, хорошо известно, что каждая группа водорослей имеет свой температурный интервал толерантности I(a,d) = [a - d, a + d], внутри него происходит рост водорослей, скорость которого (*R*) в зависимости от температуры воды θ задается некоторой функцией, например, следующим симметричным образом:

$$R(\theta, a, d) = r \frac{[d^2 - (\theta - a)^2]}{d^3} \operatorname{при} \theta \in I(a, d), \text{ иначе } R = 0.$$
(1)

Здесь r — некоторая суточная константа роста водорослей (положим r = 3).

Принято говорить: *а* является оптимальной температурой развития, *d* – ширина интервала *I* (для конкретной группы водорослей). График функции *R* в зависимости от q представляет собой «колокольчик» (см. рис. 1).

В формуле (1) воплощена гипотетическая идея Э. Пианки [15]: для эволюционно-зрелых популяций площадь под графиком *R* не изменяется при вариации параметров *a* и *d*. Отметим, что

БИОФИЗИКА том 66 № 2 2021

иногда используются и «несимметричные» функции [16] для описания роста водорослей, но это не вызывает существенных изменений в результатах.

Следует отметить, что естественная гипотеза Э. Пианки обманчиво проста и требует определенных уточнений. Так, исход борьбы двух конкурентов с разными (но равновеликими по площади) «колокольчиками» может зависеть от хода температурной кривой. Представляет интерес



Рис. 1. График функции роста водорослей R в зависимости от температуры при фиксированном a и разных d.

проведение соответствующих лабораторных исследований.

В рамках известной модельной схемы Контуа [17] динамика численности одного вида водорослей задается базовым разностным уравнением:

$$x_{t+1} = x_t [1 - \alpha + R(\theta_t, a, d) \cdot K / (K + x_t)], \quad (2)$$

где x_t – текущая численность водорослей; α – суточный коэффициент смертности ($\alpha = 0.1$); K – величина корма (азота, фосфора и т. д.), положим ниже K = 1. Шаг в модели составляет одни сутки.

Отметим, что правая часть модели (2) представляет однородную функцию первой степени относительно переменных *x* и *K*. Это сильно сближает такие модели с линейными и упрощает исследование. В последнее время такого сорта модели приобретают все большую популярность [18].

В дальнейшем ключевую роль играет понятие эволюционной устойчивости. Так, пару параметров (a^*, d^*) назовем эволюционно-устойчивой (ЭУ-параметрами), если соответствующая (исходная) популяция не вытесняется в сообществе конкурентов (форм или мутантов) с близкими к (a^*, d^*) значениями параметров. По сути, эволюционная устойчивость — это способность не проигрывать в конкурентной борьбе.

Отметим, что поиск популяцией ЭУ-параметров имеет прежде всего «оборонительное» значение, но зачастую здесь реализуется и побочный эффект — увеличение биомассы популяции водорослей. Разумеется, свойство эволюционной устойчивости может зависеть от заданного в модели количества конкурентов. Однако, если их число достаточно велико, то результат эволюционного поиска, как правило, однозначен.

Разумеется, можно модифицировать данное определение эволюционной устойчивости относительно любого набора мутантов. При этом очевидно, что в процессе эволюции могут реализоваться только ЭУ-параметры.

Изложим теперь основную идею модельного поиска пары ЭУ-параметров, основанную на методах эволюционного моделирования [8]. Здесь важно отметить, что базовое понятие вытеснения популяции (достижения ею нулевой численности на асимптотике) требует больших затрат машинного времени. Поэтому ниже воспользуемся «более слабым» аналогом явления «вымирания». Приведем два возможных варианта.

Первый вариант основан на принципе Олли [19]. Так, будем говорить:

X₀ вымирает, если ее численность становится меньше E,

где є — малое положительное число. В качестве такого «абсолютного» порога можно взять тысячную долю от среднемноголетней биомассы водорослей.

