



ИНФОРМАТИКА

УДК 519.688:519.876.5

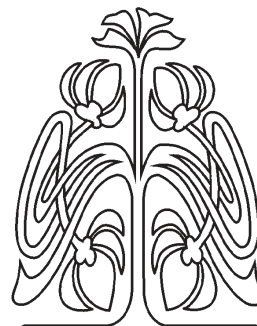
Исследование выживаемости модельной популяции в зависимости от стратегии энергообмена между организмами

Е. Е. Иванко, С. М. Червинский

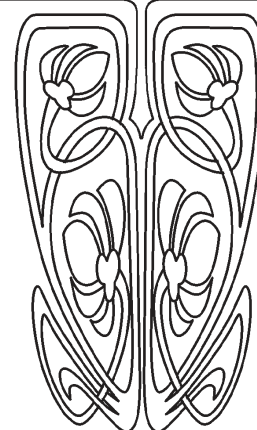
Иванко Евгений Евгеньевич, доктор физико-математических наук, заведующий лабораторией анализа сложных систем, отдел вычислительных систем, Институт математики и механики им. Н. Н. Красовского Уральского отделения РАН, Россия, 620990, г. Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, д. 16; ведущий научный сотрудник, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина, Россия, 620002, г. Екатеринбург, ул. Мира, д. 19, evgeny.ivanko@gmail.com

Червинский Сергей Миронович, кандидат технических наук, научный сотрудник лаборатории анализа сложных систем, отдел вычислительных систем, Институт математики и механики им. Н. Н. Красовского Уральского отделения РАН, Россия, 620990, г. Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, д. 16, serge.chervinsky@gmail.com

В работе исследуется влияние стратегии энергообмена между организмами популяции на выживаемость данной популяции в постепенно изменяющейся внешней среде. На первом этапе вычислительных экспериментов определяется «пограничная» область в пространстве двух параметров (скорости мутации и скорости подачи энергии в систему), внутри которой выживаемость популяций с нулевым энергообменом лежит в интервале от 5 до 95% (т.е. выявляются условия эксперимента, лежащие между условиями, характерными для вероятного вымирания, и условиями, обеспечивающими уверенное процветание популяции). На втором этапе на основе случайной выборки параметров эксперимента из пограничной области строится зависимость выживаемости модельных популяций от доли энергии, передаваемой при взаимодействии от организма с большей энергией к организму с меньшей (уровня «альтруистичности»). Проведенные эксперименты демонстрируют: 1) положительное влияние альтруистического энергообмена (организм с большей энергией выступает донором) на выживаемость популяции и 2) отсутствие существенного влияния на выживаемость



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ





популяции пропорции, в которой делится энергия между родительским и новорожденным организмом. Полученные результаты могут представлять интерес при построении искусственных популяций, например, при проектировании роев медицинских нанороботов или при разработке эволюционных метаэвристических алгоритмов для решения разнообразных оптимизационных задач.

Ключевые слова: альтруизм, энергообмен, популяция, выживание.

Поступила в редакцию: 16.05.2019 / Принята: 08.12.2019 / Опубликовано: 01.06.2020

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9791-2020-20-2-241-256>

ВВЕДЕНИЕ

Системы, состоящие из взаимодействующих по относительно простым законам элементов, могут демонстрировать сложное слабо предсказуемое поведение (см., например, аттрактор Лоренца [1], модель песчаной кучи [2], логистическое отображение [3]).

Ограниченная эффективность математических моделей при изучении сложных систем компенсируется возможностью непосредственного численного моделирования (например, RePast [4], NetLogo [5], MASON [6], Golly [7], PyCX [8]). Подобные экспериментальные исследования служат основой как для развития теоретического понимания процессов зарождения и эволюции сложности [9, 10], так и для множества актуальных приложений (например, управление роями роботов [11], изучение механизмов возбуждения нейронов [12], построение моделей эпидемий и лесных пожаров [13], исследование синхронизации множества связанных осцилляторов [14]). Нередко сложную систему делают именно законы *взаимодействия* (даже очень простые) между элементами этой системы (см., например, клеточные автоматы [15], chip-firing games [16], voter model [17]). При этом математическую модель, позволяющую удовлетворительно теоретически предсказывать поведение такой системы как единого целого, как правило, не удается построить на основе моделей поведения элементов системы.

В настоящей работе мы экспериментально изучаем влияние стратегии энергетического взаимодействия между элементами модельной популяции на выживание этой популяции в условиях умеренно изменяющейся внешней среды. Исследованию влияния энергообмена на жизнеспособность популяций посвящено относительно мало работ, в основном они сосредоточены на: 1) изучении влияния вклада особей в «общественное благо» (public good) на функционирование всей популяции [18–20] либо 2) изучении различных ролей элементов популяции в зависимости от их геометрического положения в модельных колониях микроорганизмов (например, поверхность/внутренность) [21–23]. Предыдущая работа Е. Е. Иванко [24] была посвящена исследованию влияния двух диаметрально противоположных стратегий энергообмена между организмами («альтруистической» и «эгоистической») на выживаемость минималистичной модели популяции в условиях катастрофических изменений внешней среды. Отметим, что в работах, связанных с исследованием альтруизма, обыкновенно рассматривается не конструктивное использование данного феномена, а механизмы его *возникновения* [25–30].

По сравнению с [24], в данной статье: 1) направление и сила энергообмена определяются численным параметром эксперимента, принимающим 7 значений от



выраженно-альтруистического до нейтрального и далее до выраженно-эгоистического; 2) существенно расширена модель популяции, в частности, добавлены функции роста и естественного умирания организмов; 3) изменения окружающей среды выражены умеренно (имеют прототипом реальные изменения средней температуры Земли), катастрофы отсутствуют.

Помимо чисто теоретического интереса, полученные результаты могут послужить при проектировании автономных роев роботов, где конструктивное использование энергообмена между элементами роя позволит эффективнее противостоять неблагоприятной внешней среде. Одним из примеров такого рода может служить рой медицинских нанороботов, существующих автономно в организме пациента и решающих задачи комплексной диагностики или борьбы со сложными заболеваниями (см., например, [31]).

