

УДК 517.9.57:575.8

ПРИНЦИП ЭВОЛЮЦИОННОЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ КАК ИНСТРУМЕНТ МОДЕЛИРОВАНИЯ СТРУКТУРИРОВАННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

© 2010 г. В. Н. Разжевайкин

Учреждение Российской академии наук Вычислительный центр

им. А.А. Дородницына РАН

119296, Москва, ул. Вавилова, д. 40

e-mail: razzh@mail.ru

Поступила в редакцию 04.27.2009 г.

Предлагаются пути использования восходящей к основополагающим трудам Ч. Дарвина теории эволюционной оптимальности биологических сообществ при исследовании их структурированных моделей. Строятся оптимизируемые функционалы для сообществ с возрастной, с пространственной, а также с пространственно-возрастной непрерывной структурой. Функционалы вычисляются на основе имеющейся информации об установившихся стационарных распределениях и оптимизируются по параметрам, существенным с точки зрения эволюционного отбора. Найденные в результате этого наборы параметров служат целям их идентификации. В качестве практического приложения сформулирован центральный результат теории корреляционной адаптометрии и приведен пример ее использования для оценки реакции травянистых видов на стрессовые нагрузки.

Проблемы построения экстремальных принципов в биологии в течение десятков лет оставались в центре внимания математиков, занимающихся биологическими приложениями. В частности, в работах Ю.М. Свирижева с соавт. (Свирижев, 1974; Свирижев, Логофет, 1978, и др.) можно найти как обстоятельные обзоры по этой теме, так и оригинальные результаты. Вполне понятен интерес к этому направлению в описании поведения биосистем: нахождение монотонной по времени функции, вычисляемой через параметры системы, делает задачу определения сектора ее движения, а порой и его направления на порядок более простой. На этой основе сформировались многочисленные феноменологические экстремальные принципы, в гносеологическом понимании имеющие характер телеологических концепций. Их применение дает порой весьма эффективные с точки зрения моделирования результаты (см. по этому поводу Свирижев, Логофет, 1978).

Экстремальные принципы возникают как формализация идеи эволюционного отбора и ее следствия – эволюционной оптимальности, ведущей свое начало от основополагающего труда Ч. Дарвина (Darwin, 1859). Ему удалось определить некоторые возможные пружины и, что является существенно более важным, саму концепцию раскрытия внутренних (на уровне популяции, со-

общества и т.п.) механизмов, обуславливающих направленность эволюционного процесса. Тот факт, что конкурентная борьба в условиях ограниченного жизненного пространства приводит к элиминации всех разновидностей, кроме небольшого числа наиболее приспособленных к данным условиям среды, позволяет строить фундаментальные принципы функционирования биологических систем.

Однако, несмотря на фундаментальность работ по эволюционной оптимальности и серьезную математическую глубину многих из них (Семевский, Семенов, 1982; Горбань, 1985), сфера их приложений до последнего времени оставалась чрезвычайно узкой. Из рассмотрения выпадали, в частности, природные системы, наделенные той или иной структурой, и в первую очередь – возрастной. При этом оперирование суммарными численностями популяций зачастую оказывается неадекватным реальности из-за различий в популяционной роли ювенильных и взрослых особей. Схожая проблема возникает в отношении пространственно распределенных биологических сообществ.

В построенной ранее теории (см. Разжевайкин, 1991а, 1994; обзор основных результатов можно также найти в статье Разжевайкин, 1991б) автор попытался преодолеть указанное выше упущение

ние и предложить конструкцию, связывающую свойства устойчивости стационарных режимов распределенных биологических систем со свойствами экстремальности значений наследуемых признаков у видов, выживших в этих режимах. Не углубляясь в детали, отметим, что, несмотря на некоторую искусственность (квазилинейность в задачах с непрерывным временем задает ряд технических, не вполне естественных ограничений), эта теория позволяет в ряде актуальных случаев получать интересные и полезные в практическом отношении результаты. Наиболее яркие из них предлагаются читателю в настоящей статье.

В первом разделе изложена простейшая математическая модель, на основе которой удастся элементарно раскрыть сущность идей, возникающих из взаимосвязи устойчивости с эволюционной оптимальностью. В этой модели оптимизируемыми оказываются мальтузианские функции, которые в дальнейшем играют роль “маяков” при построении функционалов для более сложных систем.

Второй раздел посвящен приложению теории к системам уравнений, описывающим сообщества биологических популяций с непрерывной возрастной структурой. Для них оптимизируемым оказывается специальным образом построенный функционал (репродуктивный потенциал каждой из популяций), который вычисляется через исходные функции.

Приложениям теории к биологическим системам, распределенным по пространству, посвящен третий раздел. В качестве основной модели рассматривается система уравнений типа “реакция – диффузия” с коэффициентами диффузии, не зависящими от фазовых переменных. При этом в правых частях уравнений могут стоять ограниченные функции, зависящие не только от значений самих фазовых переменных, но и от их функционалов по пространству. На этот раз оптимизируемым оказывается некоторый функционал “энергии” по пространственным переменным.

Четвертый раздел объединяет два предыдущих. Указываются частные условия, при которых удастся сравнительно просто построить функционал для системы взаимодействующих видов, наделенных как пространственной, так и возрастной структурой. Показана структура оптимальных распределений, имеющих разделенные профили по пространству и по возрасту.

