

УДК 577.95

ЭКОЛОГИЯ

М. А. ХАНИН, Н. Л. ДОРФМАН

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА, ОСНОВАННАЯ
НА ЭВОЛЮЦИОННОМ ЭКСТРЕМАЛЬНОМ ПРИНЦИПЕ

(Представлено академиком Л. А. Арцимовичем 20 X 1972)

В работах (3, 5, 6, 8, 10, 13) предлагаются математические модели роста животных, основанные на различных подходах к проблеме (принцип уменьшающихся приращений, введение функций Лагранжа по аналогии с аналитической механикой и др.).

Целью настоящей работы является количественное описание динамики роста на основе эволюционного экстремального принципа. Предполагается, что наблюдаемые закономерности роста возникли в ходе естественного отбора, критерием которого был максимум относительной скорости роста численности популяции:

$$k = \frac{1}{S} \frac{dS}{dt} = \max, \quad (1)$$

где $S(t)$ — численность популяции в момент времени t .

Используя известные демографические теории (4), получаем интегральное уравнение, определяющее относительную скорость роста численности популяции k в предположении стационарности экологических условий:

$$\int_0^\infty \exp \left\{ -k\tau - \int_0^\tau \mu^r(\tau) d\tau \right\} g(\tau) d\tau = \frac{1}{\delta}, \quad (2)$$

где $\mu^r(\tau)$ — сила смертности самок в возрасте τ , $g(\tau)$ — плодовитость самок в возрасте τ , δ — доля самок среди новорожденных.

Уравнение (2) неявно определяет k как функционал от функции изменения веса тела животного $p(\tau)$, если функция $\mu^r(\tau)$ выражена через $p(\tau)$ и ее производные:

$$\int_0^\infty \exp \left\{ -k\tau - \int_0^\tau \mu^r(p(\tau), \dot{p}(\tau)) d\tau \right\} g(\tau) d\tau = \frac{1}{\delta}. \quad (3)$$

Таким образом, в соответствии с предлагаемым эволюционным принципом (1) функция роста $p(\tau)$ является экстремалю функционала, неявно заданного уравнением (3) с граничными условиями $p(0) = p_0$, $p(\tau_m) = 0,9p_m$, где p_m — вес тела животного, достигшего полного развития, p_0 — вес тела в момент рождения, τ_m — возраст достижения 90% p_m .

Функции $\mu^r(p, \dot{p})$ и $g(\tau)$, входящие в (3), должны быть найдены в явном виде на основе анализа экологических условий и биологических особенностей рассматриваемого вида, при этом в полученные выражения неизбежно войдет большое число параметров. Следует однако подчеркнуть, что все эти параметры определяются независимыми экспериментальными данными и, таким образом, не являются произвольными величинами, обеспечивающими соответствие теоретической и экспериментальной кривых роста. Это, в частности, одно из существенных отличий предлагаемой тео-

рии от большинства известных теорий роста, содержащих такие «подгочные» параметры.

Естественно предположить, что сила смертности определяется главным образом двумя факторами: способностью особи к самообороне и количеством самостоятельно добываемой ею в единицу времени пищи $\Pi_s(t)$. Способность к самообороне для данного вида животного можно считать функцией веса тела $p(t)$. Таким образом, $\mu^r = \mu^r(\Pi_s(t), p(t))$.

Выразим функцию Π_s через функции $p(t)$ и $\dot{p}(t)$. Для этого введем две вспомогательные функции: $\Pi(t)$ — минимальная потребность в пище в единицу времени в возрасте t , $\Pi_v(p(t))$ — максимальное количество пищи, которое в единицу времени способно добывать животное в возрасте

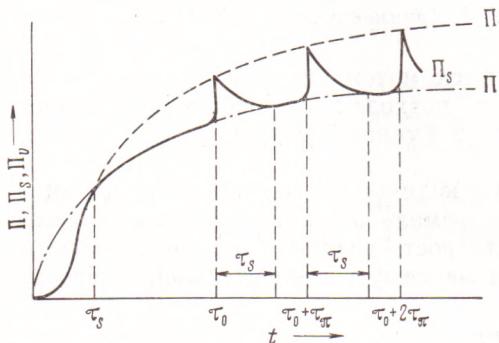


Рис. 1. Качественная зависимость величин Π , Π_s и Π_v от возраста t

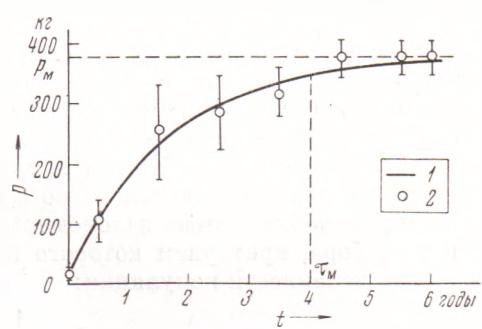


Рис. 2. Теоретическая (1) и эмпирическая (2) зависимости веса тела самки лоси от возраста

t . Количество самостоятельно добываемой пищи Π_s может превышать минимальную потребность в пище Π в связи с необходимостью кормления выводка (см. рис. 1).