1. МОДЕЛЬ

В данном разделе приводится концептуальное описание использованной в экспериментах модели. Строгая формализация рассматривается в следующем разделе в ходе изложения алгоритма эксперимента. Моделируемая популяция состоит из «организмов», находящихся во «внешней среде», характеризующейся единственным изменяющимся во времени параметром — температурой (рассчитывается на основе исторических значений средней годовой температуры поверхности Земли за 168 лет [32]). Каждый организм популяции: 1) обладает неизменным геномом и меняющейся в течение жизни энергией (скалярные величины); 2) способен к накоплению энергии (рост), порождению новых организмов (размножение) и обмену энергией с другими организмами (взаимодействие); 3) подвержен старению и смерти. Предполагается, что в силу ограниченности ресурсов среды размер популяции ограничен сверху.

Близость величины генома к значению текущей температуры окружающей среды влияет на две важные характеристики организма: 1) «приспособленность», выражающаяся в успешности потребления ресурсов среды и соответствующей скорости роста энергии; 2) «плодовитость» — вероятность порождения нового организма при достижении пубертатного уровня энергии. Геном потомка наследуется от родителя с небольшими мутациями, а изначальная энергия новорожденного вычитается из энергии родителя. Помимо описанных «индивидуальных» событий — рост, размножение, умирание, — в популяции могут происходить взаимодействия между двумя организмами, характеризующиеся обменом энергией. В зависимости от параметра эксперимента при встрече организм с большим значением энергии может либо отдавать часть своей энергии организму с меньшим значением («альтруизм»), либо забирать («эгоизм»). В результате такого энергообмена уровень энергии одного из организмов может опуститься ниже порога жизнеспособности, что влечет гибель организма.

Объем передаваемой при взаимодействии энергии (включая знак, определяющий направление передачи) является параметром, влияние которого на эффективность выживания популяции в изменяющейся внешней среде выступает основным предметом нашего исследования. Для решения данной задачи проводится масштабный вычислительный эксперимент, в котором жизненный цикл модельной популяции повторяется при различных значениях параметров, определяющих (помимо силы и направления энергообмена) скорость роста организма, уровень мутации при размножении, а также начальный объем энергии у новорожденного. В следующем разделе формально описывается модель популяции и рассматривается алгоритм проведенного вычислительного эксперимента.



2. АЛГОРИТМ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПОПУЛЯЦИИ

Пусть $T^0: \overline{1, 168} \rightarrow \mathbb{R}$ – массив значений средней температуры поверхности Земли с 1850 по 2017 г. (см. [32]). Сдвинем начало массива к нулю: рассмотрим T' такой, что $T'[i] := T^0[i] - T^0[1]$. Построим инвертированный массив со сдвинутым вновь к нулю стартом: $T''[i] := -T'[i]$. Пусть $T_1 = T'$ и далее для всякого $j \in \overline{2, 60}$ $T_j: T_j[i] = \tilde{T}[i] + T_{j-1}[168]$, где массив \tilde{T} равномерно выбран из $\{T', T''\}$. Составим массив T , начиная с пустого и последовательно конкатенируя справа массивы T_j для $j \in \overline{1, 60}$. Нормализуя T для удобства в интервал $[0, 1000]$

$$t[i] = \frac{1000 \cdot (T[i] - \min(T))}{(\max(T) - \min(T))}, \quad (1)$$

получим входные данные $t: \overline{1, 168 \cdot 60} \rightarrow [0, 1000]$.

Алгоритм $\text{Life}(t, \alpha, k, \beta, E) \rightarrow \{True, False\}$ *Модель жизненного цикла популяции*

Входные данные

I. Функция t (см. (1));

Входные параметры

- II. α – коэффициент, определяющий направление и интенсивность энергообмена между организмами при взаимодействии (см. уравнения (2), (3));
- III. k – коэффициент, определяющий скорость роста организма (см. уравнение (5));
- IV. β – коэффициент, определяющий процент мутаций, отличающих потомка от родителя (см. шаг XIV.3.в);
- V. E – величина энергии каждого «новорожденного» организма (см. шаг XIV.3.в), выраженная в долях от *puberty* (см. шаг IX);

Результат работы алгоритма

- VI. Для каждого набора входных данных и входных параметров (α, k, β, E) алгоритм возвращает значение *True* или *False*;

Константы и обозначения

- VII. $N = 10$, начальный размер каждой из исследуемых популяций;
- VIII. $max_pop_size = 100$, искусственно установленный максимальный размер популяции (считаем, что среда не может прокормить большее число особей);
- IX. $puberty = 2000$, минимальный уровень энергии организма, при котором становится потенциально возможным его воспроизведение (далее в некоторых формулах для удобства записи вместо *puberty* будем использовать краткое обозначение *ppb*);
- X. $ipy = 0.1 \cdot n(n - 1)/2$, где n – текущий размер популяции, есть количество событий энергообмена (пропорциональное числу различных неупорядоченных пар в популяции, см. XIV.1), происходящих между организмами популяции в течение года (годом считаем единицу дискретного жизненного цикла популяции, в течение которой температура поверхности остается неизменной (см. I));
- XI. $ad = 0.001$, вероятность «случайной» смерти в течение одного года (7);
- XII. $bd = 5$, параметр, определяющий скорость «старения» в соответствии с (7) так, чтобы к возрасту в 100 лет вероятность смерти достигла 1;



Инициализация

XIII. Создается популяция $Pop = \{org_1, \dots, org_N\}$; при создании для каждого организма $org \in Pop$ случайно равномерно выбираются: энергия $e(org) \in [1, ppb]$, геном $g(org) \in [0, 1000]$ и возраст $a(org) \in \overline{0, 99}$;

Жизненный цикл популяции

XIV. Для каждого года y , последовательно принимающего значения от 1 до $168 \cdot 60 = 10080$, выполним следующие действия:

// Моделирование взаимодействия организмов

1) выберем наудачу (с возможным повторением) ipy неупорядоченных пар организмов из множества Pop^2 так, чтобы внутри каждой пары организмы не совпадали между собой; каждую выбранную пару упорядочим в виде (org_1, org_2) так, чтобы $e(org_1) \geq e(org_2)$; определим направление и интенсивность энергообмена в зависимости от параметра α :

$$\text{при } \alpha \geq 0 \quad \begin{cases} e(org_1) += |\alpha| \cdot e(org_2), \\ e(org_2) -= |\alpha| \cdot e(org_2), \end{cases} \quad (2)$$

$$\text{при } \alpha < 0 \quad \begin{cases} e(org_1) -= |\alpha| \cdot e(org_1), \\ e(org_2) += |\alpha| \cdot e(org_1); \end{cases} \quad (3)$$

2) все организмы, чья энергия в процессе энергообмена становится меньше энергии новорожденного $e(org) < E \cdot ppb$, считаются погибшими (см. также шаг XIV.3.г);