В пятом разделе дается пример применения результатов, полученных для случая пространственно распределенных систем. Применение сводится

к построению краевых условий непроницаемости в модели, использовавшейся для обоснования теории корреляционной адаптометрии. При этом основное внимание уделено формулировке центрального результата теории, нашедшей широкое применение в практике анализа данных натурных измерений для отдельных биологических популяций.

Последний, шестой, раздел носит чисто иллюстративный характер и предназначен исключительно для прояснения связи изложенных результатов с практикой биологических исследований. Здесь приведен пример использования методики корреляционной адаптометрии к решению задачи об оценке уровня адаптации травянистых видов к стрессовым нагрузкам.

1. ПРИНЦИП ЭВОЛЮЦИОННОЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ

Направленность естественного отбора в условиях конкуренции на участках пересечения экологических ниш приводит на временах стабилизации процессов к формированию структур, которые могут считаться стабильными (устойчивыми в математической терминологии). На примере простейшей модели взаимодействия

биологических видов $\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x)$, $i = 1, \dots, n$,

$x = (x_1, \dots, x_n)$ находим в качестве необходимого условия устойчивости положения равновесия $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_m, 0, \dots, 0)$; $\bar{x}_i > 0$, $i = 1, \dots, m$, представляющего видовую структуру сообщества, в которой из всех возможных присутствуют только первые m видов, равенство $f_i(\bar{x}) = \max_j \{f_j(\bar{x})\}$,

$1 \leq i < m$, $1 \leq j \leq n$. (Якобиан системы при $x = \bar{x}$ име-

ет блочную структуру $\left(\frac{\partial (x_i f_i(x))}{\partial x_j} \right) \bigg|_{x=\bar{x}} = \begin{pmatrix} A & B \\ 0 & D \end{pmatrix}$ с

диагональной $(n - m) \times (n - m)$ матрицей D , имеющей на главной диагонали элементы $f_j(\bar{x}) \leq 0$, $j > m$, при том, что $f_j(\bar{x}) = 0$, $j \leq m$.) Равенство имеет характер экстремального соотношения и выражает *принцип эволюционной оптимальности*. Его биологический смысл заключается в том, что выжившие в равновесном состоянии виды обязаны иметь максимальные значения мальтузианских функций, вычисленных в этом состоянии, по отношению ко всем потенциально допустимым видам. Именно эти параметры характеризуют силу видов в ее дарвиновском понимании, если иметь в виду эвристическую формулировку положения о выживании сильнейших.

Поскольку в равновесном состоянии $\bar{x}$ виды с номерами $m + 1 \leq j \leq n$ отсутствуют, их можно считать виртуальными, т.е. добавить к их совокупности любые другие виды, имеющие гипотетическую возможность оказаться в исходном наборе. При этом номера, различающие виды, вовсе не обязательно выбирать из некоторого конечного множества, как в предложенном примере, а могут иметь совершенно произвольную природу. В частности, в качестве таковых можно выбирать элементы некоторой (обычно ограниченной) области конечномерного (а порой и бесконечномерного, составляющего, например, некоторый класс функций) пространства, так что задача оптимизации будет решаться уже по отношению к этой области. (По этой причине вместо термина “номер” в контексте настоящей работы может употребляться его синоним “параметр отбора” более подходящий в непрерывной интерпретации.) Такое расширение позволяет в типичном случае при решении экстремальной задачи находить в области Λ изолированные точки, среди которых оказываются и те значения параметров отбора $\bar{\lambda} \in \Lambda$, при которых равновесное состояние $\bar{x}$ оказывается устойчивым.

Отметим здесь, что помимо указанного выше необходимого условия устойчивости, отвечающего за *внешнюю* устойчивость (синоним эволюционной устойчивости) и характеризующего стабильность равновесного состояния сообщества по отношению к внедрению видов, не представленных в этом состоянии, требуется еще и *внутренняя* устойчивость, характеризующая стабильность по отношению к малым отклонениям значений численности присутствующих видов. Отыскивая значения $\bar{\lambda} \in \Lambda$, отвечающие набору видов, наблюдаемому в заданных условиях (включая видовую структуру сообщества), можно идентифицировать неизвестные значения тех параметров реальных (квази-)стационарных биологических систем, для определения которых натурные измерения оказываются невозможными или слишком затратными.

В математических моделях конкретных структурированных биологических сообществ наибольшую практическую трудность вызывает построение максимизируемых функционалов от распределений, роль которых в рассмотренном точечном примере исполняют функции от численностей $f_i(x)$. Если такие функционалы удастся найти, то аналоги результатов (равно как и схемы последующих вычислений), изложенных выше, могут быть почерпнуты из более общей теории о связи устойчивости и оптимальности для случая

распределенных квазилинейных систем, разработанной автором (Разжевайкин, 1991a, 1994). Ниже предлагаются приложения этой теории к тем моделям динамики сообществ, состоящих из популяций, наделенных непрерывной структурой, для которых удалось найти упомянутые функционалы. Ввиду довольно высокой степени абстрактности приводимых в следующих трех разделах конструкций в четвертом и последующих разделах предлагается дедуктивная цепочка отдельных задач, которая демонстрирует возможности приложений более абстрактных результатов к более конкретным и завершается иллюстрацией соответствующих расчетов для популяций травянистых видов.

