

## КЛАССИФИКАЦИЯ АДАПТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ И ВЫВОД КРИТЕРИЕВ ИХ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ

© 2020 г. Л.Л. Овсянников\*, М.И. Шпитонков\*, \*\*

\*Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова МЗ РФ, 119991, Москва, Трубецкая ул., 8/2

E-mail: tatiana-char@yandex.ru

\*\*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» РАН, 119333, Москва, ул. Вавилова, 44/2

E-mail: mixash@bk.ru

Поступила в редакцию 01.07.2019 г.

После доработки 12.08.2020 г.

Принята к публикации 14.08.2020 г.

Предложена математическая модель динамики биологического сообщества, которая представляет собой систему уравнений, описывающих динамику переменных экосистемы — плотность численности популяции; вес тела половозрелых особей; плотность энергии, получаемой особью с пищей, — и учитывает возрастную структуру популяции потребителя. С использованием результатов по конкуренции, полученных для точечных моделей другими исследователями, получены алгоритмы определения эволюционно оптимальных значений адаптивных признаков половозрелых особей популяции. Показано, что в ходе конкуренции за пищевой ресурс популяций, отличающихся между собой величинами набора признаков, выживает только одна с набором признаков, обеспечивающим максимум функции размножения, что соответствует общему критерию эволюционной оптимальности. Проведена классификация признаков по типам, показано, что каждому типу соответствует свой критерий эволюционной оптимальности. Предложены простые алгоритмы поиска эволюционно оптимальных значений различных адаптивных признаков и веса тела, определено оптимальное распределение энергозатрат на все виды жизнедеятельности организма. Численным экспериментом проиллюстрирована эволюционная оптимальность этих признаков.

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

DOI: 10.31857/S0006302920060174

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. 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). Среди наиболее известных публикаций, посвященных определению оптимальных значений адаптивных признаков в свете дарвиновской теории естественного отбора, можно отметить работы [1–13].

В работе [14] сформулирован принцип оптимальной конструкции, согласно которому оптимальные в смысле естественного отбора значения

признаков являются оптимальными и в обычном смысле, а именно, представляют экстремум для некоторых оценочных функций. Эти оценочные функции составляют суть критериев эволюционной оптимальности адаптивных признаков. В обзорных работах [13, 15, 16] 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, которым оптимальные значения адаптивных признаков доставляют экстремумы. При этом зачастую ошибочно утверждалось, что найденные оптимальные значения являются продуктом эволюции. Наиболее популярным оказался *энергетический критерий*, суть которого в том, что адаптивный признак имеет такое ЭОЗ, при котором энергозатраты на его создание и функционирование минимальны. Среди наиболее известных публикаций, посвященных энерге-

Сокращение: ЭОЗ — эволюционно оптимальные значения.

тическому критерию, можно выделить работы [2–8, 12].

Согласно дарвиновской теории эволюции, а также 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 доставляют экстремум некоторым целевым функциям [1–3, 5–13, 17].

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 установлению связи между критериями оптимальности и соответствия этих критериев теории эволюции (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*, впервые сформулированного в работах [4, 6, 8]. Предложен алгоритм поиска ЭОЗ адаптивного признака вкуче с весом тела организма.

На адаптивных признаках конкретных популяций животных (например, толщине шерстного покрова лис Аляски и скорости плавания пелагических рыб) показана справедливость изложенной в работе теории.

## 1. ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМЫ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ ПОПУЛЯЦИИ (МОДЕЛЬ ЛЕСЛИ)

Рассмотрим простейший биоценоз, включающий популяцию организмов. Энергия в количестве  $V$  поступает в биоценоз в виде корма. Пусть  $t_0$  – возраст наступления половой зрелости,  $T$  – средняя продолжительность жизни особей. Особи возраста  $\tau$ , где  $\tau \in [0; t_0]$ , назовем ювенильными, особи возраста  $t$ , где  $t \in (t_0; T]$ , – взрослыми. В результате имеем  $t_0$  ювенильных когорт и  $T - t_0$  взрослых.

Динамику численности популяции опишем следующей системой:

$$\mathbf{n}^{(i+1)} = A(f^{(i)}) \cdot \mathbf{n}^{(i)}, \quad (1.1)$$

где  $A(f^{(i)})$  – матрица Лесли, имеющая вид

$$A(f) = \begin{pmatrix} 0.0.f.f.f.f.f \\ \sigma_1 0.0.0.0..0.0 \\ 0.\sigma_2.0.0.0..0.0 \\ 0.0..s.0.0..0.0 \\ 0.0.0..s.0..0.0 \\ 0.0.0.0..s.0.0 \\ 0.0.0.0.0..s..0 \end{pmatrix}; \mathbf{n}^{(i)} = \begin{pmatrix} n_1^{(i)} \\ n_2^{(i)} \\ n_3^{(i)} \\ n_4^{(i)} \\ n_5^{(i)} \\ n_6^{(i)} \\ n_7^{(i)} \end{pmatrix},$$

где  $t_0 = 2$ ;  $T = 7$ ;  $f$  – плодовитость особей половозрелых когорт (одинакова для всех когорт),  $n_j^{(i)}$  – численность  $j$ -й возрастной когорты ( $j = t_0 + 1, \dots, T$ ) в  $i$ -й момент времени;  $\sigma_j$  – выживаемость ювенильных когорт. Общая выживаемость потомков выражается формулой  $w = \prod_1^{t_0} \sigma_i$

$s_j$  – выживаемость особей взрослых когорт (упрощенно полагаем одинаковой (равной  $s$ ) во всех когортах.) Выживаемость  $s$  определяем выражением

$$s = \exp(-dh), \quad (1.2)$$

где  $d$  – смертность взрослых когорт;  $[d] = \frac{1}{\text{сутки}}$ ;  $h$  – шаг интегрирования, ( $h = 1$  сутки).

Рассмотрим подробно, от чего зависит смертность на примере приполярных животных. Приполярные территории имеют низкие температуры окружающей среды. Это приводит к гибели животных от переохлаждения. Для того чтобы противодействовать этому, приполярные животные (песцы, лисы, олени) имеют шерстный покров. Чем толще покров, тем меньше вероятность гибели. В результате зависимость смертности от толщины шерстного покрова  $\alpha$  определим формулой

$$d_a = \frac{D_a}{\alpha^\delta}. \quad (1.3)$$

Зависимость смертности от массы тела можно представить аналогичным выражением:

$$d_p = \frac{D_p}{P^\gamma}, \quad (1.4)$$

где  $P$  – масса тела взрослой особи. Например, чем больше масса тела, тем меньше вероятность гибели от хищников.  $D_a$ ,  $\delta$ ,  $D_p$ ,  $\gamma$  – коэффициенты. Общую смертность определим формулой

$$d = d_a + d_p = \frac{D_a}{\alpha^\delta} + \frac{D_p}{P^\gamma}. \quad (1.5)$$

В том случае, если одна смертность много больше другой, последней можно пренебречь.

