

## Исследование модели Ньюмана биологической эволюции

© Г.Г. Малинецкий<sup>1,2</sup>, А.В. Подлазов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Москва, 125047, Россия

<sup>2</sup> МГТУ им. Н.Э. Баумана, Москва, 105005, Россия

*Проведены аналитические и численные исследования модели биологической эволюции с когерентным шумом. Установлены условия применимости приближения среднего поля. Отмечена ошибочность некоторых приводимых в литературе результатов анализа модели, обусловленная нарушением этих условий. Показан степенной характер статистики вымираний для широкого класса распределений шоков. Для степенного распределения шоков найдена связь между исходными и результирующими показателями, а для нестепенных распределений продемонстрировано возникновение логарифмической поправки к степенной плотности вымираний при неизменном показателе. Выполнен скейлинговый анализ экспериментальных плотностей, подтверждающий точность теоретических расчетов.*

**Ключевые слова:** биологическая эволюция, вымирания, приспособленность, когерентный шум, шоковая модель, степенные распределения.

**Введение.** Моделирование биологической эволюции. Подавляющее большинство когда-либо живших биологических видов ныне не существует. В этой связи вопрос о том, следует ли рассматривать их вымирание как неотъемлемую часть эволюционного процесса или как результат случайности, породил два принципиально разных подхода к моделированию биологической эволюции вообще и вымирания видов в частности.

Вид исчезает потому, что он оказался плохо приспособлен к изменившемуся окружению (концепция *bad genes*) или его угораздило жить в плохом месте в плохое время (концепция *bad luck*).

Первый подход, в котором эволюция рассматривается как эндогенный процесс, основан на самоорганизованно-критической модели Бака — Снеппена [1, 2]. Модель оперирует локально взаимодействующими видами, характеризующимися значениями *приспособленности*. На очередном шаге наименее приспособленный вид и все виды, связанные с ним в смысле некоторой топологии, получают новые значения приспособленности, что можно рассматривать как вымирание или псевдовымирание видов (содержательное различие состоит лишь в том, является ли вид, заполняющий освобождающуюся нишу, потомком ее прежнего обитателя, но в любом случае — это новый вид). Чем хуже приспособлен вид, тем быстротечнее в реальном времени

происходит очередной шаг модели. При этом возможно возникновение стремительно развивающейся лавины последовательных шагов, на протяжении которой в экосистеме сохраняются слабые виды. При анализе палеонтологической летописи такая лавина выглядит как одномоментное вымирание.

Второй подход, базирующийся на том, что эволюция связана с экзогенными причинами, был развит М. Ньюманом в модели с когерентным шумом [3–8], исследованию которой посвящена настоящая работа. Модель построена в предположении отсутствия какого-либо взаимодействия между видами. Причиной их вымирания служат неблагоприятные внешние воздействия — *шоки*, сказывающиеся сразу на всех видах. Такими воздействиями могут быть, например, изменения климата, химического состава атмосферы и др. И хотя, по всей видимости, многие эволюционные процессы обусловлены именно экзогенными причинами, рассматриваемая модель, получив широкую известность, в дальнейшем практически не развивалась. Некоторые ее фундаментальные свойства остались неизученными, а некоторые опубликованные результаты неточны.

*Правила модели Ньюмана.* Экосистема состоит из  $N$  независимых агентов, под которыми обычно понимают биологические виды. Каждый из них характеризуется одним числом — *устойчивостью к шокам*. На очередном шаге моделирования возникает *шок* случайной величины  $x$ , генерируемой в соответствии с некоторой функцией распределения  $F(x)$ . Все виды, устойчивость которых меньше величины шока, вымирают и заменяются новыми видами с устойчивостью, равномерно распределенной на интервале  $(0; 1)$ . Их количество определяет размер вымирания  $s$ , вычисление плотности распределения  $u(s)$  которого и является целью исследования.

Кроме неустойчивых видов на каждом шаге уничтожается и заменяется новым один случайно выбранный вид. Тем самым преодолевается неограниченное накопление видов в области высоких устойчивостей. Это обеспечивает возможность достижения моделью стационара. Полагая  $N \gg 1$ , при проведении выкладок пренебрегаем, где это возможно, всеми прочими следствиями уничтожения случайно выбранного вида, а кроме того, не учитываем ее в статистике вымираний как не связанную с воздействием шоков.