2. МОДЕЛИ С НЕПРЕРЫВНОЙ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

Исходная система уравнений, описывающая динамику сообщества популяций, наделенных непрерывной возрастной структурой, имеет вид

$$\partial x_\lambda = -m_\lambda x_\lambda, \quad \lambda \in \Lambda \quad (1)$$

с краевыми условиями

$$x_\lambda(0, t) = \int_0^\infty b_\lambda(a) x_\lambda(a, t) da, \quad \lambda \in \Lambda \quad (2)$$

и подходящими начальными условиями. Здесь t обозначает время, a – возраст, $\partial_t = \frac{\partial}{\partial t}$, $\partial = \partial_t + \partial_a$, λ – номер (возможно, из несчетного множества Λ) вида с популяционной плотностью по возрасту $x_\lambda = x_\lambda(a, t)$. Система считается автономной во времени, так что каждый из коэффициентов смертности $m_\lambda = m_\lambda(a, x) \geq 0$ особей вида с номером λ предполагается зависящим лишь от возраста этих особей и значений вектора распределений $x = \{x_\rho(\cdot, t)\}$, $\rho \in \Lambda$ описывающего текущее (т.е. при фиксированном значении времени) состояние структуры сообщества. Здесь и далее точка, поставленная на месте переменной распределения, означает рассмотрение распределения целиком, т.е. как элемента подходящего функционального пространства. Это означает, в частности, функциональную зависимость коэффициентов смертности от состояния сообщества в целом, и здесь заложена возможность учитывать различные типы взаимодействия видов в сообществе. Коэффициенты рождаемости $b_\lambda(a)$ предполагаются не зависящими от текущего состояния распределений. В применении к сообществу с возрастной структурой основной результат можно сформулировать следующим образом.

Если система (1)–(2) имеет устойчивое положение равновесия $\bar{x} = \{\bar{x}_\lambda(a)\}$, $\lambda \in \Lambda$, то для $\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$, (подмножество тех значений параметра $\lambda \in \Lambda$, для которых $\bar{x}_\lambda(a)$ не обращается тождественно в нуль) выполнено соотношение

$$\varphi(\bar{\lambda}) = \max_{\lambda \in \Lambda} (\varphi(\lambda)) \quad (3)$$

с функционалом

$$\varphi(\lambda) = \int_0^\infty b_\lambda(a) \exp \left[- \int_0^a m_\lambda(s, \bar{x}) ds \right] da. \quad (4)$$

С практической точки зрения это означает, что для нахождения тех значений набора параметров λ , которые реализуются для априори известного установившегося стационарного распределения $\bar{x}$, следует решить задачу максимизации (3) по λ для функционала (4). Содержательный смысл функционала (4), восходящего к основополагающим построениям Лотки (Lotka, 1922), сводится к среднему числу новорожденных в расчете на одну особь с учетом возрастно-специфической смертности.

3. МОДЕЛИ С НЕПРЕРЫВНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ

Для пространственно распределенных биологических сообществ традиционной непрерывной моделью служит их описание посредством систем квазилинейных параболических уравнений второго порядка с *однородными* (т.е. нулевыми для линейной комбинации самого решения и его первых производных) условиями на границе рассматриваемой пространственной области. Когда априори известно, что реализуется определенный набор биологических видов со стационарными распределениями для отыскания значений параметров отбора, соответствующих выжившим видам, удается сформулировать задачу минимизации подходящего интегрального функционала.

Исходная система уравнений имеет вид:

$$\partial_t x_\lambda = h_\lambda x_\lambda + \hat{a}_\lambda(x) x_\lambda, \quad \lambda \in \Lambda, \quad (5)$$

где $x_\lambda = x_\lambda(\xi, t)$ – пространственная плотность биомассы вида λ в точке пространства $\xi \in \Omega$ (здесь $\Omega \subset \mathbf{R}^n$) – связная ограниченная область с достаточно гладкой границей $\partial\Omega$, описывающая местообитание сообщества в момент времени t , h_λ – эллиптические операторы вида $h_\lambda x_\lambda = \text{div}(A_\lambda(\xi)(\text{grad} x_\lambda + x_\lambda \text{grad} q_\lambda(\xi)))$ с достаточно гладкими коэффициентами $a_\lambda^{ik}(\xi)$, $q_\lambda(\xi)$, $i, k = 1, \dots, n$ в замыкании области Ω , причем

симметричные матрицы $A_\lambda(\xi) = \|a_\lambda^{ik}(\xi)\|$ считаются равномерно в области Ω положительно определенными (т.е. $(A_\lambda(\xi)\zeta, \zeta) \geq k_\lambda(\zeta, \zeta) > 0$ для любого вектора $\zeta \in \mathbf{R}^n \setminus \{0\}$). Здесь дивергенция и градиент вычисляются по пространственным переменным ξ , использовано также стандартное обозначение для скалярного произведения в $\mathbf{R}^n$

в виде $(u, v) = \sum_{i=1}^n u_i v_i$. Такие операторы служат

для описания диффузии в случае неизотропного (с точки зрения возможных перемещений особей вида с номером λ) пространства и наличия сноса по пространству, задаваемого градиентом потенциала $q_\lambda(\xi)$ (например, в задачах хемотаксиса – это видоспецифическая функция от концентрации аттрактанта). Изотропный случай соответствует матрице диффузии $A_\lambda(\xi)$, которая пропорциональной единичной¹.