// Моделирование индивидуальных организмов

3) для всякого $org \in Pop$:

а) рассчитаем коэффициент «генетической приспособленности» организма к текущей температуре окружающей среды:

$$\Delta = 1 - \frac{|t(y) - g(org)|}{\max\{\max_{o \in Pop} \{g(o)\}, t(y)\} - \min\{\min_{o \in Pop} \{g(o)\}, t(y)\}}; \quad (4)$$

б) *рост* — увеличим энергию организма в зависимости от его «приспособленности» (соответствия между геномом и температурой окружающей среды):

$$\forall org \in Pop \quad e(org) += k \cdot ppb \cdot \Delta; \quad (5)$$

в) *размножение* — (этот шаг пропускается, если достигнут максимальный размер популяции $|Pop| \geq max_pop_size$) всякий $org \in Pop$ с вероятностью $pgen$ порождает новый организм org' , где

$$pgen = \Delta \cdot \begin{cases} 0, & e(org) < ppb, \\ \frac{1}{2} + \frac{e(org)}{4ppb}, & ppb \leq e(org) \leq 2ppb, \\ 1, & e(org) > 2ppb, \end{cases} \quad (6)$$

$g(org')$ — случайная величина, равномерно выбранная из промежутка $[\max\{0, g(org)(1 - \beta)\}, \min\{g(org)(1 + \beta), 1000\}]$, а $e(org') = E \cdot ppb$ (рис. 1);



г) *смерть* — вероятность гибели организма org в текущий год, основанная на модели смертности Гомпертца – Мэйкхэма [33]:

$$pd = \begin{cases} 1, & \text{если } e(org) < E \cdot ppb, \\ \min \left\{ 1, ad + e^{\frac{a(org)-100}{bd}} \right\}, & \text{иначе;} \end{cases} \quad (7)$$

где $a(org)$ — возраст организма (см. XIII, XIV.3.д), $E \cdot ppb$ — минимально допустимый уровень энергии для поддержания жизни (также «размер» новорожденного, см. XIV.3.в), $ad = 10^{-3}$ — вероятность смерти от несчастного случая (см. XI), а $bd = 5$ подобран так, чтобы вероятность гибели «от старости» «плавно» увеличивалась, достигая единицы к 100 итерациям (см. XII, рис. 2);

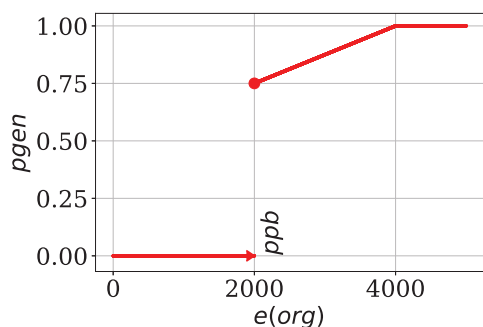


Рис. 1. График зависимости вероятности размножения $pgen$ от энергии организма $e(org)$ в идеальном случае $\Delta = 1$ (см. (6))

Fig. 1. Dependence of the reproduction probability $pgen$ on the energy of the organism $e(org)$ in the ideal case $\Delta = 1$ (see (6))

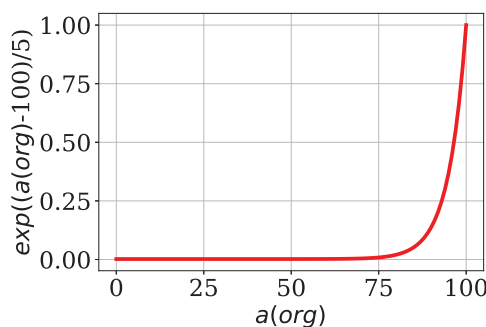


Рис. 2. График зависимости вероятности смерти «от старости» $\exp((a(org) - 100)/5)$ от возраста $a(org)$, использованный в модели (см. (7))

Fig. 2. Dependence of the probability of death “because of age” $\exp((a(org)-100)/5)$ on the age $a(org)$ used in the model (see (7))

д) *старение*

$$\forall org \in Pop \quad a(org) += 1; \quad (8)$$

4) если $|Pop| < 2$, то останавливаем работу алгоритма и возвращаем 0 (*False*); XV. Возвращаем 1 (*True*) (если выполнение алгоритма не было досрочно прервано на шаге XIV.4, значит, популяция успешно прожила 10080 лет).

3. ВЫБОР ПАРАМЕТРОВ АЛГОРИТМА: ЭМПИРИЧЕСКИЕ РАССУЖДЕНИЯ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Жизненный цикл популяции, формализованный в Алгоритме Life, параметризован четырьмя величинами α, k, β, E (см. шаги II–V). Обсудим содержательные интервалы, в которых эти величины могли бы варьироваться для постановки репрезентативного, но неизбыточного вычислительного эксперимента.

Содержательные значения параметра энергообмена α по построению лежат в интервале $[-1, +1]$ (см. (2), (3)). В вычислительных экспериментах настоящей работы использовались значения, выбранные в данном интервале с фиксированным шагом 0.25:

$$\alpha \in M_\alpha \triangleq \{-0.75, -0.5, -0.25, 0, 0.25, 0.5, 0.75\}. \quad (9)$$



Параметр E определяет долю энергии родителя, отдаваемую новорожденному потомку. В некоторой степени величина E характеризует выраженность г- или К-стратегии размножения [34]. Действительно, при малом E родительский организм порождает менее энергетически оснащенных потомков, однако при каждом делении теряет меньше энергии и быстрее оказывается способным к новому делению. При больших значениях E возникает обратная ситуация. В настоящей работе эксперименты проводились для каждого из следующих значений E , отражающих некоторые характерные для биосферы Земли стратегии разделения энергии при размножении:

$$E \in M_E \triangleq \{0.01, 0.1, 0.25, 0.5\}. \quad (10)$$

Доля мутации β при порождении нового организма, очевидно, ограничена интервалом $[0, 1]$. В экспериментах настоящей работы мы сузили этот интервал до $\beta \in [0.01, 1/2]$, используя значения

$$\beta \in M_\beta \triangleq \{0.01m, m \in \overline{1, 50}\}, \quad (11)$$

считая, что более чем пятидесятипроцентная мутация при размножении слабо соответствует идее эволюционных изменений. Нижняя граница $\beta = 0.01$ равна выбранному шагу изменения интенсивности мутации.

