

В этом случае число произвольных коэффициентов не возрастает, так как все добавочные константы α_g , α_d , α_j , γ и β можно определить из нелинейного феноменологического уравнения роста в системе уравнений (23).

Мы провели проверку соответствия уравнения (29) экспериментальным данным на примере тутового шелкопряда. Как видно из рис. 49, уравнение (29) удовлетворительно описывает изменение интенсивности дыхания тутового шелкопряда.

Таким образом, феноменологические соотношения термодинамики неравновесных процессов могут быть использованы для получения уравнений, описывающих изменение основного обмена в процессе развития и роста организмов. Конечно, полученные феноменологические уравнения (26) и (29) слишком сложны для практического использования в биологии развития. Главный смысл их получения, так же как уравнений (17), (20)—(22), состоит в том, что они показывают принципиальную возможность использования термодинамики необратимых процессов для количественного описания роста, дифференцировки и формообразования, для описания конститутивных процессов.

ЭНЕРГЕТИКА И КРИТЕРИИ ОПТИМАЛЬНОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

М. А. Ханин

Как известно, в процессе роста обнаруживаются потребности в энергии, а также в различных веществах, необходимых для формирования тканей. При решении многих задач, связанных с математическим моделированием онтогенеза, необходимо установить факторы, играющие определяющую роль в развитии процессов,— так называемые лимитирующие факторы.

Ниже рассматриваются энергетические и белковые потребности особи в онтогенезе с точки зрения ограничений, налагаемых возможностью удовлетворения этих потребностей. Далее предлагается критерий оптимальности онтогенетических параметров, являющихся функцией возраста. На основе критерия оптимальности, формализующего выживание в борьбе за существование, получено дифференциальное уравнение, решением которого является оптимальная в эволюционном смысле зависимость фенотипических параметров особи от возраста.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ В ПРОЦЕССЕ РОСТА

Энергетические потребности особи в процессе индивидуального развития определяются следующими факторами [Ханин и др., 1978].

1. Основной обмен особи W_0 , т. е. тепловая мощность особи в состоянии покоя при температуре окружающей среды, находящейся в пределах термонеutralной зоны, определяется выражением

$$W_0 = \chi P^{\frac{3}{4}}, \quad \chi = 70 \text{ ккал} \cdot \text{кг}^{-0,75} \text{ сут}^{-1}, \quad (1)$$

где P — вес тела особи.

2. Дополнительное тепловыделение, связанное с сохранением температуры тела при температуре окружающей среды, лежащей вне границ термонеutralной зоны:

$$W_1 = kS(T_T - T_c) - W_0, \quad (2)$$

где T_T и T_c — температуры тела особи и окружающей среды соответственно, k — коэффициент теплоотдачи, S — площадь поверхности тела.

Выражение (2) можно представить в виде

$$W_1 = W_0 \frac{T_1 - T_c}{T_T - T_1} \quad \text{при } T_c < T_1, \quad (3)$$

$$W_1 = 0 \quad \text{при } T_c \geq T_1,$$

где T_1 — температура, соответствующая нижней границе термонеutralной зоны.

3. Механическая мощность, развиваемая особью. Если особь совершает некоторую механическую работу (обусловленную главным образом передвижением), потребление мощности, связанное с этим, определяется выражением

$$W_2 = \frac{W_M}{\eta}, \quad (4)$$

где W_2 — мощность, потребляемая особью в связи с совершением механической работы.

4. Затраты мощности, связанные с ростом. В процессе роста изменяется калорийность тела особи, т. е.

$$W_3 = \frac{dC}{d\tau}, \quad (5)$$

где $C(\tau)$ — калорийность тела особи возраста τ .

Выражая калорийность C через вес тела особи P

$$C = C_0 P, \quad (6)$$

где C_0 — средняя удельная калорийность тела особи, находим

$$W_3 = \frac{d(C_0 P)}{d\tau} \approx C_0 \frac{dP}{d\tau}. \quad (7)$$

Величина W_3 пропорциональна $dP/d\tau$, если средняя удельная калорийность слабо зависит от возраста.