На границе $\partial\Omega$ предполагается выполненным условие *непроницаемости* – канонический частный случай однородного условия:

$$(\text{grad} x_\lambda + x_\lambda \text{grad} q_\lambda(\xi), A_\lambda(\xi) v) \Big|_{\partial\Omega} = 0, \quad (6)$$

где v – вектор внешней нормали к границе в точке $\xi \in \partial\Omega$. Условие (6), записываемое как равенство нулю проекции суммарного (за счет диффузии и сноса) потока особей вида λ через границу, означает, что с биологической точки зрения граница является для особей непреодолимой преградой.

Оператор $\hat{a}_\lambda(x)$ задает поточечное (по ξ) умножение функции $x_\lambda(\xi, t)$ на функцию (точнее, функционал) $a_\lambda(x(\cdot, t), \xi)$, в котором использовано обозначение для вектора $x = x(\cdot, t) = \{x_\rho(\cdot, t)\}$, $\rho \in \Lambda$. Этот оператор выполняет роль мальтузианской функции (см. раздел 1) вида с номером λ . Совокупность таких операторов задает все внутри- и межвидовые взаимодействия в модельном сообществе.

В применении к рассматриваемой системе с пространственной структурой основной результат теории можно сформулировать следующим образом. Если система (5)–(6) имеет устойчивое стационарное положение равновесия $\bar{x}$, то для $\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$ выполнено соотношение

$$\varphi(\bar{\lambda}) = \min_{\lambda \in \Lambda} \varphi(\lambda) \quad (7)$$

с функционалом

$$\varphi(\lambda) = \frac{\int_\Omega e^{q_\lambda(\xi)} [(w_\lambda(\xi), A_\lambda(\xi) w_\lambda(\xi)) - \hat{a}_\lambda(\bar{x}) \bar{x}_\lambda^2(\xi)] d\xi}{\int_\Omega e^{q_\lambda(\xi)} \bar{x}_\lambda^2(\xi) d\xi}, \quad (8)$$

¹Под “единичной” понимается матрица $I = \text{diag}\{1, \dots, 1\}$ (прим. ред.).

где для сокращения записи введено обозначение $w_\lambda(\xi) = \text{grad} \bar{x}_\lambda(\xi) + \bar{x}_\lambda(\xi) \text{grad} q_\lambda(\xi)$.

Замечание 1. Замена краевого условия непроницаемости (6) на однородное условие Дирихле $x_\lambda(\xi, t) \equiv 0$, $\xi \in \partial\Omega$, соответствующее поглощающей границе, не меняет результата.

Замечание 2. Замена функционала (8) на монотонно зависящую от него функцию оставляет решение задачи оптимизации неизменным. Это очевидное обстоятельство позволило рассматривать вместо задачи максимизации задачу минимизации. Кроме того, оно заслуживает внимания при сопоставлении результатов этого и следующего разделов.

Замечание 3. В задаче минимизации (7) уровень требований к гладкости функций, входящих в функционал (8), ниже, чем в уравнении (5). При этом оказывается, что функции, доставляющие минимальные решения, обладают гладкостью, требуемой для уравнений. Поэтому для практических расчетов вполне можно обойтись аппроксимацией только тех производных, которые входят в функционал (8).

Содержательно выражение (8) представляет собой адаптированный к сносу по градиенту потенциала $q_\lambda(\xi)$, пространственный функционал энергии соответствующей стационарной краевой задачи. При фиксированном значении он достигает минимального значения $\varphi_{\min}(\lambda)$ на тех собственных функциях $\bar{x}_\lambda(\xi)$ самосопряженного (в норме, задаваемой знаменателем выражения (8)) дифференциального оператора из правой части системы (5), которые соответствуют его максимальному собственному значению. Сопоставление вариационных свойств (см., например, Михайлов, 1976) таких функций с соответствующими свойствами реально наблюдаемых распределений позволяет, в частности, делать выводы о завершенности процесса пространственной сукцессии в сообществе. Так, например, наличие пространственной “ряби”, для которой трудно указать внешнюю причину, особенно при достаточно правильной ее периодичности, свидетельствует о немалом пути, предстоящем сообществу до его эволюционного финала.

4. МОДЕЛИ С ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

В случае необходимости одновременного учета рассмотренных выше распределений популяций как по возрасту, так и по пространству удастся найти условия (Разжевайкин, 2002), при которых существует достаточно простой функционал,

принимаяющий экстремальные значения для видов, закрепившихся в ходе эволюции.

Далее при построении модели мы будем использовать, по возможности, обозначения из предыдущих двух разделов. Пусть $x_\lambda = x_\lambda(a, \xi, t)$ обозначает пространственно-возрастную плотность распределения вида с номером $\lambda \in \Lambda$, $h_\lambda x_\lambda = \text{div}(D_\lambda(\xi) \text{grad} x_\lambda)$, где $D_\lambda(\xi) > D_\lambda > 0$ – диффузионный оператор по пространственным переменным. Пусть далее $x = \{x_\lambda\}$, $\lambda \in \Lambda$, – вектор текущих распределений; $m_\lambda = m_\lambda^\xi(\xi, x) + m_\lambda^a(a, x)$ – коэффициенты смертности, которые расщепляются на части, зависящие от пространственной переменной и от возраста; $\partial = \partial_t + \partial_a$. В качестве модели процесса эволюционного отбора в указанных условиях используем следующую систему уравнений:

$$\partial x_\lambda = (h_\lambda - m_\lambda) x_\lambda, \quad \lambda \in \Lambda, \quad (9)$$