Определим по формуле (1.1) плотности численностей когорт на  $(i + 1)$ -м временном шаге  $n^{(i+1)}$ .

**Энергетический баланс организма.** Энергию, поступающую в организм с пищей, определим выражением:

$$B = \frac{V}{N}, \quad (1.6)$$

где  $V$  – пищевая энергия, приходящая на единицу площади биоценоза;  $N$  – плотность численности взрослых особей, которую определяем формулой

$$N = \sum_{i+1}^T n^{(i)}. \quad (1.7)$$

Величина  $B$  пропорциональна плотности ресурса  $R$  и определяется выражением

$$B = mR, \quad (1.8)$$

где  $m$  – коэффициент пропорциональности. Заметим, что если адаптивный признак способствует добыванию пищи, то  $m = \alpha q$ , где  $\alpha$  – величина адаптивного признака;  $q$  – коэффициент. В результате формула (1.8) примет вид

$$B = \alpha q R. \quad (1.8a)$$

Эта энергия расходуется на различные виды жизнедеятельности.

$W_0$  – затраты на основной обмен и передвижение. Определяются выражением

$$W_0 = \chi P^\beta. \quad (1.9)$$

$W_f$  – затраты на воспроизводство. Определяются выражением

$$W_f = cf. \quad (1.10)$$

$W_a$  – затраты на функционирования адаптивного признака  $\alpha$ . Определяются выражением

$$W_a = K_a \alpha^\lambda. \quad (1.11)$$

$W_b$  – энергозатраты на привес. Определяются формулой

$$W_b = c_b \frac{dP}{dt}. \quad (1.12)$$

Поскольку выражение (1.1) представляет дискретную модель, то производную  $\frac{dP}{dt}$  следует представить в разностном виде. В результате име-

ем  $\frac{dP}{dt} = \frac{P_{i+1} - P_i}{h}$ , где  $h$  – шаг интегрирования,

$h = [d]^{-1} = 1$  сутки;  $c_b$  – удельная калорийность тела особи. Упрощенно будем полагать, что  $W_b$  равна нулю (для взрослых когорт).

В итоге уравнение энергетического баланса примет вид

$$B = W_0 + W_f + W_a + W_b, \quad (1.13)$$

или в конкретном виде

$$B = \chi P^\beta + cf^{(i)} + K_a \alpha^\lambda. \quad (1.14)$$

**Плотность численности взрослых особей популяции.** Условно виды можно разделить на два типа: 1-й тип – виды, у которых родители заботятся о потомстве; 2-й тип – виды, у которых родители не заботятся о потомстве. Для видов 1-го типа характерна высокая выживаемость ( $w \approx 1$ ). При этом будем полагать, что ресурс потребляют только взрослые особи, а ювенильная часть популяции потребляет ресурс от родителей. В этом случае численность взрослых особей будет равна

$$N = \frac{V}{B}, \quad (1.15)$$

где  $V$  – плотность пищевой энергии, [ккал/(сутки · м<sup>2</sup>)].

Для видов 2-го типа характерна низкая выживаемость ( $w \approx 0$ ). Взрослые особи потребляют только некоторую часть пищевой энергии, другую часть потребляют ювенильная доля популяции. В этом случае численность взрослых особей будет равна

$$N = \frac{V\phi}{B}, \quad (1.16)$$

где  $\phi$  – доля пищевой энергетической плотности, поглощаемой взрослыми особями популяции.

**Динамика биоценоза.** Пусть  $\sigma_j$  – выживаемость ювенильных когорт ( $j = 1, \dots, t_0$ );  $s_j = s$  – выживаемость взрослых когорт, одинакова для всех когорт;  $f$  – плодовитость особей, одинакова для всех взрослых когорт.

Рассмотрим популяцию видов 2-го типа (родители заботятся о потомстве).

Динамика численности возрастных когорт в  $(i + 1)$ -й момент времени определяется выражением (1.1).

Находим численность взрослых особей популяции:

$$N^{(i+1)} = \sum n_j^{(i+1)}. \quad (1.17)$$

Определяем количество пищевой энергии, получаемой взрослой особью:

$$B^{(i+1)} = \frac{V}{N^{(i+1)}}. \quad (1.18)$$

Из формулы (1.14) выразим плодовитость на  $(i+1)$ -м временном шаге:

$$f^{(i+1)} = (B^{(i+1)} - a_0 P^\beta - K_a \alpha^\lambda) / c. \quad (1.19)$$

По известному значению  $f^{(i+1)}$  определяем матрицу Лесли  $A(f^{(i+1)})$  на  $(i+1)$ -м временном шаге.

Далее по формуле (1.1) определяем численности когорт на следующем временном шаге, затем повторяем операцию. При  $i \rightarrow \infty$  экосистема приходит в равновесное состояние. При этом  $n^{(i+1)} = n^{(i)}$  и выражение (1.1) станет

$$n^{(i)} = A(f^{(i)}) \cdot n^{(i)}, \quad (1.20)$$

а равновесное значение плодовитости будет равно

$$\hat{f} = \frac{(1-s)}{w(1-s^{\tau_0})}, \quad (1.21)$$

где  $s = \exp(-d) = \exp(-\frac{D_a}{\alpha^\delta} - \frac{D_p}{P^\gamma})$  – выживаемость

взрослых когорт,  $w = \prod_1^{t_0} \sigma_i$  – общая выживаемость ювенильных когорт,  $\tau_0 = T - t_0$  – продолжительность жизни взрослой особи.

В приложении 1 представлен вывод формулы (1.21) другим способом.

Рассмотрим важное упрощение формулы (1.21). В том случае, если  $d$  достаточно мало то, отбросив  $s^{\tau_0}$  и разложив  $s$  в ряд ( $s \approx 1 - d$ ), получаем

$$\hat{f} \approx d/w. \quad (1.22)$$

Равновесное значение пищевой энергии, потребляемой взрослой особью, составляет

$$\hat{B} = c\hat{f} + W_0(P) + W_a(a). \quad (1.23)$$

Равновесное значение плотности численности взрослых особей определяется выражением

$$\hat{N} = \frac{V}{\hat{B}}. \quad (1.24)$$

Итак, система уравнений (1.1), (1.17)–(1.19) описывает динамику экосистемы по модели Лесли, а система (1.21)–(1.24) – ее равновесное состояние.

