

УДК 577.3

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ОПТИМАЛЬНОСТЬ ПРИЗНАКОВ ОРГАНИЗМА. ВИДОВАЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ КАК ПРОДУКТ ЭВОЛЮЦИИ

© 2022 г. Л.Л. Овсянников*, #

*Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова МЗ РФ
(Сеченовский Университет), ул. Трубецкая, 8/2, Москва, 119991, Россия

#E-mail: tatiana-char@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 24.06.2022 г.

Согласно дарвиновской теории естественного отбора в ходе конкуренции за ресурс выживает наиболее приспособленная популяция. Величины признаков особей выжившей популяции будем называть эволюционно-оптимальными. Строится модель биологического сообщества, состоящего из конкурирующих популяций и растительного ресурса. Модель включала уравнение динамики численности популяции, уравнение энергетического баланса половозрелой особи, уравнения динамики плотности пищевого ресурса. Для определения эволюционно-оптимальных значений признаков Ханиным и Семевским был предложен критерий, согласно которому эволюционно-оптимальные значения признаков доставляют максимум коэффициенту размножения, равному нулю в состоянии равновесия сообщества. Было показано, что существует эквивалентный критерий минимума получаемой особью энергии. С помощью этих критериев продемонстрирован метод определения эволюционно-оптимальных значений веса тела и толщины шерстного покрова особи. Предполагается, что видовая продолжительность жизни, как и другие признаки организма, также является продуктом эволюции. С помощью критерия минимума энергии, получаемой особью, определяется видовая продолжительность жизни как функция внешних факторов и других параметров организма. Полученные результаты были подтверждены численными экспериментами для конкретных значений параметров.

Ключевые слова: эволюционная оптимальность, равновесное состояние, конкуренция популяций, адаптивные признаки, продолжительность жизни.

DOI: 10.31857/S0006302922050210, EDN: JRBZVQ

В современной науке принято считать, что все признаки организмов являются адаптивными в том смысле, что являются результатом естественного отбора. С появлением компьютеров появилась возможность моделировать естественный отбор [1, 2] и определять величины признаков организмов, выживших в ходе отбора. Суть модели естественного отбора, предложенной в данной работе, состоит в следующем. Строится модель динамики простейшего биологического сообщества, состоящего из популяции организмов и пищевого ресурса, потребляемого популяцией. Модель включает уравнение динамики численности популяции, динамики плотности ресурса и уравнение энергетического баланса особи. На основе модели биологического сообщества строится модель конкуренции за ресурс популяций, отличающихся величинами какого-либо признака или со-

вокупности признаков. В результате на больших временных промежутках выживает только одна популяция, другие элиминируются. Значения признаков выжившей популяции будем называть эволюционно-оптимальными. В работах [3–11] было показано, что эволюционно-оптимальные значения признаков удовлетворяют некоторым критериям оптимальности, а в работах [12, 13] приводится обзор критериев оптимальности адаптивных признаков. Мы остановимся на критерии Ханина–Семевского [5, 7, 14], согласно которому совокупность значений признаков победившей популяции доставляет максимум коэффициенту размножения, равному нулю в состоянии равновесия.

В работах [1, 12, 13] представлен обзор экстремальных принципов, позволяющих определять эволюционно-оптимальные значения признаков.

Оказалось, что количество энергии, потребляемое особью выжившей популяции, минималь-

Сокращение: ПОЖ – половозрелый отрезок жизни.

но. В результате был сформулирован критерий минимума потребляемой энергии [15–18], используя который, можно определить эволюционно-оптимальные значения совокупности признаков.

В настоящей работе в качестве адаптивного признака рассматривается видовая продолжительность жизни. В работах [19–21] отмечается, что величина видовой продолжительности жизни является продуктом эволюции. Однако явной формализации этого понятия нет. Используя критерий минимума потребляемой энергии, получаем эволюционно-оптимальное значение видовой продолжительности жизни.

Согласно гомеостатической теории старения [20], причиной старения считается накопление оксидативных повреждений, приводящее к снижению с возрастом гомеостатических способностей организма. Из-за снижения гомеостатической способности доставка кислорода уменьшается, так что энергетический ресурс организма падает. Это ведет к тому, что коэффициент усвоения пищи уменьшается с возрастом. Это ведет к дефициту энергии, расходуемой на жизнедеятельность организма. Дефицит пополняется за счет жировых накоплений. При этом с увеличением возраста вес тела особи сначала растет, затем падает до начального значения P^0 (веса в момент наступления половой зрелости). В этот момент наступает смерть организма, поскольку жировые ткани организма уже исчерпаны, а дальнейшее пополнение энергии должно идти за счет тканей жизненно важных органов.

В работе также вводится коэффициент старения, устанавливающий зависимость коэффициента усвоения пищи от возраста.

КРИТЕРИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ

Рассмотрим простейшее биологическое сообщество, состоящее из популяции плотностью N и пищевого ресурса энергетической плотностью V . Уравнение динамики плотности популяции имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = (f - d)N, \quad (1)$$

где f – плодовитость, d – смертность. Пусть смертность зависит от величины адаптивного признака (например, толщины шерстного покрова для северных животных h) и веса тела P . Эту зависимость аппроксимируем простейшим выражением

$$d = \frac{D_p}{P} + \frac{D_h}{h}, \quad (2)$$

где D_p и D_h – коэффициенты, учитывающие влияние внешних факторов.

Назовем выражение

$$F(f, P, h) = f - \left(\frac{D_p}{P} + \frac{D_h}{h}\right). \quad (3)$$

коэффициентом размножения.

Энергетический баланс организма особи. Питаясь растительной пищей, особь потребляет энергию в количестве

$$G = \frac{V}{N}, \quad (4)$$

где V – плотность энергии.

