

МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ СКОРОСТИ ЭВОЛЮЦИИ: ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ

© 2016 г. А.В. Соколов

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, 127994, Москва, Большой Каретный пер., 19;

Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН, 119991, Москва, ул. Косыгина, 19

E-mail: alexander.v.sokolov@gmail.com

Поступила в редакцию 17.11.15 г.

Рассмотрено моделирование эволюции популяции в изменяющейся природной среде. Предложена оптимизационная постановка, отражающая механизмы регулирования скорости эволюции, которые обеспечивают адекватный ответ популяции, соответствующий направлению и скорости изменения среды обитания. Результаты численных экспериментов демонстрируют правдоподобные зависимости возрастной рождаемости от скорости изменения среды, описывают и объясняют ряд известных эволюционных эффектов.

Ключевые слова: моделирование, эволюция, популяция, возрастная структура, рождаемость, жизненный цикл.

Способность эволюционировать, адаптироваться к непредсказуемым изменениям внешней среды является одним из неотъемлемых свойств живых систем. Механизмы, обеспечивающие способность адаптироваться к изменениям окружающей среды, являются результатом естественного отбора и, следовательно, должны быть закреплены на генетическом уровне.

Особый интерес представляют механизмы регулирования скорости эволюции, которые обеспечивают адекватный ответ системы, соответствующий направлению и скорости изменения внешней среды. Очевидно, что чем выше скорость изменения среды, тем более интенсивными должны быть эволюционные процессы, осуществляющие поиск соответствующей реакции системы, обеспечивающей ее сохранение (выживание) путем изменения.

Механизмы биологических систем, способствующие их выживанию в изменяющихся условиях, чрезвычайно разнообразны [1–4]. Однако для систем одного уровня организации существуют и достаточно общие эволюционные механизмы.

На популяционном уровне регулирование скорости эволюции осуществляется, прежде всего, управлением скоростью обновления популяции путем изменения характеристик жизненного цикла особей (характеристик выживания и воспроизводства) и изменчивости (отличие характеристик потомства от характеристик родителей). Такое регулирование обеспечивает сбалансированное, постоянное изменение границ толерантности особей популяции [1] в на-

правлении изменения состояния среды. С этой точки зрения низкая смертность, большая продолжительность жизни и поздний репродуктивный период могут тормозить эволюционные процессы.

Действительно, основные периоды жизненного цикла (предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный) непосредственно связаны с обновлением популяции через отбор и воспроизводство:

– В период между рождением и последующим размножением (до наступления репродуктивного возраста) происходит отбор жизнеспособных особей, т.е. тех, в которых генетически заложена преадаптация – способность выживать в условиях внешней среды данного периода.

– В репродуктивный период происходит воспроизводство выживших, приспособленных особей, так что их потомки наследуют полезные для выживания свойства родителей (наследование) с возможными отклонениями (изменчивость). Однако и в этот период продолжается проверка (преадаптированных) особей на соответствие состоянию среды, так что особи, выходящие за изменяющиеся границы толерантности, погибают.

– После репродуктивного периода особи (обычно в природе) достаточно быстро погибают и, таким образом, освобождают ресурсы для последующих поколений.

Жизненный цикл «вращается» непрерывно, обеспечивая постоянный отбор особей в многомерном пространстве параметров, связанном

с различными показателями внешней среды. Скорость его вращения определяется состоянием внешней среды, в том числе интенсивностью ее изменения: чем быстрее изменения среды, тем быстрее должно происходить обновление популяции. В рамках концепции жизненного цикла интенсивность эволюции регулируется характеристиками рождаемости (границы репродуктивного периода, наследственность и изменчивость) и смертности. Таким образом, жизненный цикл рассматривается не только как результат естественного отбора [5], но и как один из основных механизмов эволюции, управляющий скоростью естественного отбора.