Параметр k влияет на скорость роста организма (или иначе на скорость поступления энергии в систему) посредством уравнения (5) в Алгоритме Life наряду с константой ppb и коэффициентом приспособленности Δ . Поскольку содержательный интервал варьирования k неочевиден (кроме того, что $k > 0$), изначально полагалось, что

$$k \in M_k \triangleq \{0.01m, m \in \mathbb{N}\}, \quad (12)$$

а для дальнейшего уточнения границ изменения k использовался следующий вычислительный эксперимент.

Пусть при фиксированных \mathbf{t} из (1) и $\alpha \equiv 0$ (упрощенный эксперимент без энергообмена) функция $Succ$ для каждой тройки (k, β, E) показывает среднюю долю успехов в 100 независимых экспериментах по выживанию популяций (напомним, что Алгоритм Life недетерминирован):

$$Succ(k, \beta, E) = \frac{1}{100} \sum_{100} \text{Life}(\mathbf{t}, \alpha \equiv 0, k, \beta, E). \quad (13)$$

С содержательной точки зрения нас интересуют промежуточные значения скорости подачи энергии в систему: не слишком малые (способные обеспечить базовую жизнеспособность популяции, компенсируя смерть организмов от несчастных случаев, возраста и взаимодействий), но и не слишком большие (когда поток энергии в организмы настолько велик, что популяции стабильно выживают практически вне зависимости от значений других параметров). В дальнейших экспериментах желаемые интервалы варьирования k для фиксированных значений β и E определялись с использованием (13) следующим образом:

$$M'_k(\beta, E) = \{k \in M_k : 0.05 \leq Succ(k, \beta, E) \leq 0.95\}. \quad (14)$$

В ходе вычислительных экспериментов выяснилось, что при $\beta = 0.01$ (и меньших: $0.005 + 0.001i$, где $i \in \overline{0, 4}$) верхняя граница множества (14) для любого $E \in M_E$ лежит выше величины 2^{20} . В дальнейших экспериментах было принято решение отказаться



от рассмотрения случая $\beta = 0.01$, заменив M_β на $\overline{M}_\beta = M_\beta \setminus \{0.01\}$. На рис. 3 приводятся примеры вычислительных экспериментов по выявлению интервалов (14) для разных значений β и E .

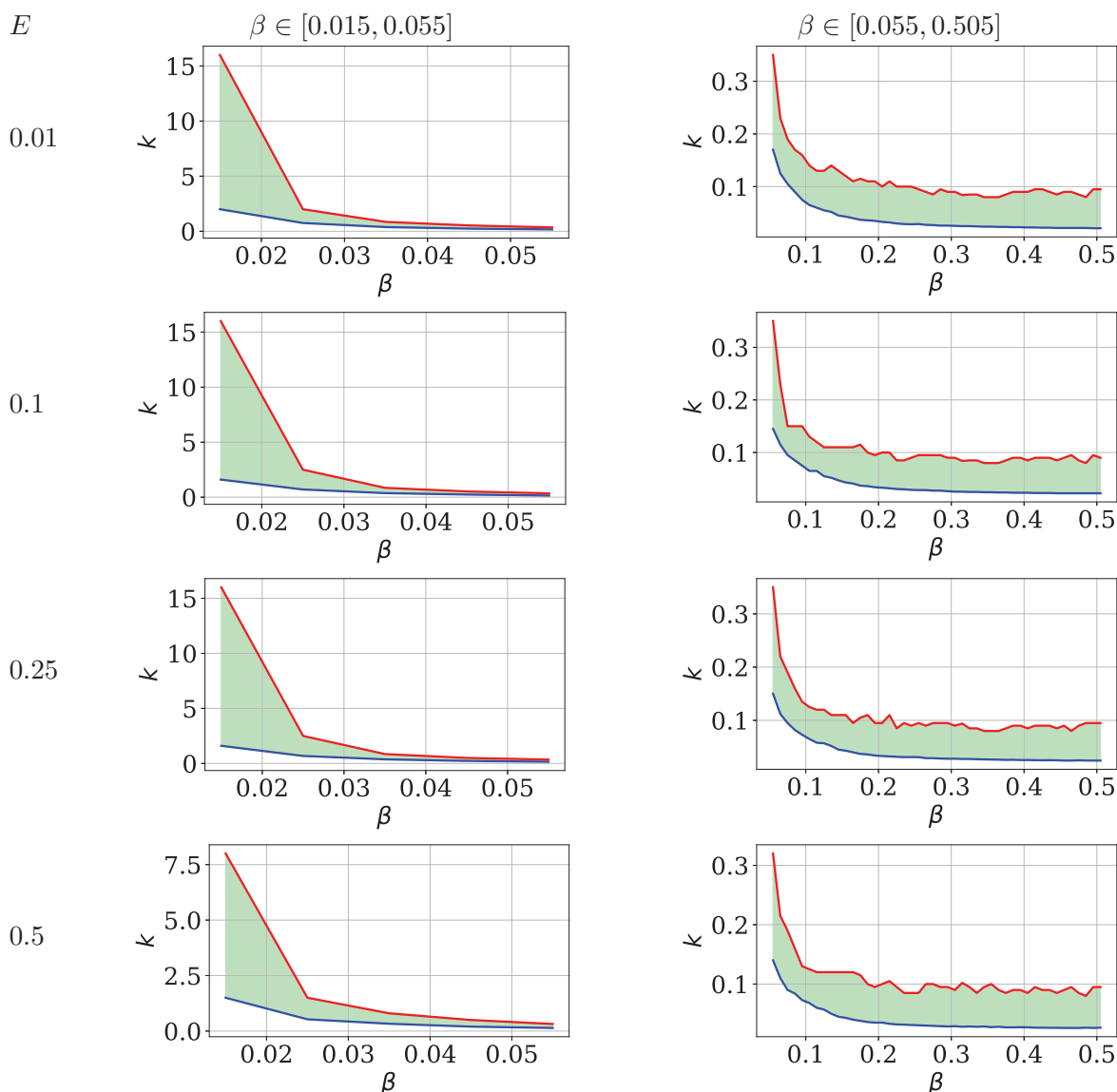


Рис. 3. Области параметров $M'_k(\beta, E)$ для различных значений E в различных масштабах
 Fig. 3. Parameter areas $M'_k(\beta, E)$ for different values of E at different scales

Из данных рис. 3 видно, что форма областей $M'_k(\beta, E)$ слабо зависит от параметра E , поэтому для последующих расчетов было принято решение усреднить области $M'_k(\beta, E)$ по E (рис. 4):

$$M''_k(\beta) = \left\{ k \in M_k : 0.05 \leq \frac{1}{4} \sum_{E \in M_E} Succ(k, \beta, E) \leq 0.95 \right\}. \quad (15)$$

Как уже упоминалось выше, при построении $M''_k(\beta)$ в (15) пространство параметров эксперимента фактически разделяется на три качественно различных области (см. рис. 4): 1) выжившие популяции практически отсутствуют (незакрашенная область под нижним графиком); 2) популяция может как выжить, так и



погибнуть (закрашенная область между графиками); 3) практически все популяции выживают (незакрашенная область над верхним графиком).