## 2. ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМЫ БЕЗ УЧЕТА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ (ТОЧЕЧНАЯ МОДЕЛЬ)

Динамику численности популяций представим уравнением

$$\frac{dN}{dt} = F(f, P, a)N. \quad (2.1)$$

Здесь  $N$  – численность популяции,  $F$  – коэффициент размножения, определяемый формулой

$$F = f - \hat{d}, \quad (2.2)$$

где смертность  $\hat{d}$  фиксирована и равна  $\hat{f}$ , выраженной формулой (1.21).

Поскольку выражение (1.1) представляет дискретную модель, то в модельных расчетах производную  $\frac{dN}{dt}$  следует представить в разностном

виде, а именно,

$$\frac{dN}{dt} = \frac{N_{i+1} - N_i}{h}, \quad (2.3)$$

где  $h$  – шаг интегрирования,  $h = [d]^{-1} = 1$  сутки;  $c_b$  – удельная калорийность тела особи.

**Энергетический баланс особи.** Количество пищевой энергии, приходящейся на одну особь, составляет

$$B = V/N. \quad (2.4)$$

Уравнения энергетического баланса были представлены выражениями (1.13) и (1.14). Представим их заново:

$$B = W + W_f + W_a + W_b, \quad (2.5)$$

$$B = \alpha P^\beta + cf + K_a \alpha^\lambda. \quad (2.6)$$

В результате динамика экосистемы, представленная точечной моделью, имеет вид:

$$N^{(i+1)} = N^{(i)} + N^{(i)}(f^{(i)} - \hat{d}). \quad (2.7)$$

где  $N^{(i+1)}$  – численность популяции на  $(i+1)$ -м временном шаге.

$$B^{(i+1)} = V/N^{(i+1)}. \quad (2.8)$$

Из уравнения (2.6) находим

$$f^{(i+1)} = (B^{(i+1)} - a_0 P^\beta - K_a \alpha^\lambda) / c. \quad (2.9)$$

Подставив  $f^{(i+1)}$  в уравнение (2.7), получаем численность популяции на следующем временном шаге, затем повторяем операцию. В результате при  $i \rightarrow \infty$  экосистема приходит к равновесному состоянию  $F = \hat{f} - \hat{d} = 0$ , где  $\hat{f}$  – равновесная плодовитость, соответствующая

ющая формуле (1.26), т.е.

$$\hat{f} = \hat{d} = \frac{\tau(1-s)}{w(1-s^{\tau_0})} \quad (2.10)$$

Отметим, что поскольку выживаемость  $s$  зависит от веса  $P$  и адаптивного признака  $a$ , равновесная плодовитость является функцией  $P$  и  $a$  ( $\hat{f} = \hat{f}(P, a)$ ).

Подставив  $\hat{f}(P, a)$  в уравнение (2.6), получаем равновесное значение потребляемой пищевой энергии:

$$\hat{B} = \chi P^{\beta} + \hat{f}(P, a) c + K_a a^{\lambda}. \quad (2.11)$$

Равновесная численность популяции определяется выражением

$$\hat{N} = V/\hat{B}. \quad (2.12)$$

Как видим, асимптотические решения обеих моделей динамики экосистемы (модели Лесли и точечной модели) идентичны. Поэтому в дальнейшем исследования по конкуренции популяций будем проводить, используя более простую точечную модель.

### 3. КОНКУРЕНЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ НА ОСНОВЕ ТОЧЕЧНОЙ МОДЕЛИ

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:

$$\frac{dN_j}{dt} = F_j N_j; \quad j = 1, 2. \quad (3.1)$$

Здесь  $F_j = f_j - g_j$ ;  $g_j = \frac{1-s_j}{w(1-s_j^{\tau_0})}$ ;  $s_j = \exp(-d_j)$ ;

$d_j = d_j^a + d_j^P$ , где  $d_j^a = D^a/a_j$  – смертность, обусловленная адаптивным признаком  $a$ ,  $d_j^P = D^P/P_j$  – смертность, обусловленная массой тела.

Общая численность популяций равна

$$N = \sum_{j=1}^2 N_j. \quad (3.2)$$

Пищевая энергия, потребляемая одной особью, одинакова для обеих популяций и равна

$$B = V/N. \quad (3.3)$$

Энергетический баланс особи этих популяций имеет вид:

$$B = W_0^{(j)} + W_f^{(j)} + W_a^{(j)}. \quad (3.4)$$

Здесь  $W_0^{(j)}$  – энергозатраты на основной обмен плюс передвижение при добывании пищи. Они определяются следующим выражением [2]:

$$W_0^{(j)} = \chi(P_j)^{0.75}, \quad (3.5)$$

где  $\chi$  – коэффициент пропорциональности, [ккал/(кг<sup>0.75</sup> сутки)].

$W_f^{(j)}$  – энергозатраты на воспроизводство, определяемые формулой

$$W_f^{(j)} = c f_j, \quad (3.6)$$

где  $c$  – затраты на одного потомка.

$W_a^{(j)}$  – энергозатраты на функционирование адаптивного признака  $a$ :

$$W_a^{(j)} = K_a a_j. \quad (3.7)$$

Подставив выражения (3.5), (3.6) и (3.7) в выражение (3.4), получаем

$$B = \chi(P^{(j)})^{0.75} + c f_j + K_a a_j. \quad (3.8)$$

Уравнения (3.1)–(3.8) описывают динамику экосистемы, содержащей две конкурирующие популяции. Нетрудно показать, что эта система имеет два нетривиальных равновесных состояния: равновесие 1

$$\begin{cases} \hat{N}^{(1)} > 0; F_1 = 0 \\ \hat{N}^{(2)} = 0; F_2 \neq 0 \end{cases} \quad (3.9a)$$

и равновесие 2

$$\begin{cases} \hat{N}^{(1)} = 0; F_1 \neq 0 \\ \hat{N}^{(2)} > 0; F_2 = 0 \end{cases}. \quad (3.9a)$$

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

В работах [6, 8] было доказано, что из совокупности равновесных состояний асимптотически устойчивым будет то, которое удовлетворяет условию:

$$F_j = \max_{P, a}(F_1, F_2) = 0. \quad (3.10)$$

Выражение (3.10) представляет собой *общий критерий эволюционной оптимальности*, суть которого 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 адаптивных параметров, при которых коэффициент размножения достигает своего максимума, равного нулю в состоянии равновесия экосисте-

мы. Это соответствует широко известному в экологии принципу конкурентного исключения Гаузе.