Полученную энергию организм расходует на следующие виды жизнедеятельности: основной обмен и передвижение (W_0), воспроизводство (W_f), развитие и функционирование адаптивного признака (W_h), привес (W_b). Таким образом, получаем

$$G = W_f + W_0 + W_h + W_b. \quad (5)$$

Напишем формулы, отражающие характер зависимости этих компонентов от различных параметров организма:

$$W_f = cf, W_0 = aP, W_h = Kh, W_b = b \frac{dP}{dt}, \quad (6)$$

где c , a , K и b – коэффициенты пропорциональности.

Предполагаем, что процессы в организме проходят гораздо быстрее, чем изменяется численность популяции. В результате $\frac{dP}{dt} \approx 0$, и как следствие $W_b \approx 0$. Подставив выражения (6) в формулу (5), получаем

$$G = cf + aP + Kh. \quad (6a)$$

Система уравнений (1), (4) и (6a) описывает динамику биологического сообщества. Положение равновесия определяется следующей системой:

$$F(f, P, h) = f - \left(\frac{D_p}{P} + \frac{D_h}{h}\right) = 0, \quad (7a)$$

$$G = cf + aP + Kh, \quad (7б)$$

$$G = \frac{V}{N}. \quad (7в)$$

Используя модель динамики биологического сообщества, составим модель конкуренции популяций, отличающихся значениями адаптивных признаков, которыми являются h и P .

МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Пусть имеется k популяций. N_i – численность популяции с величинами признаков h_i и P_i .

Динамика численности i -й популяции описывается уравнением

$$\frac{dN_i}{dt} = (f_i - d_i)N_i, \quad (8)$$

$$\text{где } d_i = \frac{D_p}{P_i} + \frac{D_h}{h_i}.$$

Уравнение энергетического баланса особи i -й популяции имеет вид

$$G = cf_i + aP_i + Kh_i, \quad (9)$$

где G – количество энергии, получаемой особью с пищей. Оно одинаково для особей всех популяций и определяется выражением

$$G = \frac{V}{\sum N_i}. \quad (10)$$

Система уравнений (8)–(10) имеет k нетривиальных равновесных состояний, в которых численность только одной j -й популяции отлична от нуля. Численности остальных $(k - 1)$ популяций равны нулю.

$$N_j > 0, \quad (11a)$$

$$F_i = f_i - d_j = 0, \text{ если } i = j,$$

$$N_i = 0, \quad (11b)$$

$$F_i = f_i - d_i \neq 0, \text{ если } i \neq j \text{ и } i = \overline{1, k-1},$$

$$G_j = G = cf_j + aP_j + Kh_j, \quad (12)$$

$$N_j = \frac{V}{G}. \quad (13)$$

Равновесие (11) будет асимптотически устойчивым, если выполняется условие $F_i = f_i - d_i < 0$, или

$$F_j = \max(F_1, F_2, \dots, F_k) = 0. \quad (14)$$

Предложенная модель является математической формализацией дарвиновской теории естественного отбора, согласно которой в процессе конкуренции за ресурс выживает наиболее приспособленная популяция. Мерой приспособленности является коэффициент размножения F_j , удовлетворяющий выражению (14).

Это выражение (впервые было получено М.А. Ханиным [14] и Ф.Н. Семевским [7]) будем называть критерием Ханина–Семевского. Используя критерий Ханина–Семевского, можно определить величины совокупности признаков особей популяции, победившей в ходе конкуренции за ресурс. Эти величины будем называть эволюционно-оптимальными. Проиллюстрируем определение эволюционно-оптимальных вели-

чин P и h с помощью критерия Ханина–Семевского.

Составим функцию приспособленности F . Для этого выразим f из формулы (7б) и подставим в формулу (7а). Получаем

$$F(G, P, h) = \frac{G - aP - Kh}{c} - \left(\frac{D_p}{P} + a \frac{D_h}{h} \right). \quad (14a)$$

Из совокупности пар выбираем пару P_i, h_i . Приравняем $F_i = F(P_i, h_i)$ нулю. Отсюда находим:

$$G_i = G(P_i, h_i) = aP_i + Kh_i + c \left(\frac{D_p}{P_i} + \frac{D_h}{h_i} \right).$$

Для остальных $(k - 1)$ пар определяем $F(G_j, P_j, h_j)$, где $j \neq i$. В том случае, если $F(G_j, P_j, h_j) < 0$, пара P_i, h_i будет эволюционно-оптимальной, т.е. популяция особи которой имеют эти значения победит в конкуренции.

Найдем глобальный максимум F . Для этого продифференцируем уравнение (14а) по P и h , Приравняв нулю производные, получаем

$$P^* = \sqrt{\frac{D_p c}{a}}; \quad h^* = \sqrt{\frac{D_h c}{K}}. \quad (15)$$

Приравняв уравнение (14а) нулю и подставив выражения (15), получаем:

$$G^* = 2\sqrt{D_p c a} + 2\sqrt{D_h c K}. \quad (16)$$

Если среди совокупности k популяций со значениями P_i, h_i ($i = 1, 2, \dots, k$) имеется популяция со значениями (P^*, h^*) , то она и победит в конкуренции. Значения признаков выжившей популяции удовлетворяют критерию Ханина–Семевского, поскольку

$$F(G^*, P^*, h^*) = \max F(G^*, P_i, h_i) = 0$$

(величины остальных $(k - 1)$ значений отрицательны).

На числовом примере убедимся, что значения P^* и h^* удовлетворяют критерию Ханина–Семевского.

Пусть $a = 100$ ккал·кг⁻¹·сут⁻¹, $K = 120$ ккал·см⁻¹·сут⁻¹, $c = 91250$ ккал/особь, $D_p = 0.11$ кг·сут⁻¹, $D_h = 0.033$ см·сут⁻¹. В результате по формулам (15) и (16) получаем оптимальную совокупность $P^* = 10$ кг, $h^* = 5$ см, $G^* = 3200$ ккал·сут⁻¹. Подставив эти значения в выражение (14а), получаем $F(G^*, P^*, h^*) = 0$. При любой другой совокупности признаков $F(G^*, P, h) < 0$.

