

## **ЭВОЛЮЦИЯ И ОПТИМАЛЬНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ**

**Н.В. Волосова**

к.ф.-м.н., e-mail: volosova\_nv@mail.ru

Факультет математики, математической биологии и биоинформатики, Государственная классическая академия имени Маймонида

**Аннотация.** В математической биологии существенную роль играет теория оптимальности структуры и функционирования биологических систем. Основой этой теории является целевая функция, экстремум которой определяет как структурные, так и функциональные параметры биологической системы. Для решения различных задач были предложены многие целевые функции, выражающие минимальное потребление энергии, максимальную скорость роста численности популяции, минимальное потребление белков и др. Целью предлагаемой работы является установление связи эволюционного процесса с оптимальностью биосистем. Поскольку итог эволюционного процесса определяется асимптотическим поведением решений уравнений, описывающих динамику популяций, т. е. выживанием особей, обладающих оптимальной структурно-функциональной организацией, представляется целесообразным определять целевые функции на основе анализа асимптотического поведения решений динамических задач. Полученные результаты позволяют найти целевую функцию, если известны лимитирующие факторы, действующие в процессе эволюции и влияющие на рассматриваемую биологическую систему. Рассматривается также проблема оптимальности биологических систем в онтогенезе, т. е. с учётом возрастной зависимости структуры и функционального состояния. Показано, что оптимальные параметры в онтогенезе определяются решением уравнений, которые аналогичны уравнениям Лагранжа.

**Ключевые слова:** биологическая система, эволюционный процесс, популяция, критерий оптимальности, коэффициент размножения.

### **1. Введение**

С начала XX века внимание учёных было привлечено к развитию количественной теории структурно-функциональной организации физиологических и клеточно-молекулярных систем. При решении этой проблемы большая роль принадлежит теории оптимальных биологических структур и их функционирования. Одной из первых работ в этой области было исследование W.R. Hess [1], в котором было показано, что многие особенности системы кровообращения

могут быть объяснены на основе критерия минимального потребления энергии этой системой. В монографии Р. Розена «Принцип оптимальности в биологии» [2] были обобщены основные результаты, достигнутые в области физиологии на основе принципа оптимальности. В теории оптимальной структурно-функциональной организации биологических систем предполагается, что наблюдаемые структуры и функциональные состояния могут быть определены путём поиска условного экстремума некоторых целевых функций с учётом соответствующих ограничений. Как уже упоминалось, одна из предложенных целевых функций определялась потреблением энергии физиологической системой. Другая целевая функция была предложена Р. Фишером [3]. Соответствующий критерий оптимальности формулировался как условие максимальной скорости роста популяции.

В дальнейшем энергетический критерий оптимальности получил применение в теории структуры системы кровообращения [4–9], а затем и функционального состояния системы транспорта кислорода [10–12]. Результаты, полученные к 70-ым гг. XX века в области применения экстремальных принципов в биологии, были отражены в монографиях [13, 14].

Ключевое значение в функционировании организмов имеют клеточно-молекулярные системы (КМС). Для их количественного описания была предложена целевая функция, выражающая условие минимального потребления ими белка [15]. В дальнейшем такая целевая функция была применена для теоретического определения численных значений кинетических констант биохимических реакций, участвующих в клеточно-молекулярной системе [16, 17].

Многие другие целевые функции, предложенные для решения различных биологических задач, также перечислены в обзоре [18].

Целью предлагаемой работы является установление связи целевой функции, определяющей оптимальность структурно-функциональной организации биологических систем, и эволюционного процесса, приводящего к оптимизации.

Для решения этой задачи сформулирован общий критерий оптимальности, связывающий целевую функцию с асимптотическим поведением динамики популяции, разделённой на подпопуляции, которые различаются структурными и функциональными параметрами. Далее на основе исследования асимптотического поведения подпопуляций с учётом влияния лимитирующих факторов устанавливаются целевые функции, необходимые для постановки оптимизационной задачи.

## **2. Общий критерий оптимальности**

Прежде чем приступить к формулировке общего критерия оптимальности биологических систем, определим понятие биологической оптимальности. Популяцию мы будем относить к обладающим оптимальными характеристиками, если эта популяция выживает в ходе эволюции в борьбе за жизнь с другими популяциями того же вида, параметры которых отличаются от аналогичных параметров оптимальной популяции. Выживание вида в экосистеме можно исследовать путём анализа динамики численности популяции, рассматривая при

этом большие промежутки времени (порядка продолжительности эволюционного процесса). Рассмотрим задачу отыскания набора оптимальных величин некоторых структурных или функциональных параметров; при этом величины всех остальных структурно-функциональных параметров будем считать фиксированными и одинаковыми для всех особей вида. Для простоты примем, что имеются две подпопуляции, идентичные во всём, кроме исследуемых параметров. Вектор этих параметров обозначим  $\bar{\alpha}$ . Пусть для одной подпопуляции набор величин этих параметров равен  $\bar{\alpha}_1$ , а для другой —  $\bar{\alpha}_2$ ;  $X_1(t)$  и  $X_2(t)$  — зависимости от времени численностей подпопуляций. Различные варианты исхода эволюционного процесса определяются асимптотическими значениями численностей подпопуляций:

1.  $\lim_{t \rightarrow \infty} X_1 = 0, \lim_{t \rightarrow \infty} X_2 = 0$ . Асимптотическое поведение такого рода свидетельствует об элиминации рассматриваемого вида в биоценозе.

2.  $\lim_{t \rightarrow \infty} X_1 > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} X_2 > 0$ . Этот вариант соответствует случаю сосуществования обеих подпопуляций, различающихся величинами структурно-функциональных параметров  $\bar{\alpha}$ . Иными словами, имеет место полиморфизм по признакам, определяемым этими параметрами. Если различие величин параметра велико, это может свидетельствовать об эволюционной целесообразности разделения рассматриваемого вида на два подвида.