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

**Классификация адаптивных признаков.** Условно можно выделить следующие три типа адаптивных признаков. Первый тип – «нейтральные» адаптивные признаки. Они не влияют на смертность и на плодовитость, а также не способствуют добыванию пищи. Но, тем не менее, без них существование организма невозможно (например, угол ветвления кровеносных сосудов). Второй тип – адаптивные признаки, влияющие на смертность и/или плодовитость (например, шерстный покров у приполярных животных уменьшает их смертность от переохлаждения). Третий 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 (3.10) эквивалентно следующему условию (доказательство в приложении 2):

$$\hat{B}_j = \min_{P,a}(\hat{B}_1, \hat{B}_2). \quad (3.11)$$

Выражение (3.11) представляет собой *полный энергетический критерий* эволюционной оптимальности, суть которого 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, потребляемое особью, минимально.

В том случае, если адаптивный признак принадлежит третьему типу (способствует добыче пищи), выражение (3.10) эквивалентно выражению

$$\hat{R}_j = \min_{P,a}(\hat{R}_1, \hat{R}_2). \quad (3.12)$$

Доказательство аналогично доказательству выражения (3.11). Отсюда из выражения (1.8а) получаем

$$\hat{R}_1 = \frac{\hat{B}_1}{q\alpha_1}; \hat{R}_2 = \frac{\hat{B}_2}{q\alpha_2}. \quad (3.13)$$

Выражение (3.12) 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

$$W_a^{(j)} = \min(W_a^{(1)}, W_a^{(2)}). \quad (3.14)$$

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. При этом зачастую ошибочно утверждалось, что эти признаки также являются продуктами эволюции.

Резюмируя приведенные выводы, предложим следующую схему связей адаптивных признаков и критериев оптимальности (рис. 1).

#### 4. АДЕКВАТНОСТЬ МОДЕЛЕЙ ЭКОСИСТЕМЫ (МОДЕЛИ ЛЕСЛИ И ТОЧЕЧНОЙ МОДЕЛИ)

Покажем адекватность моделей динамики экосистемы с учетом возрастной структуры (модель Лесли) и без ее учета (точечная модель).

Рассмотрим гипотетическую экосистему с популяцией пустынных животных, у которых адаптивным признаком являются большие уши (например лисица фенек). С помощью ушей у них происходит понижение температуры тела, что уменьшает смертность от перегрева. Как видим, этот адаптивный признак относится ко второму типу. Зависимость смертности от величины  $\alpha$  определяется формулой

$$d_\alpha = D_\alpha/\alpha, \quad (4.1)$$

где  $\alpha$  – площадь ушей особи в  $\text{дм}^2$ . Кроме того, пусть существует хищник, питающийся этими ушастыми особями, причем чем выше масса, тем меньше смертность от хищников. Тогда зависимость смертности от массы тела определим выражением

$$d_P = D_P/P \quad (4.2)$$

(здесь  $\delta = \gamma = 1$  из формулы (1.5)).

Зададим конкретные значения коэффициентам модели. Пусть  $t_0 = 2$  временные единицы (в.е.);  $T = 7$  в.е.,  $D_\alpha = 0.223 \text{ дм}^2/(\text{в.е.})$ ,  $D_P = 0.8 \text{ кг}/(\text{в.е.})$ ,  $\sigma_1 = 0.4 (\text{в.е.})^{-1}$ ,  $\sigma_2 = 0.5 (\text{в.е.})^{-1}$ ,  $c = 200 \text{ ккал}/\text{потомок}$ ,  $\chi = 100 \text{ ккал}/(\text{кг}^{0.75} \cdot (\text{в.е.}))$ ,  $K_\alpha = 300 \text{ ккал}/(\text{дм}^2 \cdot (\text{в.е.}))$ ,  $V = 14 \text{ ккал}/(\text{м}^2 \cdot (\text{в.е.}))$ .

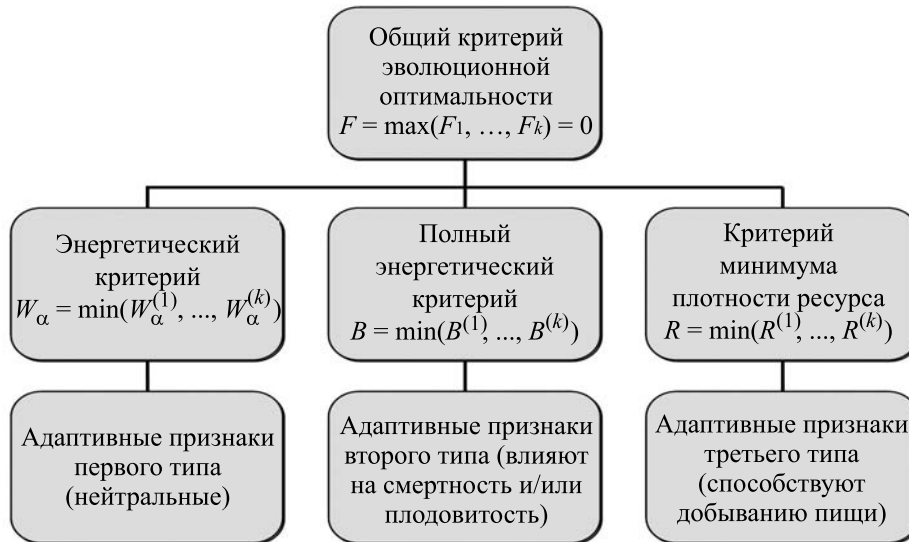


Рис. 1. Схема связей адаптивных признаков и критериев оптимальности.

Рассмотрим популяцию, взрослые особи которой имеют следующие параметры:  $\alpha = 0.7 \text{ дм}^2$ ,  $P = 4 \text{ кг}$ .

Вычислим значения промежуточных параметров:

$$d_\alpha = 0.32, d_P = 0.2, d = 0.52, s = 0.595, w = 0.2$$

и равновесные значения переменных:  $\hat{f} = \hat{d} = 2.19$ ,  $W_f = 437.9$ ,  $W_0 = 282.8$ ,  $W_\alpha = 210$ ,  $\hat{B} = 930.2$ ,  $\hat{N} = 0.01505 \text{ особей/м}^2$ .

Теперь рассмотрим результаты численного моделирования динамики экосистемы (с теми же параметрами) по точечной модели и по модели Лесли.

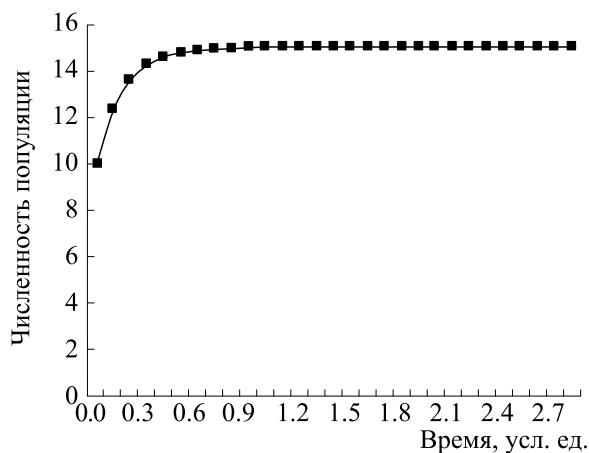


Рис. 2. Динамика численности популяции по точечной модели при  $\alpha = 0.7 \text{ дм}^2$ ;  $P = 4 \text{ кг}$ .