Полученные значения ($P^* = 10$ кг, $h^* = 5$ см) будут эволюционно-оптимальными в том смысле, что популяция с особями, имеющими данную совокупность значений выиграют конкуренцию у

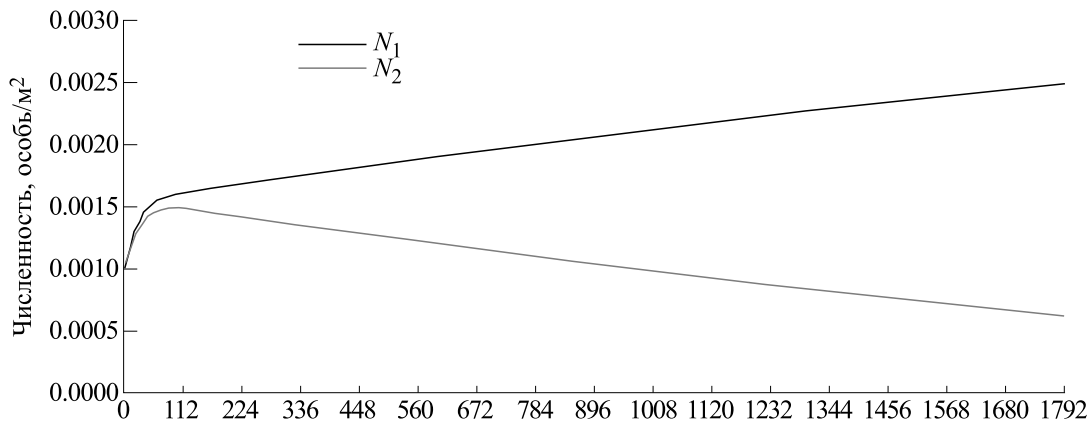


Рис. 1. Динамика конкуренции двух популяций, отличающихся значениями признаков.

популяций с другой совокупностью значений. Продemonстрируем это на модели конкуренции.

**МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ
ДЛЯ ДВУХ ПОПУЛЯЦИЙ**

Имеются две популяции численностями N_1 и N_2 . Модель конкуренции имеет вид:

$$\frac{dN_1}{dt} = (f_1 - (\frac{D_p}{P_1} + \frac{D_h}{h_1}))N_1, \tag{17}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (f_2 - (\frac{D_p}{P_2} + \frac{D_h}{h_2}))N_2, \tag{18}$$

$$G = \frac{V}{N_1 + N_2}, \tag{19}$$

$$G = cf_1 + aP_1 + Kh_1, \tag{20}$$

$$G = cf_2 + aP_2 + Kh_2. \tag{21}$$

Проведем численные расчеты для конкретных значений параметров. Используем следующие начальные условия: $N_1(0) = N_2(0) = 0.001$ особей·м⁻², $V = 8$ ккал·м⁻²·сут⁻¹; значения признаков: $P_1 = P^* = 10$ кг, $h_1 = h^* = 5$ см, $P_2 = 8$ кг, $h_2 = 6$ см.

Результаты расчетов приведены на рис. 1. Видно, что выживает первая, наиболее приспособленная популяция, то есть та, которая удовлетворяет критерию Ханина–Семевского ($F(3200,10,5) = 0$, а $F(3200,8,6) = -0.00084$).

**КРИТЕРИЙ МИНИМУМА ПОЛУЧЕННОЙ
ЭНЕРГИИ**

В работах [15–18] показано, что эволюционно-оптимальные значения совокупности признаков

можно получить, используя критерий минимума получаемой энергии. Для этого из уравнения (7а) выразим f и подставим в формулу (7б). Получаем

$$G(P,h) = c(\frac{D_p}{P} + \frac{D_h}{h}) + aP + Kh. \tag{22}$$

Обозначим $G_i = G(P_i, h_i)$. Каждой паре значений (P_i, h_i) соответствует величина G_i . Согласно критерию минимума потребляемой энергии, в конкуренции побеждает популяция с такими значениями признаков, которые доставляют минимум потребляемой энергии G .

$$G^* = G(P^*, h^*) = \min G(P_i, h_i).$$

Алгоритм определения эволюционно-оптимальных значений пар (P_i, h_i) следующий: 1) для каждой пары значений (P_i, h_i) вычислить по формуле (22) величину G_i ; 2) выбрать пару, которой соответствует минимальное значение G .

Найдем значения признаков, доставляющих глобальный минимум функции G . Продифференцируем уравнение (22) по P и h . Приравняв нулю производные, получаем

$$P^* = \sqrt{\frac{D_p c}{a}}, h^* = \sqrt{\frac{D_h c}{K}}. \tag{23}$$

Соответствующее значение функции будет равно

$$G^* = G(P^*, h^*) = 2\sqrt{D_p c a} + 2\sqrt{D_h c K}. \tag{24}$$

Нетрудно убедиться, что $G^* = G(P^*, h^*) = \min G(P, h)$.

Как видно, эволюционно-оптимальные значения, полученные из критериев Ханина–Семевского (формула (15)) и энергетического (формула (23)), совпадают.

Убедимся в том, что значения признаков победившей популяции удовлетворяют критерию минимума потребляемой энергии. Для этого сравним $G_1 = G(P_1, h_1)$ и $G_2 = G(P_2, h_2)$. По формуле (4.1) получаем $G_1 = 3200 \text{ ккал} \cdot \text{сут}^{-1}$; $G_2 = 3276,5 \text{ ккал} \cdot \text{сут}^{-1}$. Как видим, количество потребляемой энергии у победившей популяции меньше.

Хотя оба представленных критерия эквивалентны, энергетический критерий более простой в понимании и использовании. В дальнейшем при определении эволюционно-оптимальных значений признаков организмов будем использовать энергетический критерий.

