В.Н. Разжевайкин

# Преждевременная и избыточная смертность как результат эволюционного отбора в модели Лотки

## Принцип эволюционной оптимальности для модели Лотки

Исходная система

$$\frac{\partial x_\lambda}{\partial t} + \frac{\partial x_\lambda}{\partial a} = -m_\lambda x_\lambda, \qquad \lambda \in \Lambda \tag{1}$$

$$x_\lambda(0,t) = \int\limits_0^{T_\lambda} b_\lambda(a) x_\lambda(a,t)\,da,\ \lambda \in \Lambda \tag{2}$$

$$x_\lambda(0,a) = x_\lambda^0(a) \tag{3}$$

$t \geq 0$ – время, $a \geq 0$ – возраст, $x_\lambda = x_\lambda(t,a) \geq 0$ – возрастная плотность популяции $\lambda \in \Lambda$

$T_\lambda \leq \infty$.

$\bar{x} = \{\bar{x}_\lambda(a),\ \lambda \in \Lambda\}$ – устойчивое положение равновесия

$$B(\lambda) = \int\limits_0^\infty b_\lambda(a) \exp\left(-\int\limits_0^a m_\lambda(\bar{x}, s)\, ds\right) da. \tag{4}$$

– биолгический потенциал.

Для $\bar{\lambda} \in \mathrm{supp}(\bar{x})$

$$1 = B\left(\bar{\lambda}\right) = \max_{\lambda \in \Lambda} B(\lambda), \tag{5}$$

Магистральные решения

$\gamma \in \mathbf{R}$ – показатель (*гандикап*) роста

Устойчивое равновесие системы (1) – (2) относительно переменных *возрастного профиля* $x^\gamma = \left\{ x_\lambda^\gamma(t,a),\ \lambda \in \Lambda \right\}$ с $x_\lambda^\gamma(t,a) = e^{-\gamma t} x_\lambda(t,a)$.

## Случай жесткого конкурентного отбора – один вид (принцип Гаузе), $|\mathrm{supp}(\bar{x})| = 1$

Вместо (1) , (2) соответственно

$$\frac{dx}{da} = -m(x(\cdot), a)x, \qquad (6)$$

$$x(0) = \int_0^T b(a)x(a)da. \qquad (7)$$

с $m(x(\cdot), a) = m_{\bar{\lambda}}(x(\cdot), a)$ , $b(a) = b_{\bar{\lambda}}(a)$, $T = T_{\bar{\lambda}} \leq \infty$.

Избыточная смертность $\nu(a) \geq 0$.

$$m_0(x(\cdot), a) = m(x(\cdot), a),$$

$$m_\nu(x(\cdot), a) = m_0(x(\cdot), a) + \nu(a).$$

## Случай зависимости функционала отбора от общей численности

$$W(T, x^0) = \int\limits_0^T x(a)da$$

$T \leq \infty$, $x(a) \in$ (6) − (7) с $m(x(\cdot), a) = m(W(T, x^0), a) > 0$ и $x(0) = x^0 > 0$. При $\nu(a) \geq 0$ вместо $W(T, x^0)$ пишем $W_\nu(T, x^0)$.

$T_b = \sup\{a : b(a) > 0\} \leq \infty$.

В этом случае $\lambda = \left(T, \nu, x^0\right)$, так что

$$B\left(T, \nu, x^0\right) =$$

$$= \int\limits_0^T b(a) e^{-\int\limits_0^a (m(W_\nu(T, x^0), s) + \nu(s))ds} da. \qquad (8)$$

**Теорема 1.** Пусть $m(x(\cdot), a) = m(W_\nu(T, x^0), a) > 0$ $x(a) = \bar{x}_{\bar{\lambda}}(a) \in$ (5) – (8). Тогда избыточная смертность (ИС) $\nu(a) \equiv 0$ для $a \in [0, T_b]$, причем $T \geq T_b$ может быть любым.