**Теоретическое исследование модели.** *Предварительные соображения.* Вероятность вымирания вида устойчивости  $x$  в результате воздействия шока на очередном шаге моделирования

$$1 - F(x) = e^{-\varphi(x)},$$

где  $\varphi(x)$  — кумулятивная функция риска распределения шоков.

Следуя работам [3–8], воспользуемся приближением среднего поля, пренебрегая флуктуациями распределения видов по устойчивости  $\rho(x)$ . Темп его изменения с течением времени определяется формулой

$$\dot{\rho}(x, t) = v - \left( e^{-\varphi(x)} + \frac{1}{N} \right) \cdot \rho(x).$$

Здесь  $v$  — средняя скорость образования новых видов — постоянная величина. Корректность такого предположения неочевидна и обсуждается далее.

Приняв  $\dot{\rho}(x, t) = 0$ , получим стационарное распределение видов

$$\rho(x) = \frac{v}{e^{-\varphi(x)} + 1/N} \sim \begin{cases} e^{\varphi(x)} & \text{при } x \ll x_c, \\ \text{const} & \text{при } x \gg x_c, \end{cases} \quad (1)$$

где критическая устойчивость  $x_c$  к шоку определяется равновероятностью исчезновения вида в результате воздействия шока и случайного уничтожения:

$$\varphi(x_c) = \ln N. \quad (2)$$

Свойства модели существенно зависят от критической устойчивости к шоку. Если выполнено условие разделения

$$x_c \ll 1, \quad (3)$$

основную часть экосистемы составляют сверхкритические виды с  $x \gg x_c$ , за счет случайного уничтожения которых восполняется убыль докритических видов с  $x \ll x_c$ , связанная с воздействиями шоков. Если условие (3) нарушено, виды, вымирающие в результате одного шока, должны замещаться видами, образующимися после вымираний, вызванных другими шоками. В силу случайности этого процесса распределение видов по устойчивости подвержено значительным флуктуациям, что не согласуется с используемым приближением.

*Распределение вымираний.* Число видов, вымерших в результате воздействия шока  $x$ ,

$$s(x) = \int_{x_0}^x \rho(\xi) d\xi \sim \int_{x_0}^x e^{\varphi(\xi)} d\xi, \quad (4)$$

где  $x_0$  — минимально возможное значение воздействия шока. Полагая, что условие разделения (3) выполнено и все подверженные воздействию шока виды являются докритическими. Поэтому можно воспользоваться верхней строкой формулы (1).

Дифференцируя интеграл (4) по верхнему пределу, получаем соотношение

$$\frac{ds}{dx} \sim e^{\varphi(x)}, \quad (5)$$

после подстановки которого в формулу преобразования вероятностей

$$u(s) ds = dF(x)$$

плотность распределения вымираний можно записать в неявном виде:

$$u(s) \sim e^{-2\varphi(x)} \varphi'(x). \quad (6)$$

*Простейший случай.* Начнем анализ формулы (6) с ситуации, когда выполнено соотношение [7]

$$\varphi'(x) = a e^{k\varphi(x)}, \quad k < 1, \quad a > 0. \quad (7)$$

Тогда интеграл (4) можно вычислить точно:

$$s(x) \sim \int_{x_0}^x e^{\varphi(\xi)} d\xi \sim \int_{\varphi(x_0)}^{\varphi(x)} e^{\varphi(\xi)(1-k)} d\varphi \sim e^{\varphi(x)(1-k)}, \quad (8)$$

что позволяет выразить явным образом и плотность распределения вымираний (6):

$$u(s) \sim s^{-\tau}, \quad (9)$$

где  $\tau = 2 + \frac{k}{1-k}$ .

Формула (7) описывает семейство функций распределения шока вида

$$F(x) = 1 - (1 - ka(x - x_0))^{1/k}. \quad (10)$$

Рассмотрим три элементарных частных случая:

- 1)  $0 < k = 1/n < 1$  — распределение *минимума*  $n$  случайных чисел, равномерно распределенных на интервале  $(0; 1)$ , характеризующееся кумулятивной функцией риска  $\varphi(x) = -n \ln(1 - x)$  и показателем распределения вымираний  $\tau = 2 + 1/(n - 1) > 2$ ;
- 2)  $k = 0$  — *экспоненциальное* распределение с  $\varphi(x) = x/m$  и  $\tau = 2$ ;
- 3)  $k = -1/\alpha < 0$  — распределение *Парето* с  $\varphi(x) = \alpha \ln(x/x_0)$  и  $\tau = 2 - 1/(1 + \alpha) < 2$ .