с краевыми условиями на границе возрастного интервала

$$x_\lambda(0, \xi, t) = \int_0^\infty b_\lambda(a) x_\lambda(a, \xi, t) da \quad (10)$$

и с краевыми условиями на границе пространственной области

$$x_\lambda(a, \xi, t) \big|_{\xi \in \partial\Omega} = 0. \quad (11)$$

С точки зрения возможных биологических интерпретаций, гипотезы, заложенные в системе (9)–(11), представляются вполне приемлемыми, хотя и восходят к условиям, задаваемым общей квазилинейной теорией (Разжевайкин, 1991а, 1994). Так, например, предположение о зависимости видоспецифического коэффициента рождаемости $b_\lambda(a)$ только от возраста означает регуляцию процесса воспроизводства на генетическом уровне без какого-либо вмешательства популяционных факторов. Такая гипотеза находит свое подтверждение, например, для многих видов простейших. Гипотеза о расщеплении коэффициента смертности представляется существенно более дискуссионной. Однако не следует забывать, что большинство реальных данных, поступающих для теоретической обработки, так или иначе привязывается к одномерным распределениям, что зачастую ставит перед теоретиками задачу о конструировании функций, увязывающих простые одномерные наблюдения в более или менее адекватные реальности многомерные распределения. И, наконец, краевые условия (11) характеризуют пространственную область как общую для всех рассматриваемых видов. Альтернативные условия непроницаемости тоже представляются вполне приемлемыми, причем характер результа-

тов для них практически ничем не отличается от излагаемых ниже.

В применении к системе (9)–(11) основной результат теории формулируется следующим образом. Если указанная система имеет устойчивое положение равновесия $\bar{x}$, то значения $\bar{\lambda} \in \text{supp}(\bar{x})$ являются решениями оптимизационной задачи:

$$\max_{\lambda \in \Lambda} \max_{w \in H_0^1(\Omega)} \varphi(\lambda, \bar{x}, w)$$

с функционалом вида

$$\begin{aligned} \varphi(\lambda, \bar{x}, w) = & \int_0^\infty b_\lambda(a) \exp \left[-ka - M_\lambda(\bar{x}, w) - \int_0^a m_\lambda^a(s, \bar{x}) ds \right] da, \\ \text{где} \quad M_\lambda(\bar{x}, w) = & \frac{\int_\Omega [(D_\lambda(\xi) \text{grad } w_\lambda(\xi), \text{grad } w_\lambda(\xi)) - m_\lambda^\xi(\xi, \bar{x}) w_\lambda^2(\xi)] d\xi}{\int_\Omega w_\lambda^2(\xi) d\xi}, \end{aligned}$$

$H_0^1(\Omega)$ – множество непрерывно дифференцируемых по пространственным переменным функций, для которых выполнено краевое условие (11). При этом оптимальное стационарное распределение оказывается разделенным, т.е. $\bar{x}_\lambda(a, \xi) = \bar{v}_\lambda(a) \bar{w}_\lambda(\xi)$ с частными профилями: пространственным $\bar{w}_\lambda(\xi)$, доставляющим минимум функционалу $M_\lambda(\bar{x}, w)$ на множестве $H_0^1(\Omega)$, равный κ_λ , и возрастным $\bar{v}_\lambda(a)$, являющимся решением краевой задачи

$$\begin{cases} \partial_a v_\lambda(a) = (\kappa_\lambda - m_\lambda^a(a, \bar{x})) v_\lambda(a), \\ v_\lambda(0) = \int_0^\infty b_\lambda(a) v_\lambda(a) da. \end{cases}$$

Частный пример использования приведенной в этом разделе конструкции, в котором в качестве параметра отбора используется скорость метаболизма, представлен в работе В.Н. Разжевайкина (2002).

5. ПРИЛОЖЕНИЕ. ЗАДАЧА КОРРЕЛЯЦИОННОЙ АДАПТОМЕТРИИ

Использование методики, описанной в третьем разделе, позволило обосновать построение обсуждаемой ниже модели явлений, лежащих в основе метода корреляционной адаптометрии, широко применяемого в медицинской и биологической практике.

Сущность метода заключается в оценке характера внешних нагрузок на популяцию посредством анализа изменений парных корреляций между значениями индивидуальных физиологических показателей внутри популяции в условиях нагрузки. При этом, поскольку получаемые оценки носят преимущественно качественный характер, для практических целей ограничиваются отслеживанием изменений интегральных характеристик. Наиболее популярной из них является

вес корреляционного графа $G_h = \sum_{k,l=1}^N \tilde{r}_{kl}$, где

$k, l = 1, \dots, N$ – номера измеряемых показателей, $\tilde{r}_{kl} = \begin{cases} 0, & |r_{kl}| < h \\ |r_{kl}|, & |r_{kl}| \geq h \end{cases}$, а r_{kl} – коэффициент корреляции между k -м и l -м показателями. Многочисленные наблюдения за природными популяциями (см. пример в следующем разделе) показали, что с увеличением неблагоприятной нагрузки на популяцию вес корреляционного графа возрастает. Для теоретического обоснования подобных явлений был предложен (Разжевайкин, Шпитонков, 2003) подход, базирующийся на следующей диффузионной модели.