На рис. 2 и 3 представлена динамика численности популяций по точечной модели и по модели Лесли.

Расчеты показали, что при  $t \rightarrow \infty f \rightarrow 2.19$ ,  $B \rightarrow 930.2$ ,  $N \rightarrow 0.01505$ . Таким образом, численный эксперимент показал, что в обеих моделях экосистема приходит к одному и тому же состоянию равновесия. Эти же значения получаем из решения алгебраической системы уравнений равновесного состояния экосистемы (2.10)–(2.12).

**Алгоритмы поиска эволюционно оптимальных значений.** В результате получаем простой алгоритм определения эволюционно оптимальных значений массы тела и адаптивного признака, суть которого состоит в определении точки  $(P^*, a^*)$ . Для этого в формуле (2.11) найдем точку

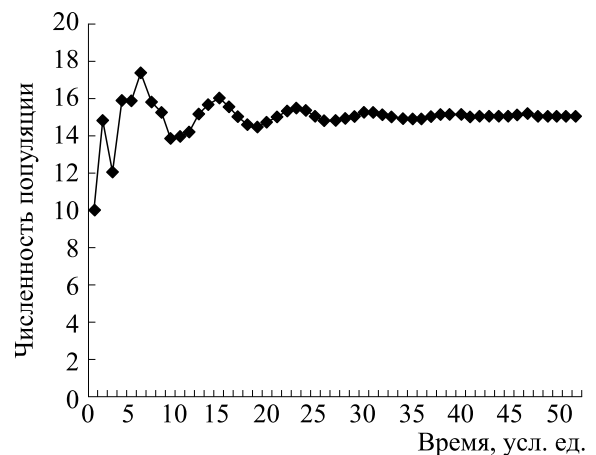


Рис. 3. Динамика численности популяции по модели Лесли при  $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.7 \text{ дм}^2$ ;  $P_1 = P_2 = 4 \text{ кг}$ .

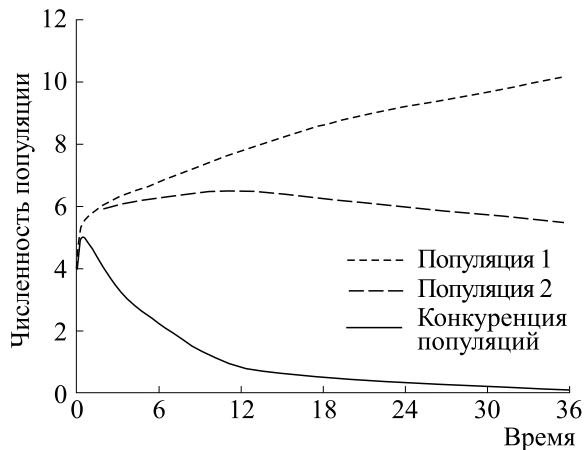


Рис. 4. Динамика численности конкурирующих популяций.

$(P^*, a^*)$ , доставляющую минимум значению  $\hat{V}$ . Таким образом, задача свелась к поиску экстремума функции двух переменных при конкретных значениях параметров.

Можем с помощью модели конкуренции убедиться в справедливости *полного энергетического критерия* как на точечной модели, так и на модели Лесли. Продемонстрируем это на примере нашей экосистемы. С помощью программы Mathcad находим оптимальные  $\alpha^* = 0,6$  и  $P^* = 2,5$ , доставляющие минимум  $V$ . Соответствующая оптимальная плодовитость будет:  $f^* = 2,58$  (в.е.)<sup>-1</sup>. Подставив найденные значения в формулы (3.5), (3.6) и (3.7), находим оптимальное распределение энергии, полученной особью с пищей по всем видам жизнедеятельности:  $W_0^* = 198,8$ ,  $W_f = 515,5$ ,  $W_\alpha^* = 180$ . Просуммировав эти значения, определяем полное количество энергии, получаемое особью с пищей:  $B^* = 894,3$  ккал/(в.е.). Плотность численности популяции будет равна  $N^* = 15,65$  особей на гектар.

Убедимся в том, что найденные значения действительно будут оптимальными. Для этого вычислим величину  $V$  в окрестности точки  $(\alpha^*, P^*)$ . Пусть точками окрестности будут:  $\alpha_2 = 0,5$ ,  $P_2 = 2$  и  $\alpha_3 = 0,7$ ,  $P_3 = 4$ . Значения переменной  $V$  для этих точек будут  $B_2 = V(0,5, 2) = 897,5$ ,  $B_3 = (0,7, 4) = 930,2$ , т.е. оба значения больше  $B^*$ . Итак,  $B^* = \min(B_1, B_2, B_3)$ , где  $B_1 = B^*$ .

Покажем, что значения  $\alpha_1 = \alpha^* = 0,6$  и  $P_1 = P^* = 2,5$  будут также оптимальными в эволюционном смысле. Для этого проведем численный эксперимент. Рассчитаем на компьютере модель конкуренции всех трех популяций. Согласно *полному энергетическому критерию* эволюционной оптимальности, победить в конкуренции должна

первая популяция, поскольку ее особи потребляют наименьшее количество пищевой энергии.

Из рис. 4 видно, что действительно побеждает первая популяция. Расчеты показали, что ее численность  $N_1 \rightarrow N^* = 15,65$ , а численности  $N_2 \rightarrow 0$  и  $N_3 \rightarrow 0$ .

Таким образом, для нахождения ЭОЗ признака мы можем не решать систему дифференциальных уравнений конкуренции, а применить один из перечисленных критериев эволюционной оптимальности (в зависимости от типа адаптивного признака).