Рассмотрим механизм регулирования скорости эволюции путем изменения возрастной рождаемости. На увеличение скорости изменения среды, которое приводит к возрастанию смертности, популяция «отвечает» увеличением рождаемости и сдвигом границ репродуктивного периода в более младшие возраста. Величина такого сдвига является результатом компромисса между двумя противоречивыми процессами: ускорением смены поколений (увеличивает интенсивность обновления) и сокращением предрепродуктивного периода (уменьшает интенсивность обновления за счет сокращения времени отбора приспособленных особей). Описание таких процессов и формализация задачи поиска компромисса на основе моделирования жизненного цикла и является предметом данного исследования.

Таким образом, математическое описание механизмов регулирования скорости эволюции в изменяющейся среде на основе моделирования параметров жизненного цикла должно как минимум содержать:

- распределение особей популяции по возрасту;
- распределение особей популяции по некоторому параметру (в более общем случае, по набору параметров), описывающему соответствие особи определенному состоянию окружающей среды. По этому параметру и осуществляется отбор, через него определяется жизнеспособность особи, именно он является предметом эволюции. Назовем его *адаптированностью* особи к определенному состоянию окружающей среды;
- описание процесса отбора адаптированных особей, дифференциальной смертности [2] (смертность особи определяется отличием ее адаптированности от текущего состояния среды);
- описание наследования;
- описание изменчивости;
- учет интенсивности изменения среды обитания.

Модели жизненного цикла и соответствующие оптимизационные задачи (см. обзоры [5–7]) успешно используются для описания *результатов* эволюционного процесса и позволяют оценить распределение ресурсов на различных стадиях жизненного цикла, функции рождаемости, смертности, роста и т.д. Однако часто такие исследования (а их количество исчисляется сотнями [6]) представляют собой «изучение эволюции без эволюции» [7] – в них отсутствует изменение среды обитания, нет параметров, которые изменяются в процессе эволюции и, следовательно, нет соответствующего описания процессов отбора, наследования и изменчивости.

Для формализации процессов регулирования скорости эволюции популяции путем изменения параметров жизненного цикла воспользуемся математической моделью динамики численности популяции, в которой особи распределены по возрасту и по адаптированности. Выбранная модель позволяет формализовать процесс эволюции (изменения структуры популяции, отвечающие изменяющимся внешним условиям) и сформулировать вариационную задачу с оптимизационным критерием, связанным с естественным отбором на уровне популяции, со способностью популяции эффективно эволюционировать в изменяющейся среде, сохраняя максимальную численность. Такая постановка отражает компромисс между приспособленностью популяции к состоянию среды в данный момент времени и *способностью эволюционировать, приспосабливаться к ее (среды) изменениям, т.е. «первой производной» от приспособленности.*

Так как аналитическое решение поставленной задачи не представляется возможным, исследуется численная модель. Полученные численные результаты относятся к модельной, гипотетической популяции. Для удобства интерпретации параметры модели выбраны так, чтобы результаты моделирования напоминали жизненный цикл человека.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

Характерные времена эволюционных процессов составляют как минимум несколько поколений. Таким образом, принимаемые ниже предположения нужно рассматривать с точки зрения цели моделирования: описание эволюционных процессов на временных интервалах *порядка нескольких (или нескольких десятков) поколений*. На более коротких временных интервалах некоторые из приведенных ниже предположений могут показаться упрощенными, некоторые известные факты – неучтенными.

Предположения 2–4 используются для описания динамики популяции, особи которой распределены по возрасту и адаптированности, с граничным условием (рождаемость), определяемым на основе предположений 5 и 6. Предположения 1 и 7–9 используются для определения асимптотического режима, переход к исследованию которого позволяет существенно редуцировать задачу. Наконец, предположение 9 позволяет задать критерий выбора возрастной рождаемости, которая обеспечивает решение (асимптотический режим) с максимальной общей численностью.

1. Внешняя среда. Обозначим через $A(t)$ значение параметра состояния внешней среды в момент времени t . В общем случае $A(t)$ является вектором, однако в данном исследовании будем считать его величиной скалярной, изменяющейся во времени с постоянной скоростью:

$$A(t) = r \cdot t,$$

где r – скорость изменения параметра состояния среды (например, град/год), предполагается заданной.

Таковыми параметрами могут быть температура, влажность, концентрации загрязнителей, доступность пищи, количество паразитов, хищников и т.д. Это может быть и абстрактный или комбинированный параметр, например общее загрязнение.