Рассмотрим популяцию, особи которой могут отличаться друг от друга значениями некоторых индивидуальных параметров. Такими параметрами для человека могут служить, например, измеряемые в ходе медицинских обследований физиологические (биохимические, кардиологические и т.п.) параметры. Число этих параметров естественно считать конечным, а их значения будем предполагать непрерывными и ограниченными. Область возможной локализации параметров для живых организмов представляет собой область гомеостаза в конечномерном пространстве.

В теории рассматриваются два вида процессов – быстрые и медленные. Первые из них описывают процессы адаптации популяции к текущим внешним воздействиям, вторые – эволюционные процессы формирования механизмов этой адаптации.

Считается, что быстрые изменения индивидуальных параметров обследуемых особей описываются блужданиями соответствующих им точек внутри области. При этом на случайные блуждания могут накладываться *тренды*, характеризующие коллективную подверженность внешним факторам. В результате воздействия трендов формируются неоднородные стационарные распределения особей, которые могут служить основой для расчетов теоретических значений попарных

коэффициентов корреляции параметров у рассматриваемой популяции.

Формирование области гомеостазиса, равно как и механизмов адаптации, соответствующих характеру поведения особей вблизи ее границы, относится к медленным процессам. Если считать первый из них существенно более медленным, чем второй, то при построении модели формирования механизмов адаптации область гомеостазиса можно считать постоянной. При этом адаптация интерпретируется как “отталкивание” особей от края, так что полному ее отсутствию соответствует свободный выход особей за пределы границы. Поскольку обратный поток отсутствует, это означает обнуление граничных условий. В качестве математической модели на таких “эволюционных” временах снова выбирается модель блужданий, но уже без внутренних трендов (они суммарно нивелируются) и с рождаемостью. Вблизи границы образуются приграничные тренды отталкивания особей от границы (приграничная адаптация), меняющие характер краевых условий для внутренней области, отличающейся от исходной малой окрестностью границы последней. В предположении постоянства суммарных индивидуальных энергозатрат на воспроизводство и на приграничную адаптацию при неограниченном возрастании относительной цены первых из них формируются стационарные распределения, имеющие на границе внутренней области исчезающие потоки, что соответствует условиям непроницаемости.

Обе модели, “быстрая” и “медленная”, связаны между собой тем, что используются в краевых условиях непроницаемости, полученных для первой на основе второй.

Математически “быстрая” модель строится следующим образом. Рассматривается точка $\xi \in \Omega \subset \mathbf{R}^n$, соответствующая состоянию отдельной особи в координатах параметров (Ω – область гомеостазиса, n – число измеряемых параметров).

В качестве математической модели блужданий используется диффузионный процесс с постоянными диффузией и сносом, сопоставляемым внешнему воздействию. Как известно (см., например, Розанов, 1971), динамика распределений, подчиняющихся таким процессам, описывается прямым уравнением Колмогорова

$$\partial_t u = a \Delta u - (\mathbf{b}, \text{grad } u). \quad (12)$$

Здесь оператор Лапласа и градиент вычисляются по переменным $\xi \in \Omega$, а в качестве $u = u(\xi, t)$ выбирается плотность распределения численно-

сти популяции. При этом коэффициент диффузии $a > 0$ отражает подвижность особей, а вектор сноса $\mathbf{b} = -b\mathbf{e}_n$ характеризует направление $\mathbf{e}_n$ и силу $b \geq 0$ действующей на популяцию (как правило, неблагоприятной) нагрузки.

Далее используется условие непроницаемости границы $\partial\Omega$ (по поводу обозначений см. пояснения к условию (6))

$$(\mathbf{b}u - a\nabla u, \mathbf{v})|_{\partial\Omega} = 0. \quad (13)$$

Его обоснование в рамках модели, построенной в третьем разделе, можно найти у В.Н. Разжевайкина, М.И. Шпитонкова (2003). Поясним, как оно может быть получено на основе “медленной” модели.

Во-первых, считается, что механизм адаптации особи, направленный на ее локализацию в области гомеостазиса Ω , включается лишь в узкой полосе вблизи ее границы. Этот механизм может быть описан “медленной” моделью, формально совпадающей с моделью (12), подправленной в правой части слагаемым с мальтузианским параметром $r > 0$, отвечающим за рождаемость. При этом выбирается нулевое граничное условие, означающее смерть особи при выходе на границу; $\mathbf{b} = -b(\xi)\mathbf{v}$, где $b(\xi) = b > 0$ в случае, когда расстояние от ξ до $\partial\Omega$ не превосходит некоторой малой заданной величины $\delta > 0$ и $b(\xi) = 0$ в остальной части области Ω , обозначаемой как Ω_δ . В качестве установившегося распределения принимается положительное стационарное решение $\bar{u}(\xi, r, b)$ полученной краевой задачи. При фиксированных r и b такое решение с точностью до нормировки единственно, устойчиво (внутренне устойчиво в терминах раздела 1) и доставляет минимум функционалу (8) среди распределений с нулевыми граничными условиями.