Выражения (5) и (7) написаны в предположении, что в процессе роста тканей энергетические потери отсутствуют. Так как в

реальных условиях потери энергии всегда имеются, выражение (7) следует представить в виде

$$W_3 = \frac{C_0}{\eta_3} \frac{dP}{d\tau}, \quad (8)$$

где η_3 — энергетический коэффициент полезного действия в процессе роста. Имеются основания считать, что коэффициент η_3 является функцией скорости роста: $\eta_3(dP/d\tau)$; эта зависимость может быть найдена с помощью соответствующих экспериментальных данных. К сожалению, в нашем распоряжении такие данные отсутствуют.

5. Другие виды энергетических затрат связаны с такими факторами, как рост шерсти, калоригенический эффект и прочие; поскольку эти виды энергозатрат невелики по сравнению с перечисленными выше, мы их не будем учитывать в энергетическом балансе особи.

Энергетические потребности особи удовлетворяются, очевидно, за счет добываемой пищи:

$$PC_{\Pi}\varphi_{\Pi} = \sum_{i=0}^3 W_i, \quad (9)$$

где Π — вес пищи, добываемой в единицу времени; C_{Π} — средняя удельная калорийность пищи; φ_{Π} — коэффициент усвоения пищи. Уравнение (9) можно представить в виде

$$\frac{C_0}{\eta} \frac{dP}{d\tau} = PC_{\Pi}\varphi_{\Pi} - \sum_{i=0}^2 W_i = \Delta W, \quad (10)$$

где ΔW — энергетический дисбаланс, т. е. разность между поступлением мощности и ее расходом. Пользуясь уравнением (10), необходимо иметь в виду следующие особенности.

1. Потери мощности, связанные с преобразованием химической энергии в механическую, совершаемым в мышцах, могут быть использованы для обеспечения теплоотдачи в окружающую среду вне термонейтральной зоны. Поэтому дополнительное тепловыделение W_1 определяется выражением (3) только при условии нахождения особи в состоянии покоя. При физической нагрузке дополнительное тепловыделение определяется выражением

$$W_1 = W_0 \frac{T_1 - T_c}{T_r - T_1} - W_2(1 - \eta) \quad (\text{при } W_1 > W_2(1 - \eta)),$$

$$W_1 = 0 \quad \text{при } W_1 \leq W_2(1 - \eta). \quad (11)$$

При определении энергетического дисбаланса следует усреднять величину W_1 с учетом соотношения времени, проводимого особью в состоянии покоя и при физической нагрузке.

2. Механическая мощность затрачивается особью в основном с целью добывания пищи. Поэтому удобно выразить механическую

мощность через вес пищи, добываемой в единицу времени: $W_m = \xi\Pi$, где ξ — видоспецифический энергетический коэффициент.

3. Экологические условия и, следовательно, энергетический дисбаланс могут явно зависеть от времени. В этом случае уравнение (10) примет вид

$$\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{\partial P}{\partial \tau} = \frac{\eta_3}{c_0} \Delta W. \quad (12)$$

4. В процессе роста особь часть пищи добывает самостоятельно, а остальные потребности покрывает за счет пищи, передаваемой родителями. Эта особенность должна быть отражена в выражении, определяющем энергетический дисбаланс.

БЕЛКОВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ

Белковые потребности определяются в первую очередь формированием новых тканей в процессе роста. Кроме того, белок расходуется в связи с нормальным функционированием тканей — примерно пропорционально основному обмену.

Таким образом, потребность организма в усвоенном белке может быть представлена в виде

$$B = \kappa W_0 + \varphi_3 \frac{dP_n}{d\tau}, \quad (13)$$

где P_n — вес белков, входящих в состав тела особи; φ_3 — коэффициент, учитывающий эффективность процесса переработки белков и биологическую ценность белков, содержащихся в пище; κ — коэффициент, учитывающий белковые затраты, не связанные с ростом.