Здесь рассматривается среднесуточный тренд изменения среды, соответствующий характерным временам эволюционных процессов популяции, которые составляют как минимум несколько поколений. Более быстрые процессы не рассматриваются, хотя на меньших характерных временах колебания параметров внешней среды могут быть заметно больше рассматриваемых трендов. Такие флуктуации могут оказывать значительное, но относительно кратковременное воздействие на динамику численности популяции. В этом случае флуктуации считаются случайными, а тренд определяется соответствующим сглаживанием.

2. Популяция. Рассматривается популяция, особи которой отличаются друг от друга двумя параметрами:

- хронологическим возрастом (τ) и
- *адаптированностью* к состоянию среды (a) (или толерантностью, приспособленностью, выживаемостью, уязвимостью, устойчивостью). Параметры a и $A(t)$ тесно взаимосвязаны. Они измеряются в одних и тех же единицах, имеют одинаковые размерности (в данном исследовании a предполагается величиной скалярной). Примерами адаптированности могут служить приспособленность к температуре (например, особи популяции могут иметь минимальную

смертность при температуре 25°C и высокую при температурах 15 и 30°C), влажность, толерантность к загрязнениям, устойчивость к болезням, паразитам, хищникам и т.д. Значение состояния среды $A(t)$, совпадающее с адаптированностью a , является предпочтительным для выживания особи.

Плотность особей в пространстве (τ, a) в момент времени t обозначим $n(\tau, a, t)$.

3. Адаптированность. Адаптированность особи (a) со временем не меняется ($\partial a / \partial t = 0$). Имеется в виду наследуемая адаптированность. Ненаследуемая, изменяющаяся в течение жизни вследствие акклиматизации, адаптированность, которая может быть учтена путем уменьшения смертности, здесь не рассматривается.

Относительная адаптированность. Отклонение адаптированности особи от состояния среды $a - A(t)$ будем называть относительной адаптированностью. Значение относительной адаптированности, равное нулю, является предпочтительным для выживания особи.

4. Смертность. Рассматривается только дифференциальная смертность [2], причем сила смертности (вероятность погибнуть в единицу времени) зависит только от соответствия адаптированности особи состоянию среды в рассматриваемый момент, т.е. от относительной адаптированности $a - A(t)$. Зависимость от возраста не рассматривается. Сила смертности предполагается унимодальной функцией, равной нулю в случае, когда адаптированность особи точно соответствует среде ($a = A$) и возрастающей по мере отклонения a от A (см. рис. 1).

Исходя из соображений гладкости и простоты, выберем для силы смертности следующую параметризацию:

$$\mu(A, a) = \left(\frac{a - A}{d} \right)^m, \quad (1)$$

где $d > 0$, $m > 0$, m – четное, коэффициенты d и m предполагаются заданными.

На рис. 1 представлен график силы смертности со значениями параметров $d = 80$ и $m = 2$. Эти значения будут использоваться ниже при численном моделировании. Вертикальные линии (приблизительно от -56 до $+56$) отмечают диапазон, в котором сила смертности меньше 0,5.

Отсутствие в формуле (1) зависимости силы смертности от возраста не является принципиальным моментом для данного исследования. Численные эксперименты (которые здесь не приводятся) с силой смертности с дополнительным слагаемым, зависящим от возраста, пока-

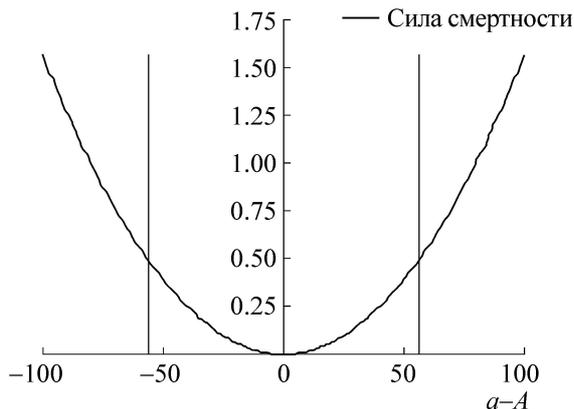


Рис. 1. Зависимость силы смертности от относительной адаптированности (соответствия адаптированности особи состоянию среды).