Отыскание решения задачи (5) – (7) для $T \geq T_b$ с $m(x(\cdot), a) = m(W_\nu(T, x^0), a)$.

1. $\Phi(X) = B\left(T_b, \xi_0(T_b, X)\right)$, где $\xi_\nu(T, X)$: $W_\nu(T, \xi_\nu(T, X)) \equiv X$. Монотонность $m(X, \cdot)$ влечет убывание $\Phi(X)$

2. Решение $\bar{X}$ уравнения

$$\Phi(X) = 1 \qquad (9)$$

дает оптимальное

$$x(a) = x^0 \exp\left(-\int_0^a m(\bar{X}, s)ds\right)$$

$$x^0 = \bar{X} / \int_0^T \exp\left(-\int_0^a m(\bar{X}, s)ds\right) da.$$

Биологическая интерпретация убывания $x^0$ с ростом $T$ – сокращение рождаемости при увеличении продолжительности жизни.

Стратегии восстановления равновесия в случае $\Phi(X) < 1$

1. Уменьшение $T$, т.е. сокращение популяции за пределами фертильного возраста.

2. Альтернативная – сокращение рождаемости $x^0$ (восстановлению равновесия лишь через поколение).

В случае $\Phi(X) > 1$ для выполнения (9) потребуется увеличение $m(X, \cdot)$ на гандикап роста $\gamma > 0$ и убывание $x^0 \to +0$ (ненаблюдаемость). В частности, при расходимости наружного интеграла в (8) для $T \to T_b = \infty$

Парадокс бессмертия: если при благоприятных условиях отдельные особи популяции могут размножаться бесконечно долго и воздействие смертоносных факторов слабо, то такая популяция ненаблюдаема.

## Случай зависимости функционала отбора от относительной численности

Снова (5) – (7), $m(x(\cdot), a) = m(U, a)$ с $U = U_\nu(T, x^0) = \frac{W_\nu(T, x^0)}{x^0}$ ,

$$U = \int_0^T \exp\left(-\int_0^a (m(U, s) + \nu(s))ds\right)da \quad . \qquad (10)$$

$U$ – число особей, доживших до возраста $T$, в расчете на одного новорожденного.

В (4) для $\lambda = (\nu, T, U)$

$$B_\nu(T,U) = \\ = \int_0^T b(a) \exp\left(-\int_0^a (m(U,s) + \nu(s))ds\right) da \qquad (11)$$

с $U = U_\nu(T, x^0)$ из (10).

Задача

$$B_\nu(T,U) \to \max_{\nu,T,U},$$

при связях (10), и условии стационарности

$$B_\nu(T,U) = 1$$

Варьируемые переменные

1. Накопленная к возрасту $a$ смертность:

$$\rho_\nu(a,U) = \int_0^a (m(U,s) + \nu(s))ds. \tag{12}$$

2. Вероятность дожития до возраста $a$:

$$F_\nu(a,U) = \exp(-\rho_\nu(a,U)).$$

3. Число особей возраста $s \leq a$ в расчете на одного новорожденного:

$$G_\nu(a,U) = \int_0^a F_\nu(s,U)ds. \tag{13}$$

4. Биологический потенциал части популяции возраста $s \le a$

$$B_\nu(a,U) = \int\limits_0^a b(s) F_\nu(s,U) ds. \tag{14}$$

Под знаком интеграла в (13) и (14) функция $\nu$ входит целиком, т.е. как $\nu = \nu(\cdot)$, а не как $\nu(s)$.

Схема решения.

1. При фиксированных $T$ и $U$ исследуется влияние вариаций ИС $\nu(a)$ на функции (12) – (14).

2. Устанавливаются запреты и допустимые вариации $\nu(a)$ в случае оптимальных значений параметров.

3. Выявляются допустимые в условиях оптимальности значения для $T$ при условии допустимости для $\nu(a)$.

4. Выявляются допустимые значения $U$ при условии допустимости для $\nu(a)$ и $T$.