*Общий случай.* Хотя обратить формулу (4) без знания конкретного вида распределения шоков затруднительно, можно существенно упростить запись (6), если уточнить, с шоками какого масштаба мы имеем дело.

Функция  $\varphi(x)$  не убывает при увеличении аргумента. Поэтому интеграл в формуле (4) набирает значение преимущественно вблизи верхнего предела, в окрестности которого целесообразно разложить показатель экспоненты в ряд Тейлора:

$$\varphi(\xi) = \varphi(x) + \varphi'(x)(\xi - x) + \dots$$

Ограничив разложение линейным членом, получим выражение для

размера вымирания в явном виде:

$$s(x) \sim e^{\varphi(x)} \frac{1 - e^{-\varphi'(x) \cdot x}}{\varphi'(x)}. \quad (11)$$

Очевидно, что в зависимости от значения показателя вычитаемого возникают два предельных случая.

1. Для слабых шоков  $x \ll 1/\varphi'(x)$  можно разложить экспоненту в формуле (11) в ряд, вновь ограничившись линейным членом, что позволяет для размера вымирания получить выражение

$$s(x) \sim e^{\varphi(x)} x$$

с тем же коэффициентом пропорциональности, что и в формуле (5). Исключив его, приходим к уравнению

$$\frac{ds}{dx} = \frac{s}{x},$$

из которого вытекает прямая пропорциональность между слабым шоком и размером вызванного им вымирания:

$$s = kx.$$

Этот случай линейного поведения системы не представляет интереса.

2. Для сильных шоков  $x \gg 1/\varphi'(x)$  вычитаемым в формуле (11) можно пренебречь, что дает возможность для размера вымирания записать выражение

$$s(x) \sim \frac{e^{\varphi(x)}}{\varphi'(x)}, \quad (12)$$

подстановка которого в формулу (6) приводит к записи плотности распределения вымираний в полуявном виде

$$u(s) \sim \frac{s^{-2}}{\varphi'(x)}. \quad (13)$$

Случай быстрой (экспоненциальной — см. формулу (7)) зависимости производной кумулятивной риска от ее значения подробно разобран выше, поэтому ограничимся рассмотрением медленной (алгебраической) зависимости вида  $\varphi'(x) \sim \varphi^\gamma(x)$ . Из формулы (12) вытекает оценка  $\varphi(x) \sim \ln s(x)$ , означающая, что знаменатель формулы (13) оказывается лишь логарифмической поправкой, не меняющей показателя степени  $\tau = 2$ .

Простейший пример возникновения такой поправки — распределение минимального значения с кумулятивной функцией риска  $\varphi(x) = e^{(x-a)/b}$ , для которой  $\gamma = 1$ . Менее тривиальным примером является распределение Вейбулла с  $\varphi(x) = (x/b)^\sigma$  и  $\gamma = 1 - 1/\sigma$ , которое заслуживает более подробного анализа.

Во-первых, отметим, что распределение минимального значения с точки зрения рассматриваемой модели соответствует предельному случаю распределения Вейбулла при  $\sigma \rightarrow \infty$ .

Во-вторых, при больших  $x$  (при сильном воздействии шока) распределение Вейбулла весьма близко к распределению с плотностью в виде растянутой экспоненты  $u(x) \sim e^{-\varphi(x)}$  при тех же параметрах. В частности, при  $\sigma = 2$  оно может служить хорошей аппроксимацией нормального распределения, для которого также следует ожидать лишь логарифмической поправки к степенному распределению.

Наконец, в-третьих, следует помнить, что при анализе ограниченного диапазона значений, на котором обычно лежат результаты моделирования, очень сложно отличить степенную зависимость с небольшим показателем от логарифмической с большим. Это привело к ошибочным сообщениям о распределении вымираний с показателем, заметно меньшим двойки, при распределении воздействий шоков, описываемом растянутой экспонентой с малыми значениями  $\sigma$ .