Заметим, что коэффициент φ_3 , так же как и введенный выше коэффициент η_3 , зависит от скорости роста $dP/d\tau$. Как и в случае энергетике, надежные данные о зависимости коэффициента φ_3 от скорости роста отсутствуют. Имеются и другие, менее существенные статьи расхода белков (линька и др.), которые мы не будем учитывать.

Составим теперь уравнение баланса белков

$$Pc_3\varphi_3 = B = \kappa W_0 + \varphi_3 \frac{dP_n}{d\tau}. \quad (14)$$

Уравнение (14) определяет потребность в пище, обусловленную расходом белков. С другой стороны, это уравнение определяет скорость роста, если количество пищи, добываемой в единицу времени, известно. Полагая $P_n = c_3P$ (где c_3 — концентрация белков в теле особи), находим

$$\frac{dP}{d\tau} = \frac{1}{c_3\varphi_3} (Pc_2\varphi_2 - \kappa W_0) = \frac{1}{c_3\varphi_3} \Delta B, \quad (15)$$

где ΔB — белковый дисбаланс; $\Delta B = Pc_2\varphi_2 - \kappa W_0$.

Учитывая изменение условий белкового баланса во времени, уравнение (15) следует представить в виде

$$\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{\partial P}{\partial \tau} = \frac{1}{c_3 \Phi_3} \Delta B. \quad (16)$$

Пользуясь уравнениями (10) и (14), можно найти минимальные потребности в пище на основе энергетики и белковых затрат. Анализируя зависимость этих величин от возраста [Ханин и др., 1978], можно установить, что в начальный период после рождения белковые потребности в пище больше, чем энергетические. При дальнейшем росте потребности в пище, обусловленные энергетикой, превышают белковые пищевые потребности. Таким образом, до определенного возраста лимитирующим фактором являются белковые потребности, а в дальнейшем — энергетические.

КРИТЕРИЙ ОПТИМАЛЬНОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ БЕЗ УЧЕТА ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

В онтогенезе происходит существенное изменение структурных и функциональных параметров, которые, следовательно, являются функциями возраста особи. Поэтому задача математического моделирования структурно-функциональных параметров в онтогенезе несколько усложняется по сравнению с аналогическими задачами, в которых рассматриваются структура и функции взрослой особи.

В качестве критерия оптимальности мы будем использовать принцип выживания [Ханин, 1975], полагая, что в диаде выживание — приспособленность первичным является выживание.

Примем, что динамика экосистемы, в которую входит рассматриваемый вид, адекватно описывается системой уравнений

$$L(\bar{X}, \bar{\alpha}, \bar{\beta}, \tau) = 0, \quad (17)$$

где \bar{X} — вектор, компонентами которого являются численности особей всех элементов некоторой экологической системы; $\bar{\alpha}$ — вектор, компонентами которого являются структурно-функциональные параметры особей всех элементов экосистемы; $\bar{\beta}$ — вектор, компоненты которого определяются экологическими условиями.

Выделим одну из популяций, входящих в состав экосистемы (S -ю) и рассмотрим некоторый структурный или функциональный параметр α_{se} этой популяции. Предположим далее, что популяция состоит из двух подпопуляций, различающихся величиной рассматриваемого фенотипического параметра.

Численности и величины фенотипического параметра подпопуляции обозначены следующим образом: 1-я подпопуляция — $X_s^{(1)}$, $\alpha_{se}^{(1)}$; 2-я подпопуляция — $X_s^{(2)}$, $\alpha_{se}^{(2)}$.

Соответственно изменится динамическая система (17). Ее решение позволяет анализировать асимптотические свойства численностей подпопуляций.

Один из вариантов асимптотического поведения численностей таков:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X_s^{(1)} > 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} X_s^{(2)} = 0, \quad (18)$$

т. е. первая подпопуляция вытесняет вторую и, следовательно, фенотипический параметр $\alpha_{se}^{(1)}$ имеет селективное преимущество по сравнению с параметром $\alpha_{se}^{(2)}$ в заданных экологических условиях.

Сформулируем теперь определение оптимальной с точки зрения выживания величины фенотипического параметра.