Эволюционно-оптимальное значение видовой продолжительности жизни. Естественно предположить, что видовая продолжительность жизни является таким же продуктом эволюции, как и структурно-функциональные признаки организма.

Применим вышеизложенную теорию для определения эволюционно-оптимального значения видовой продолжительности жизни.

Введем обозначения: T_M – промежуток от рождения до смерти. Его назовем *полной продолжительностью жизни*; t_0 – возраст наступления половой зрелости; $T = T_M - t_0$ – половозрелый отрезок жизни.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ОРГАНИЗМА

В ареале произрастает растительность, которая служит пищей для популяции животных. В результате особи популяции получают энергию, которую расходуют на различные виды жизнедеятельности: основной обмен, передвижение, репродукцию, привес. Рассмотрим все компоненты, входящие в уравнение энергетического баланса.

Энергия, получаемая особью. Пусть V – плотность растительности, производимой в экосистеме в единицу времени. N – плотность численности популяции; q – удельная калорийность пищи. Количество энергии, потребляемое одной особью, составляет

$$G = \frac{V}{N} q. \quad (25)$$

Но не вся потребленная с пищей энергия усваивается организмом особи. Количество усвоенной особью энергии определяется выражением

$$G_p = G\phi, \quad (25a)$$

где ϕ – коэффициент усвоения пищевой энергии.

Влияние старения на коэффициент усвоения. Согласно гомеостатической теории старения

[20], едва ли не единственной причиной старения считается накопление оксидативных повреждений [22, 23], приводящее к снижению гомеостатических способностей организма с возрастом. Из-за снижения гомеостатической способности доставка кислорода уменьшается, так что энергетический ресурс организма падает. Поскольку расход энергии измеряется в кислородном эквиваленте, а количество кислорода в клетках организма падает с возрастом, то коэффициент усвоения пищевой энергии также уменьшается с возрастом. Эту зависимость будем аппроксимировать выражением

$$\phi = 1 - m\tau, \quad (26)$$

где τ – возраст взрослой особи ($\tau \in [0, T_M - t_0]$), t_0 – возраст наступления половой зрелости; T_M – полная продолжительность жизни; m – коэффициент старения. Предполагаем, что старение начинается с возраста наступления половой зрелости.

Подставив выражение (26) в формулу (25), получаем количество энергии, содержащееся в полученной пище:

$$G_p = \frac{V}{N} q\phi, \quad (27)$$

Для особи возраста T_M выражение (27) запишем в виде

$$G_p(T) = G(1 - mT), \quad (27a)$$

где $T = T_M - t_0$ – половозрелый отрезок жизни особи, $G = \frac{V}{N} q$.

Расход энергии на воспроизводство. Очевидно, что энергозатраты на воспроизводство пропорциональны плодовитости f и определяются выражением

$$W_f = cf, \quad (28)$$

где c – коэффициент пропорциональности, соответствующий энергии, затрачиваемой родителем на выкармливание одного потомка.

Затраты энергии на основной обмен и передвижение. Эти затраты определим известным выражением [24]:

$$W_0 = aP\gamma, \quad (29)$$

где P – масса тела. В дальнейшем упрощенно полагаем $\gamma = 1$.

Энергозатраты на привес. Данные затраты будем определять выражением

$$W_b = b \frac{dP}{d\tau}, \quad (30)$$

где b – удельная калорийность тела особи.

В результате уравнение энергетического баланса особи возраста τ примет вид

$$G_p = W_f + W_0 + W_b \quad (31)$$

или

$$G(1 - m\tau) = cf + aP + b \frac{dP}{d\tau}. \quad (31a)$$

Масса тела особи возраста T_M , как будет показано, равна P_0 , т.е. массе особи возраста t_0 . Перепишем уравнение энергетического баланса (31a) для особи возраста T_M :

$$G(1 - mT) = cf + aP_0 + b \frac{dP(T)}{dT}. \quad (32)$$

ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Предлагается аналитическая модель сообщества, учитывающая возрастную структуру популяции.

Пусть $n(\tau, t)$ – плотность численности популяции, т.е. численность особей возраста τ в момент времени t . Число особей в интервале возраста от t_1 до t_2 определяется выражением

$$N(t) = \int_{t_1}^{t_2} n(\tau, t) d\tau. \quad (33a)$$

Уравнение динамики плотности численности популяции представим известным уравнением Лотки [25].

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial \tau} = -d(\tau, t)n, \quad (33)$$

где $d(\tau, t)$ – смертность.

Граничное условие

$$n(0, t) = \int_{t_0}^{T_M} f(\tau)n(\tau, t) d\tau \quad (34)$$

определяет количество новорожденных в момент времени t . Здесь $f(\tau)$ – плодовитость (количество потомков, произведенных особью возраста τ), t_0 – возраст наступления половой зрелости, T_M – полная продолжительность жизни особи.

Смертность зависит от ряда причин: 1) внешние факторы определяются климатом, наличием хищников и паразитов; 2) внутренние факторы обусловлены физиологическим состоянием организма; 3) приспособляясь к условиям внешней среды, организм развивает адаптивные признаки \vec{a} , величина этих признаков также оказывает влияние на смертность. Таким образом, смерт-

ность зависит от следующих параметров: \vec{D} – учитывают постоянные факторы среды, $\vec{\beta}$ – учитывают физиологическое состояние организма, \vec{a} – адаптивные признаки. Тогда

$$d = d(\vec{D}, \vec{\beta}, \vec{a}). \quad (35)$$

В равновесии уравнение (33) принимает вид

$$\frac{dn}{d\tau} = -d(\tau)n \quad (36)$$

с начальным условием

$$n(0) = \int_{t_0}^{T_M} n(\tau)f(\tau)d\tau. \quad (37)$$

Решение уравнения (36) имеет вид

$$n(\tau) = n_0 \exp\left(-\int_0^{\tau} d(x)dx\right), \quad (38)$$

где $n_0 = n(0)$ – численность новорожденных. Подставив выражение (38) в уравнение (37), получаем

$$n_0 = n_0 \int_{t_0}^{T_M} f(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d(x)dx\right) d\tau. \quad (39)$$

Сократив обе части на $n_0 \neq 0$, получаем

$$\int_{t_0}^{T_M} f(\tau) \exp\left(-\int_0^{\tau} d(x)dx\right) d\tau - 1 = 0. \quad (40)$$

Уравнение (6.8) устанавливает связь между смертностью d и плодовитостью f в равновесном состоянии сообщества.