3.  $\lim_{t \rightarrow \infty} X_1 > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} X_2 = 0$ . Этот результат свидетельствует о том, что особи, имеющие набор структурно-функциональных параметров  $\bar{\alpha}_1$ , побеждают в борьбе за существование, а особи другой группы, имеющие набор структурно-функциональных параметров  $\bar{\alpha}_2$ , в ходе отбора элиминируются, то есть первый из рассматриваемых наборов величин исследуемых структурно-функциональных параметров имеет явное эволюционное преимущество перед вторым. Случай  $\lim_{t \rightarrow \infty} X_1 = 0, \lim_{t \rightarrow \infty} X_2 > 0$  аналогичен.

Теперь можно дать определение оптимального в эволюционном смысле набора величин параметров  $\bar{\alpha}$ : если существует такой набор значений параметров  $\bar{\alpha}_1 = \bar{\alpha}^*$ , что для любого  $\bar{\alpha} \neq \bar{\alpha}^*$  выполнены условия

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X_1 > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} X_2 = 0,$$

то набор величин  $\bar{\alpha}^*$  является оптимальным в эволюционном смысле. В данной работе этот общий критерий применён для нахождения оптимальной величины потребления белка и энергии той или иной биохимической системой организма.

### **3. Оптимальное потребление белка и энергии биохимической системой организма особи для однородной популяции**

#### **3.1. Уравнения динамики однородной популяции**

Прямое применение общего критерия оптимальности, основанного на принципе выживания, весьма трудоёмко. Поэтому представляется целесообразным

принять некоторые упрощающие предположения, а именно: экосистема состоит только из одной популяции; популяция однородна, т. е. возрастное распределение особей не принимается во внимание; взаимодействие популяции с другими элементами экосистемы учитывается в уравнении баланса численности рассматриваемой популяции; биотип предполагается изолированным; численность особей в популяции не падает до уровня, при котором детерминистическое рассмотрение неприменимо; не учитывается сезонность размножения. Уравнение баланса численности популяции можно представить в следующем простейшем виде:

$$\frac{dN}{dt} = (\lambda - \mu)N,$$

где  $N$  — численность популяции,  $\lambda$  — коэффициент рождаемости,  $\mu$  — коэффициент смертности.

Коэффициенты рождаемости и смертности являются функциями от численности популяции; кроме того, они зависят от структурно-функциональных параметров организма особи. Мы будем рассматривать их зависимость от величины белковых и энергетических потребностей особи, обусловленных функционированием некоторой биохимической системы её организма. Добывание пищи, необходимой для восполнения белковых и энергетических затрат, связано с опасностью для жизни. С другой стороны, функционирование биохимической системы, зависящее от потребляемых ею белковых и энергетических ресурсов, влияет на состояние организма особи, а значит, опять же сказывается на коэффициентах рождаемости и смертности. Таким образом, эти коэффициенты являются функциями количества белка и энергии, потребляемых биохимической системой организма. Обозначим величину потребления белка рассматриваемой биохимической системой через  $\alpha$ , а величину потребления энергии — через  $\beta$  (оптимальные значения этих параметров мы и собираемся определить). Тогда уравнение баланса численности популяции можно записать в виде

$$\frac{dN}{dt} = f(N, \alpha, \beta)N,$$

где  $f = \lambda - \mu$  — так называемый коэффициент размножения. Кроме того, будем учитывать влияние на динамику численности популяции среднего содержания белкового ( $P$ ) и энергетического ( $E$ ) фактора в организме особи. В результате система уравнений, описывающих динамику популяции, примет вид

$$\frac{dN}{dt} = f(N, P, E, \alpha, \beta)N; \quad \frac{dP}{dt} = g(N, P, E, \alpha, \beta); \quad \frac{dE}{dt} = h(N, P, E, \alpha, \beta),$$

где  $g$  — белковый дисбаланс (разность между количеством белка, получаемым и расходуемым особью в единицу времени),  $h$  — энергетический дисбаланс (разность между количеством энергии, получаемым и расходуемым особью в единицу времени).

Для того чтобы учесть с помощью этого уравнения внутривидовую конкуренцию, необходимо записать его для каждой из подпопуляций, различающихся рассматриваемыми параметрами. Будем рассматривать популяцию, разделённую на две подпопуляции, состоящие из особей, идентичных по всем

параметрам, кроме исследуемых — величины потребления белка ( $\alpha$ ) и энергии ( $\beta$ ) некоторой биохимической системой организма. Пусть эти параметры принимают значения соответственно  $\alpha_1$  и  $\beta_1$  для первой подпопуляции и  $\alpha_2$  и  $\beta_2$  для второй. Записывая уравнения для каждой из подпуляций, получим систему:

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= f(N_1 + N_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i)N_i; & \frac{dP_i}{dt} &= g(N_1 + N_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i); \\ & & \frac{dE_i}{dt} &= h(N_1 + N_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i), \end{aligned}$$

где  $N_i$ ,  $P_i$  и  $E_i$  — соответственно численность  $i$ -той подпопуляции, содержание белкового и энергетического фактора в организме особи  $i$ -той подпопуляции. Отметим, что при  $\alpha_1 = \alpha_2$  и  $\beta_1 = \beta_2$ , т. е. в случае если популяция состоит из идентичных особей, эти уравнения должны в сумме давать первоначальное, что возможно, если функции  $f$ ,  $g$  и  $h$  зависят от суммы переменных  $N_1$  и  $N_2$  — это учтено в записи уравнений.

### 3.2. Вывод критерия оптимальности

Для вывода критерия оптимальности потребления белка и энергии биохимической системой организма исследуем асимптотическое поведение решений полученной в предыдущем разделе системы и применим к ним общий критерий оптимальности. Пусть величины  $\alpha_1$  и  $\beta_1$  являются оптимальными, а  $\alpha_2$  и  $\beta_2$  мало отличаются от оптимальных:

$$\alpha_1 = \alpha^*, \alpha_2 = \alpha^* + \varepsilon_1, \varepsilon_1 \ll \alpha^*; \beta_1 = \beta^*, \beta_2 = \beta^* + \varepsilon_2, \varepsilon_2 \ll \beta^*.$$

Если  $\varepsilon_1 = 0, \varepsilon_2 = 0$ , то есть популяция состоит из идентичных особей, то система после суммирования соответствующих уравнений принимает вид

$$\begin{aligned} \frac{dN^*}{dt} &= f(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*)N^*; \\ \frac{dP^*}{dt} &= g(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*)N^*; \\ \frac{dE^*}{dt} &= h(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*)N^*, \end{aligned}$$