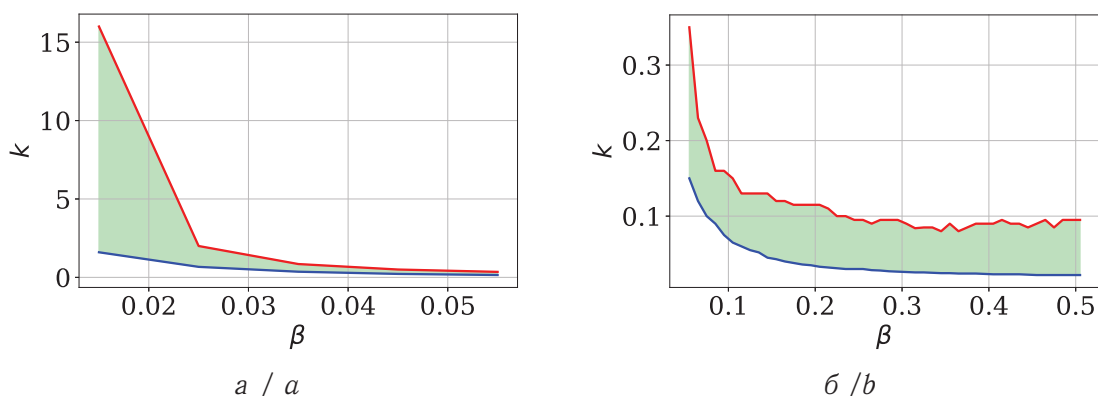


Рис. 4. «Усредненная» область параметров $M_k''(\beta)$: $a - \beta \in [0.015, 0.055]$;
 $b - \beta \in [0.055, 0.505]$
 Fig. 4. “Averaged” parameter area $M_k''(\beta)$: $a - \beta \in [0.015, 0.055]$;
 $b - \beta \in [0.055, 0.505]$

Из графиков видно, что попадание условий эксперимента в первую область может быть связано, например, одновременно с малой скоростью мутации β , недостаточной для поддержания соответствия геномов организмов популяции изменяющейся среде ($\Delta \rightarrow 0$), и малой скоростью k потока энергии в систему, недостаточной для компенсации смертности. Мы предполагаем, что в этом случае варьирование параметра энергообмена α не изменит причин вымирания популяции. Третья область соответствует «тепличным» условиям, когда, с одной стороны, скорость мутации позволяет популяции не отставать от скорости перемен в среде, а с другой, энергопоток в систему настолько велик, что варьирование стратегии энергообмена предположительно теряет значение — любая стратегия с высокой вероятностью окажется успешной. Дальнейший интерес представляет исследование второй — *пограничной* — области, где отсутствие избытка энергии в системе делает существенным закон ее перераспределения.

В завершение раздела отметим, что хотя пограничная область имеет небольшую площадь относительно всего прямоугольника параметров (по построению $(k, \beta) \in [0, 16] \times [0.015, 0.5]$, см. рис. 4), ее величина экспоненциально увеличивается при приближении β к нулю. При этом малые значения процента мутации не только интересны с прикладной точки зрения при конструировании искусственных популяций, но и являются наиболее правдоподобными (фактически единственно известными нам на примере биосферы Земли).

4. СВЯЗЬ ПАРАМЕТРА ЭНЕРГООБМЕНА И ВЫЖИВАЕМОСТИ В ПОГРАНИЧНОЙ ОБЛАСТИ ПАРАМЕТРОВ

Напомним, что основной целью настоящей работы является численное исследование зависимости выживаемости модельной популяции в постепенно изменяющейся в течение длительного времени среде от стратегии энергообмена между организмами (степени «альтруистичности», формализованной в (2), (3)). В предыдущем разделе мы привели ряд аргументов в пользу ограничения области пространства параметров k, β , внутри которой будет проводиться данное исследование (см. (15), рис. 4). Обозначим эту область как \mathcal{M} (где $\mathcal{M} \subset \mathbb{R}^2$) и выпишем ее



в явном виде как объединение треугольников, полученных при построении триангуляции Делоне [35] на дискретном множестве $\{(k, \beta) \in M_k \times \overline{M}_\beta : k \in M_k''(\beta)\}$. Пусть множество A состоит из 1000 точек, равновероятно выбранных из \mathcal{M} . Для ответа на основной вопрос настоящей работы определим формально функцию $q(x)$, показывающую относительное число успехов в экспериментах по выживанию модельной популяции при (k, β) из A в зависимости от параметра энергообмена $x \in M_\alpha$:

$$q(x) = \frac{1}{|A||M_E|} \sum_{\substack{(k, \beta) \in A \\ E \in M_E}} \text{Life}(t, \alpha = x, k, \beta, E). \quad (16)$$

График $q(x)$ (рис. 5) показывает, что при пограничных параметрах эксперимента («умеренном» энергопотоке в систему при достаточной скорости мутации) существенно более выгодным с точки зрения выживания популяции являются «альтруистические» стратегии энергообмена между организмами.

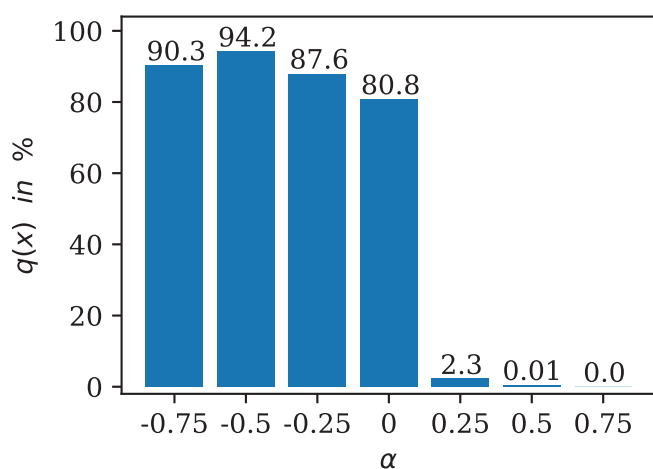


Рис. 5. Зависимость успешности (16) выживания модельных популяций в пограничной области параметров от стратегии энергообмена, параметризованной $\alpha \in M_\alpha$