Динамика популяции, состоящей из двух возрастных групп – ювенильной и половозрелой. Ювенильные особи. Возраст: от момента рождения до возраста наступления половой зрелости t_0 ($\tau \in [0, t_0]$). Упрощенно полагаем, что ювенильные особи потребляют энергию только с молоком матери.

Плодовитость ювенильных особей равна нулю.

Смертность ювенилов d_U обусловлена внешними факторами и зависит от возраста.

Половозрелые особи. Возраст: $\tau \in [t_0, T_M]$, где T_M – продолжительность жизни особи (от рождения до смерти).

Плодовитость: упрощенно будем полагать, что плодовитость f постоянна во всех возрастах.

Смертность: упрощенно полагаем, что смертность половозрелых особей d_M обусловлена

внешними факторами и не зависит от возраста ($d_M = \text{const}$).

В результате численность новорожденных определяем формулой

$$n_0 = f \int_{t_0}^{T_M} n(\tau) d\tau, \quad (41)$$

где $n(\tau)$ — плотность численности половозрелых особей. Она определяется выражением

$$n(\tau) = n(t_0) \exp(-d_M \tau). \quad (42)$$

Плотность численности половозрелых особей в возрасте t_0 — $n(t_0)$ — определяется выражением

$$n(t_0) = n_0 \int_0^{t_0} \exp(-d_u \tau) d\tau, \quad (43)$$

где d_u — ювенильная смертность.

Обозначим через w выживаемость новорожденных:

$$w = \int_0^{t_0} \exp(-d_u \tau) d\tau. \quad (44)$$

Подставив выражение (44) в выражение (43), получаем

$$n(t_0) = n_0 w. \quad (45)$$

Подставим выражения (42) и (45) в формулу (41). Получаем

$$n_0 = f n_0 w \int_{t_0}^{T_M} \exp(-d_M \tau) d\tau. \quad (46)$$

Сократив обе части формулы (46) на $n_0 \neq 0$ и проинтегрировав, получаем

$$f w \frac{\exp(-d_M t_0) - \exp(-d_M T_M)}{d_M} = 1. \quad (47)$$

В том случае, если внешняя смертность равна нулю ($d_M = 0$), особи гибнут только от старости, дожив до предельного возраста T_M . Поскольку

$$\lim_{d_M \rightarrow 0} \frac{\exp(-d_M t_0) - \exp(-d_M T_M)}{d_M} = T_M - t_0,$$

получаем

$$f w (T_M - t_0) = 1. \quad (48)$$

Так как

$$T = T_M - t_0, \quad (49)$$

то подставив выражение (49) в уравнение (48), получаем

$$f = \frac{1}{wT}. \quad (50)$$

Формула (50) связывает плодовитость с длительностью половозрелого периода жизни особи и соответствует понятию сопряженности. Согласно этому понятию, высокая плодовитость

обуславливает высокую смертность и как следствие низкую продолжительность жизни. И наоборот, высокая продолжительность жизни обуславливает низкую плодовитость.

В природе наблюдаются виды с практически нулевой взрослой смертностью. При этом они имеют высокую продолжительность жизни. Например, калифорнийский кондор живет довольно долго (примерно 60 лет) и при этом имеет очень низкую плодовитость (один потомок за два года).

Если предположить, что смертность соответствует величине $d = \frac{1}{wT}$, то динамику плотности численности взрослых особей популяции можно представить выражением

$$\frac{dN}{dt} = (f - \frac{1}{wT})N.$$

В состоянии равновесия справедливо выражение (50). Подставив это выражение в формулу (31a), получаем дифференциальное уравнение динамики массы половозрелой особи в равновесном состоянии биологического сообщества:

$$G(1 - m\tau) = \frac{c}{wT} + aP + b \frac{dP}{d\tau} \quad (50a)$$

с начальным условием $P(0) = P_0$.

Это уравнение имеет аналитическое решение, которое приводим ниже. Обозначим $K = (G - \frac{c}{wT})/b$; $r = \frac{Gm}{b}$; $g = \frac{a}{b}$.

Получаем:

$$P(\tau) = (K + \frac{r}{g} - r\tau)/g + (P_0 - (K + \frac{r}{g})/g) \exp(-g\tau). \quad (51)$$

Продemonстрируем решение на конкретном примере.

Пусть значения параметров будут равны: $c = 585$ ккал, $b = 600$ ккал·кг⁻¹, $a = 100$ ккал·кг⁻¹·сут⁻¹, $P_0 = 1,4$ кг, $T = 25$ сут, $w = 1$, $G = 204$ ккал·сут⁻¹, $m = 0,01$ сут⁻¹. На рис. 2 изображен график зависимости массы особи от возраста τ для данных значений параметров.

Как видно из графика, сначала масса возрастает, достигая максимального значения в возрасте 7 суток. Это объясняется тем, что избыток массы образуется за счет образовавшихся жировых тканей организма. Затем масса снижается, поскольку полезная энергия, получаемая особью, уменьшается, и недостаток ее покрывается не только энергией, получаемой с пищей, но и за счет образовавшихся жировых тканей. Наконец, наступает

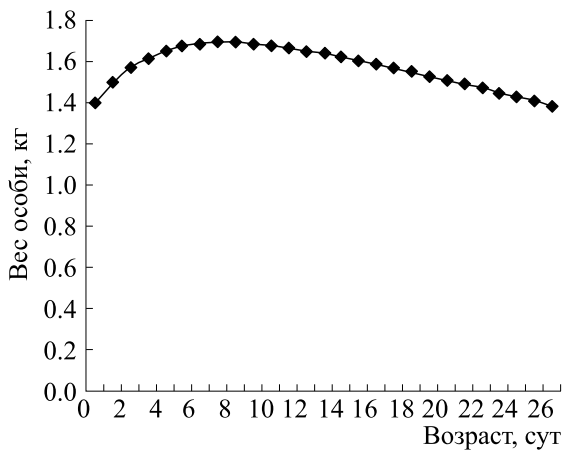


Рис. 2. Зависимость веса тела взрослой особи от ее возраста.