**Численное исследование модели.** *Моделирование и обработка результатов.* При алгоритмической реализации модели предметом рассмотрения являются не отдельные виды, а плотность распределения их устойчивости к шокам  $\rho(x)$ . Подобное представление данных существенно повышает скорость работы алгоритма, однако приводит к возникновению событий, затрагивающих нецелое число видов, в том числе *дробных* событий, размер которых намного меньше единичного вида. Тем самым происходит некоторое обобщение модели, расширяющее область промежуточной асимптотики плотности  $u(s)$ , что допускает две содержательные интерпретации. С одной стороны, дробные события можно трактовать как уничтожающие вид лишь в каком-то отдельном ареале его обитания. А с другой — если принять в модели за агента не вид, а более крупный таксон (например, род или семейство), дробные события будут соответствовать вымиранию лишь части входящих в него видов.

Плотность распределения видов по устойчивости аппроксимируется гистограммой с  $M = ND$  карманами равной ширины. При этом в среднем на один вид выделяется  $D = 128$  карманов, чего вполне достаточно для разрешения любых эффектов, затрагивающих целые виды. Однако конечное значение  $D$  неизбежно приводит к плохому разрешению наиболее мелких событий, в результате чего плотность  $u(s)$  приобретает пилообразный вид при  $s \ll 1$ . Поэтому в указанной области значений аргумента (не существующей в исходной формулировке правил) для получения гладких графиков результаты подвергнуты усреднению на очень широких интервалах.

Для всех распределений шоков, кроме распределения Парето, размер вымирания  $s$  определяется как сумма содержимого карманов гистограммы с номерами, не превышающими  $xM$ , где  $x \in (0; 1)$  (значения, не удовлетворяющие указанному условию, отбрасывались). В результате вымирания содержимое этих карманов равномерно распределяется по всем карманам гистограммы. То же самое предельно выполняется еще и с  $1/N$  долей содержимого каждого кармана, что соответствует уничтожения одного случайно выбранного вида.

Размер вымираний не может превышать размера всей экосистемы  $N$ , поэтому область применимости степенного вида распределения (9) должна быть ограничена справа некоторым значением, зависящим от значения  $N$ . Для обработки результатов эксперимента используем метод *конечно-размерного скейлинга*, основанный на представлении плотности в виде

$$u(s) = N^{-\beta} g(sN^{-\nu}). \quad (14)$$

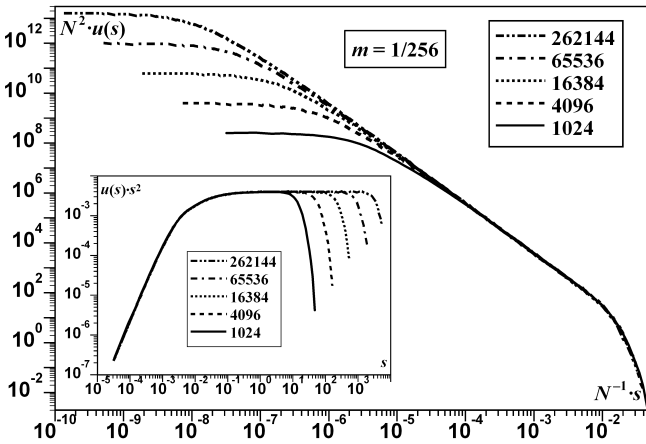
Требование совпадения формул (9) и (14) в области промежуточной асимптотики  $s \ll N^\nu$  обуславливает степенной вид функции  $g(z) \sim z^{-\tau}$  при  $z \ll 1$  и связывает показатели скейлинговым соотношением

$$\beta = \nu\tau. \quad (15)$$

Это соотношение позволяет экспериментально определять показатель распределения  $\tau$  даже тогда, когда выделение степенного участка графика затруднено из-за небольшой протяженности промежуточной асимптотики. При правильно подобранных значениях  $\nu$  и  $\beta$  зависимости  $N^\beta u(s)$  от  $sN^{-\nu}$ , полученные при разных значениях  $N$ , должны совпасть.