где  $N^*$ ,  $P^*$  и  $E^*$  — соответственно численность популяции и содержание белкового и энергетического фактора в организме особи в условиях отсутствия внутривидовой конкуренции. Разложим функции  $f$ ,  $g$  и  $h$  в ряд Тейлора по степеням  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$ , ограничившись рассмотрением линейных членов:

$$\begin{aligned} f(N_1 + N_2, P_1, E_1, \alpha^*, \beta^*) &= f(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*) + \frac{\partial f}{\partial N_1} \Delta N_1 + \frac{\partial f}{\partial N_2} \Delta N_2 + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial P_1} \Delta P_1 + \frac{\partial f}{\partial E_1} \Delta E_1; \\ f(N_1 + N_2, P_2, E_2, \alpha^* + \varepsilon_1, \beta^* + \varepsilon_2) &= f(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*) + \frac{\partial f}{\partial N_1} \Delta N_1 + \frac{\partial f}{\partial N_2} \Delta N_2 + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial P_2} \Delta P_2 + \frac{\partial f}{\partial E_2} \Delta E_2 + \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial f}{\partial \beta} \varepsilon_2 \end{aligned}$$

и т. д. Рассмотрим случай стационарного равновесия состояния популяции — в этом состоянии численность популяции и содержание белкового и энергетического фактора в организме особи не зависят от времени, то есть  $N^*$ ,  $P^*$  и  $E^*$  постоянны и, соответственно,  $f(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*) = 0$ ,  $g(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*) = 0$ ,  $h(N^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*) = 0$ . Решение будем искать в виде

$$N_i = a_i(t)N^*, P_i = b_i(t)P^*, E_i = c_i(t)E^*,$$

где  $a_i, b_i$  и  $c_i$  — функции времени, играющие роль «амплитуд» численности подпопуляций и характеризующие конкуренцию между ними. В терминах «амплитуд» общий критерий оптимальности принимает вид:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} a_1(t) = 1, \lim_{t \rightarrow \infty} a_2(t) = 0.$$

С учётом того, что  $\frac{\partial}{\partial N_1} = \frac{\partial}{\partial N_2} = \frac{\partial}{\partial N}$ , имеем

$$\begin{aligned} \frac{da_1}{dt} &= \left( \frac{\partial f}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial f}{\partial P} P^* (b_1 - 1) + \frac{\partial f}{\partial E} E^* (c_1 - 1) \right) a_1; \\ \frac{da_2}{dt} &= \left( \frac{\partial f}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial f}{\partial P} P^* (b_2 - 1) + \frac{\partial f}{\partial E} E^* (c_2 - 1) + \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial f}{\partial \beta} \varepsilon_2 \right) a_2; \\ P^* \frac{db_1}{dt} &= \frac{\partial g}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial g}{\partial P} P^* (b_1 - 1) + \frac{\partial g}{\partial E} E^* (c_1 - 1); \\ P^* \frac{db_2}{dt} &= \frac{\partial g}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial g}{\partial P} P^* (b_2 - 1) + \frac{\partial g}{\partial E} E^* (c_2 - 1) + \frac{\partial g}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial g}{\partial \beta} \varepsilon_2; \\ E^* \frac{dc_1}{dt} &= \frac{\partial h}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial h}{\partial P} P^* (b_1 - 1) + \frac{\partial h}{\partial E} E^* (c_1 - 1); \\ E^* \frac{dc_2}{dt} &= \frac{\partial h}{\partial N} N^* (a_1 + a_2 - 1) + \frac{\partial h}{\partial P} P^* (b_2 - 1) + \frac{\partial h}{\partial E} E^* (c_2 - 1) + \frac{\partial h}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial h}{\partial \beta} \varepsilon_2. \end{aligned}$$

Вычитая из четвёртого уравнения третье, а из шестого пятое и вводя новые переменные

$$x = b_2 - b_1, y = c_2 - c_1,$$

получаем

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\partial g}{\partial P} x + \frac{\partial g}{\partial A} \frac{E^*}{P^*} y + \frac{\partial g}{\partial \alpha} \frac{\varepsilon_1}{P^*} + \frac{\partial g}{\partial \beta} \frac{\varepsilon_2}{P^*}, \quad \frac{dy}{dt} = \frac{\partial h}{\partial P} \frac{P^*}{E^*} x + \frac{\partial h}{\partial E} y + \frac{\partial h}{\partial \alpha} \frac{\varepsilon_1}{E^*} + \frac{\partial h}{\partial \beta} \frac{\varepsilon_2}{E^*},$$

или, в векторной записи,

$$\frac{du}{dt} = Mu + \varepsilon_1 v_1 + \varepsilon_2 v_2,$$

где

$$u = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, M = \begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial P} & \frac{\partial g}{\partial E} \frac{E^*}{P^*} \\ \frac{\partial h}{\partial P} \frac{P^*}{E^*} & \frac{\partial h}{\partial E} \end{pmatrix}, v_1 = \begin{pmatrix} \frac{1}{P^*} \frac{\partial g}{\partial \alpha} \\ \frac{1}{E^*} \frac{\partial h}{\partial \alpha} \end{pmatrix}, v_2 = \begin{pmatrix} \frac{1}{P^*} \frac{\partial g}{\partial \beta} \\ \frac{1}{E^*} \frac{\partial h}{\partial \beta} \end{pmatrix}.$$

Будем считать, что матрица  $M$  обратима, то есть её определитель  $\frac{\partial g}{\partial P} \frac{\partial h}{\partial E} - \frac{\partial g}{\partial E} \frac{\partial h}{\partial P}$  отличен от нуля. Тогда решение этой системы, соответствующее начальным условиям  $b_1 = b_2, c_1 = c_2$ , имеет вид

$$u = M^{-1}(e^{Mt} - I)v,$$

где  $I$  — единичная матрица. Выполним с первыми двумя уравнениями следующие преобразования: первое умножим на  $\frac{a_2}{a_1^2}$ , второе — на  $\frac{1}{a_1}$  и вычтем из второго первое. Тогда, введя обозначения

$$z = \frac{a_2}{a_1}, w = \left( \frac{\partial f}{\partial P} P^* \quad \frac{\partial f}{\partial E} E^* \right),$$