## 5. ПРИМЕРЫ ЭВОЛЮЦИОННО ОПТИМАЛЬНЫХ ЗНАЧЕНИЙ АДАПТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ КОНКРЕТНЫХ ЖИВОТНЫХ

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

В работе [2] в качестве адаптивного признака рассматривался шерстный покров арктических лис. Для определения эволюционно оптимальной величины шерстного 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:

$$W = W_T + W_h = \min, \quad (5.1)$$

где  $W_T$  — теплоотдача особи, которая определяется выражением

$$W_T = (\varepsilon/h) S(T_s - T_e), \quad (5.2)$$

где  $\varepsilon$  — коэффициент теплопроводности,  $S$  — площадь поверхности тела особи,  $T_s$  — температура поверхности тела,  $T_e$  — средняя зимняя температура окружающей среды. Обозначим

$$K_T = \varepsilon S(T_s - T_e). \quad (5.3)$$

Подставив (5.3) в выражение (5.2), получаем:

$$W_T = K_T/h, \quad (5.4)$$

где  $h$  — толщина шерстного покрова.  $W_h$  — энергозатраты на генерацию шерсти, их определяем выражением

$$W_h = K_h h. \quad (5.5)$$

Подставив выражения (5.4) и (5.5) в (5.1), получаем:

$$W = K_T/h + K_h h = \min. \quad (5.6)$$



Продифференцировав уравнение (5.6) по  $h$  и приравняв производную к нулю, получаем оптимальное значение:

$$h_0 = \sqrt{\frac{K_T}{K_h}}. \quad (5.7)$$

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

$$B = W_0 + W_f + W_T + W_h = \min, \quad (5.8)$$

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

$$W_0 = W_A + W_M = (1 + \theta) W_A. \quad (5.8a)$$

$W_f$  – энергозатраты на воспроизводство, которые определяются выражением

$$W_f = c\hat{f}, \quad (5.9)$$

где  $\hat{f}$  – равновесное значение плодовитости, которое мы будем определять формулой (1.26a).

$$\hat{f} = d_h/w, \quad (5.10)$$

где  $w$  – выживаемость ювенильных особей,  $d_h$  – смертность взрослых особей от переохлаждения. Определяем ее выражением

$$d_h = D_h/h. \quad (5.11)$$

В итоге

$$\hat{f} = \frac{D_h}{hw} \quad (5.11a)$$

Подставив выражения (5.11) и (5.10) в (5.9), получаем:

$$W_f = cD_h/wh = K_f/h, \quad (5.12)$$

где

$$K_f = cD_h/w. \quad (5.12a)$$

В результате выражение (5.8) представим в виде

$$B = W_0 + K_f/h + K_T/h + K_h h = \min. \quad (5.13)$$

Для нахождения эволюционно оптимального значения  $h$  продифференцируем выражение (5.13). Приравняв производную нулю, получаем ЭОЗ

$$h^* = \sqrt{\frac{K_f + K_T}{K_h}}, \quad (5.14)$$

которое отличается от  $h_0$  (формула (5.7)).

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 у популяций с другими значениями  $h$ .

Пусть коэффициенты экосистемы, содержащей популяцию рыжей лисы Аляски, имеют следующие значения (отметим, что эти значения взяты из работы [2], стр. 207):  $\epsilon = 1.05$  ккал/(мг·сутки),  $T_s = 38^\circ\text{C}$ ,  $T_e = -20^\circ\text{C}$ ,  $S = 0.22 \text{ м}^2$ ,  $P = 5 \text{ кг}$ ,  $w = 0.7$ ,  $D_h = 0.00023 \text{ м/сутки}$ ,  $c = 20000 \text{ ккал/детеныш}$ ,  $K_h = 5290 \text{ ккал/(мг·сутки)}$ ,  $\chi = 70 \text{ ккал/(кг}^{0.75} \text{ сутки)}$ ,  $t_0 = 2 \text{ года}$ ,  $T = 7 \text{ лет}$ .

По формулам (5.3) и (5.12a) вычисляем:  $K_T = 13.4 \text{ ккал/сутки}$ ,  $K_f = 6.57 \text{ ккал/сутки}$ . Затем по формулам (5.7) и (5.14) вычисляем:  $h_0 = 0.05 \text{ м}$ ,  $h^* = 0.061 \text{ м}$ . По формуле (5.11a) находим  $f^* = 0.0053 \text{ сут}^{-1}$ . Полные энергозатраты организма, согласно формуле (5.13), будут составлять  $B^* = 1048 \text{ ккал/сутки}$ .

**Численный эксперимент по конкуренции.** Рассмотрим три популяции, отличающиеся толщиной шерстного 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 равны  $B_1 = 1062$ ,  $B_2 = 1048$ ,  $B_3 = 1054$ .

Как видим, значению  $h^*$  соответствует минимальное значение  $B$ . На рис. 5 представлены результаты конкуренции этих трех популяций

Из рис. 5 видно, что в конкуренции побеждает, как и ожидалось, популяция с ЭОЗ величины  $h$ . Численности популяций с другими значениями признака стремятся к нулю.

**Эволюция адаптивного признака при изменении внешних условий.** Рассмотрим процесс эволюции признака при изменении внешней среды. Пусть экосистема находится в равновесном состоянии ( $f_1^* = 0.0053 \text{ сут}^{-1}$ ,  $B_1^* = 1048 \text{ ккал/(особь сутки)}$ )

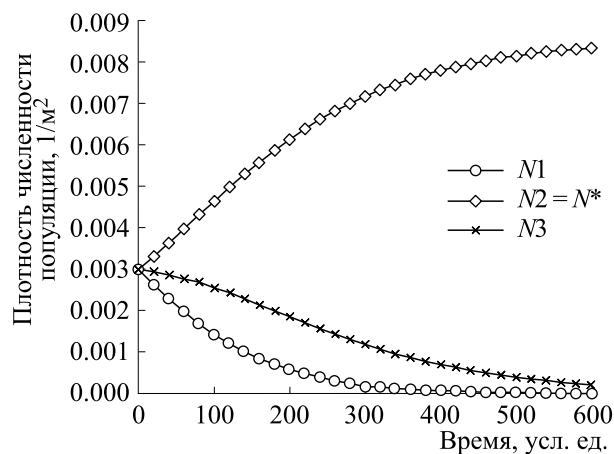


Рис. 5. Динамика численности популяций (модель конкуренции) с разными значениями признака  $h$ .

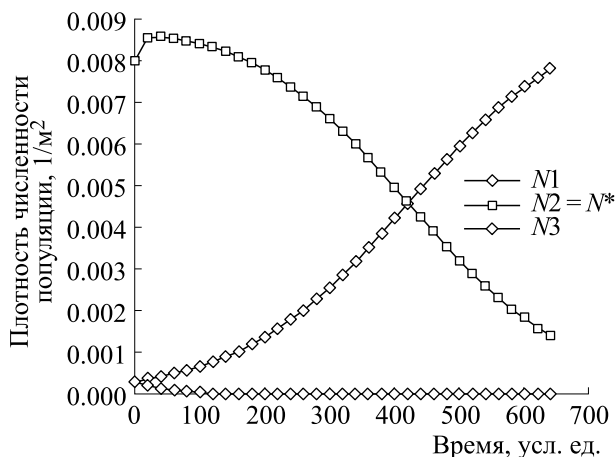


Рис. 6. Динамика численности популяций (модель конкуренции) с разными значениями адаптивного признака ( $h_1$  — до мутации;  $h_M$  — после).