## Вариации избыточной смертности

Пусть $U$, $T$, $\nu(\cdot)$ – оптимальны. Фиксируем $0 < \varepsilon \ll T$. $|\Delta| \ll 1$ и $r \in (0, T-\varepsilon)$, игольчатые вариации для $\nu(a)$ :

$$\delta_\Delta(a,r) = \frac{\Delta}{\varepsilon}\theta(a-r)\theta(r+\varepsilon-a) \geq 0,$$

так что $\int\limits_0^T \delta_\Delta(a,r)da = \Delta$.

Замена $\nu(a)$ на $\nu(a) + \delta_\Delta(a,r)$, дает $f_\Delta(a,r)$ вместо $f(a)$.

При фиксированных $U$ и $\nu(\cdot)$

$$\rho(a) = \rho_\nu(a,U),$$
$$F(a) = F_\nu(a,U),$$
$$G(a) = G_\nu(a,U),$$
$$B(a) = B_\nu(a,U).$$

**Теорема 2.** С точностью до $o(\Delta)$ выполнены следующие равенства

$$\rho_\Delta(a,r) = \\ = \{\rho(a), a < r; \rho(a) + \Delta, a > r + \varepsilon\} \text{ ,}$$

$$F_\Delta(a,r) = \\ = \{F(a), a < r; F(a)(1 - \Delta), a > r + \varepsilon\},$$

$$G_\Delta(a,r) = \\ = \{G(a), a < r; G(a) - \Delta(G(a) - G(r)), \\ a > r + \varepsilon\}, \tag{15}$$

$$B_\Delta(a,r) = \\ = \{B(a), a < r; B(a) - \Delta(B(a) - B(r)), \\ a > r + \varepsilon\}.$$

## Оптимальная избыточная смертность

Необходимые условия оптимальности $\nu(a)$ при неизменных $U$ и $T$

$$B_{\nu}(T,U) \geq B_{\nu'}(T,U),$$

$$G_{\nu}(T,U) = G_{\nu'}(T,U), \qquad (16)$$

для любых $\nu' = \nu'(a)$.

$$\nu'(a) = \nu(a) + \delta_{\Delta_1}(a, r_1) + \delta_{\Delta_2}(a, r_2)$$

$$\nu_1 = \nu_1(a) = \nu(a) + \delta_{\Delta_1}(a, r_1),$$

так что

$$\nu' = \nu'(a) = \nu_1(a) + \delta_{\Delta_2}(a, r_2).$$

$$G_{1,2} = G_{\nu}(r_{1,2}, U),$$

$$G_T = G_{\nu}(T, U),$$

Необходимое условие для (16)

$$\frac{G_T - G_2}{G_T - G_1} = -\frac{\Delta_1}{\Delta_2},$$

так что $\mathrm{sign}\, \Delta_1 = -\mathrm{sign}\, \Delta_2$.

Необходимое условие оптимальности по $\nu(a)$ при фиксированных $U$ и $T$:

$$0 \geq \Delta_2 (G_T - G_2) \left[ \frac{B_T - B_1}{G_T - G_1} - \frac{B_T - B_2}{G_T - G_2} \right].$$

Условие $\varepsilon < r_1 + \varepsilon < r_2 < T - \varepsilon$ можно ослабить до $r_{1,2} \in (0, T)$ с $r_1 \neq r_2$.

Обратная функция $\alpha_\nu(g,U)$

$$\alpha_\nu(G_\nu(a,U),U) \equiv a.$$

$$\frac{\partial \alpha_\nu(g,U)}{\partial g} = \frac{1}{F_\nu(a,U)} > 0.$$

$$\beta_\nu(g,U) \circeq B_\nu(\alpha_\nu(g,U),U).$$

– биологический потенциал младшей части популяции, для которой число особей в расчете на одного новорожденного равно $g$. Это – *плотностный профиль* биологического потенциала.