получим уравнение

$$\frac{dz}{dt} = \left( wu + \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial f}{\partial \beta} \varepsilon_2 \right) z,$$

откуда

$$\begin{aligned} z &= k \exp \left( \int_0^t (wu + \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varepsilon_1 + \frac{\partial f}{\partial \beta} \varepsilon_2) dt \right) = \\ &= k \exp \left( wM^{-2}e^{Mt}(\varepsilon_1 v_1 + \varepsilon_2 v_2) + \left( \left( \frac{\partial f}{\partial \alpha} - wM^{-1}v_1 \right) \varepsilon_1 + \left( \frac{\partial f}{\partial \beta} - wM^{-1}v_2 \right) \varepsilon_2 \right) t \right). \end{aligned}$$

Согласно определению оптимального параметра,  $\lim_{t \rightarrow 0} z = 0$ .

В случае устойчивости рассматриваемых решений норма матрицы  $e^{Mt}$  при  $t \rightarrow \infty$  стремится к нулю (см. [19, гл. 3]), а значит, к нулю же стремится и значение  $wM^{-2}e^{Mt}v$ . Если при каких-либо значениях  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  величина

$$\left( \frac{\partial f}{\partial \alpha} - wM^{-1}v_1 \right) \varepsilon_1 + \left( \frac{\partial f}{\partial \beta} - wM^{-1}v_2 \right) \varepsilon_2$$

положительна, то  $\lim_{t \rightarrow 0} z = \infty$ . Для того, чтобы эта величина не принимала положительных значений ни при каких  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$ , необходимо, чтобы выражения  $\frac{\partial f}{\partial \alpha} - wM^{-1}v_1$  и  $\frac{\partial f}{\partial \beta} - wM^{-1}v_2$  были равны нулю (в этом случае асимптотическое поведение численности подпопуляций определяется членами в разложении функций  $f, g, h$  более высокой степени, чем первая).

Итак, необходимым условием оптимальности является равенство  $\frac{\partial f}{\partial \alpha} - wM^{-1}v_1$  и  $\frac{\partial f}{\partial \beta} - wM^{-1}v_2$  нулю. Выполнив соответствующие вычисления,

получим этот критерий в виде

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial \alpha} \left( \frac{\partial g}{\partial P} \frac{\partial h}{\partial E} - \frac{\partial g}{\partial E} \frac{\partial h}{\partial P} \right) - \frac{\partial g}{\partial \alpha} \left( \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial h}{\partial E} - \frac{\partial f}{\partial E} \frac{\partial h}{\partial P} \right) - \\ - \frac{\partial h}{\partial \alpha} \left( \frac{\partial f}{\partial E} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial E} \right) = 0, \\ \frac{\partial f}{\partial \beta} \left( \frac{\partial g}{\partial P} \frac{\partial h}{\partial E} - \frac{\partial g}{\partial E} \frac{\partial h}{\partial P} \right) - \frac{\partial g}{\partial \beta} \left( \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial h}{\partial E} - \frac{\partial f}{\partial E} \frac{\partial h}{\partial P} \right) - \\ - \frac{\partial h}{\partial \beta} \left( \frac{\partial f}{\partial E} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial E} \right) = 0. \end{aligned}$$

Более коротко, заметив, что левая часть этого равенства представляет из себя определитель матрицы, его можно записать как

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial \alpha} & \frac{\partial g}{\partial \alpha} & \frac{\partial h}{\partial \alpha} \\ \frac{\partial f}{\partial P} & \frac{\partial g}{\partial P} & \frac{\partial h}{\partial P} \\ \frac{\partial f}{\partial E} & \frac{\partial g}{\partial E} & \frac{\partial h}{\partial E} \end{pmatrix} = 0, \det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial \beta} & \frac{\partial g}{\partial \beta} & \frac{\partial h}{\partial \beta} \\ \frac{\partial f}{\partial P} & \frac{\partial g}{\partial P} & \frac{\partial h}{\partial P} \\ \frac{\partial f}{\partial E} & \frac{\partial g}{\partial E} & \frac{\partial h}{\partial E} \end{pmatrix} = 0.$$

Отметим, что при отсутствии зависимости входящих в уравнения функций от  $P$  — содержания белкового фактора в организме — мы получаем критерий оптимальности параметра  $\alpha$ , совпадающий с выведенным в [14, разд. 1.6] критерием оптимальности фенотипического параметра при наличии лимитирующего фактора энергетической природы.

## 4. Оптимальное потребление белка и энергии биохимической системой организма особи для неоднородной популяции

### 4.1. Уравнения динамики неоднородной популяции

В математической модели, рассмотренной в предыдущем разделе, не учитывался возрастной состав популяции, т. е. рассматривалась так называемая однородная популяция. Поэтому с помощью такой модели оптимальное потребление белка биохимической системой может быть исследовано только для взрослой особи. В этом разделе решается задача определения оптимальной зависимости этого параметра от возраста. Для этого следует применять модель, описывающую динамику возрастного состава популяции (см. [14, разд. 1.4]).

Введём функцию  $\varphi(\tau)$ , характеризующую возрастное распределение популяции:  $\varphi(\tau)d\tau$  определяет число особей в возрасте от  $\tau$  до  $\tau + d\tau$ . Полная

численность популяции в этом случае равняется  $\int_0^T \varphi(\tau) d\tau$ , где  $T$  — максимальная продолжительность жизни особи. Поскольку  $\varphi(\tau) = 0$  при  $\tau > T$ , это выражение можно записать как  $\int_0^{\infty} \varphi(\tau) d\tau$ .