Оптимальной является такая величина фенотипического параметра α_{se}^* , при которой для любого $\alpha_{se}^{(2)} \neq \alpha_{se}^*$ выполняются условия

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X_s^{(2)} = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} X_s^{(1)} > 0. \quad (19)$$

Определение (19) должно выполняться при произвольных начальных условиях [Ханин и др., 1978].

Наблюдаемые величины фенотипических параметров будут совпадать с оптимальными по определению (19), если продолжительность эволюционного процесса оказалась достаточной для соответствующего отбора. Это ограничение связано с достаточно большой селективной ценностью изменений рассматриваемого параметра. В природе обычно наблюдается распределение особей по фенотипическим параметрам, обусловленное возникновением мутаций и действием отбора. С оптимальной величиной, удовлетворяющей критерию (19), следует сопоставлять среднее значение фенотипического параметра.

Общий критерий оптимальности (19) может быть применен непосредственно путем численного интегрирования уравнений динамики экосистемы при различных величинах рассматриваемого фенотипического параметра. Однако представляется значительно более простым и изящным применение частных критериев оптимальности, справедливых в конкретных случаях и следующих из общего критерия (19).

Рассмотрим простейшую математическую модель популяции, учитывающую возрастное распределение особей [Свирижев, Логофет, 1978]:

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} + \frac{\partial \varphi}{\partial \tau} = -\mu(\varphi, \alpha, \dot{\alpha}, \tau) \varphi, \quad (20)$$

где $\varphi(t, \tau) dt$ — число особей в возрасте от τ до $\tau + d\tau$ в момент t ; $\mu(\varphi, \alpha, \dot{\alpha}, \tau)$ — сила смертности.

Уравнение (20) выражает баланс численности особей популяции. Предполагается, что функция, определяющая силу смертности, зависит также от ряда необозначенных параметров, отражающих экологические условия. Для решения уравнения (20) должны

быть сформулированы следующие граничные условия

$$\varphi(t, 0) = \int_0^{\infty} \lambda \varphi d\tau, \quad (21)$$

$$\varphi(0, \tau) = \varphi_0(\tau), \quad (22)$$

где $\lambda(\varphi, \alpha, \dot{\alpha}, \tau)$ — коэффициент рождаемости; $\varphi_0(\tau)$ — возрастное распределение в начальный момент времени.

В соответствии с определением (19) разобьем популяцию на две подпопуляции, различающиеся величиной некоторого фенотипического параметра. Уравнение (20) при этом заменяется системой, состоящей из следующих двух уравнений:

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} + \frac{\partial \varphi_1}{\partial \tau} = -\mu [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_1(t), \dot{\alpha}_1(\tau)] \varphi_1, \quad (23)$$

$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} + \frac{\partial \varphi_2}{\partial \tau} = -\mu [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_2(t), \dot{\alpha}_2(\tau)] \varphi_2.$$

Уравнения не учитывают генетические факторы. Поэтому время, за которое произойдет элиминация менее приспособленного фенотипа, определенное с помощью решения системы (23), будет заниженным. Это, однако, не существенно с точки зрения целей, заключающихся в нахождении асимптотического состояния системы при $t \rightarrow \infty$.

Аргумент функции μ выбран так, чтобы при идентичности подпопуляций, т. е. при $\alpha_1(\tau) = \alpha_2(\tau)$, суммирование уравнений (23) приводило бы к исходному уравнению (20) — для популяции в целом. Этому вполне естественному требованию должны удовлетворять все математические модели экосистем.

Нас в дальнейшем будет интересовать не трансформация возрастного распределения, а асимптотическое поведение суммарной численности подпопуляций, определяемой выражениями

$$N_1 = \int_0^{\infty} \varphi_1(t, \tau) d\tau, \quad N_2 = \int_0^{\infty} \varphi_2(t, \tau) d\tau.$$

Проинтегрируем уравнения (23) по возрасту с учетом граничных условий (21, 22) и очевидного условия $\varphi_{1,2}(t, \infty) = 0$:

$$\int_0^{\infty} \frac{\partial \varphi_1}{\partial t} d\tau = \int_0^{\infty} f(\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_1, \dot{\alpha}_1) \varphi_1 d\tau, \quad (24)$$

$$\int_0^{\infty} \frac{\partial \varphi_2}{\partial t} d\tau = \int_0^{\infty} f(\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_2, \dot{\alpha}_2) \varphi_2 d\tau,$$

где $f = \lambda - \mu$.