(при  $V = 0.0002$  ккал/(м<sup>2</sup>·сутки),  $N_1^* = 0.019$  особей/км<sup>2</sup>), соответствующем значению  $h_1^* = 0.061$  м при  $T_e = -20^\circ\text{C}$ .

В какой-то момент произошло потепление, в результате которого средняя температура окружающей среды повысилась до  $-10^\circ\text{C}$ . При этом коэффициент смертности  $D_\alpha$  понизился с 0.00023 до 0.00018. В результате экосистема выйдет из состояния равновесия. Новое ЭОЗ станет равным  $h_2^* = 0.055$  м. Ему соответствуют равновесные значения  $f_2^* = 0.0066$ ,  $B_2^* = 1003.2$ ,  $N_2^* = 0.02$ .

Через некоторое время произошла мутация, в результате которой в популяции появилось несколько особей с толщиной покрова  $h_M = 0.058$  м. Этой толщине соответствуют следующие равновесные значения:  $f_M = 0.00575$ ;  $B_M = 985$ ;  $N_M = 0.0208$ . Таким образом, в экосистеме появилась популяция-конкурент с меньшим равновесным значением полной потребляемой энергии. В соответствии с *полным энергетическим критерием* эта популяция должна вытеснить прежнюю из экосистемы. В итоге величина адаптивного признака особей станет  $h_M = 0.058$  м. На рис. 6 приведен результат этой мутации.

Видно, что численность популяции-мутанта стремится к  $N_M = 0.0208$ , в то время как численность первой популяции стремится к нулю. При дальнейших мутациях в экосистеме сохранится только популяция с величиной признака  $h_2^* = 0.055$  м, доставляющей глобальный минимум равновесному  $B = B_2^* = 984$ .

## 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, определяется формулой

$$M = \eta v R, \quad (6.1)$$

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

Динамика численности популяции рыб определяется выражением

$$\frac{dN}{dt} = (fw - \hat{d})N, \quad (6.2)$$

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 особей);  $\hat{d}$  — смертность взрослых особей.

*Энергетический баланс взрослой особи* представим выражением

$$W = W_0 + W_f + W_A, \quad (6.3)$$

где  $W$  — полное количество энергии, получаемое с пищей, которое затем расходуется на различные виды жизнедеятельности. Определяется выражением

$$W = c_b M = \lambda v R, \quad (6.4)$$

где  $\lambda = c_b \eta$ ,  $c_b$  — удельная калорийность ресурса,  $W_0$  — основной обмен,  $W_f$  — затраты энергии на воспроизводство, которые определяются выражением

$$W_f = cf, \quad (6.5)$$

в котором  $c$  — калорийность одной икринки.

$W_A$  — мощность, расходуемая при плавании. Определяется выражением

$$W_A = F_c v, \quad (6.6)$$

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

$$W_A = K_v v^2. \quad (6.7)$$

Для определения ЭОЗ скорости плавания применим критерий минимума плотности ресурса. Подставив формулу (6.7) в выражение (6.3), получаем для равновесного состояния:

$$\lambda v \hat{R} = W_0 + c \hat{f} + K_v v^2, \quad (6.8)$$

где  $\hat{R}$  – равновесная плотность ресурса,  $\hat{f} = \hat{d}/w$  – равновесная плодовитость. Из выражения (6.8) выразим  $\hat{R}$ :

$$\hat{R} = \frac{1}{\lambda} \left( \frac{W_0 + c \hat{f}}{v} + K_v v \right). \quad (6.9)$$

Определим оптимальное значение  $v$ , доставляющее минимум  $\hat{R}$ . Для этого продифференцируем выражение (6.9) по  $v$ . Приравняв производную нулю, получаем

$$v^* = \left( \frac{W_0 + c \hat{f}}{K_v} \right)^{1/2}. \quad (6.10)$$

По данным наблюдений в работе [19] за популяцией северо-байкальского омуля компоненты этой формулы имеют следующие значения:  $W_0 = 1.9$  ккал/сутки,  $W_f = c \hat{f} = 0.076$  ккал/сутки,  $K_v = 12.24$  (ккал/сутки)·(с<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>). Подставив эти значения в формулу (6.10), получаем ЭОЗ скорости плавания северо-байкальского омуля  $v^* = 0.4$  м/с, что совпадает с данными наблюдений за природными популяциями.

Соответствующее минимальное значение  $\hat{R}$  будет равно

$$R^* = \min \hat{R}(v) = \frac{2}{\lambda} \left( \sqrt{K_v(W_0 + c \hat{f})} \right). \quad (6.11)$$

Подставив выражение (6.10) в (6.7), получаем формулу активного обмена:

$$W_A^* = W_0 + c \hat{f}. \quad (6.12)$$

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

$$W_A^* \approx W_0. \quad (6.13)$$

Иначе говоря, активный обмен примерно равен основному обмену. Этот факт был обнаружен эмпирически 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.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для более детального описания динамики экосистемы была применена широко известная в экологии модель Лесли. Оказалось, что в равновесном состоянии экосистемы значения переменных этой модели и значения переменных точечной (без учета возрастной структуры) модели совпадают.

Для точечных моделей рядом авторов ([6, 8]) была разработана теория (Общий критерий эволюционной оптимальности), позволяющая определять эволюционно оптимальные значения адаптивных признаков. В работе показано, что эту теорию можно применить, используя модель, учитывающую возрастную структуру популяции (модель Лесли), что позволяет получить более адекватные результаты.

Оказалось, что адаптивные признаки можно классифицировать по типам и для каждого типа признаков существует свой критерий эволюционной оптимальности, который является следствием общего критерия.

Показано, что, применяя к определенному признаку соответствующий критерий оптимальности, можно определить эволюционно оптимальное значение этого признака.

Предложенная классификация позволяет избежать не вполне корректного определения ЭОЗ признака на основе только одного критерия, критерия минимума энергозатрат на функционирование признака. Так ЭОЗ толщины шерстного покрова лис Аляски [2] и скорости плавания рыб [18] должны определяться с помощью критерия минимума потребляемой энергии и критерия минимума плотности ресурса.

Этот результат был обобщен на случай совокупности признаков, в том числе, когда в качестве признака рассматривался вес тела особи.

Следует отметить, что полученные авторами теоретические результаты подтверждаются численными экспериментами по определению ЭОЗ признаков особей популяции непосредственным моделированием конкуренции популяций с разными значениями адаптивных признаков.

Отметим так же любопытный факт. Оказалось что при эволюционно оптимальной скорости плавания энергозатраты на плавание равны основному обмену. Этот факт был обнаружен эмпирически в работе [20].

Был проведен численный эксперимент по моделированию эволюции адаптивного признака (толщины шерстного покрова лис Аляски) при изменении значений параметров среды обитания. Были получены удовлетворительные результаты.