Рассмотрим изменение числа особей в возрастном интервале от  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$  за время  $\Delta t = \Delta\tau$ :

$$\varphi(\tau + \Delta\tau, t + \Delta t) - \varphi(\tau, t) = -\mu\varphi(\tau, t)\Delta\tau,$$

где  $\mu$  — коэффициент смертности. Разлагая функцию  $\varphi(\tau + \Delta\tau, t + \Delta t)$  в ряд Тейлора и ограничиваясь линейными членами, получаем

$$\frac{\partial\varphi}{\partial t} + \frac{\partial\varphi}{\partial\tau} = -\mu\varphi.$$

Коэффициент же рождаемости  $\lambda$  содержится в краевом условии для числа особей в возрасте  $\tau = 0$  (новорождённых), которое определяется выражением

$$\varphi(\tau, t)|_{\tau=0} = \int_0^{\infty} \lambda\varphi d\tau.$$

Начальное условие имеет вид

$$\varphi(\tau, t)|_{t=0} = \varphi_0(\tau),$$

где  $\varphi_0(\tau)$  — начальное возрастное распределение, которое предполагается известным.

Аналогично для количества белка, потребляемого всеми биохимическими системами организма, имеем

$$P(\tau + \Delta\tau, t + \Delta t) - P(\tau, t) = h(\tau, t)\Delta\tau, \quad \frac{\partial P}{\partial t} + \frac{\partial P}{\partial\tau} = h(\tau, t)$$

с краевыми условиями

$$P(\tau, t)|_{\tau=0} = P_0^*, \quad P(\tau, t)|_{t=0} = P_0(\tau),$$

где  $P_0^*$  — суммарное содержание белка в биохимических системах организма новорождённой особи,  $P_0(\tau)$  — зависимость этого содержания от возраста в начальный момент времени. Аналогичные уравнения и краевые условия записываются для энергетического фактора.

## 4.2. Вывод критерия оптимальности

Предположим, что в составе популяции есть две подпопуляции, различающиеся параметром  $\alpha$  — количеством белка, потребляемым исследуемой биохими-

мической системой. Тогда система уравнений, описывающая динамику экосистемы, приобретает вид

$$\begin{aligned}\frac{\partial \varphi_i}{\partial t} + \frac{\partial \varphi_i}{\partial \tau} &= -\mu(\varphi_1 + \varphi_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i, \dot{\alpha}_i, \dot{\beta}_i, \tau, t)\varphi_i; \\ \frac{\partial P_i}{\partial t} + \frac{\partial P_i}{\partial \tau} &= g(\varphi_1 + \varphi_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i, \dot{\alpha}_i, \dot{\beta}_i, \tau, t); \\ \frac{\partial E_i}{\partial t} + \frac{\partial E_i}{\partial \tau} &= h(\varphi_1 + \varphi_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i, \dot{\alpha}_i, \dot{\beta}_i, \tau, t),\end{aligned}$$

где переменные с индексами  $i = 1, 2$  относятся к  $i$ -ой подпопуляции. В уравнениях учтено, что рассматриваемые функции могут зависеть не только от количества потребляемого биохимической системой белка  $\alpha$ , но и от его производной по возрасту  $\dot{\alpha}$ . Зависимость функции  $\mu$  от  $\varphi_1$  и  $\varphi_2$  выбрана так, чтобы при  $\alpha_1 = \alpha_2$  эта система превращалась в систему для неразделённой популяции — это происходит в том случае, если  $\mu$  зависит от суммы  $\varphi_1 + \varphi_2$ . К этой системе следует добавить краевые условия:

$$\begin{aligned}\varphi_1(\tau, t)|_{\tau=0} &= \int_0^{\infty} \lambda \varphi_1 d\tau; & \varphi_2(\tau, t)|_{\tau=0} &= \int_0^{\infty} \lambda \varphi_2 d\tau; \\ \varphi_1(\tau, t)|_{t=0} &= \gamma \varphi_0(\tau); & \varphi_2(\tau, t)|_{t=0} &= (1 - \gamma) \varphi_0(\tau); \\ P_i(\tau, t)|_{\tau=0} &= P_0^*; & P_i(\tau, t)|_{t=0} &= P_0(\tau); \\ E_i(\tau, t)|_{\tau=0} &= E_0^*; & E_i(\tau, t)|_{t=0} &= E_0(\tau),\end{aligned}$$

где  $\gamma$  — коэффициент, показывающий соотношение численности подпопуляций в начальный момент времени.

Как и в разделе 3.2, будем считать, что зависимость потребления белка исследуемой биохимической системой от возраста для первой подпопуляции совпадает с оптимальной  $\alpha^*(\tau)$ , а для второй — мало от неё отличается. Кроме того, примем, что в момент рождения для обеих подпопуляций это значение совпадает с оптимальным (это условие существенно упростит решение задачи). Также без ограничения общности можно считать, что эти значения совпадают и при достаточно больших  $\tau$ :

$$\begin{aligned}\alpha_1(\tau) &= \alpha^*(\tau), \alpha_2(\tau) = \alpha^*(\tau) + \delta\alpha(\tau), \delta\alpha(\tau) \ll \alpha^*, \delta\alpha(0) = \delta\alpha(\infty) = 0, \\ \beta_1(\tau) &= \beta^*(\tau), \beta_2(\tau) = \beta^*(\tau) + \delta\beta(\tau), \delta\beta(\tau) \ll \beta^*, \delta\beta(0) = \delta\beta(\infty) = 0.\end{aligned}$$

Проинтегрировав первые два уравнения с учётом начальных условий, получим

$$\int_0^{\infty} \frac{\partial \varphi_i}{\partial t} d\tau = \int_0^{\infty} f(\varphi_1 + \varphi_2, P_i, E_i, \alpha_i, \beta_i, \dot{\alpha}_i, \dot{\beta}_i, \tau, t) \varphi_i d\tau,$$

где  $f = \lambda - \mu$ .

Пусть  $\varphi^*(\tau), P^*(\tau), E^*(\tau)$  — соответственно распределение особей по возрасту и зависимость содержания энергетического фактора и белка в организме

особи при отсутствии внутривидовой конкуренции. Решение системы будем искать в виде

$$\varphi_i = a_i(t)\varphi^*(\tau), \quad P_i = b_i(t)P^*(\tau), \quad E_i = c_i(t)E^*(\tau).$$

Тут функции  $a_i(t)$ ,  $b_i(t)$  и  $c_i(t)$  играют роль «амплитуд» и характеризуют конкуренцию двух подпопуляций.