Будем искать решение системы (24) в виде:

$$\varphi_1 = a_1(t) \tilde{\varphi}(\tau), \quad \varphi_2 = a_2(t) \tilde{\varphi}(\tau), \quad (25)$$

где $\tilde{\varphi}(\tau)$ — асимптотическое решение уравнения (20) (без разделения на подпопуляции).

В общем случае амплитуды a_1 и a_2 зависят не только от времени, но и от возраста, т. е. учитывают трансформацию возрастного распределения в процессе эволюции. В дальнейшем мы будем пренебрегать изменением возрастного распределения вследствие фенотипических различий рассматриваемых подпопуляции и, следовательно, будем считать, что амплитуды a_1 и a_2 не зависят от возраста.

Предположим далее, что для первой подпопуляции рассматриваемый фенотипический параметр равен эволюционно оптимальной величине $\alpha_1(\tau) = \alpha^*(\tau)$, $\dot{\alpha}_1(\tau) = \dot{\alpha}^*(\tau)$, а для второй подпопуляции — отличается от оптимального значения на $\Delta\alpha(\tau)$:

$$\alpha_2(\tau) = \alpha^*(\tau) + \Delta\alpha(\tau), \quad \dot{\alpha}_2(\tau) = \dot{\alpha}^*(\tau) + \Delta\dot{\alpha}(\tau). \quad (26)$$

Вариация фенотипического параметра $\Delta\alpha$ обладает по предположению следующими свойствами:

$$\Delta\alpha(0) = 0, \quad \Delta\alpha(\infty) = 0, \quad \Delta\alpha(\tau) \ll \alpha^*(\tau). \quad (27)$$

Пользуясь этими свойствами, разложим функцию f в ряд по вариации $\Delta\alpha$ и ее производной, ограничившись линейными членами:

$$\begin{aligned} f(\varphi_1 + \varphi_2, \alpha^*, \dot{\alpha}^*) &= f(\tilde{\varphi}, \alpha^*, \dot{\alpha}^*) + \frac{\partial f}{\partial \varphi} (a_1 + a_2 - 1) \tilde{\varphi}, \\ f(\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_2, \dot{\alpha}_2) &= f(\tilde{\varphi}, \alpha^*, \dot{\alpha}^*) + \frac{\partial f}{\partial \varphi} (a_1 + a_2 - 1) \tilde{\varphi} + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial \alpha} \Delta\alpha + \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \Delta\dot{\alpha}. \end{aligned} \quad (28)$$

Подставив разложения (28) в уравнения (24), находим

$$\frac{da_1}{dt} = a_1(a_1 + a_2 - 1)B, \quad \frac{da_2}{dt} = a_2(a_1 + a_2 - 1)B + a_2c, \quad (29)$$

где

$$B = \int_0^{\infty} \frac{\partial f}{\partial \varphi} \Big|_{\varphi_1 + \varphi_2 = \tilde{\varphi}} \tilde{\varphi} d\tau / \int_0^{\infty} \tilde{\varphi} d\tau, \quad (30)$$

$$c = \frac{\int_0^{\infty} \tilde{\varphi} \left(\frac{\partial f}{\partial \alpha} \Delta\alpha + \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \Delta\dot{\alpha} \right) d\tau}{\int_0^{\infty} \tilde{\varphi} d\tau}. \quad (31)$$

Найдем решение системы уравнений (29). Легко заметить, что

$$\frac{d\left(\frac{a_2}{a_1}\right)}{dt} = c \frac{a_2}{a_1}. \quad (32)$$

Интегрируя, получим

$$\frac{a_2}{a_1} = k_1 e^{ct}; \quad k_1 = \frac{a_2}{a_1} \Big|_{t=0}. \quad (33)$$

Подставляя решение (33) в уравнение (29), приходим к уравнению Бернулли:

$$\frac{da_1}{dt} = a_1^2 B (1 + k_1 e^{ct}) - B a_1. \quad (34)$$

Решение уравнения (34) имеет вид

$$a_1 = \left(1 - \frac{k_1 B}{c - B} e^{ct} + k_2 e^{bt} \right)^{-1}, \quad (35)$$

где k_2 — постоянная интегрирования, определяющаяся начальным условием.