## ВЫВОДЫ

Предлагается математическая модель динамики биологического сообщества. Модель представляет собой систему уравнений, описывающих динамику переменных экосистемы: плотность численности популяции; вес тела половозрелых особей; плотность энергии, получаемой особью с пищей, и учитывает возрастную структуру популяции потребителя.

Используя результаты по конкуренции, полученные для точечных моделей другими исследователями, получены алгоритмы определения ЭОЗ адаптивных признаков половозрелых особей популяции.

Было показано, что в ходе конкуренции за пищевой ресурс популяций, отличающихся между собой величинами набора признаков, выживает только одна, та, чей набор обеспечивает максимум функции размножения, что соответствует общему критерию эволюционной оптимальности (Ханина – Семеновского) ([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 и веса тела. А также определено оптимальное распределение энергозатрат на все виды жизнедеятельности организма.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Равновесное значение плотности численности взрослых когорт составляет

$$\hat{n}_j = \hat{n}_1 w s^j; j = t_0 + 1, \dots, T. \quad (\text{п1.1})$$

Прирост численности популяции за один временной шаг равен

$$N^+ = \left( \hat{n}_1 w \sum_1^{T-t_0} \hat{n}_j \right) \hat{f} = \hat{n}_1 w \frac{1-s^{T-t_0}}{1-s} \hat{f}. \quad (\text{п1.2})$$

Убыль численности популяции за один временной шаг составляет

$$N^- = \hat{n}_1. \quad (\text{п1.3})$$

В равновесном состоянии прирост равен убыли. Приравняв правые части уравнений (п1.2) и (п1.3), получаем:

$$\hat{n}_1 w \frac{1-s^{T-t_0}}{1-s} \hat{f} = \hat{n}_1. \quad (\text{п1.4})$$

Отсюда

$$\hat{f} = \frac{(1-s)}{w(1-s^{T-t_0})}. \quad (\text{п1.5})$$

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Пусть функция

$$z = \varphi(x, y) \quad (\text{п2.1})$$

задана уравнением:

$$F(x, y, z) = 0, \quad (\text{п2.2})$$

причем  $F(x, y, z)$  – дифференцируемая функция переменных  $x, y, z$ .

**Утверждение.** Если

$$F(x^*, y^*, z) = \max_{x, y} F(x, y, z) \quad (\text{п2.3})$$

и

$$\Delta > 0, A > 0$$

$$\left( A = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial x^2}, B = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial x \partial y}, \right. \quad (\text{п2.4}) \\ \left. C = \frac{\partial^2 \varphi(x^*, y^*)}{\partial y^2}, \Delta = AC - B^2 \right),$$

то

$$z^* = \varphi(x^*, y^*) = \min_{x, y} \varphi(x, y), \quad (\text{п2.5})$$

**Доказательство.** Из условия (п2.3) следует, что

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

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

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

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

Но поскольку выполнено достаточное условие экстремума функции (п2.4), то выражение (п2.5) справедливо. Таким образом, утверждение доказано.

## 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. Н. В. Волосова, *Математические структуры и моделирование* 2 (38), 27 (2016).

2. И. Ф. Образцов и М. А. Ханин. *Оптимальные биомеханические системы* (Медицина, М., 1989).
3. Л. Л. Овсянников, Журн. общ. биологии 53 (1), 92 (1992).
4. Л. Л. Овсянников и В. П. Пасеков. Журн. общ. биологии 51 (5), 709 (1990).
5. Р. Розен, *Принцип оптимальности в биологии* (Мир, М., 1969).
6. Ф. Н. Семейский и С. М. Семенов, *Математическое моделирование экологических процессов* (Гидрометеоиздат, Л., 1982).
7. А. Т. Терехин и Е. В. Будилова, Журн. общ. биологии 62 (1), 286 (2001).
8. М. А. Ханин, Н. Л. Дорфман, И. Б. Бухаров и В. Г. Левадный, *Экстремальные принципы в биологии и физиологии* (Наука, М., 1978).
9. J. Kozlovski and J. Weiner, Amer. Nat. 149 (1), 423 (1997).
10. E. L. Charnov, *Life History Invariants. Some Exploration of Symmetry in Evolutionary Ecology* (Univ. Press, Oxford, 1993).
11. R. E. Ulanowicz, Ecol. Modelling 220 (16), 1886 (2009).
12. Л. Л. Овсянников, *Экстремальные принципы в биологии* (Моск. гуманитарный ун-т, М., 2017).
13. А.П. Левич, *Искусство и метод в моделировании систем* (Москва–Ижевск, 2012).
14. Н. Рашевски, в сб. *Теоретическая и математическая биология* (Мир, М., 1968), сс. 48–68.
15. П. В. Фурсова, Л. П. Левич и И. Л. Алексеев, Успехи соврем. биологии 123 (2), 115 (2003).
16. И. В. Волвенко, Биофизика 57 (3), 476 (2012).
17. Р. Мак-Артур, в сб. *Теоретическая и математическая биология* (Мир, Москва, 1968), сс. 420–430.
18. А. А. Яржомбек, А. Б. Клянтонин и С. Г. Подржанская, Экология 23 (1), 65 (1977).
19. И. Б. Волерман и В. В. Контонин, *Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале* (Иркутск, 1983).
20. Г. Г. Винберг, Журн. общ. биологии 37 (1), 56 (1967).

## Classification of Adaptive Traits and Criteria for Optimality in Adaptive Evolution

L.L. Ovsyannikov\* and M.I. Shpitionkov\*, \*\*

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

\*\*Dorodnicyn Computing Centre, Federal Research Center «Computer Science and Control» of the Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 44/2, Moscow, 119333 Russia

This study proposes a mathematical model of biological community dynamics which is represented by a system of equations that describe the dynamics of ecosystem variables – population density; body weight of mature individuals; the density of energy received by an individual with food – and takes into account the age structure of the consumer's population. Using the results on competition obtained for point models by other researchers, algorithms for determining the evolutionarily optimal values of adaptive traits of mature individuals of the population were obtained. It has been shown that during food resource competition between populations each harboring a different set of traits, selection favored only the population which will survive and have larger reproductive function, that corresponds to the general criterion for optimality in adaptive evolution. The classification of traits by types is carried out, it is shown that each type corresponds to its own criterion for optimality in adaptive evolution. Simple algorithms for a search for evolutionarily optimal values of various adaptive traits and body weight are proposed, the optimal distribution of energy consumption for all types of vital functions of the organism is determined. Optimality in adaptive evolution of these traits is illustrated by a numerical experiment.

*Keywords: optimality in adaptive evolution, stability of equilibrium state, competition between populations, adaptive traits*