Второй вариант опирается на относительное соотношение численностей конкурентов в семействе $\{X_0, X_1, ..., X_n\}$.. Ниже под X_k будем подразумевать не только название, но и среднюю за период (один год) численность *k*-й популяции в режиме, близком к асимптотическому. Будем говорить, что

X_0 вытесняется, если $X_0/X_k < \varepsilon$ для некоторого k,

где критическое значение є – малая константа, например, можно положить $\varepsilon = 0.1$. Такого мутанта (с номером k) будем называть сильным. Если таких сильных мутантов несколько, то выбираем самого сильного, который ниже будет определять направление эволюционного процесса. Здесь подразумевается достаточно монотонное асимптотическое поведение средних численностей популяций, обусловленное простыми нелинейностями в моделях. Но в более сложных ситуациях реализуется колебательная динамика, и тогда сильные мутанты попеременно могут сменять друг друга. Так, в работе [8] на с. 59 показано, что в семействе из трех групп микроорганизмов $\{A, B, A, B\}$ C имеет место неожиданная последовательность конкурентных исходов: A вытесняет B, B вытесняет С, С вытесняет А. В этом редком случае нель-ЗЯ корректно выделить сильного мутанта.

Обычно эти различные варианты «слабого» отбора, заложенные в эколого-эволюционную модель, приводят к близким результатам. Но в ряде случаев второй вариант оказывается предпочтительнее. Ниже будет использован именно второй вариант. Пусть (a_0,d_0) – исходный набор параметров температурного интервала толерантности в исходной популяции X_0 . Зафиксируем некоторое число m – число мутантов $\{X_1,...,X_4\}$, каждый из которых имеет свои параметры. Данные коэффициенты выбираются близкими к исходным па-

раметрам [20]. Это производится следующим образом. Сначала определим величины:

$$a^{-} = a_0 - \xi_1, a^{+} = a_0 + \xi_2, d^{-} = d_0 - \zeta_1, d^{+} = d_0 + \zeta_2,$$

где все ξ_i и ζ_i — малые положительные фиксированные числа. Их можно выбирать случайным образом в некотором малом промежутке (0, Δ).

Считаем, что параметры мутантов следующие:

$$X^{1} \to (a^{-}, d^{-}), X^{2} \to (a^{+}, d^{-}), X^{3} \to (a^{-}, d^{+}), X^{4} \to a^{+}, d^{+}).$$

Для сокращения формул ниже будем говорить, что (a_i, d_i) – параметры X^i .

Формализация «чисто» конкурентной борьбы в семействе близких популяций $\{X^0, X^1, ..., X^4\}$ на базе модели (2) задается системой:

$$X_{t+1}^{i} = X_{t}^{i} [1 - \alpha + R(\theta_{t}, a_{i}, d_{i}) / (1 + \Sigma_{t})], \qquad (3)$$

где $\Sigma_t = X_t^0 + X_t^1 + ... + X_t^4$ и *i* = 0.1,...,4. При фиксированных параметрах производим прогноз на длительный период времени (20 лет). Здесь могут возникать две ситуации:

1. «Плохая», когда исходная популяция вымирает (в слабом смысле). Тогда (a_0,d_0) заведомо не являются ЭУ-параметрами, и их следует модифицировать. Так, пусть, например, у первого мутанта наибольшая средняя за год численность среди остальных мутантов, тогда построим новые параметры исходной популяции:

$$(1 - \varepsilon)a_0 + \varepsilon a_1$$
 и $(1 - \varepsilon)d_0 + \varepsilon d_1$, (4)

где малый положительный параметр є можно считать скоростью микроэволюции. Фактически формулы (4) означают малый сдвиг исходных параметров в сторону параметров самого сильного мутанта. Разумеется, это лишь одно из возможных направлений эволюционного процесса.

2. «Хорошая», когда исходная популяция не вымирает. Значит, она конкурентоспособна в рамках заданного набора мутантов.