зали результаты, аналогичные рассматриваемым ниже.

5. Рождаемость. Особь возраста τ рождает в единицу времени $b(\tau)$ новорожденных. Эта величина ограничена

$$0 \leq b(\tau) \leq b_{\max},$$

где $b_{\max} > 0$ предполагается заданной.

Функция $b(\tau)$ является неизвестной. Ее поиск для различных скоростей изменения внешней среды (r) и составляет основной предмет исследования.

6. Наследственность и изменчивость. Распределение новорожденных по адаптированности a от родителей с адаптированностью a_p подчиняется нормальному закону

$$P(a, a_p) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(a - a_p)^2}{2\sigma^2}},$$

где σ предполагается заданным.

7. Поток пищевых ресурсов. Поток поступления пищевых ресурсов (C) является лимитирующим фактором и постоянен во времени. Пищевые ресурсы используются на поддержание численности популяции (первое слагаемое) и на рождение новых особей (второе слагаемое):

$$c_1 \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da + c_2 \int_{-\infty}^{\infty} n(0, a, t) da = C,$$

где c_1 – количество пищевых ресурсов, необходимых на поддержание жизни одной особи в единицу времени, c_2 – количество пищевых ресурсов, необходимых для рождения одной новой особи.

8. Асимптотический режим. Общая численность. Предположим, что при постоянном по-

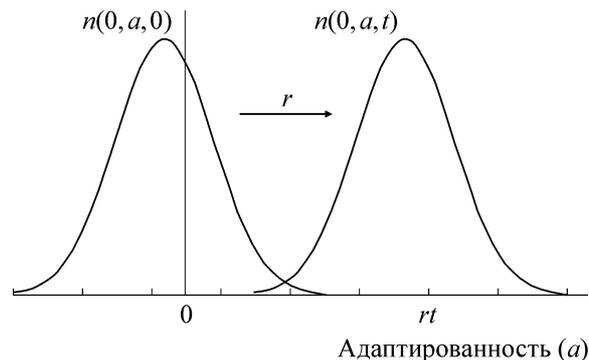


Рис. 2. Сдвиг плотности новорожденных во времени со скоростью r .

токе ресурсов (предположение 7) и постоянной скорости изменения среды (предположение 1), существует асимптотический режим, к которому стремится плотность особей $n(\tau, a, t)$ при $t \rightarrow \infty$. Именно такой режим и исследуется ниже. В этом режиме популяция успевает обновляться вслед за изменением среды, при сохранении общей численности постоянной:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da = N,$$

где $N > 0$.

9. Подобие. Предположим, что в исследуемом асимптотическом режиме плотность особей $n(\tau, a, t)$ остается постоянной относительно состояния среды в любой момент времени. Более формально, если плотность особей в момент времени $t = 0$ равна $n(\tau, a, 0)$, то плотность особей при любом t определяется сдвигом по адаптированности на $r \cdot t$:

$$n(\tau, a + rt, t) = n(\tau, a, 0), \tag{2}$$

т.е. представляет собой бегущую волну (со скоростью r по координате a).

Рис. 2 иллюстрирует такую динамику для новорожденных ($\tau = 0$):

$$n(0, a + rt, t) = n(0, a, 0).$$

Рассмотренное предположение 9 является ключевым для данной постановки. Оно представляет собой переход от адаптированности к относительной адаптированности, что позволяет остановить волну и, таким образом, существенно уменьшить размерность задачи, свести задачу описания динамики плотности численности популяции в трехмерном пространстве (τ, a, t) к поиску формы волны – распределению новорожденных, не зависящему от времени.