$$\psi_\nu(g,U) \circeq \frac{\beta_\nu(U,U) - \beta_\nu(g,U)}{U-g},$$

$$\Psi_\nu(a,U) \circeq \psi_\nu(G_\nu(a,U),U) =$$
$$= \frac{B_\nu(T,U) - B_\nu(a,U)}{G_\nu(T,U) - G_\nu(a,U)}.$$

**Теорема 3.** Для оптимального $\nu(a)$ $0 < r_1 < r_2 < T$, $\nu(r_{1,2}) > 0 \Rightarrow$

$$\Psi_\nu(r_1, U) = \Psi_\nu(r_2, U).$$

**Теорема 4.** Для оптимального $\nu(a)$ $0 < r_1 \neq r_2 < T$, $\nu(r_2) > \nu(r_1) = 0 \Rightarrow$

$$\Psi_\nu(r_1, U) \geq \Psi_\nu(r_2, U).$$

**Теорема 5.** Если для оптимального $\nu(a)$ при фиксированных $U$ и $T$ найдется $r_1 \in (0, T)$ такое, что $\nu(r_1) > 0$, то множество $r$ таких, что $\nu(r) > 0$, включает в себя некоторый непустой интервал, содержащий $r_1$ в своем замыкании. При этом для некоторого $q \in [0, U^{-1}]$ при $p = 1 - qU$ для всех таких $r$ для $g = G_\nu(r, U)$ будет выполнено равенство

$$\beta_\nu(g, U) = p + qg,$$

а для тех $r'$, для которых $\nu(r') = 0$, для $g' = G_\nu(r', U)$ – неравенство

$$\beta_\nu(g', U) \leq p + qg',$$

**Теорема 6.** Для $g \in (0, U)$ выполнены равенства

$$\frac{\partial \beta_\nu(g,U)}{\partial g} = b(\alpha_\nu(g,U)),$$

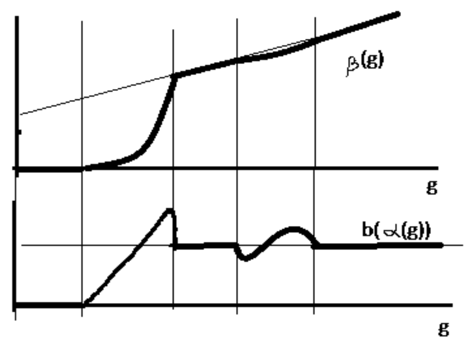
а в точках гладкости функции $b(a)$ для $g = G_\nu(a,U)$ – равенство

$$\operatorname{sign} \frac{\partial^2 \beta_\nu(g,U)}{\partial g^2}\bigg|_{g=G_\nu(a,U)} = \operatorname{sign}\frac{\partial b(a)}{\partial a}.$$

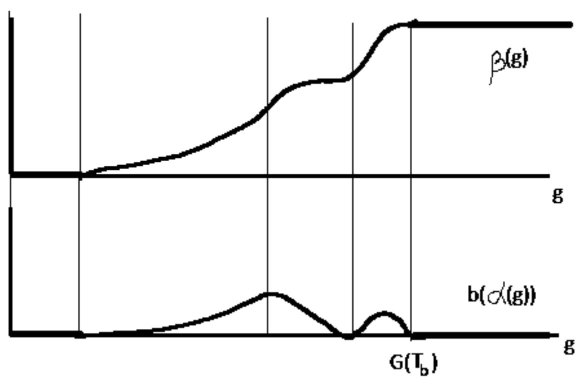
$b(a)$ *стандартная*, если для $a \in (a_1, a_2) \subset (0, T)$ с $a_1 \neq a_2 \Rightarrow C = 0$. $(T_b, T)$ – *финальный интервал* для стандартной функции рождаемости (СФР) $b(a)$

$\nu(a) \geq 0$ для СФР

*допустимая*, если она $\equiv 0$ везде, кроме, быть может, финального интервала.