Теперь следует произвести новую генерацию группы мутантов с новыми параметрами, близкими к коэффициентам исходной, например, путем случайного выбора каждого коэффициента в малом интервале «вариабельности» $(0,\Delta)$. Затем проводим очередное конкурентное испытание на 20 лет. Если таких (одновременно хороших) испытаний накопилось достаточно много (например, 100 испытаний), то можно с большой долей уверенности считать данные коэффициенты ЭУпараметрами.

В качестве важного примера обсудим ситуацию, когда внутригодовая температура изменяется по фиксированному закону в пределах от 4 до 24:



Рис. 2. Выделены ЭУ-параметры (*a*,*d*), полученные по модели «Адаптация».

$$\theta_t = 14 - 10\cos(2\pi t/T).$$

Здесь и всюду ниже T = 365, а *t* принимает дискретные значения от 1 до 365.

Актуальна задача: какие пары (a^*, d^*) оказываются ЭУ-параметрами? При решении данной задачи задаем стартовые значения (a,d), а затем под действием модели «Адаптация» происходит изменение переменных и медленное изменение параметров. Полученные в результате расчетов на многолетний период финальные значения являются ЭУ-параметрами. При компьютерных экспериментах были испробованы различные точки старта из области параметров (AD): $4 \le a \le 24$ и $1 \le d \le 11$. Оказывается, что финальных пар (ЭУ-параметров) совсем немного, и они образуют (см. рис. 2) «радугу» (с малой сердцевиной).

Конструкция «Адаптация» позволяет выявить еще одно любопытное обстоятельство. Так, каждая начальная точка — узел решетки *AD* — притягивается к своей паре ЭУ-параметров, лежащей на «радуге». Какие же точки «радуги» являются наиболее «притягательными»?

Ими оказались три пары параметров: Mini = (5, 1), Maxi = (23, 1) и Midl = (14, 10). Точнее, не сами точки, а их малые окрестности. Строго показано [21, 22], что в периодической среде множество ЭУ-параметров плотное, т.е. может содержать целые окрестности

Естественно, точка *Mini* соответствует холоднолюбивым (например, диатомовым), а точка *Maxi* – теплолюбивым (например, синезеленым) водорослям. В лабораторных экспериментах, действительно, обнаружен бимодальный характер температурной адаптации: «любимые температуры» бывают двух типов – достаточно высокие и довольно низкие [9]. Вероятно, это эволюционные реликты прошлых долговременных изменений климата – потепления и похолодания.

В отличие от этих стеногалинных (узкоспециализированных) водорослей, третья точка *Midl* характерна для эвригалинных (широкоспециализированных) видов. Хотя они редко наблюдаются в Азовском море, но возможно этот (до поры до времени) скрытый вид является эволюционным резервом азовского фитоценоза. А именно, в случае многолетнего апериодического (внутригодового) температурного режима он будет иметь конкурентное преимущество. Напротив, если периодический температурный режим в точности повторяется из года в год, то конкурентное преимущество принадлежит стеногалинным видам.

Отметим, что нелинейность Контуа в модели (3) допускает те или иные модификации. В этом случае трансформируется и соответствующее множество ЭУ-параметров. Однако если эти вариации не слишком сильные, то указанные выше точки («три богатыря») *Mini, Maxi* и *Midl* всегда в нем присутствуют.

Несколько более реалистичным представляется следующее задание температуры среды:

$$\Theta_t = 14 - 10\cos(2\pi t/T) + h(t),$$

где h(t) — случайная величина (белый шум) с равномерным распределением (нулевым средним и заданной дисперсией σ). В этом случае ширина «эволюционного оптимального» интервала толерантности будет увеличиваться с ростом σ . Заметим, что в работе [23] приведена непрерывная модельная схема адаптации параметра *a*, включающая в себя основную популяцию и двух мутантов. При малом *d* тестовые расчеты показали, что в зависимости от выбора начального значения ЭУ-параметр *a* оказывается, как правило, вблизи одного из критических значений (локальных экстремумов) θ_t . Обнаружены и гораздо «менее притягательные» ЭУ-параметры *a* – это некоторые точки перегиба θ_t . В частности, значение 14 соответствует точке перегиба данной синусоидальной температурной кривой. В целом результаты по непрерывной и дискретной схемам практически совпадают.