10. Критерий оптимизации. Рассматривается естественный отбор на популяционном уровне. При постоянном потоке пищевых ресурсов (см. предположение 7) и прочих равных условиях эволюционные преимущества имеет популяция, успевающая адаптироваться к изменяющейся среде и при этом поддерживающая максимальную численность:

$$F = \max_{b(\tau)} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da.$$

Можно показать, что этот критерий эквивалентен критерию минимизации количества новорожденных

$$F = \min_{b(\tau)} \int_{-\infty}^{\infty} n(0, a, t) da,$$

при постоянной численности

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n(\tau, a, t) d\tau da = N,$$

где $N > 0$, предполагается заданным.

Существование популяции в изменяющихся условиях предполагает обновление популяции через процессы рождения и смерти. Рождение новых особей требует значительных ресурсов, как минимум пищевых, т.е. при постоянстве ресурса уменьшает общую численность. Таким образом, количество новорожденных может служить мерой эффективности стратегии размножения, мерой эффективности эволюционных механизмов.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Предположения 2–4 позволяют выписать уравнение динамики популяции (уравнение типа неразрывности в пространстве время, возраст, адаптированность):

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial \tau} = -\mu(A, a)n. \quad (3)$$

Предположения 5 и 6 определяют граничное условие (рождаемость):

$$n(0, a, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} P(a, a_p) b(\tau) n(\tau, a_p, t) d\tau da_p. \quad (4)$$

Проинтегрировав уравнение (3) вдоль характеристики, получим, с учетом выражения (2), следующее уравнение

$$\begin{aligned} n(\tau, a, t) &= n(0, a, t - \tau) e^{-\int_{t-\tau}^t \mu(A(t'), a) dt'} = \\ &= n(0, a - r(t - \tau), 0) e^{-\int_{t-\tau}^t \mu(A(t'), a) dt'}, \end{aligned}$$

подставив которое в (4), получим для асимптотического режима при $t = 0$:

$$\begin{aligned} n(0, a, 0) &= \int_{-\infty}^{\infty} P(a, a_p) \int_0^{\infty} b(\tau) \times \\ &\times n(0, a_p + r\tau, 0) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a_p) d\tau'} d\tau da_p. \end{aligned}$$

Обозначим распределение новорожденных ($\tau = 0$) по адаптированности:

$$n_0(a) = n(0, a, 0).$$

Тогда постановка задачи в окончательном виде состоит в поиске функций возрастной рождаемости $b(\tau)$ (интегрируемой по Лебегу) и плотности новорожденных $n_0(a)$ (непрерывной), которые минимизируют количество новорожденных

$$F = \min_{b(\tau), n_0(a)} \int_{-\infty}^{\infty} n_0(a) da,$$

при условиях:

$$n_0(a) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} P(a, a_p) b(\tau) n_0(a_p + r\tau) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a_p) d\tau'} d\tau da_p.$$

$$\int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{\infty} n_0(a) e^{-\int_0^{\tau} \mu(A(-\tau'), a_p) d\tau'} d\tau da_p = N,$$

$$0 \leq b(\tau) \leq b_{\max}, \quad A(\tau) = r\tau,$$

$$\mu(A, a) = \left(\frac{a - A}{d} \right)^m, \quad P(a, a_p) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(a - a_p)^2}{2\sigma^2}}.$$

Математическое исследование решения сформулированной задачи в предложенной постановке представляет сложную задачу и пока не проведено. Однако можно высказать ряд предположений:

– Решение $b(\tau)$ имеет вид:

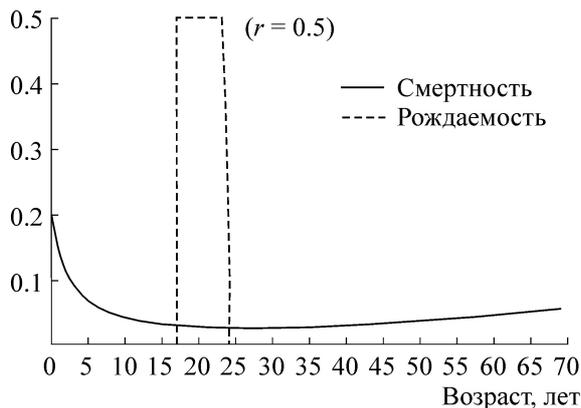


Рис. 3. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 0,5$.