Разложим функции  $f$ ,  $g$  и  $h$  в ряд по  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$ , ограничившись линейными членами и учитывая, что  $\frac{\partial}{\partial\varphi_1} = \frac{\partial}{\partial\varphi_2} = \frac{\partial}{\partial\varphi}$ :

$$\begin{aligned} f(\varphi_1 + \varphi_2, P_1, E_1, \alpha_1, \beta_1, \dot{\alpha}_1, \dot{\beta}_1) &= f(\varphi^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*, \dot{\alpha}^*, \dot{\beta}^*) + \frac{\partial f}{\partial\varphi}(a_1 + a_2 - 1)\varphi^* + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial P}(b_1 - 1)P^* + \frac{\partial f}{\partial E}(c_1 - 1)E^*; \\ f(\varphi_1 + \varphi_2, P_2, E_2, \alpha_2, \beta_2, \dot{\alpha}_2, \dot{\beta}_2) &= f(\varphi^*, P^*, E^*, \alpha^*, \beta^*, \dot{\alpha}^*, \dot{\beta}^*) + \frac{\partial f}{\partial\varphi}(a_1 + a_2 - 1)\varphi^* + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial P}(b_2 - 1)P^* + \frac{\partial f}{\partial E}(c_2 - 1)E^* + \frac{\partial f}{\partial\alpha}\delta\alpha + \frac{\partial f}{\partial\beta}\delta\beta + \frac{\partial f}{\partial\dot{\alpha}}\delta\dot{\alpha} + \frac{\partial f}{\partial\dot{\beta}}\delta\dot{\beta} \end{aligned}$$

и т. д. Проинтегрировав уравнения системы по  $\tau$  и выполнив преобразования, аналогичные использовавшимся в разделе 3.2, получим

$$\begin{aligned} \frac{da_1}{dt} &= \left( \tilde{A}(a_1 + a_2 - 1) + \tilde{B}(b_1 - 1) + \tilde{C}(c_1 - 1) \right) a_1; \\ \frac{da_2}{dt} &= \left( \tilde{A}(a_1 + a_2 - 1) + \tilde{B}(b_2 - 1) + \tilde{C}(c_2 - 1) + \tilde{D}_1 + \tilde{D}_2 \right) a_2; \\ \frac{d(b_2 - b_1)}{dt} &= \tilde{E}(b_2 - b_1) + \tilde{F}(c_2 - c_1) + \tilde{G}_1 + \tilde{G}_2; \\ \frac{d(c_2 - c_1)}{dt} &= \tilde{H}(b_2 - b_1) + \tilde{I}(c_2 - c_1) + \tilde{J}_1 + \tilde{J}_2, \end{aligned}$$

где

$$\tilde{A} = \frac{\int_0^\infty \frac{\partial f}{\partial\varphi} \varphi^{*2} d\tau}{\int_0^\infty \varphi^* d\tau}, \quad \tilde{B} = \frac{\int_0^\infty \frac{\partial f}{\partial P} P^* \varphi^* d\tau}{\int_0^\infty \varphi^* d\tau}, \quad \tilde{C} = \frac{\int_0^\infty \frac{\partial f}{\partial E} E^* \varphi^* d\tau}{\int_0^\infty \varphi^* d\tau},$$

$$\begin{aligned} \tilde{D}_1 &= \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial f}{\partial \alpha} \delta \alpha + \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \delta \dot{\alpha} \right) \varphi^* d\tau}{\int_0^\infty \varphi^* d\tau}, \quad \tilde{D}_2 = \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial f}{\partial \beta} \delta \beta + \frac{\partial f}{\partial \dot{\beta}} \delta \dot{\beta} \right) \varphi^* d\tau}{\int_0^\infty \varphi^* d\tau}, \quad \tilde{E} = \frac{\int_0^\infty \frac{\partial g}{\partial P} P^* d\tau}{\int_0^\infty P^* d\tau}, \\ \tilde{F} &= \frac{\int_0^\infty \frac{\partial g}{\partial A} A^* d\tau}{\int_0^\infty P^* d\tau}, \quad \tilde{G}_1 = \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial g}{\partial \alpha} \delta \alpha + \frac{\partial g}{\partial \dot{\alpha}} \delta \dot{\alpha} \right) d\tau}{\int_0^\infty P^* d\tau}, \quad \tilde{G}_2 = \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial g}{\partial \beta} \delta \beta + \frac{\partial g}{\partial \dot{\beta}} \delta \dot{\beta} \right) d\tau}{\int_0^\infty P^* d\tau}, \\ \tilde{H} &= \frac{\int_0^\infty \frac{\partial h}{\partial P} P^* d\tau}{\int_0^\infty E^* d\tau}, \quad \tilde{I} = \frac{\int_0^\infty \frac{\partial h}{\partial E} E^* d\tau}{\int_0^\infty E^* d\tau}, \\ \tilde{J}_1 &= \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial h}{\partial \alpha} \delta \alpha + \frac{\partial h}{\partial \dot{\alpha}} \delta \dot{\alpha} \right) d\tau}{\int_0^\infty E^* d\tau}, \quad \tilde{J}_2 = \frac{\int_0^\infty \left( \frac{\partial h}{\partial \beta} \delta \beta + \frac{\partial h}{\partial \dot{\beta}} \delta \dot{\beta} \right) d\tau}{\int_0^\infty E^* d\tau}. \end{aligned}$$

Обозначим

$$u = \begin{pmatrix} b_2 - b_1 \\ c_2 - c_1 \end{pmatrix}, \quad M = \begin{pmatrix} \tilde{E} & \tilde{F} \\ \tilde{H} & \tilde{I} \end{pmatrix}, \quad v_1 = \begin{pmatrix} \tilde{G}_1 \\ \tilde{J}_1 \end{pmatrix}, \quad v_2 = \begin{pmatrix} \tilde{G}_2 \\ \tilde{J}_2 \end{pmatrix}.$$

Тогда последние два уравнения системы запишутся в виде

$$\dot{u} = Mu + v_1 + v_2.$$

Будем считать, что матрица  $M$  обратима. Тогда решением, соответствующим начальным условиям  $b_1 = b_2$ ,  $c_1 = c_2$ , будет

$$u = M^{-1}(e^{Mt} - I)(v_1 + v_2).$$

Выполнив с первыми двумя уравнениями те же преобразования, что в разделе 3.2 и введя обозначения

$$z = \frac{a_2}{a_1}, \quad w = \begin{pmatrix} \tilde{B} & \tilde{C} \end{pmatrix},$$

получим

$$\frac{dz}{dt} = (wu + \tilde{D}_1 + \tilde{D}_2)z,$$

откуда

$$\begin{aligned} z &= k \exp \left( \int_0^t (wu + \tilde{D}_1 + \tilde{D}_2) dt \right) = \\ &= k \exp \left( wM^{-2}e^{Mt}(v_1 + v_2) + (\tilde{D}_1 - wM^{-1}v_1 + \tilde{D}_2 - wM^{-1}v_2)t \right), \end{aligned}$$

где  $k$  — некоторая константа, определённая начальными условиями.