ОДНОВРЕМЕННАЯ АДАПТАЦИЯ ВОДОРОСЛЕЙ К СОЛЕВОМУ И ТЕМПЕРАТУРНОМУ РЕЖИМАМ СРЕДЫ

Соленость и рост. Кратко обсудим адаптацию водорослей к солености среды. Функционально влияние солености на динамику фитопланктона подобно действию температуры. Так, каждый вид водорослей обладает своим интервалом солевой толерантности J(b,c) = [b-c, b+c], в пределах которого они способны развиваться. При описании скорости роста используем прежнюю гипотезу Пианки:

$$\rho(S,b,c) = r \frac{[c^2 - (S-b)^2]}{c^3}$$
 при $S \in J(b,c)$, иначе $r = 0$

Здесь *r* — некоторая константа суточного роста водорослей.

Разумеется, по-прежнему актуальна проблема поиска ЭУ-параметров (b,c). С использованием схемы адаптации из предыдущего параграфа установлено, что и в данном случае наиболее «притягательными» оказываются коэффициенты b, близкие к экстремальным значениям (минимумы или максимумы) температурной кривой с малым коэффициентом c. Согласно работе [8] это так называемая гипотеза критических значений.

Например, для периодического солевого режима водоема, «похожего» на Таганрогский залив, $S_t = 7 - 3\cos(2\pi t/T)$ найдены два «наиболее притягательных» параметра: b = 4.5 и b = 9.5 при c = 0.5. Они характерны для разных стеногалинных видов — пресноводных синезеленых и морских диатомовых водорослей. Реже возникает пара ЭУ-параметров b = 7.0 при c = 3.5, соответствующая эвригалинной водоросли.

Модификация модели «Адаптация». Обсудим поиск ЭУ-параметров (a,d,b,c), когда на периоди-

ческое изменение температуры и солености накладывается «белый шум» с небольшой дисперсией:

$$\theta_t = 14 - 10\cos(2\pi t/T) + h_{\theta}(t)$$

w $S_t = 7 - 3\cos(2\pi t/T - \phi) + h_{S}(t),$ (5)

где $h_{\theta}(t)$ и $h_{S}(t)$ — случайные величины с равномерным распределением; у обоих нулевое среднее и дисперсии 1 и 1/2 соответственно. Здесь φ возможный временной сдвиг в годовом поведении указанных факторов. Например, при $\varphi = 0$ имеет место синхронная динамика, а при $\varphi = \pi$ противоположное изменение (увеличение одного фактора сопровождается уменьшением другого).

Совместный учет данных факторов на рост водорослей может быть реализован многими способами. Ниже выбрана мультипликативная версия функции роста (Ω):

$$\Omega(\theta, S, a, d, b, c) = R(\theta, a, d) \rho(S, b, c).$$

Иногда среднегодовое значение Ω может оказаться слишком малым, тогда популяция будет вымирать. Для сохранения ее живучести в модели

следует выбирать достаточно большое значение г. Далее полагаем r = 20.

Теперь базовая модель динамики одной популяции водорослей представляется в форме:

$$x_{t+1} = x_t [1 - \alpha + \Omega(\theta_t, S_t, a_t, d_t, b_t, c_t)/(1 + x_t)].$$
(6)

На ее основе построим модифицированную адаптивную конструкцию, в которой наряду с исходной популяцией задано и 16 мутантов со своими параметрами. Кратко ее суть заключается в следующем. Пусть (a_0,d_0,b_0,c_0) – текущие (базовые) параметры исходной популяции. Обозначим параметры мутантов через:

$$a^{-} = a_{0} - \delta_{1}, a^{+} = a_{0} + \delta_{2},$$

$$d^{-} = d_{0} - \eta_{1}, d^{+} = d_{0} + \eta_{2},$$

$$b^{-} = b_{0} - \delta_{3}, b^{+} = b_{0} + \delta_{4},$$

$$c^{-} = c_{0} - \eta_{3}, c^{+} = c_{0} + \eta_{4},$$

(7)

где все δ_i и η_i — положительные числа из малого интервала «вариабельности» (0, Δ). Их можно выбирать случайным образом.