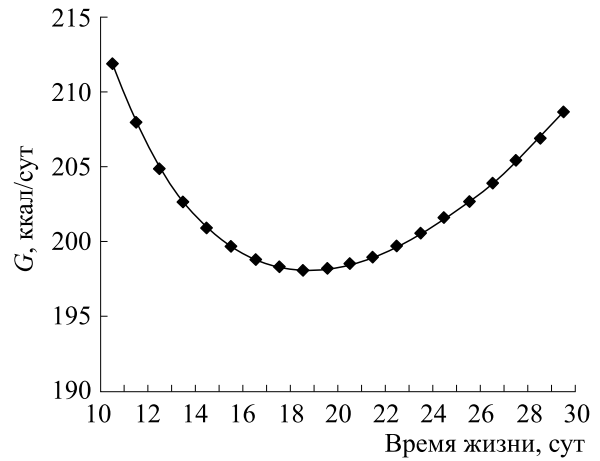


Рис. 3. Зависимость потребляемой энергии от продолжительности жизни особей популяции.

возраст T_M . В этом возрасте масса тела становится равным начальной массе P_0 . Запас жира исчерпан, и особь погибает, поскольку необходимая энергия будет пополняться за счет тканей жизненно важных органов.

Оптимальная величина продолжительности зрелого периода жизни T , при которой потребляемая энергия минимальна, является, согласно энергетическому критерию, также эволюционно-оптимальной величиной.

Уравнение (51) для особи возраста T_M примет вид

$$P_0 = (K + \frac{r}{g} - rT)/g + (P_0 - (K + \frac{r}{g})/g)\exp(-gT). \quad (51a)$$

Откуда получаем количество энергии, потребляемое каждой особью популяций в конце жизни (оно одинаково для взрослых особей любого возраста).

$$G(T) = \frac{aP_0 + c/(wT)}{1 + m/g - mT/(1 - \exp(-gT))}. \quad (52)$$

На рис. 3 изображен график зависимости потребляемой особью энергии от половозрелого периода жизни T .

Из рис. 3 видно, что при $T^* = 18$, $G^* = \min(G) = 198.1$. Это значит, что имеется оптимальная продолжительность жизни, при которой энергия, потребляемая особью минимальна.

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

Уравнения динамики экосистемы представим в виде

$$\frac{dN}{dt} = (f - \frac{1}{wT})N, \quad (53a)$$

$$G = V_q/N, \quad (53б)$$

$$f = (G(1 - mT) - aP_0 - b \frac{dP(T)}{d\tau})/c, \quad (53в)$$

где N – плотность численности взрослых особей; $V_q = Vq$ (V – плотность пищевого ресурса, q – удельная калорийность ресурса).

В итоге получаем следующий алгоритм расчета биологического сообщества.

Шаг 1. Задаем начальные значения N_0 и f_0 . Решая численно дифференциальное уравнение (53а), получаем численность популяции на следующем (первом) временном шаге N_1 .

Шаг 2. Из уравнения (53б) находим G_1 .

Шаг 3. По формуле (53в) находим значение плодовитости f_1 на следующем временном слое. Переходим на шаг 1 и т.д.

Равновесные значения переменных сообщества имеют вид

$$\bar{f} = 1/(wT), \quad (54a)$$

$$G(T) = \frac{aP_0 + c/(wT)}{1 + m/g - mT/(1 - \exp(-gT))}, \quad (54б)$$

$$\bar{N} = V_q/\bar{G}. \quad (54в)$$

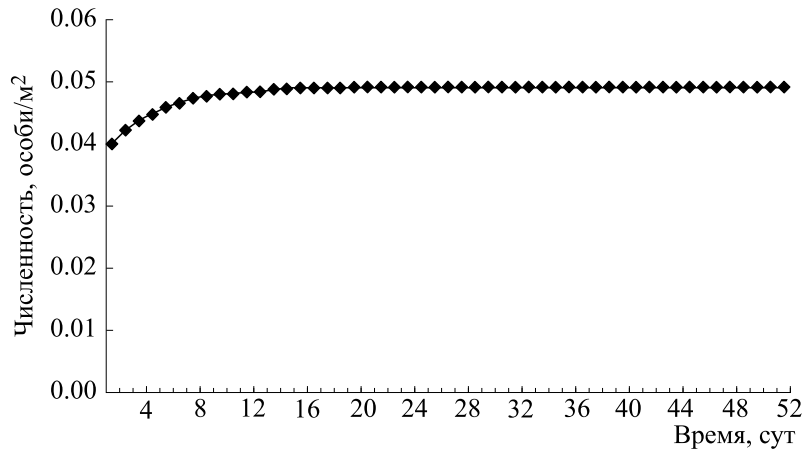


Рис. 4. Динамика численности популяции.

Продемонстрируем расчет динамики экосистемы на конкретном примере

Для этого решим систему уравнений (53) для конкретных значений параметров.

Пусть $N_0 = 0.04$ особь·м⁻² и $V_q = 11.2$ ккал·м⁻²·сут⁻¹. Для $T = 25$ сут мы получили энергию привеса $W_b(25) = -11.76$ ккал·сут⁻¹ и основного обмена $W_0(25) = W_0(0) = 140$ ккал·сут⁻¹.