Во-вторых, считается, что суммарные взвешенные индивидуальные энергозатраты на воспроизводство и адаптацию для стационарного решения $\bar{u}(\xi, r, b)$ постоянны:

$$kr + \frac{\int_{\Omega} b(\xi) \bar{u}(\xi, r, b) d\xi}{\int_{\Omega} \bar{u}(\xi, r, b) d\xi} = \text{const}, \quad k > 0, \quad (14)$$

так что из множества возможных “конкурентов” среди $\bar{u}(\xi, r, b)$ (здесь параметры r и b уже могут варьироваться) отбираются решения $\bar{u}(\xi, k)$ задачи (7) при условии (14) с функционалом (8) для уравнения (12). Для таких решений строятся оценки функции $\mathbf{h}(\xi, k)$, вычисляемой из соотношения $(\mathbf{h}(\xi, k) \bar{u}(\xi, k) - a \nabla \bar{u}(\xi, k), \mathbf{v})|_{\partial\Omega_\delta} = 0$, где

$\partial\Omega_\delta$ – граница области Ω_δ .

В-третьих, доказывается, что в случае $k \rightarrow \infty$ имеет место сходимость $\max_{\partial\Omega_\delta} \|\mathbf{h}(\xi, k)\| \rightarrow 0$,

означающая, что на границе области Ω_δ функция $\bar{u}(\xi, \infty)$ удовлетворяет условию непроницаемости (13) для случая $\mathbf{b} = 0$.

Наконец, в-четвертых, в предположении малости δ разницы между Ω_δ и Ω игнорируется.

Возвращаясь к “быстрой” задаче (12)–(13), можно считать, что на границе области Ω существует единственная точка $s(\mathbf{b}) \in \partial\Omega$ такая, что вектор внешней нормали $\nu(\mathbf{b})$ к границе в этой точке совпадает как по направлению, так и по знаку с вектором $\mathbf{b}$, причем вся область находится по одну сторону от точки $s(\mathbf{b})$ в направлении $\mathbf{b}$. Ортогональную систему координат в $\mathbf{R}^n$ выберем таким образом, что $s(\mathbf{b})$ находится в ее начале, а положительное направление последней координаты ξ_n совпадает с направлением вектора $\mathbf{b}$. Задача (12)–(13) имеет единственное (с точностью до умножения на константу) стационарное решение вида

$$u(\xi) = v(\xi_n) = v_0 e^{-b\xi_n/a} \quad (15)$$

Математической моделью измеряемых в задачах корреляционной адаптометрии величин, характеризующих индивидуальные признаки, являются

наборы линейных функций $\varphi = \sum_{i=1}^n \varphi_i \xi_i$, $\psi = \sum_{i=1}^n \psi_i \xi_i$,

а моделью статистических коэффициентов корреляции, определяющих значимые показатели адаптации, – их попарные коэффициенты корреляции по “распределению” (15):

$$K(\varphi, \psi) = \frac{M[(\varphi - M\varphi)(\psi - M\psi)]}{\sqrt{M[(\varphi - M\varphi)^2]M[(\psi - M\psi)^2]}}, \quad (16)$$

где $M\varphi(\xi_1, \dots, \xi_n) = \int_{\Omega} \varphi(\xi) u(\xi) d\xi / \int_{\Omega} u(\xi) d\xi$ – сред-

нее значение функции $\varphi(\xi)$ по распределению (15) в области Ω .

В типичном случае граница $\partial\Omega$ области в окрестности точки $s(\mathbf{b})$ может быть представлена в виде

$$\partial\Omega = \left\{ \xi : \xi_n = \sum_{i=1}^{n-1} a_i \xi_i^2 \right\}, \text{ где все } a_i > 0, i=1, \dots, n-1.$$

Положим $\bar{\varphi}(\varphi_1/\sqrt{a_1}, \dots, \varphi_{n-1}/\sqrt{a_{n-1}}, 0)$. Основой

теории корреляционной адаптометрии является следующее утверждение (Разжевайкин, Шпитон-

ков, 2003): для ненулевых $\bar{\varphi}$ и $\bar{\psi}$ при имеет место сходимость

$$K(\varphi, \psi) \rightarrow \frac{(\bar{\varphi}, \bar{\psi})}{\sqrt{(\bar{\varphi}, \bar{\varphi})(\bar{\psi}, \bar{\psi})}}. \quad (17)$$

Поскольку при $b = 0$ распределение (15) является постоянным в области, так что коэффициенты корреляции (16) отслеживают только ее форму, обнуляясь, например, в случае шара, они могут служить мерой внешнего воздействия на популяцию, что и используется на практике.

Содержательный смысл соотношения (17) заключается в увеличении (по абсолютной величине) коэффициента корреляции двух замеряемых параметров популяции при неограниченном возрастании прилагаемой к ней стрессовой нагрузки. Ввиду указанной интерпретации нужно отметить следующее.

Во-первых, в правой части (17) фигурируют не сами величины φ и ψ , а лишь их приведенные проекции $\bar{\varphi}$ и $\bar{\psi}$. В случае $n = 2$ это сразу дает асимптотику $|K(\varphi, \psi)| \rightarrow 1$, так что заявленная интерпретация достаточно очевидна, по крайней мере для линейно независимых φ и ψ . В случае $n > 2$ наблюдаемый эффект может оказаться не столь очевидным (порой имеющим даже противоположную направленность) в силу возможной малости правой части в (17).

Во-вторых, отсутствие какой либо информации о структуре области гомеостазиса, а значит, и о значениях коэффициентов приведения $\sqrt{a_i}$, $i = 1, \dots, n-1$, позволяет ограничиваться исключительно качественной интерпретацией, что существенно сокращает диагностические возможности метода. По этой причине в качестве реально вычисляемых показателей выбирают такие функции от данных натурных измерений, которые монотонным образом связаны с попарными коэффициентами корреляции. Таковым является, например, приведенный выше вес корреляционного графа.