Функция Π_s может быть выражена через функции Π_v и Π следующим образом:

$$\Pi_s = \begin{cases} \Pi_v(p(t)), & t \leq \tau_s, \\ \Pi(p, \dot{p}), & \tau_s \leq t < \tau_0. \end{cases} \quad (4)$$

При $t \geq \tau_0$ и $\tau_s \leq \tau_n$ (случай А)

$$\Pi_s = \begin{cases} \Pi(t) + \lambda(t_n') \cdot g(\tau_0 + (j+n)\tau_n) \cdot \Phi(t_n') \cdot [\Pi(t_n') - \Pi_v(p(t_n'))], \\ \tau_0 + i\tau_n \leq t \leq \tau_0 + i\tau_n + \tau_s, i=0, 1, 2, \dots, \\ \Pi(t) \quad \text{при остальных } t. \end{cases} \quad (4')$$

$\tau_s = m_1\tau_n + \tau_s'$ (случай В)

$$\Pi_s = \begin{cases} \Pi(t) + \sum_{n=0}^{m_1} \lambda(t_n') \cdot g(\tau_0 + (j+n)\tau_n) \cdot \Phi(t_n') \cdot [\Pi(t_n') - \Pi_v(p(t_n'))], \\ t_n' = t - \tau_0 - (j+n)\tau_n, \quad t \text{ принадлежит одному из интервалов:} \\ \tau_0 + (j+i)\tau_n \leq t \leq \tau_0 + (j+i+1)\tau_n, \quad i=0, 1, \dots, m_1-1; \\ \tau_0 + (j+i)\tau_n + \tau_s' \leq t \leq \tau_0 + (j+i+1)\tau_n, \quad i=1, 2, \dots; \quad i=m_1-1; \\ \tau_0 + (j+i)\tau_n \leq t \leq \tau_0 + (j+i)\tau_n + \tau_s', \quad j=0, 1, 2, \dots, i=m_1; \end{cases} \quad (4'')$$

здесь τ_0 — возраст, при котором у особи впервые появляется потомство; τ_n — продолжительность цикла воспроизведения; m_1 — возраст τ_s , выраженный в циклах воспроизведения; τ_s — возраст, при котором $\Pi = \Pi_s = \Pi_v$,

t_n' — возраст n -го выводка, $\Phi(x) = \exp \left(- \int_0^x \mu^r(x) dx \right)$; $\lambda(t_n')$ — отношение

удельной калорийности рациона, потребляемого n -м выводком, к удельной калорийности рациона родителей.

Функция $\Pi_0(p(t))$ определяется приближенно эмпирическими данными; функция Π может быть выражена через $p(t)$ и $\dot{p}(t)$ с помощью анализа энергетических и белковых потребностей растущего животного.

Потребность в белках в единицу времени связана с ростом и затратами на поддержание азотистого равновесия, пропорциональными основному обмену (^{8, 9}):

$$B = \frac{1}{\chi} (\gamma_0 \eta(p) \cdot p^{0.75} + \beta_0 \varphi \dot{p}), \quad (5)$$

где B — минимальная потребность в белках в единицу времени; χ — биологическая ценность белка; $\gamma_0 = 15 \cdot 10^{-6}$ кг белка на 1 ккал; $\eta(p)$ — видоспецифичная функция, определяемая из эмпирических данных; β_0 — весовая концентрация белков в организме; φ — функция, учитывающая эффективность использования белков при синтезе белковой компоненты растущих тканей, в общем случае φ должна зависеть от \dot{p}/p .

Потребление пищи, соответствующее белковым потребностям (5), определяется выражением

$$\Pi_0 = B / (\delta_1 \cdot b), \quad (6)$$

где b — весовая концентрация белков в пище, δ_1 — коэффициент усвоения белков.

Потребление пищи ограничивается белковыми потребностями, если калорийность получаемой пищи за вычетом калорийности части пищи, использованной для синтеза новых тканей, покрывает энергетические потребности организма:

$$\Pi_0 f - f_b \dot{p} \geq W_n, \quad (7)$$

где W_n — мощность, потребляемая организмом; f — эффективная (т. е. с учетом усваиваемости) удельная калорийность пищи; f_b — средняя удельная калорийность тела животного.

Если неравенство (7) не выполняется, потребление пищи лимитируется энергетическими потребностями и определяется выражением

$$\Pi_w = \Pi_0 + \frac{1}{f} [W_n - (\Pi_0 f - f_b \dot{p})] = (W_n + f_b \dot{p}) / f. \quad (8)$$

Таким образом, $\Pi = \max \{\Pi_0, \Pi_w\}$.

Мощность, потребляемая организмом, описывается выражением

$$W_n = W_0 + A_{\text{мех}} / \zeta, \quad (9)$$

где $W_0 = \eta(p) \cdot p^{0.75}$ — основной обмен, $A_{\text{мех}}$ — механическая мощность животного, ζ — средний к.п.д. мышц.