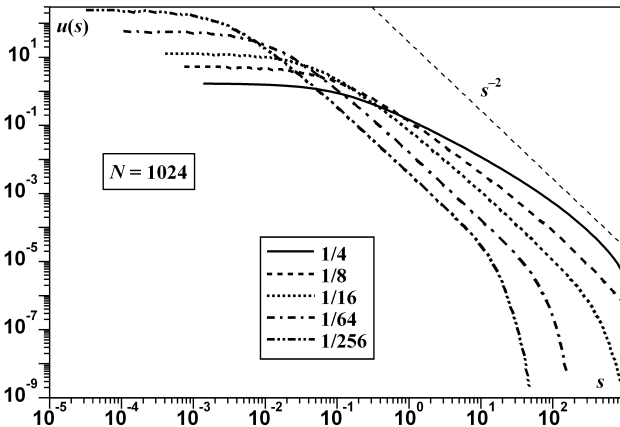
*Нестепенные распределения шоков.* Пример применения метода конечно-размерного скейлинга при определении показателя распределения вымираний для экспоненциального распределения шоков со средним  $m$  приведен на рис. 1. Результаты моделирования подтверждают значение  $\tau = 2$  при  $s \ll s_{\max} \sim N$ . Пропорциональность крупнейшего события размеру экосистемы вполне ожидаема, как и ожидаем сравнительно небольшой коэффициент этой пропорциональности. В самом деле, будь он близок к единице, крупнейшие вымирания затрагивали бы практически всю экосистему. При этом в ней не было бы сверхкритических видов, случайное уничтожение которых обеспечивает постоянство скорости видообразования.

На рис. 2 можно проследить изменение распределения вымираний при варьировании параметра распределения шоков. Легко видеть, что пока  $s_{\max} \approx N$ , распределение вымираний плохо описывается степенным законом. Для экспоненциального распределения условие разделения (2), (3) принимает вид  $m \ln N \ll 1$ , что при разумных размерах



**Рис. 1.** Вымирания для экспоненциального распределения шоков при различных размерах системы. Графики плотностей вымирания совмещаются при конечно-размерном скейлинге с показателями  $\nu = 1$  и  $\beta = 2$ . Правильность соответствующего им значения показателя распределения  $\tau = 2$  подтверждается врезкой, на которой плотности домножены на  $s^\tau$ , что приводит к выполаживанию их графиков в промежуточной асимптотике. Для данного распределения шоков крупнейшие события составляют лишь единицы процентов от размера системы, тогда как наименьшие события, еще описываемые степенным распределением, имеют размер порядка  $m$ .

модельной экосистемы ограничивает средний шок несколькими сотнями. При превышении этого ограничения получающаяся плотность вероятности уже не подчиняется ни формуле (9), ни формуле (14).

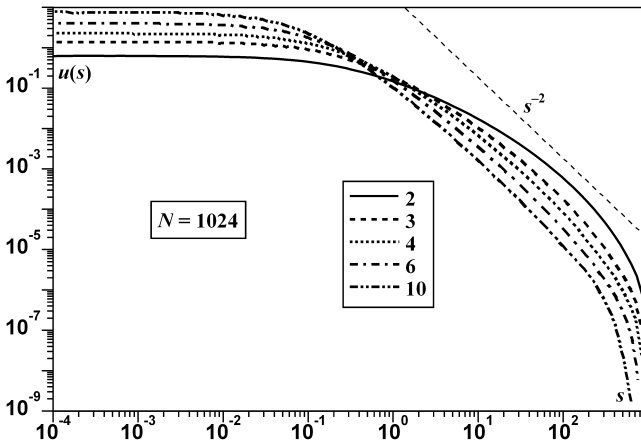


**Рис. 2.** Вымирания для экспоненциального распределения шоков с различным средним. По мере увеличения среднего шока графики в промежуточной асимптотике все сильнее отклоняются от степенного вида, становясь всё более пологими. Это может быть ошибочно истолковано как уменьшение значения показателя  $\tau$ . Как ориентир нарисована прямая, соответствующая зависимости  $s$  с показателем  $\tau = 2$ . При  $m = 1/64$  график в промежуточной асимптотике уже практически параллелен этой линии



Отметим, что автор модели исследовал экспоненциальное распределение шоков при  $m = 1/20$ , что привело к получению ошибочной оценки  $\tau \approx 1,85$ , определенной как угловой коэффициент участка графика, наиболее близкого к линейному в двойном логарифмическом масштабе.

Принимая в качестве шока минимальное из  $n$  равномерно распределенных случайных чисел, не получаем ничего принципиально нового. Как следует из рис. 3, степенных графиков с теоретически предсказанным показателем  $\tau = 2 + 1/(n - 1)$  не наблюдается. При малых  $n$  формула (9) вообще оказывается неприменима. Условие разделения (2)–(3) устанавливает ограничение на параметры модели  $1 - N^{-1/n} \ll 1$ , которое при разумных размерах экосистемы требует использования нескольких десятков случайных чисел, что делает распределение минимума мало отличимым от экспоненциального с точки зрения свойств модели.