6. ПРИМЕР. ОЦЕНКА УРОВНЯ АДАПТАЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

Были сопоставлены (Карманова и др., 1996) изменения размеров, скорости роста и интенсивности размножения травянистых видов с оценками уровня адаптационной перестройки в популяции на основе изменения веса корреляционного графа. В качестве объектов исследования выбраны популяции вороньего глаза (*Paris quadrifolia* L.), копытня (*Asarum europaeum* L.), медуницы (*Pulmonaria obscura* Dumort.), зеленчу-

ка (*Galeobdolon luteum* L.), ландыша (*Convallaria*) и ветреницы лютиковой (*Anemone ranunculoides*), произрастающих при разной интенсивности антропогенного пресса при различной густоте.

Было проанализировано поведение этих видов в дубняке разной степени деградации (в результате вытаптывания). Рассматривали участки насаждений, где по степени нарушенности различался лишь живой напочвенный покров, а сомкнутость древесного и кустарниковых ярусов (соответственно режим освещенности) существенно не менялось. Степень нарушенности оценивалась по количеству вытоптанных и лишенных травяного покрова участков земли, по изменению видового состава и обилия в травяном покрове и по отклонениям физико-химических свойств почвы.

Анализировали следующие стадии деградации лесного сообщества:

- 1) малонарушенный дубняк – лещиново-разнотравный;
- 2) дубняк с невысоким уровнем нарушенности (напочвенный покров отсутствует на 25% территории);
- 3) дубняк с высокой степенью деградации напочвенного покрова (отсутствует на 70% площади).

Замеряли следующие параметры: высота побегов, длина корней, диаметр корней, число корней, площадь листы и площадь корней. Вычисляли коэффициенты парной корреляции между всеми замеренными параметрами. Результаты расчетов веса корреляционного графа G_h при $h = 0.5$ (см. предыдущий раздел) для указанных трех типов условий приведены в таблице, из которой видно, что с увеличением степени деградации вес корреляционного графа у каждого из рассмотренных видов монотонно возрастает, что свидетельствует

об адекватности его использования для оценки степени стрессовой нагрузки на популяцию.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 09-07-00398.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горбань А.М., 1985. Обход равновесия. М.: Наука. 236 с.
- Карманова И.В., Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И., 1996. Применение методики корреляционной адаптометрии к оценке реакции травянистых видов к стрессовым нагрузкам // Докл. РАН. Т. 346. № 3. С. 424–426.
- Михайлов В.П., 1976. Дифференциальные уравнения в частных производных. М.: Наука. 392 с.
- Разжевайкин В.Н., 1991а. Связь устойчивости и оптимальности в микроэволюционных распределенных системах квазилинейного типа. М.: Вычислительный центр РАН. 47 с.
- Разжевайкин В.Н., 1991б. Вопросы исследования структурированных биологических систем посредством математического моделирования // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 6. С. 805–812.
- Разжевайкин В.Н., 1994. Устойчивость и эволюционная оптимальность приложения квазилинейной теории к конкретным распределенным биологическим системам. М.: Вычислительный центр РАН. 34 с.
- Разжевайкин В.Н., 2002. Об условиях эволюционного отбора популяций, наделенных пространственной и возрастной структурой. М.: Вычислительный центр РАН. 20 с.
- Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И., 2003. Модельное обоснование корреляционной адаптометрии с применением методов эволюционной оптимальности // Журн. вычисл. математики и мат. физики. Т. 43. № 2. С. 318–330.
- Розанов Ю.А., 1971. Случайные процессы. Краткий курс. М.: Наука. 288 с.
- Свирижев Ю.М., 1974. Возможные пути обобщения фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 4. С. 590–601.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Семевский Ф.Н., Семенов С.М., 1982. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат. 290 с.
- Darwin C., 1859. On the Origin of Species. London: John Murray (см. также: Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: Просвещение. 1987. 384 с.)
- Lotka A.J., 1922. The stability of the normal age distribution // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 8. P. 339–345.

Значение веса корреляционного графа $G_{0.5}$ для различных травянистых видов в зависимости от стрессовой нагрузки

Вид	I	II	III
Вороний глаз	4.1	7.6	14.8
Медуница	8.8	11.9	15.1
Копытень	10.3	15.4	19.5
Зеленчук	1.4	5.2	6.2
Ландыш	5.4	7.9	10.1
Ветреница	8.1	12.5	15.8

Примечание. I – без нарушений, II – умеренное вытаптывание, III – сильное вытаптывание.

The evolutionary optimality principle as a tool to model structured biological systems

V.N. Razzhevaikin

*Institution of Russian Academy of Sciences Dorodnicyn Computing Centre of RAS
119017 Moscow, Vavilov Street, 40
e-mail: razzh@mail.ru*

Suggested are some ways to use the theory of evolutionary optimality for modelling of structured biological communities. The functionals to be optimized are constructed for communities with age, with space, and with age-space continuous structures. The functionals are calculated on the basis of information available on steady-state distributions and are optimized over parameters essential from the viewpoint of evolutionary selection. Found as a result, the optimal values are used to identify the parameters. As a practical application, the central result of correlation adaptometry theory is formulated and an example is given for how it can be used to evaluate reactions of herbaceous species to stressful loads.