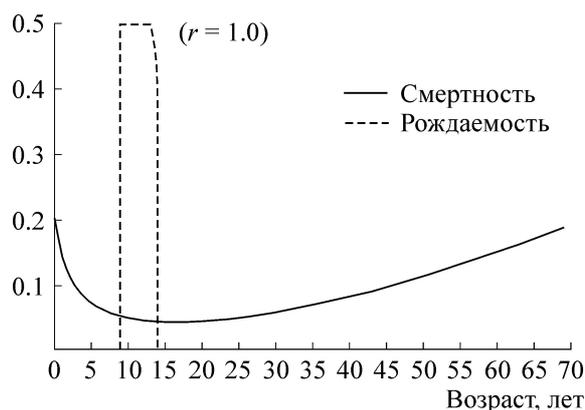


Рис. 5. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 1$.

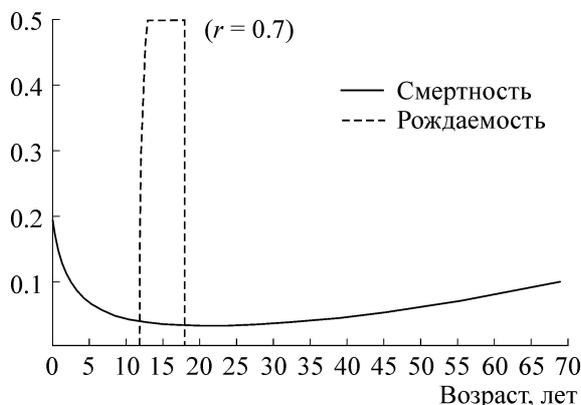


Рис. 4. Возрастные рождаемость и смертность для $r = 0,7$.

$$b(\tau) = \begin{cases} 0, & \tau < \tau_{\min}, \\ \tau_{\min} \leq \tau \leq \tau_{\max}, \\ 0, & \tau > \tau_{\max} \end{cases}$$

– При достаточно больших значениях параметра скорости изменения среды r решение не существует: при любых допустимых значениях возрастной рождаемости ($b(\tau) \leq b_{\max}$) популяция не может адаптироваться к слишком быстрым изменениям среды (вымирает).

Эти предположения подкрепляются результатами численных экспериментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Для численного исследования поставленной задачи была разработана оптимизационная модель с дискретным возрастом ($\tau_i = h_\tau i, i \in [0, T], T$ – предельный возраст) и дискретной адаптированностью ($a_j = h_a j, j \in [-A, A],$ при $|a| > A$ адаптированность предполагается равной 0). Численная модель, которая получается из ана-

литической очевидной заменой непрерывных функций на сеточные и заменой интегрирования на суммирование, здесь не приводится. Отметим лишь, что удобно выбрать $h_a = rh_\tau$.

Для формирования исходных данных оптимизационной задачи и оформления результатов решения использовался транслятор языка оптимизационного моделирования AMPL [8]. Для поиска решения в полученной нелинейной задаче математического программирования применялся пакет Ipopt [9].

Ниже приведены результаты численного исследования поставленной выше задачи. Представленные результаты получены для следующих значений параметров:

- ограничение рождаемости (новорожденных/год) $b_{\max} = 0,5$;
- дисперсия распределения новорожденных $\sigma = 40$;
- параметры смертности $d = 80, m = 2$;
- численность популяции (значение несущественно) $N = 10000$;
- шаг дискретизации численной модели по возрасту $h_\tau = 1$, по адаптированности $h_a = rh_\tau$.

На рис. 3–5 приведены графики возрастной рождаемости $b(\tau)$ и возрастной силы смертности

$$\begin{aligned} \text{mor}(\tau) = & \int_{-\infty}^{\infty} \mu(A(0), a) n_0(a + r\tau) \times \\ & \times e^{-\int_0^\tau \mu(A(-\tau'), a) d\tau'} da / \int_{-\infty}^{\infty} n_0(a + r\tau) e^{-\int_0^\tau \mu(A(-\tau'), a) d\tau'} da, \end{aligned}$$

полученные в результате решения оптимизационной задачи для различных значений скорости изменения среды (r). На рис. 6 представлены распределения особей по адаптированности для различных возрастов.