Fig. 5. Dependence of the success (16) of survival of model populations with the borderline parameters on the energy exchange strategy parameterized by $\alpha \in M_\alpha$

при построении множеств (14), (15) и функции (16) Алгоритм Life был запущен около 450 000 раз, суммарное время выполнения — около 16 часов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования дополняют предыдущую работу [24], демонстрируя положительное влияние «альтруистического» энергообмена на выживание популяций в условиях не только резко, но и постепенно изменяющейся внешней среды. Помимо демонстрации ожидаемого положительного эффекта от альтруистического энергообмена, в новых условиях проведенные эксперименты позволили сделать дополнительный вывод: доля энергии, передаваемой новорожденному организму (E), по-видимому, слабо влияет на выживаемость популяции. Полученные результаты могут представлять чисто теоретический интерес, связанный с изучением правдо-



подобных моделей зарождения и адаптации потенциально возможных биосистем. В прикладных задачах альтруистический энергообмен может быть конструктивно использован при проектировании самоорганизующихся сообществ виртуальных агентов (как чисто программных [37, 38], так и воплощенных в инженерных устройствах [11]). В частности, перспективным видится использование альтруистического энергообмена при создании роев медицинских нанороботов, функционирующих в слабо, но непредсказуемо изменяющейся биохимической среде организма пациента [31].

В ходе дальнейших исследований предполагается добавить в модель два новых параметра. Первый из них, параметр γ , будет определять степень зависимости приспособленности организма от соответствия его генома окружающей среде, для чего уравнение (4) будет заменено на

$$\Delta = 1 - \gamma \sqrt{\frac{|t(y) - g(org)|}{\max\{\max_{o \in Pop}\{g(o)\}, t(y)\} - \min\{\min_{o \in Pop}\{g(o)\}, t(y)\}}}$$

Второй, параметр δ , определит число событий энергообмена в течение года: на шаге X Алгоритма Life выражение $ipy = 0.1 \cdot n(n - 1)/2$ предполагается заменить на $ipy = \delta \cdot n(n - 1)/2$. Наконец, в будущей работе предполагается изучить изменение формы графика на рис. 5 при вариации каждого из параметров $k, \beta, E, \gamma, \delta$ вычислительного эксперимента по отдельности.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 18-07-00637, № 19-01-00573).

Библиографический список

1. *Lorenz E. N.* Deterministic nonperiodic flow // Journal of the Atmospheric Sciences. 1963. Vol. 20, № 2. P. 130–141.
2. *Bak P., Tang C., Wiesenfeld K.* Self-organized criticality: An explanation of the 1/f noise // Phys. Rev. Lett. 1987. Vol. 59, iss. 4. P. 381–384. DOI: <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.59.381>
3. *May R.* Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature. 1976. Vol. 261, № 5560. P. 459–467. DOI: <https://doi.org/10.1038/261459a0>
4. *Collier N.* RePast: An extensible framework for agent simulation // Natural Resources and Environmental Issues. 2001. Vol. 8. Article 4. URL: <https://digitalcommons.usu.edu/nrei/vol8/iss1/4> (дата обращения: 07.03.2019).
5. *Tisue S., Wilensky U.* NetLogo: A simple environment for modeling complexity // International Conference on Complex Systems. 2004. Vol. 21. P. 16–21.
6. *Luke S., Cioffi-Revilla C., Panait L., Sullivan K., Balan G.* Mason: A multiagent simulation environment // Simulation. 2005. Vol. 81, № 7. P. 517–527. DOI: <https://doi.org/10.1177/0037549705058073>
7. *Trevorrow A., Rokicki T., Hutton T., Greene D., Summers J., Verver M.* Golly – a game of life simulator. URL: <http://golly.sourceforge.net/> (дата обращения: 07.03.2019).
8. *Sayama H.* PyCX: A Python-based simulation code repository for complex systems education // Complex Adaptive Systems Modeling. 2013. Vol. 1. P. 2. DOI: <https://doi.org/10.1186/2194-3206-1-2>
9. *Waldrop M. M.* Complexity: The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos. N. Y. : Simon & Schuster, 1992. 380 p.



10. *Sayama H.* Introduction to the Modeling and Analysis of Complex Systems. N. Y. : SUNY Binghamton, 2015. 478 p.
11. *Hamann H.* Swarm Robotics: A Formal Approach. N. Y. : Springer International Publishing, 2018. 210 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-74528-2>
12. *Fitzhugh R.* Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane // Biophysical Journal. 1961. Vol. 1, № 6. P. 445–466. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(61\)86902-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(61)86902-6)
13. *Drossel B., Schwabl F.* Self-organized criticality in a forest-fire model // Physica A : Statistical Mechanics and its Applications. 1992. Vol. 191, № 1. P. 47–50. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4371\(92\)90504-J](https://doi.org/10.1016/0378-4371(92)90504-J)
14. *Strogatz S.* Sync: The Emerging Science of Spontaneous Order. N. Y. : Penguin, 2004. 339 p.
15. *Wolfram S.* A New Kind of Science. N. Y. : Wolfram Media, 2002. 1197 p.
16. *Bjorner A., Lovasz L., Shor P. W.* Chip-firing games on graphs // European Journal of Combinatorics. 1991. Vol. 12, № 4. P. 283–291. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0195-6698\(13\)80111-4](https://doi.org/10.1016/S0195-6698(13)80111-4)
17. *Clifford P., Sudbury A.* A model for spatial conflict // Biometrika. 1973. Vol. 60, № 3. P. 581–588. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/60.3.581>
18. *Kagel H. J., Roth E. A.* The Handbook of Experimental Economics. N. J. : Princeton Univ. Press, 1997. 744 p.
19. *Levin S. A.* Public goods in relation to competition, cooperation, and spite // PNAS. 2014. Vol. 111 (Supplement 3). P. 10838–10845. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1400830111>
20. *Obolski U., Lewin-Epstein O., Even-Tov E., Ram Y., Hadany L.* With a little help from my friends: cooperation can accelerate the rate of adaptive valley crossing // BMC Evolutionary Biology. 2017. Vol. 17. Article 143. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0983-2>
21. *Pfeiffer T., Bonhoeffer S.* An evolutionary scenario for the transition to undifferentiated multicellularity // PNAS. 2003. Vol. 100, № 3. P. 1095–1098. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0335420100>
22. *Kreft J.-U.* Biofilms promote altruism // Microbiology. 2004. Vol. 150, iss. 8. P. 2751–2760. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.26829-0>
23. *Cesta A., Miceli M., Rizzo P.* Coexisting agents: Experiments on basic interaction attitude // Journal of Intelligent Systems. 2001. Vol. 11, iss. 1. P. 1–42. DOI: <https://doi.org/10.1515/JISYS.2001.11.1.1>
24. *Ivanko E.* Is evolution always “*egolution*”: Discussion of evolutionary efficiency of altruistic energy exchange // Ecological Complexity. 2018. Vol. 34. P. 1–8. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.02.001>
25. *Hamilton W. D.* The genetical evolution of social behaviour // Journal of Theoretical Biology. 1964. Vol. 7, № 1. P. 1–52. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
26. *Trivers R. L.* The evolution of reciprocal altruism // The Quarterly Review of Biology. 1971. Vol. 46, № 1. P. 35–57. DOI: <https://doi.org/10.1086/406755>
27. *Axelrod R., Hamilton W. D.* The evolution of cooperation // Science. 1981. Vol. 211, № 4489. P. 1390–1396. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.7466396>
28. *Nowak M. A.* Five rules for the evolution of cooperation // Science. 2006. Vol. 314, iss. 5805. P. 1560–1563. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1133755>
29. *Stuart A., West A., Griffin S., Gardner A.* Evolutionary explanations for cooperation // Current Biology. 2007. Vol. 17, iss. 16. P. R661–R672. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.004>