На рис. 4 изображена динамика численности популяции. Как видим, численность стремится к величине $\bar{N} = 0.055$ особь·м⁻². Как показали расчеты, $f \rightarrow \bar{f} = 0.04$ сут⁻¹, $G \rightarrow \bar{G} = 202.7$ ккал·сут⁻¹.

Из графика на рис. 4 видно, что плотность численности стремится к равновесному состоянию, полученному из решения системы (53).

МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ С РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ЖИЗНИ

Используя модель динамики биологического сообщества, построим модель конкуренции популяций с различной продолжительностью половозрелого отрезка жизни (ПОЖ). Покажем, что в соответствии с энергетическим критерием эволюционной оптимальности в конкуренции побеждает популяция с оптимальной продолжительностью жизни (доставляющей минимум потребляемой энергии). Напишем уравнения биологического сообщества, содержащего популяции с различными значениями ПОЖ.

Динамика численностей популяций:

$$\frac{dN_i}{dt} = (f_i - \frac{1}{T_i})N_i \quad (55)$$

Количество энергии, получаемое одной взрослой особью:

$$G = \frac{V_q}{\sum N_i} \quad (356)$$

Плодовитость особи i -й популяции получаем из выражений (54):

$$f_i = (G(1 + \frac{m}{g} - \frac{mT_i}{1 - \exp(-gT_i)}) - W_0)/c, \quad (57)$$

где W_0 — энергозатраты на основной обмен и передвижение особи в возрасте T_i . Они определяются формулой

$$W_0 = aP_0. \quad (58)$$

Рассмотрим три популяции со следующими значениями продолжительности жизни: $T_1 = 12$ сут, $T_2 = T^* = 18$ сут, $T_3 = 25$ сут. Этим величинам соответствуют следующие равновесные значения потребляемой энергии: $G(T_1) = 204.9$ ккал·сут⁻¹, $G(T_2) = 198.2$ ккал·сут⁻¹; $G(T_3) = 202.7$ ккал·сут⁻¹ и привесов: $Wb_1 = -8.4$ ккал·сут⁻¹, $Wb_2 = -10.0$ ккал·сут⁻¹; $Wb_3 = -11.4$ ккал·сут⁻¹.

Как видим, минимальное значение потребляемой энергии имеет популяция с продолжительностью жизни $T_2 = 18$ сут.

Для заданных значений продолжительности жизни и представленных значениях параметров решаем систему уравнений (55)–(57). Выберем следующие начальные условия: $N_1(0) = N_2(0) = N_3(0) = 0.013$ особь·м⁻².

На рис. 5 представлено решение этой системы. Из графика видим, что в соответствии с энергетическим критерием эволюционной оптимальности в конкуренции побеждает популяция с оптимальным значением адаптивного признака (в

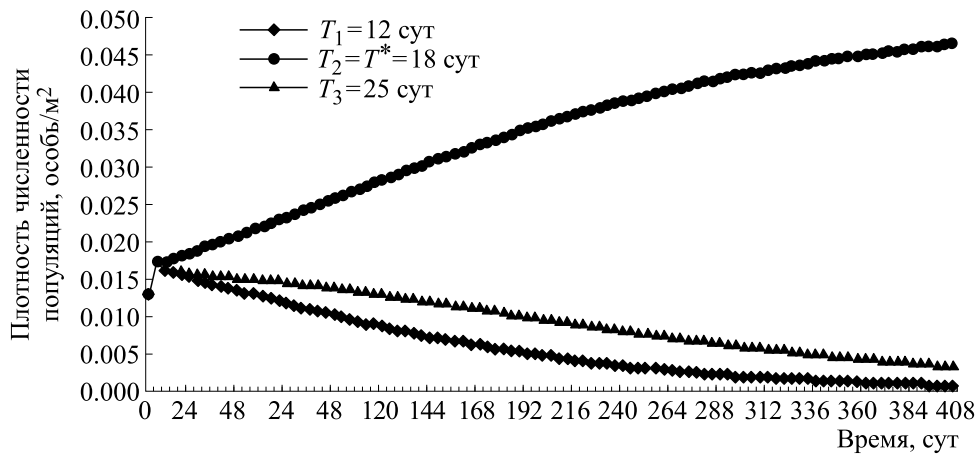


Рис. 5. Динамика численности конкурирующих популяций с разными значениями ПОЖ.

данном случае продолжительности жизни). При этом получаемая особью энергия минимальна.

Из графика видно, что выживает популяция особи которой имеют оптимальную продолжительность жизни $T^* = 18$ сут. Численности других популяций стремятся к нулю.

**УПРОЩЕННАЯ ФОРМУЛА
ЭВОЛЮЦИОННО-ОПТИМАЛЬНОГО
ЗНАЧЕНИЯ ПОЛОВОЗРЕЛОГО
ОТРЕЗКА ЖИЗНИ**

Напишем уравнение энергетического баланса взрослой особи возраста T в равновесном состоянии экосистемы:

$$G(1 - mT) = W_f(T) + W_0(T) + W_b(T), \quad (59)$$

где $W_f(T) = \frac{c}{wT}$, $W_0(T) = aP_0$, $W_b(T) = b \frac{dP(T)}{dt}$,
или

$$G(1 - mT) = \frac{c}{wT} + W_0(T) + b \frac{dP(T)}{dt}. \quad (60)$$

Как видим, расчеты для возраста T показывают, что энергозатраты на привес много меньше энергозатрат на основной обмен и передвижение ($W_b(T) \ll W_0(T)$). В результате полагаем $W_b(T) \approx 0$. Перепишем уравнение (60) в виде

$$G(1 - mT) \approx \frac{c}{wT} + W_0. \quad (61)$$

Отсюда количество полученной энергии будет равно

$$G \approx \left(\frac{c}{wT} + W_0 \right) / (1 - mT). \quad (61a)$$

Далее находим оптимальное T^* , доставляющее минимум G .