Считая приближенно механическую мощность пропорциональной количеству добываемой пищи, получаем

$$A_{\text{мех}} = \chi \Pi_w, \quad (10)$$

$$\Pi_w = (W_0 + f_b \dot{p}) / (f - \chi / \zeta), \quad (11)$$

где χ — коэффициент, зависящий от экологических условий (диссирированность пищи, конкуренция со стороны других видов и др.).

Сформулированная вариационная задача численно решена для самки лося (*Alces alces*). Эмпирические данные о зависимости смертности от возраста, а также сведения о биологии, экологии и этологии этого вида взяты на основе исследований (^{1, 2}). При этом используются следующие упрощающие предположения:

- 1) сила смертности для самцов и самок одинакова ($\mu^F = \mu^M = \mu$);
- 2) соотношение полов при рождении 1 : 1 ($\delta = 0,5$);

3) функция, характеризующая эффективность использования белка при синтезе растущих тканей, аппроксимировалась в виде $\varphi=1+ap^{\frac{1}{2}}$, где коэффициент a был оценен на основе данных работы (7) и принят $a \approx 0,3$;

4) на основании данных (1, 2) функция $\mu(\Pi_s, p)$ аппроксимировалась в виде

$$\mu = 0,035(\Pi_s/p)^2 - 0,49(\Pi_s/p) + 1,75, \quad (12)$$

где Π_s — измеряется в кг/год, а p в килограммах.

Следует заметить, что зависимость (12) применена только для рассматриваемого вида в области изменения веса тела от веса новорожденного до веса тела животного, достигшего полного развития. При этом ограничении а также считая количество самостоятельно добываемой пищи Π , фиксированным, зависимость обороноспособности от веса тела оказывается, как показывают зоологические исследования, монотонной. В общем случае естественно, монотонность не будет наблюдаться. Отсутствует она и в выражении (12), если учесть зависимость Π от p и \dot{p} .

Численные значения других параметров, принятых в расчетах таковы: $p_m = 377$ кг, $p_0 = 10$ кг, $\tau_m = 4$ года, $\tau_0 = 2$ года, $\tau_p = 1$ год; $\tau_s = \tau_l = 4$ месяца (τ_l — длительность лактационного периода). При $t \leq \tau_l$ $b = 0,14$, $\delta_1 = 1$, $\kappa = 1$, $f = 1620$ ккал/кг; при $t > \tau_l$ $b = 0,09$, $\delta_1 = 0,8$, $\kappa = 0,7$, $f = 1440$ ккал/кг; $\beta_0 = 0,18$, $\zeta = 0,25$, $\chi = 180$ ккал/кг;

$$\eta(p) = \begin{cases} (0,75 + 1,25p/p_m) \cdot 70 \text{ ккал/(кг}^{0,75} \cdot \text{сутки}), & p/p_m \leq 0,2, \\ 70 \text{ ккал/(кг}^{0,75} \cdot \text{сутки}), & p/p_m > 0,2; \end{cases}$$

$$\Pi_v(p(t)) = \alpha(p(t)) \cdot \Pi(t) \quad \text{при } t \leq \tau_s;$$

$$\alpha(p(t)) = \begin{cases} 3p/p_m, & p/p_m < 0,12, \\ 9,4p/p_m - 0,75, & p/p_m \geq 0,12; \end{cases}$$

t , годы	2	3	4	5-6	7-8	9-10	>10
g	0,22	0,64	1,0	1,1	1,5	1,06	0,94

Вариационная задача была решена численно на ЭЦВМ БЭСМ-6. Как видно из рис. 2, имеется удовлетворительное совпадение теоретической и эмпирической зависимости $p(t)$.

Всесоюзный заочный машиностроительный институт
Москва

Поступило
13 X 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Сборн. Биология и промысел лося, ред. А. Г. Банников, 1964, стр. 5, 101.
- ² В. Г. Гептнер, А. А. Насимович, А. Г. Банников. Млекопитающие Советского Союза, 1, 1961. ³ А. И. Зотин, Р. С. Зотина, Журнал общ. биол., 28, № 1, 82 (1967). ⁴ С. Карлин, Основы теории случайных процессов, 1971. ⁵ И. И. Шмальгаузен, В сборн. Рост животных, 1935. ⁶ L. Bertalanffy, Quart. Rev. Biol., 32, № 3, 217 (1957). ⁷ K. L. Blaxter, In: Mammalian Protein Metabolism, II, 1964, p. 173. ⁸ S. Brody, Bioenergetics and Growth, 1945. ⁹ D. M. Hegsted, In: Mammalian Protein Metabolism, II, 1964, p. 135. ¹⁰ A. K. Laird, Growth, 30, 1965, p. 264, 349. ¹¹ J. R. Paraks, Am. J. Physiol., 219, 833 (1970). ¹² P. Weiss, J. Kavanaugh, J. Gen. Physiol., 41, 1 (1957). ¹³ R. N. Wetzel, Medical Physics, 1, 1945, p. 513.