По условию оптимальности значений  $\alpha^*$  и  $\beta^*$  при любой вариации этих параметров  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$  должно выполняться  $\lim_{t \rightarrow \infty} z = 0$ . Из рассуждений, аналогичных использованным в разделе 3.2, ясно, что для этого необходимо, чтобы

$$\tilde{D}_1 - wM^{-1}v_1 + \tilde{D}_2 - wM^{-1}v_2 \leq 0$$

при любых  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$ .

Проведя вычисления, получим:

$$\begin{aligned} \tilde{D}_1 - wM^{-1}v_1 &= (\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1}((\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})\tilde{D}_1 - (\tilde{B}\tilde{I} - \tilde{C}\tilde{H})\tilde{G}_1 - (\tilde{C}\tilde{E} - \tilde{B}\tilde{F})\tilde{J}_1) = \\ &= (\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1} \det \begin{pmatrix} \tilde{D}_1 & \tilde{G}_1 & \tilde{J}_1 \\ \tilde{B} & \tilde{E} & \tilde{H} \\ \tilde{C} & \tilde{F} & \tilde{I} \end{pmatrix}, \quad \tilde{D}_2 - wM^{-1}v_2 = (\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1} \det \begin{pmatrix} \tilde{D}_2 & \tilde{G}_2 & \tilde{J}_2 \\ \tilde{B} & \tilde{E} & \tilde{H} \\ \tilde{C} & \tilde{F} & \tilde{I} \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Значение, в частности знак, выражения  $(\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1}$  не зависит от  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$ , следовательно, знак второго сомножителя — определителя — тоже должен быть одним и тем же при любых  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$ . Интегрируя по частям и используя свойства определителя (разложение по строке и т. п.), преобразуем определители к виду

$$\det \begin{pmatrix} \tilde{D}_1 & \tilde{G}_1 & \tilde{J}_1 \\ \tilde{B} & \tilde{E} & \tilde{H} \\ \tilde{C} & \tilde{F} & \tilde{I} \end{pmatrix} = K \int_0^\infty \det \begin{pmatrix} \hat{D}_1 & \hat{G}_1 & \hat{J}_1 \\ \hat{B} & \hat{E} & \hat{H} \\ \hat{C} & \hat{F} & \hat{I} \end{pmatrix} \delta\alpha d\tau$$

и

$$\det \begin{pmatrix} \tilde{D}_2 & \tilde{G}_2 & \tilde{J}_2 \\ \tilde{B} & \tilde{E} & \tilde{H} \\ \tilde{C} & \tilde{F} & \tilde{I} \end{pmatrix} = K \int_0^\infty \det \begin{pmatrix} \hat{D}_2 & \hat{G}_2 & \hat{J}_2 \\ \hat{B} & \hat{E} & \hat{H} \\ \hat{C} & \hat{F} & \hat{I} \end{pmatrix} \delta\beta d\tau,$$

где

$$K = \left( \int_0^\infty \varphi^* d\tau \int_0^\infty P^* d\tau \int_0^\infty E^* d\tau \right)^{-1},$$

$$\hat{B} = \int_0^\infty \frac{\partial f}{\partial P} P^* \varphi^* d\tau, \quad \hat{C} = \int_0^\infty \frac{\partial f}{\partial E} E^* \varphi^* d\tau, \quad \hat{D}_1 = \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varphi^* - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \varphi^* \right),$$

$$\hat{D}_2 = \frac{\partial f}{\partial \beta} \varphi^* - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial f}{\partial \dot{\beta}} \varphi^* \right), \quad \hat{E} = \int_0^\infty \frac{\partial g}{\partial P} P^* d\tau, \quad \hat{F} = \int_0^\infty \frac{\partial g}{\partial E} E^* d\tau,$$

$$\hat{G}_1 = \frac{\partial g}{\partial \alpha} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial g}{\partial \dot{\alpha}} \right), \quad \hat{G}_2 = \frac{\partial g}{\partial \beta} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial g}{\partial \dot{\beta}} \right), \quad \hat{H} = \int_0^\infty \frac{\partial h}{\partial P} P^* d\tau,$$

$$\hat{I} = \int_0^\infty \frac{\partial h}{\partial A} A^* d\tau, \quad \hat{J}_1 = \frac{\partial h}{\partial \alpha} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial h}{\partial \dot{\alpha}} \right), \quad \hat{J}_2 = \frac{\partial h}{\partial \beta} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial h}{\partial \dot{\beta}} \right).$$

Число  $K$ , значение выражения  $(\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1}$  и значения входящих в подынтегральные выражения определителей не зависят от  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$ , и потому очевидно, что выражение

$$K(\tilde{E}\tilde{I} - \tilde{F}\tilde{H})^{-1} \int_0^{\infty} \left( \det \begin{pmatrix} \hat{D}_1 & \hat{G}_1 & \hat{J}_1 \\ \hat{B} & \hat{E} & \hat{H} \\ \hat{C} & \hat{F} & \hat{I} \end{pmatrix} \delta\alpha + \det \begin{pmatrix} \hat{D}_2 & \hat{G}_2 & \hat{J}_2 \\ \hat{B} & \hat{E} & \hat{H} \\ \hat{C} & \hat{F} & \hat{I} \end{pmatrix} \delta\beta \right) d\tau$$

не принимает положительных значений ни при каких  $\delta\alpha$  и  $\delta\beta$  только в том случае, если входящие в него определители равны нулю.