Продифференцировав уравнение (61a) по T и приравняв производную нулю, получаем

$$T^* = \frac{c}{wW_0} \left(\sqrt{1 + \frac{wW_0}{cm}} - 1 \right), \quad (62)$$

где $W_0 = aP_0$.

Эволюционно-оптимальная величина ПОЖ, полученная по упрощенной формуле $T^* = 16.7$ сут. Достоинством формулы (62) по сравнению с алгоритмом определения оптимума T численным методом в том, что выявлена явная зависимость видового ПОЖ от параметров организма.

ВЫВОДЫ

1. Показано, что величины признаков организма являются продуктами эволюции и при этом удовлетворяют критерию эволюционной оптимальности Ханина–Семевского.
2. Определено существование эквивалентного критерия, критерия минимума потребляемой энергии, позволяющего более простым способом определять эволюционно-оптимальные значения адаптивных признаков организма.
3. В уравнении энергетического баланса организма учитывался тот факт, что коэффициент усвоения пищевой энергии уменьшается с возрастом пропорционально коэффициенту старения, который обусловлен накоплением окислительных повреждений клеток с возрастом.
4. Определена динамика веса тела взрослой особи от возраста, согласно которой, вес вначале растет до определенной величины, затем падает до первоначального значения. В этот момент происходит смерть организма.
5. Из системы уравнений равновесного состояния сообщества определяется зависимость потребляемой энергии от продолжительности жизни.
6. Используя критерий минимума потребляемой энергии, получаем эволюционно-оптимальную величину видового ПОЖ.

7. Справедливость предложенной теории подтверждалась моделью конкуренции за ресурс популяций с различными значениями видового ПОЖ. В процессе конкуренции выживала популяция с ПОЖ, доставляющим минимум потребляемой энергии.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет 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. П. Левич, *Искусство и метод в моделировании систем* (Москва–Ижевск, 2012).
2. А. В. Марков и Е. Б. Наймарк, *Количественные закономерности макроэволюции* (Геос, М., 1998).
3. Н. В. Волосова, Математические структуры и моделирование, **2** (38), 27 (2016).
4. Г. Ф. Гаузе, *The struggle for existence* (Hafner, New York, 1934).
5. И. Ф. Образцов и М. А. Ханин, *Оптимальные биомеханические системы* (Медицина, М., 1989).
6. Р. Розен, *Принцип оптимальности в биологии* (Мир, М., 1969).
7. Ф. Н. Семевский и С. М. Семенов, *Математическое моделирование экологических процессов* (Гидрометеиздат, Л., 1982).
8. А. Т. Терехин и Е. В. Будилова, Журн. общ. биологии, **62** (1), 286 (2001).
9. E. L. Charnov, *Life history invariants. Some exploration of sinnetry in evolutionary ecology* (Univ. Press, Oxford, 1993).
10. J. Kozlovski and J. Weiner, Amer. Nat., **149** (1), 423 (1997).
11. R. E. Ulanowicz, Ecol. Model., **220** (16), 1886 (2009).
12. П. В. Фурсова, Л. П. Левич и И. Л. Алексеев, Успехи соврем. биологии, **123** (2), 115(2003).
13. И. В. Волвенко, Биофизика, **57** (3), 476 (2012).
14. М. А. Ханин, Н. Л. Дорфман, И. Б. Бухаров и В. Г. Левадный, *Экстремальные принципы в биологии и физиологии* (Наука, М., 1978).
15. Л. Л. Овсянников и В. П. Пасекон, Журн. общ. биологии, **51** (5), 709(1990).
16. Л. Л. Овсянников и М. И. Шпитонков, Биофизика, **65** (1), 1171(2020).
17. Л. Л. Овсянников и Ю. М. Свиричев, Журн. общ. биологии, **14** (5), 621(1983).
18. Л. Л. Овсянников, Тр. Института системного анализа РАН, **69** (2), 78(2019).
19. Л. А. Гаврилов и Н. С. Гаврилова, *Биология продолжительности жизни* (Наука, М., 1991).
20. В. И. Новосельцев, Ж. А. Новосельцева и А. Н. Яшин, Успехи геронтологии, **12**, 149 (2003).
21. В. П. Скулачев, *Жизнь без старости*. <https://www.atpsyntase.info/Gero/ZhBS-2013.pdf>
22. В. К. Кольтовер, Успехи соврем. биологии, **96**, 85 (1983)
23. D. Harman, Exp. Gerontol., **33**, 95(1998)
24. M. Kleiber, Higaridia, **6**, 315 (1932).
25. A. J. Lotka, *Elements of Mathematical Biology* (Williams and Wilkins, Baltimore, 1925).

The Evolutionary Optimality of the Body's Features. Species Life Span as a Product of Evolution

L.L. Ovsyannikov*

*Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), Trubetskaya ul. 8/2, Moscow, 119991 Russia

According to Darwin's theory of natural selection, the fittest population can survive in competition for resources. The values of the traits of the fittest are referred to as evolutionarily optimal trait values. A model of a biological community that consists of populations that compete to get a hold of plant resources is being built. The model included the equation of population dynamics, the equation of the energy balance of a mature individual, the equations of the dynamics of the density of a food resource. To determine the evolutionarily optimal values of traits, Khanin and Semevsky proposed a criterion according to which the evolutionarily optimal values of traits deliver the maximum to the reproduction coefficient equal to zero in the equilibrium state of the community. It was shown that there is an equivalent criterion for the minimum energy received by an individual. Using these criteria, a method for determining the evolutionarily optimal values of body weight and the thickness of the coat of species was demonstrated. It is assumed that the species life span, like other traits of the organism, is also a product of evolution. Using the criterion of the minimum energy received by an individual, the specific life span is determined as a function of external factors and other parameters of the organism. The results obtained were confirmed by numerical experiments for specific parameter values.

Keywords: evolutionary optimality, equilibrium state, competition between populations, adaptive traits, life span