30. *Lewin-Epstein O., Aharonov R., Hadany L.* Microbes can help explain the evolution of host altruism // *Nature Communications*. 2017. Vol. 8. Article 14040. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms14040>
31. *Esteban-Fernández de Ávila B., Angsantikul P., Ramírez-Herrera D. E., Soto F., Teymourian H., Dehaini D., Chen Y., Zhang L., Wang J.* Hybrid biomembrane–functionalized nanorobots for concurrent removal of pathogenic bacteria and toxins // *Science Robotics*. 2018. Vol. 3, iss. 18, eaat0485. DOI: <https://doi.org/10.1126/scirobotics.aat0485>
32. *Morice C. P., Kennedy J. J., Rayner N. A., Jones P. D.* Quantifying uncertainties in global and regional temperature change using an ensemble of observational estimates: The HadCRUT4 dataset // *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*. 2012. Vol. 117. D08101. DOI: <https://doi.org/10.1029/2011JD017187>
33. *Makeham W. M.* On the Law of Mortality and the Construction of Annuity Tables // *The Assurance Magazine, and Journal of the Institute of Actuaries*. 1860. Vol. 8, № 6. P. 301–310. DOI: <https://doi.org/10.1017/S20461658000126X>
34. *MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. N. J. : Princeton Univ. Press, 2001. 224 p.
35. *Aurenhammer F., Klein R., Lee D.-T.* Voronoi Diagrams and Delaunay Triangulations. N. J. : World Scientific Publishing, 2013. 348 p.
36. Uran cluster. URL: <http://parallel.uran.ru/node/419> (дата обращения: 07.03.2019).
37. *Simon D.* Evolutionary Optimization Algorithms. N. Y. : Wiley, 2013. 772 p.
38. *Schapire R. E., Freund Y. Y.* Boosting: Foundations and Algorithms. Cambridge : The MIT Press, 2012. 544 p.

Образец для цитирования:

Иванко Е. Е., Червинский С. М. Исследование выживаемости модельной популяции в зависимости от стратегии энергообмена между организмами // *Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Математика. Механика. Информатика*. 2020. Т. 20, вып. 2. С. 241–256. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9791-2020-20-2-241-256>

Survival Rate of Model Populations Depending on the Strategy of Energy Exchange Between the Organisms

E. E. Ivanko, S. M. Chervinsky

Evgeny E. Ivanko, <https://orcid.org/0000-0003-3248-5885>, N. N. Krasovskii Institute of Mathematics and Mechanics of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 16 S. Kovalevskaya St., Yekaterinburg 620990, Russia; Ural Federal University named after the first President of Russia B. N. Yeltsin, 19 Mira St., Ekaterinburg 620002, Russia, evgeny.ivanko@gmail.com

Serge M. Chervinsky, N. N. Krasovskii Institute of Mathematics and Mechanics of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 16 S. Kovalevskaya St., Yekaterinburg 620990, Russia, serge.chervinsky@gmail.com

The paper addresses the influence of the energy exchange strategy between the organisms of a population in a gradually changing environment on the survival rate of this population. At the first stage of computational experiments, a “boundary” region is determined in the space of two parameters (mutation rate and energy supply rate), within which the survival of populations with zero energy exchange is ambiguous (lies in the interval from 5 to 95%). At the second stage, on the basis of a random sampling of experimental conditions from the boundary region, the dependence of the survival rate of model populations on the fraction of energy transferred during interaction from an organism with larger energy to an organism with smaller one is constructed.



The performed experiments demonstrate: 1) the positive effect of altruistic energy exchange (where the organism with larger energy plays the role of a donor) on the survival rate of the populations and 2) the absence of an observable influence of the amount of energy transferred by the parent to the newborn on the survival rate of the populations. The results obtained may be of interest for the construction of artificial populations, for example, in the design of swarms of medical nanorobots or in the development of evolutionary metaheuristic algorithms for solving various optimization problems.

Keywords: altruism, energy exchange, population, survival rate.

Received: 16.05.2019 / Accepted: 08.12.2019 / Published: 01.06.2020

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

Acknowledgements: This work was supported by Russian Foundation for Basic Research (projects No. 18-07-00637, No. 19-01-00573).