Параметры мутантов представляют собой комбинации данных вариаций от (a^-, d^-, b^-, c^-) до (a^+, d^+, b^+, c^+) . Удобно их обозначить через (a_1, d_1, b_1, c_1) и т.д. вплоть до $(a_{16}, d_{16}, b_{16}, c_{16})$. Теперь модель конкурентно-го сообщества «исходная популяция + мутанты» имеет следующий вид:

$$X_{t+1}^{i} = X_{t}^{i}[1 - \alpha + \Omega(\theta_{t}, S_{t}, a_{i}, d_{i}, b_{i}, c_{i}) / (1 + \Sigma_{t})], \quad (8)$$

где $\Sigma_t = X_t^0 + X_t^1 + X_t^{16}$ и i = 0, 1, ..., 16. Здесь схема адаптации будет аналогична предыдущей, а именно, если при фиксированных коэффициентах в модели (8) выявляется сильный мутант (например, первый), происходит пересчет базовых параметров по формулам:

$$(1-\varepsilon)a_0 + \varepsilon a_1, (1-\varepsilon)d_0 + \varepsilon d_1$$

w $(1-\varepsilon)b_0 + \varepsilon b_1, (1-\varepsilon)c_0 + \varepsilon c_1,$

где скорость микроэволюции є — малый положительный параметр.

После этого согласно формулам (7) строятся коэффициенты мутантов.

Если выявить сильного мутанта не удалось, то производим новую случайную генерацию параметров всех мутантов и т.д.

Отметим, что данная схема адаптации предъявляет более жесткие требования к эволюционной устойчивости: чем больше мутантов, тем труднее исходной популяции выдержать их конкурентное давление. Разумеется, можно задать и другое количество (*m*) мутантов с достаточно



Рис. 3. ЭУ-параметры (*a*,*b*) при синхронном изменении температуры и солености. Структура типа «возрастающий отрезок».

представительным спектром параметров. Тестовые прогнозы продемонстрировали слабую зависимость области ЭУ-параметров от *m*.

Определенную роль играет и величина «вариабельности» Δ . Чем она больше, тем уже множество ЭУ-параметров.

Приведем результаты отдельных тестовых расчетов по данной модели. Во-первых, параметры *d* и *c* (ширина интервала толерантности) оказались малыми величинами. Во-вторых, подозреваем, что все возможные пары ЭУ-параметров *a* и *b* образуются как комбинации (прямое произведение) критических значений температуры и солености. Следовательно, кажется, что таких пар ЭУ-параметров будет не так уж много. Однако неожиданно возникла иная ситуация.

Напомним здесь возможную стратегию расчетов — это задание решетки в пространстве параметров (a,d,b,c). Далее, узлы решетки выбираются в качестве начальных параметров, затем прослеживается их судьба вплоть до достижения ими финальных значений. В результате в четырехмерном пространстве возникает область ЭУ-параметров. Разумеется, такая полная программа исследований требует больших затрат машинного времени.

Поэтому воспользуемся ниже укороченной схема расчетов. Считаем, что старт «второстепенных» параметров (d,c) производится с фиксированных низких значений, например, с 2, а старт начальных «первостепенных» параметров (a,b)происходит из узлов решетки [4,24] [4,10] с шагом 2. Далее прослеживается микроэволюция всех четырех параметров. Приведем основные результаты расчетов.