Нестандартный случай для b(a)




Стандартный случай для b(a)

**Теорема 7.** Для СФР $b(a)$ оптимальная ИС $\nu(a)$ является допустимой.

**Теорема 8.** Для СФР $b(a)$ допустимая ИС $\nu(a)$ в случае сохранения относительной численности $U$ не меняет плотностный профиль биологического потенциала, т.е. $\beta_\nu(g,U) = \beta_0(g,U)$.

## Оптимальные относительная численность и продолжительность жизни

Обозначим $\rho'(U,a) = \frac{\partial \rho_0(U,a)}{\partial U}$.

**Теорема 9.** Пусть $T$ и $U$ связаны соотношением (10) при $\nu(a) \equiv 0$. При выполнении условий их оптимальности для $B_0(T,U)$ должно выполняться равенство

$$b(T)\left(1+\int_0^T F(a)\rho'(U,a)da\right)= \\ = \int_0^T b(a)F(a)\rho'(U,a)da. \qquad (17)$$

При параметризации

$$m(U,a) = M(U)Y(a) + \gamma \quad (18)$$

(17) принимает вид

$$b(T)(1 + \frac{M'(U)}{M(U)}\int\limits_0^T F(a)(\rho_0(U,a)-$$

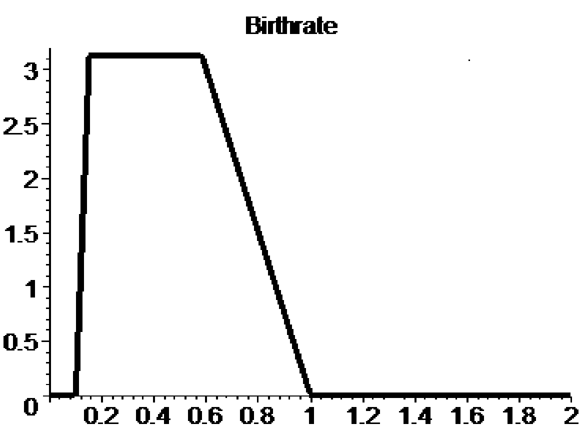
$$-\gamma a)da) = \frac{M'(U)}{M(U)}\int\limits_0^T b(a)F(a)(\rho_0(U,a)-$$

$$-\gamma a)da. \quad (19)$$

Для унимодальной $M(U)$ $\frac{d^2M(U)}{dU^2} > 0$ и $\frac{dM(U^*)}{dU} = 0$ для некоторого $U^* > 0$

**Теорема 10.** В условиях теоремы 9 в случае параметризации (18) с унимодальной функцией $M(U)$ при рождаемости $b(a) \not\equiv 0$ на интервале $a \in (0, T)$ в случае $b(T) = 0$ оптимальное значение для $U$ равно $U^*$.

При $T < T_b$ рождаемость не обязана быть равной нулю, а всего лишь несколько меньше средней рождаемости на протяжении всей жизни.



Результаты расчетов.

В (18) $M(U) = 0.3U + 1$,
$Y(a) = 2a + 1$ , $\gamma = 0$,
$b(a) = \max(0, \min(3.135, 60(a - 0.1), 7.5(1 - a)))$, т.е. $T_b = 1$.

Расчеты по формулам (10) и (19) в случае $B = 1$ дают $U = 0.47$ и $T = 0.9688$ (отрезание по-живому)

## Список литературы

1. *Семевский Ф.Н., Семенов С.М.* Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат. 1982. 290 с.
2. *Lotka A.J.* The stability of the normal age distribution // Proc. Nat. Acad. Science. 1922. V. 8. P. 339–345.
3. *Разжевайкин В.Н.* Функционалы отбора в автономных моделях биологических систем с непрерывной возрастной и пространственной структурой. // Ж. Вычисл. Матем. и Математич. Физ. Т. 50, №2, 2010. С. 338–346.
4. *Webb G.F.* Theory of nonlinear age-dependent population dynamics. Marcel Dekker, N.-Y. 1985. 294 p.

5. *Разжевайкин В.Н.* Анализ моделей динамики популяций. М.: МФТИ. 2010. 175 с.