Рассмотрим асимптотическое поведение решений (33) и (35). Легко видеть, что $\lim_{t \rightarrow \infty} a_1 = 1$, если $c < 0$, $B < 0$; $\lim_{t \rightarrow \infty} a_2 = 0$, если $c < 0$.

В соответствии с общим критерием оптимальности (2) неравенства $c < 0$, $B < 0$ являются необходимыми и достаточным условием оптимальности, если они выполняются при произвольной вариации $\Delta \alpha$. Коэффициент B не зависит от вариации $\Delta \alpha$. Биологический смысл условия $B < 0$ заключается в том, что относительная скорость роста численности уменьшается при увеличении численности выше стационарного значения.

Рассмотрим теперь коэффициент c . Интегрируя по частям и пользуясь условиями (27), находим

$$c \sim \tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \alpha} \Delta \alpha \Big|_0^\infty + \int_0^\infty \left[\tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \alpha} - \frac{\partial}{\partial \tau} \left(\frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \tilde{\varphi} \right) \right] \Delta \alpha d\tau \quad (36)$$

или

$$c \sim \int_0^\infty \left[\tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \alpha} - \frac{\partial}{\partial \tau} \left(\frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \tilde{\varphi} \right) \right] \Delta \alpha d\tau.$$

Необходимое условие оптимальности возрастной зависимости некоторого параметра, очевидно, имеет вид

$$\tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \alpha} - \frac{\partial}{\partial \tau} \left(\tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \right) = 0. \quad (37)$$

Таким образом, оптимальная зависимость параметра α от возраста является решением уравнения (37), которое можно также представить в следующем виде:

$$\tilde{\varphi} \frac{\partial f}{\partial \alpha} - \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \frac{d\tilde{\varphi}}{d\tau} - \tilde{\varphi} \frac{\partial^2 f}{\partial \tau \partial \dot{\alpha}} = 0$$

или

$$\frac{\partial f}{\partial \alpha} - \frac{\partial^2 f}{\partial \tau \partial \dot{\alpha}} = -\mu \frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}}. \quad (38)$$

Если функция f не зависит от $\dot{\alpha}$, то уравнение (38) принимает вид $\partial f / \partial \alpha = 0$, т. е. переходит в критерий Фишера.

ОПТИМАЛЬНЫЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ С УЧЕТОМ ДЕЙСТВИЯ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

В соответствии с результатами, изложенными в первом разделе, можно полагать, что в индивидуальном развитии существенно действие одного из двух лимитирующих факторов: ограниченность энергетических или белковых ресурсов. В обоих случаях уравнение, выражающее баланс лимитирующего ресурса, имеет следующий вид:

$$\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{\partial P}{\partial \tau} = \frac{1}{k} \Delta \gamma, \quad (39)$$

где $\Delta \gamma$ — дисбаланс лимитирующего ресурса, k — коэффициент, характеризующий содержание лимитирующего ресурса в теле особи и эффективность использования этого ресурса в организме.

Учет действия лимитирующего фактора должен выражаться во введении двух уравнений, аналогичных (39), для подпопуляций, различающихся величиной рассматриваемого параметра. Таким образом, система уравнений (23) примет вид ($g = \Delta \gamma / k$):

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} + \frac{\partial \varphi_1}{\partial \tau} = -\mu [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_1(\tau), \dot{\alpha}_1(\tau), P_1] \varphi_1, \quad (40a)$$

$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} + \frac{\partial \varphi_2}{\partial \tau} = -\mu [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_2(\tau), \dot{\alpha}_2(\tau), P_2] \varphi_2, \quad (40б)$$

$$\frac{\partial P_1}{\partial t} + \frac{\partial P_1}{\partial \tau} = g [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_1, \dot{\alpha}_1, P_1], \quad (40в)$$

$$\frac{\partial P_2}{\partial t} + \frac{\partial P_2}{\partial \tau} = g [\varphi_1 + \varphi_2, \alpha_2, \dot{\alpha}_2, P_2]. \quad (40г)$$

Далее можно следовать в общих чертах тем же процедурам, которые были применены выше.