Синхронное поведение факторов. Формально это равносильно тому, чтобы положить в динамике факторов (5) сдвиг $\varphi = 0$. Оказалось, что все ЭУ-параметры (*a*,*b*) располагаются на возрастающем отрезке (см. рис. 3), соединяющем точки



Рис. 4. ЭУ-параметры (*a*,*b*) при строго асинхронном изменении температуры и солености. Структура типа «убывающий отрезок».

(4,4) и (24,10). При этом финальные параметры *d* и *c* оказались близки к единице.

Строго асинхронное поведение факторов. Здесь в динамике температуры и солености (5) полагаем $\varphi = \pi$. В этом случае ЭУ-параметры образуют убывающий отрезок (см. рис. 4) с вершинами (4,10) и (24,4).

«Ортогональное» поведение факторов. Полагаем $\phi = \pi/2$ – это промежуточный вариант в свете предыдущих экспериментов. Так, на одних временных отрезках данные факторы ведут себя синхронно, а на других – асинхронно. Поэтому неясно, как будет здесь располагаться множество ЭУпараметров. Оказалось, что здесь ЭУ-параметры лежат на некотором овале, вписанном в дискретную решетку начальных значений (см. рис. 5). Вероятно, ЭУ-параметры не заполняют сплошь указанные одномерные структуры на рис. 3–5. Грубо говоря, появление «дыр» неизбежно!

Любопытно, что при $\varphi = 0$ и $\varphi = \pi$ множества ЭУ-параметров являются линейными структурами – отрезками. Кажется «вполне естественным»: при $\varphi = \pi/2$ множество ЭУ-параметров является «полусуммой» антисимметричных отрезков *BO* и *УО*. Возникает парадоксальная ситуация: итог может зависеть от способа усреднения – по вертикали или по горизонтали. Поэтому «естественный» подход приводит к разным построениям и не годится. Теперь не удивительно, что компромиссом оказывается нелинейный объект (овал).

Обсудим данные результаты с точки зрения непрерывной деформации угла φ на участке $I = [0,\pi]$. Путем дополнительных расчетов установлено, что множество ЭУ-параметров подвергается двум «испытаниям»: при росте φ от 0 до $\pi/2$ происходит постепенное «раздувание» отрезка *BO* в овал, а при увеличении φ до π овал медленно сплющивается в отрезок *УО*. В целом данные процессы сопровождаются медленным поворо-



Рис. 5. ЭУ-параметры (*a*,*b*) при «ортогональном» изменении температуры и солености. Структура типа «овал».

том (против часовой стрелки) областей ЭУ-параметров.

Представляет интерес аналогичный поиск ЭУпараметров, когда скорость роста водорослей задается иным образом. Так, весьма популярно следующее задание этой функции (принцип узкого места):

$\Omega(\theta, S, a, d, b, c) = \min\{R(\theta, a, d) \ \rho(S, b, c)\}.$

Расчеты показали, что теперь семейство ЭУпараметров (a,b) похоже на предыдущее, но является куда более «тощим». Так, при синхронном изменении температуры и солености остаются лишь две окрестности точек — (4,4) и (24,10). При асинхронном поведении указанных факторов остаются три окрестности: (4,10), (14,7) и (24,4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе идей эволюционного моделирования предложены новые быстродействующие схемы адаптации параметров популяций. Показано, что эволюционно-устойчивые параметры роста водорослей составляют «тощее» множество, а его геометрическое расположение тесно связано с критическими точками (значениями минимумов и максимумов) динамики факторов среды.

Разумеется, возможна и целесообразна экспериментальная проверка полученных результатов. Так, в проточном культиваторе можно искусственно поддерживать постоянное содержание биогенных веществ и задавать определенный периодический температурный режим. Далее, в этот аквариум можно засеять тот или иной вид водорослей и после длительных наблюдений оценить итоговые интервалы температурной толерантности.

Обнаружено, что в процессе адаптации водорослей существенную роль играет взаимное поведение факторов среды. Здесь могут возникать как

линейные (отрезки), так и нелинейные (овалы) геометрические области ЭУ-параметров.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Публикация подготовлена в рамках реализации Государственного задания ЮНЦ РАН (проект АААА–А18–118122790121-5).

конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. А. М. Бронфман и Е. П. Хлебников, *Азовское море.* Основы реконструкции (Гидрометеоиздат, Л., 1985).
- 2. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Биофизическая динамика продукционных процессов* (ИКИ, Ижевск, 2004).
- 3. А. Б. Медвинский, С. Е. Петровский, И. А. Тихонова и др., Успехи физ. наук 172 (1), 31 (2002).
- 4. V. A. Kostitzin, *Symbios, parazitisme of evolution* (Hermann, Paris, 1934).
- 5. В. Вольтерра, Математическая теория борьбы за существование (Наука, М., 1976).

- 6. J. B. S. Holdane, *The Causes of Evolution* (Longmans, Lond., 1932).
- 7. R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection* (Clarendon Press, Oxford, 1930).
- В. Г. Ильичев, Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах (Физматлит, М., 2009).
- 9. В. Б. Вербицкий, Дис. ... д-ра биол. наук (Институт биологии внутренних вод, Борок, 2012).
- 10. Н. Н. Яковлев, Живое и среда (Наука, Л., 1986).
- 11. Th. Dobzhansky, *Genetics of the Evolutionary Process* (Columbia Univ. Press, N.Y., 1970).
- В. Г. Ильичев и О. А. Ильичева, Биофизика 63 (2), 373 (2018).
- 13. Ю. М. Свирежев и В. П. Пасеков, Основы математической генетики (Наука, М., 1982).
- 14. J. M. Smith, *Evolution and the theory of games* (Cambridge Univ. Press, N.Y., 1982).
- 15. Э. Пианка, Эволюционная экология (Мир, М., 1981).
- Ю. Н. Сергеев, А. А. Колодочка, Х. Д. Круммель и др., Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море (ЛГУ, Л., 1979).
- 17. B. E. Contois, J. Gen. Microbiol. 21, 40 (1959).
- Ю. В. Тютюнов и Л. И. Титова, Журн. общ. биологии 79 (6), 448 (2018).
- 19. W. C. Alle, A. E. Emerson, D. Park, and K. Smith, *Principies of Animalls Ecology* (W. B. Saunders Co, Philadelphia, 1949).
- В. Г. Ильичев, Л. В. Дашкевич и В. В. Кулыгин, Природа, № 8, 54 (2019).
- В. Г. Ильичев, Автоматика и телемеханика, № 11, 115 (1996).
- 22. В. Г. Ильичев, Биофизика 50 (3), 567 (2005).
- В. Г. Ильичев, В. В. Кулыгин и Л. В. Дашкевич, Компьютерные исследования и моделирование 9 (6), 981 (2017).

Hypotheses Concerning Algal Adaptation to Periodic Environmental Factors V.G. Ilyichev* and O.A. Ilyicheva**

*Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, ul. Chekhova 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia

** Don State Technical University, ul. Socialisticheskaya 162, Rostov-on-Don, 344022 Russia

A new ecological-evolutionary model of small-sized algae has been proposed to describe the simultaneous dynamics of variables (population biomass) and parameters representing temperature tolerance limits [a - d, a + d]. In the given periodic temperature regime, the parameters tend to some final, so-called evolutionarily stable values. Calculation results showed that on the plane (a,d) all evolutionarily stable parameters are located in the form of a "rainbow", the farthest points of which correspond to cold-loving (diatomic) and heat-loving (blue-green) algae. Analysis of data relating to algal adaptation to two periodic environmental factors (temperature and salinity) within given ranges of temperature [a - d, a + d] and salinity [b - c, b + c] tolerance is performed. It has been established that the domain of evolutionarily stable parameters in the plane (a,b) depends on the degree of synchronism of environmental factors. In some cases, these parameters lie on a linear segment, and in other cases, their unexpected location on a nonlinear oval is possible.

Keywords: model, adaptation, evolutionarily stable parameters, temperature, salinity