References

1. Lorenz E. N. Deterministic nonperiodic flow. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 1963, vol. 20, no. 2, pp. 130–141.
2. Bak P., Tang C., Wiesenfeld K. Self-organized criticality: An explanation of the $1/f$ noise. *Phys. Rev. Lett.*, 1987, vol. 59, iss. 4, pp. 381–384. DOI: <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.59.381>
3. May R. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 1976, vol. 261, no. 5560, pp. 459–467. DOI: <https://doi.org/10.1038/261459a0>
4. Collier N. RePast: An extensible framework for agent simulation. *Natural Resources and Environmental Issues*, 2001, vol. 8, Article 4. Available at: <https://digitalcommons.usu.edu/nrei/vol8/iss1/4> (accessed 7 March 2019).
5. Tisue S., Wilensky U. NetLogo: A simple environment for modeling complexity. *International Conference on Complex Systems*, 2004, vol. 21, pp. 16–21.
6. Luke S., Cioffi-Revilla C., Panait L., Sullivan K., Balan G. Mason: A multi-agent simulation environment. *Simulation*, 2005, vol. 81, no. 7, pp. 517–527. DOI: <https://doi.org/10.1177/0037549705058073>
7. Trevorrow A., Rokicki T., Hutton T., Greene D., Summers J., Verver M. Golly – a game of life simulator. Available at: <http://golly.sourceforge.net/> (accessed 7 March 2019).
8. Sayama H. PyCX: A Python-based simulation code repository for complex systems education. *Complex Adaptive Systems Modeling*, 2013, vol. 1, p. 2. DOI: <https://doi.org/10.1186/2194-3206-1-2>
9. Waldrop M. M. *Complexity: The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos*. New York, Simon & Schuster, 1992. 380 p.
10. Sayama H. *Introduction to the Modeling and Analysis of Complex Systems*. New York, SUNY Binghamton, 2015. 478 p.
11. Hamann H. *Swarm Robotics: A Formal Approach*. New York, Springer International Publishing, 2018. 210 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-74528-2>
12. Fitzhugh R. Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane. *Biophysical Journal*, 1961, vol. 1, no. 6, pp. 445–466. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(61\)86902-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(61)86902-6)
13. Drossel B., Schwabl F. Self-organized criticality in a forest-fire model. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 1992, vol. 191, no. 1, pp. 47–50. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4371\(92\)90504-J](https://doi.org/10.1016/0378-4371(92)90504-J)



14. Strogatz S. *Sync: The Emerging Science of Spontaneous Order*. New York, Penguin, 2004. 339 p.
15. Wolfram S. *A New Kind of Science*. New York, Wolfram Media, 2002. 1197 p.
16. Bjorner A., Lovasz L., Shor P. W. Chip-firing games on graphs. *European Journal of Combinatorics*, 1991, vol. 12, no. 4, pp. 283–291. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0195-6698\(13\)80111-4](https://doi.org/10.1016/S0195-6698(13)80111-4)
17. Clifford P., Sudbury A. A model for spatial conflict. *Biometrika*, 1973, vol. 60, no. 3, pp. 581–588. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/60.3.581>
18. Kagel H. J., Roth E. A. *The Handbook of Experimental Economics*. New Jersey, Princeton Univ. Press, 1997. 744 p.
19. Levin S. A. Public goods in relation to competition, cooperation, and spite. *PNAS*, 2014, vol. 111 (Supplement 3), pp. 10838–10845. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1400830111>
20. Obolski U., Lewin-Epstein O., Even-Tov E., Ram Y., Hadany L. With a little help from my friends: Cooperation can accelerate the rate of adaptive valley crossing. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, vol. 17, Article 143. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0983-2>
21. Pfeiffer T., Bonhoeffer S. An evolutionary scenario for the transition to undifferentiated multicellularity. *PNAS*, 2003, vol. 100, no. 3, pp. 1095–1098. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0335420100>
22. Kreft J.-U. Biofilms promote altruism. *Microbiology*, 2004, vol. 150, iss. 8, pp. 2751–2760. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.26829-0>
23. Cesta A., Miceli M., Rizzo P. Coexisting agents: Experiments on basic interaction attitude. *Journal of Intelligent Systems*, 2001, vol. 11, iss. 1, pp. 1–42. DOI: <https://doi.org/10.1515/JISYS.2001.11.1.1>
24. Ivanko E. Is evolution always “*egolution*”: Discussion of evolutionary efficiency of altruistic energy exchange. *Ecological Complexity*, 2018, vol. 34, pp. 1–8. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.02.001>
25. Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, vol. 7, no. 1, pp. 1–52. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
26. Trivers R. L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 1971, vol. 46, no. 1, pp. 35–57. DOI: <https://doi.org/10.1086/406755>
27. Axelrod R., Hamilton W. D. The evolution of cooperation. *Science*, 1981, vol. 211, no. 4489, pp. 1390–1396. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.7466396>
28. Nowak M. A. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 2006, vol. 314, iss. 5805, pp. 1560–1563. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1133755>
29. Stuart A., West A., Griffin S., Gardner A. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 2007, vol. 17, iss. 16, pp. R661–R672. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.004>
30. Lewin-Epstein O., Aharonov R., Hadany L. Microbes can help explain the evolution of host altruism. *Nature Communications*, 2017, vol. 8, Article 14040. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms14040>
31. Esteban-Fernández de Ávila B., Angsantikul P., Ramírez-Herrera D. E., Soto F., Teymourian H., Dehaini D., Chen Y., Zhang L., Wang J. Hybrid biomembrane–functionalized nanorobots for concurrent removal of pathogenic bacteria and toxins. *Science Robotics*, 2018, vol. 3, iss. 18, eaat0485. DOI: <https://doi.org/10.1126/scirobotics.aat0485>
32. Morice C. P., Kennedy J. J., Rayner N. A., Jones P. D. Quantifying uncertainties in global and regional temperature change using an ensemble of observational estimates: The HadCRUT4 dataset. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2012, vol. 117, D08101. DOI: <https://doi.org/10.1029/2011JD017187>
33. Makeham W. M. On the Law of Mortality and the Construction of Annuity Tables. *The*



- Assurance Magazine, and Journal of the Institute of Actuaries*, 1860, vol. 8, no. 6, pp. 301–310. DOI: <https://doi.org/10.1017/S204616580000126X>
34. MacArthur R. H., Wilson E. O. *The theory of island biogeography*. New Jersey, Princeton Univ. Press, 2001. 224 p.
35. Aurenhammer F., Klein R., Lee D.-T. *Voronoi Diagrams and Delaunay Triangulations*. New Jersey, World Scientific Publishing, 2013. 348 p.
36. Uran cluster. Available at: <http://parallel.uran.ru/node/419> (accessed 7 March 2019).
37. Simon D. *Evolutionary Optimization Algorithms*. New York, Wiley, 2013. 772 p.
38. Schapire R. E., Freund Y. Y. *Boosting: Foundations and Algorithms*. Cambridge, The MIT Press, 2012. 544 p.

Cite this article as:

Ivanko E. E., Chervinsky S. M. Survival Rate of Model Populations Depending on the Strategy of Energy Exchange Between the Organisms. *Izv. Saratov Univ. (N.S.), Ser. Math. Mech. Inform.*, 2020, vol. 20, iss. 2, pp. 241–256 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9791-2020-20-2-241-256>