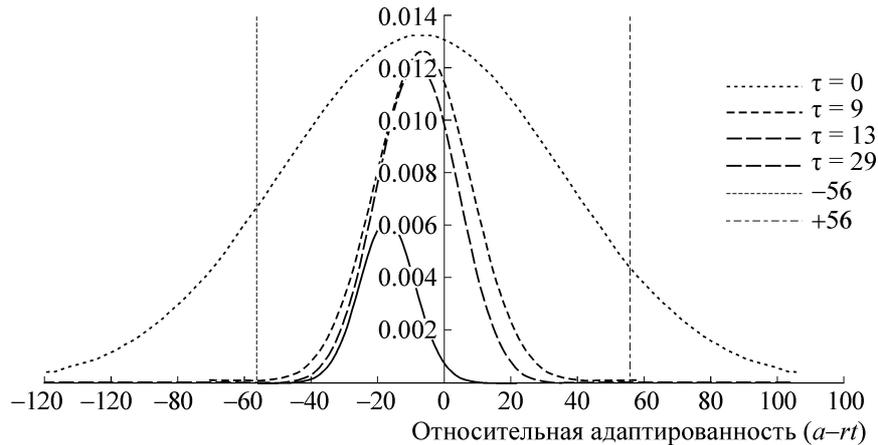


Рис. 6. Распределение особей по относительной адаптированности для различных возрастов ($r = 1$).

Анализ графиков (рис. 3–7) позволяет сделать следующие выводы:

1. Кривые смертности (рис. 3–5) имеют характерный вид: смертность сначала падает, достигает минимума и затем возрастает. Для объяснения этого эффекта рассмотрим кривые распределения особей по относительной адаптированности для различных возрастов, представленные на рис. 6. По мере увеличения возраста исходное распределение «вымирает» сначала за счет быстрого уменьшения краев распределения (отсев нежизнеспособных в данных условиях новорожденных особей, особенно вне интервала $-56, +56$, где сила смертности $> 0,5$), а затем за счет смещения распределения влево из-за изменения среды с постоянной скоростью r . Особи популяции (при $r = 1$) лучше всего адаптированы (приспособлены) к среде в 13 лет, так как на этот возраст приходится минимум смертности.

2. Увеличение скорости изменения среды требует более интенсивного отбора особей, что реализуется увеличением рождаемости и сокращением жизненного цикла особей популяции за счет смещения рождаемости к более ранним возрастам. В рамках концепции типов жизненных циклов [2] такие тенденции в популяционных исследованиях рассматриваются как смещение стратегии выживания от К-стратегии (с длинным жизненным циклом) в сторону г-стратегии (с коротким жизненным циклом). Примеры сдвига возраста начала рождаемости в условиях загрязнения, как у рыб, так и у млекопитающих можно найти в [3]. Подробные данные по изменению (сокращению) жизненного цикла рыб Кольского полуострова при увеличении загрязнения приводятся в [4]. Аналогичные тенденции можно наблюдать и в демографии при переходе от развитых стран (относительное постоянство среды, длинный жизненный цикл, поздняя рождаемость) к развиваю-

щимся (быстрые изменения, более короткий жизненный цикл, более ранняя рождаемость).

3. Репродуктивный период находится в зоне невысокой смертности, между более высокими смертностями предрепродуктивного и пострепродуктивного периода, близко к возрасту минимальной смертности. В представленных результатах репродуктивный период несколько смещен в более ранние возраста относительно возраста минимальной смертности. На первый взгляд представляется логичным «брать» для размножения особей тех возрастов, где смертность минимальна, т.е. наиболее адаптированных (в среднем) к среде в данный момент. Однако если принять во внимание изменение среды с постоянной скоростью, становится понятным, что в более ранних возрастах содержится больше «перспективных» особей. Рассуждения поясняются на рис. 6. Здесь для $r = 1$ представлены распределения особей по приспособленности в возрасте 0 (новорожденные), 9 (возраст начала рождаемости), 13 (возраст минимальной смертности) и 29 лет (90% процентов особей погибли). «Перспективные» особи находятся в правой части распределения, «устаревшие» — в левой.