Интегрируя уравнения (40а,б) по возрасту, разлагая функции f и g в ряды по степеням вариации рассматриваемого параметра $\Delta \alpha$ и отыскивая решение в виде $\varphi_1 = a_1 \bar{\varphi}$, $\varphi_2 = a_2 \bar{\varphi}$, $P_1 = \bar{P} + \Delta P_1$, $P_2 = \bar{P} + \Delta P_2$, где \bar{P} — решение уравнения (39) для однородной (по параметру α) популяции, находим

$$\frac{1}{a^2} \frac{da_2}{dt} = \frac{\int_0^{\infty} \left\{ \left(\frac{\partial f}{\partial \dot{\alpha}} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial \dot{\alpha}} \right) \Delta \dot{\alpha} + \left(\frac{\partial f}{\partial \alpha} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial \alpha} \right) \Delta \alpha \right\} \bar{\varphi} d\tau}{\frac{\partial g}{\partial P} \int_0^{\infty} \bar{\varphi} d\tau}. \quad (41)$$

Легко видеть, что необходимое условие элиминации второй подпопуляции имеет вид (после интегрирования по частям)

$$\int_0^{\infty} \left\{ \left(\frac{\partial f}{\partial \alpha} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial \alpha} \right) \tilde{\varphi} - \right. \\ \left. - \frac{\partial}{\partial \tau} \left(\frac{\partial f}{\partial \dot{x}} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial \dot{x}} \right) \tilde{\varphi} \right\} \Delta \alpha d\tau = 0. \quad (42)$$

Из уравнения (42) следует, что оптимальная зависимость фенотипического параметра от возраста определяется решением уравнения

$$\frac{\partial}{\partial \tau} (\tilde{\varphi} L_1) - \tilde{\varphi} L_2 = 0, \quad (43)$$

где $L_1 = \partial f / \partial \dot{x} \partial g / \partial P - \partial f / \partial P \partial g / \partial \dot{x}$, $L_2 = \partial f / \partial \alpha \partial g / \partial P - \partial f / \partial P \cdot \partial g / \partial \alpha$ или

$$L_2 - \frac{\partial L_1}{\partial \tau} = -\mu L_1. \quad (44)$$

Рассмотрим основные частные случаи уравнения (44). Если репродуктивные свойства популяции и баланс лимитирующего фактора не зависят от \dot{x} , то $L_1 = 0$ и уравнение (44) принимает вид

$$L_2 = 0 \quad \text{или} \quad \frac{\partial f}{\partial \alpha} \frac{\partial g}{\partial P} - \frac{\partial f}{\partial P} \frac{\partial g}{\partial \alpha} = 0. \quad (45)$$

Корни уравнения (45) — оптимальные величины функциональных параметров, не являющиеся функциями возраста. В уравнении (45) учитывается влияние рассматриваемого параметра как на репродуктивные особенности популяции, так и на баланс лимитирующего фактора.

Если от рассматриваемого параметра не зависит баланс лимитирующего фактора, т. е. $\partial g / \partial \alpha = 0$, то уравнение (45) примет вид $\partial f / \partial \alpha = 0$, что совпадает с критерием Фишера. В другом предельном случае $\partial f / \partial \alpha = 0$, т. е. при независимости репродуктивных свойств от рассматриваемого параметра уравнение (45) примет вид [Розен, 1969] $\partial g / \partial \alpha = 0$, другими словами, оптимальное значение параметра соответствует максимуму дисбаланса лимитирующего фактора. Если лимитирующим фактором является энергия, то критерием оптимальности является максимум энергетического дисбаланса.