Итак, мы получили критерий оптимальности зависимости потребления белка биохимической системой от возраста:

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial \alpha} \varphi^* - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \varphi^* \right) & \frac{\partial g}{\partial \alpha} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial g}{\partial \dot{\alpha}} \right) & \frac{\partial h}{\partial \alpha} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial h}{\partial \dot{\alpha}} \right) \\ \int_0^{\infty} \frac{\partial f}{\partial P} \varphi^* P^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial g}{\partial P} P^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial h}{\partial P} P^* d\tau \\ \int_0^{\infty} \frac{\partial f}{\partial E} \varphi^* E^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial g}{\partial E} E^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial h}{\partial E} E^* d\tau \end{pmatrix} = 0,$$

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial \beta} \varphi^* - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial f}{\partial \dot{\beta}} \varphi^* \right) & \frac{\partial g}{\partial \beta} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial g}{\partial \dot{\beta}} \right) & \frac{\partial h}{\partial \beta} - \frac{d}{d\tau} \left( \frac{\partial h}{\partial \dot{\beta}} \right) \\ \int_0^{\infty} \frac{\partial f}{\partial P} \varphi^* P^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial g}{\partial P} P^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial h}{\partial P} P^* d\tau \\ \int_0^{\infty} \frac{\partial f}{\partial E} \varphi^* E^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial g}{\partial E} E^* d\tau & \int_0^{\infty} \frac{\partial h}{\partial E} E^* d\tau \end{pmatrix} = 0.$$

Отметим, что при отсутствии зависимости входящих в уравнения функций от  $A$  мы получаем критерий оптимальности зависимости параметра  $\alpha$  от возраста, совпадающий с выведенным в [14, разд. 1.9].

## ЛИТЕРАТУРА

1. Hess W.R. Das Prinzip des kleinsten Kraftverbrauches im Dienste hamodynamischer Forschung. Arch. Physiol. 1914. S. 1–62.
2. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии: Пер. с англ. М. : Мир, 1969. 216 с.
3. Fisher R.A. The genetic theory of natural selection. New York : Clarendon Press. 1930. 356 p.
4. Murray C.D. The physiological principle of minimum work I // Proc. nat. Acad. Sci. USA. 1926. Vol. 12. P. 207–214.
5. Cohn D. Optimal systems I: The vascular system // Bull. Math. Biophys. 1954. Vol. 16. P. 59–74.

6. Cohn D. Optimal systems II: The vascular system // Bull. Math. Biophys. 1955. Vol. 17. P. 219–227.
7. Kamiya A., Togowa T. Optimal branching structure of the vascular tree // Bull. Math. Biophys. 1972. Vol. 34. P. 431–438.
8. Zamir M. Optimality principles in arterial branching // J. theor. Biol. 1976. Vol. 62. P. 227–251.
9. Черноусько Ф.Л. Оптимальная структура ветвящихся трубопроводов // Прикл. мат. и мех. 1977. Т. 41, № 2. С. 376–383.
10. Ханин М.А., Бухаров И. Б. К феноменологической теории функциональных параметров регулирования системы транспорта кислорода // Физиол. журн. СССР. – 1970.- Т. 56, №12. – С. 1801–1807.
11. Шерман И.А. Критерий оптимальности снабжения ткани кислородом и скорости капиллярного кровотока // Физиол. журн. СССР. 1972. Т. 58, № 8. С. 1245–1252.
12. Suga H. Minimal oxygen consumption and optimal contractility of the heart: theoretical approach to principle of physiological control contractility // Bull. Math. Biol. 1979. V. 41, № 2. P. 139–150.
13. Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б. и др. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М. : Наука, 1978. 256 с.
14. Образцов И.Ф., Ханин М.А. Оптимальные биомеханические системы. М. : Медицина, 1989. 272 с.
15. Тюрин К.В., Ханин М.А. Оптимальность ферментативных физиологических систем // Изв. Акад. На-ук. Сер. Биол. 2000. № 6. С. 713–720.
16. Tyurin K.V., Khanin M.A. Optimality principle and determination of kinetic constants for biochemical reactions // Math. Med. Biol. 2005. № 22. P. 1–14.
17. Синцов А.В., Якобовский М.В., Кауфманн С.Г., Ханин М.А. Оптимизационная модель апоптоза: определение кинетических констант // Матем. моделирование. 2007. № 19:3. С. 59–73.
18. Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л. Экстремальные принципы в математической биологии // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123, № 2. С. 115–137.
19. Арнольд В.И. Обыкновенные дифференциальные уравнения. Ижевск : Ижевская республиканская типография, 2000. 368 с.

**EVOLUTION AND OPTIMALITY OF BIOLOGICAL SYSTEMS****N.V. Volosova**

Ph.D. (Phys.-Math.), e-mail: volosova\_nv@mail.ru

State Classical Academy n. a. Maimonides

**Abstract.** The theory of optimal structure and function of biological systems play an essential role in mathematical biology. This theory is based on the notion of criterion function, whose extremum determines structural as well as functional parameters of a biological system. For the purpose of solving various problems many criterion functions were introduced that expressed the minimal energy consumption, the maximal growth of population, the minimal protein consumption etc. The aim of this paper is to establish relation between evolutionary processes and optimality of biological systems. In other words, what is at issue is to determine various criterion functions expressing the optimization of biological systems and functional states. Since the result of evolutionary process is determined from the asymptotic behavior of solutions of population's dynamic equations, i.e. the survival of individuals with the optimal structural and functional organization, it appears reasonable to define criterion functions relying on the analysis of the asymptotic behavior of solutions of dynamic problems. Acquired results enable us to find the criterion function if the limiting factors are known, that act during the evolutionary process and influence the biological system under consideration. Optimality of biological systems in the process of ontogenesis, i.e. with account of structural and functional state's age dependence, is considered as well. It is demonstrated that the optimal parameters of ontogenesis are determined from the solutions of equations analogous to Lagrange's equations.

**Keywords:** biological system, evolutionary process, population, optimality criterion, growth rate.