4. Отбор вызывает в популяции сдвиг адаптированности в направлении изменяющейся среды («происходит направленный отбор, сдвигающий средний тип популяции в направлении к новому фенотипу» [2]). В рассматриваемом асимптотическом случае, когда среда изменяется с постоянной скоростью, отставание распределения популяции по адаптированности от среды со временем не изменяется. На рис. 6 изображены для нескольких возрастов распределения особей популяции по относительной адаптированности. Оптимальная относительная адаптированность, соответствующая состоянию среды, совпадает с осью Y . Нетрудно заметить, что центры распределений с возрас-

том все более отдаляются от оси Y , что свидетельствует об устаревании (в смысле отставания от среды) особей со временем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С целью исследования механизмов регулирования скорости эволюции построена математическая модель динамики численности популяции, особи которой различаются по возрасту и адаптированности к среде обитания. Модель учитывает изменения внешней среды, процессы отбора, наследования и изменчивости. Механизмы управления скоростью эволюции популяции путем изменения характеристик жизненного цикла рассматриваются как результат решения оптимизационной задачи с критерием (максимизация численности), отражающим конкурентную борьбу на уровне популяции, с естественным отбором на способность популяции эффективно эволюционировать.

Приведенные результаты численных экспериментов показывают, что предложенная модель качественно описывает некоторые известные биологические явления и объясняет лежащие в их основе механизмы.

1. Кривые смертности от возраста имеют характерный вид: смертность сначала падает, достигает минимума и затем возрастает. Смертность во всех возрастах увеличивается при увеличении скорости изменения среды.

2. На увеличение скорости изменения среды, которое приводит к возрастанию смертности, популяция эффективно отвечает увеличением общей рождаемости и сдвигом продуктивного периода в более младшие возраста, т.е. сокращением жизненного цикла, смещением стратегии выживания от K -стратегии (с длинным жиз-

ненным циклом) к r -стратегии (с коротким жизненным циклом) [2–4].

3. Репродуктивный период приходится на возраста с невысокой смертностью, т.е. на возраста, когда родители достаточно хорошо адаптированы к окружающей среде.

4. Распределение особей популяции по адаптированности сдвигается вслед за средой, т.е. «происходит направленный отбор, сдвигающий средний тип популяции в направлении к новому фенотипу» [2].

Все эти эффекты являются следствием общего механизма регулирования скорости эволюции популяции путем изменения параметров жизненного цикла особей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-07-07428.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ю. Одум, *Экология* (Мир, Москва, 1986).
2. Э. Пианка, *Эволюционная экология* (Мир, Москва, 1981).
3. В. Н. Большаков и Т. И. Моисеенко, *Экология*, № 5, 323 (2009).
4. Т.И. Моисеенко, *Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты* (Наука, Москва, 2009).
5. M. R. Rose, et al., *Evolution* **61** (6), 1265 (2007).
6. Е.В. Будилова, Дис... докт. биол. наук (Москва, 2015).
7. A. Baudisch, *Inevitable aging?: contributions to evolutionary-demographic theory* (Springer Science & Business Media, 2008).
8. <http://www.ampl.com>.
9. A. Wдchter and L. T. Biegler, *Math. Progr.* **106** (1), 25 (2006).

Mechanisms of Evolution Speed Regulation: Population Level

A.V. Sokolov

*Kharkevitch Institute for Information Transmission Problem, Russian Academy of Sciences,
Bolshoy Karetny per. 19, Moscow, 127994 Russia*

*Vernadsky Institute of Geochemistry and Analytical Chemistry, Russian Academy of Sciences,
ul. Kosygina 19, Moscow, 119991 Russia*

The article concentrates on modeling evolution of a population in a changing environment. We bring forth the optimization problem that reflects mechanisms of evolution speed regulation, which ensure an adequate population response in correspondence with the direction and rate of an environmental change. The numerical experiment results show plausible age-fertility dependencies on the rate of environment changes, describe and explain a number of known evolutionary effects.

Key words: modeling, evolution, population, age structure, fertility, life cycle