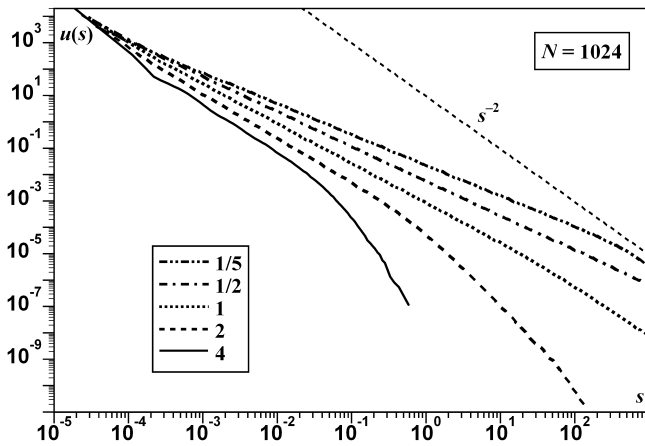


**Рис. 3.** Вымирания для распределения шоков, рассчитываемых как минимум из различного количества числа равномерно распределенных случайных чисел. При использовании небольшого количества чисел плотность вымираний весьма далека от степенного вида. А более-менее степенное поведение начинается лишь при  $n \approx 10$ , когда показатель уже слабо отличим от 2

По всей видимости, не имеет смысла рассматривать и более сложные функции из семейства (10) при  $k > 0$ . Все они позволяют получить распределения вымираний с показателем  $\tau > 2$ , при котором средний размер события практически не зависит от размера экосистемы, что нефизично.

*Степенное распределение шоков.* Совершенно иной оказывается ситуация в случае распределения Парето. Как можно увидеть на рис. 4, при любых значениях  $\alpha$  плотность распределения вымираний хорошо приближается степенной зависимостью (9) с предсказанным

показателем  $\tau = 2 - 1/(1 + \alpha)$ . Причем, чем дальше он от двойки, тем лучше качество приближения, т. е. здесь наблюдается картина, обратная той, которая наблюдалась для распределения минимума.



**Рис. 4.** Вымирания для распределения Парето шоков с различными показателями. По мере увеличения показателя распределения шоков  $\alpha$  показатель распределения вымираний  $\tau$  приближается к 2. Одновременно происходит уменьшение крупнейшего события

Прежде чем перейти к более подробному анализу результатов, полученных для распределения Парето, рассмотрим использующийся метод генерации шоков. Поскольку подчиняющиеся этому распределению величины не имеют характерных масштабов, число затронутых карманов гистограммы рассчитывается непосредственно как  $R^{-1/\alpha}$ , где  $R$  — случайное число, равномерно распределенное на интервале  $(0; 1)$ . Таким образом, наименьшее возможное значение шока  $x_0 = 1/M \sim 1/N$ , определяющее нормировку распределений, зависит от размера экосистемы, что необходимо учитывать при проведении скейлинга. Если пересчитать формулу (8), сохраняя коэффициенты, получим зависимость вымирания от шока

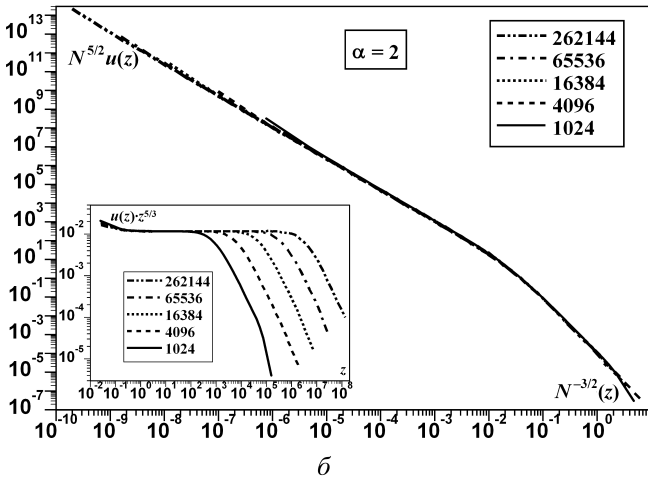
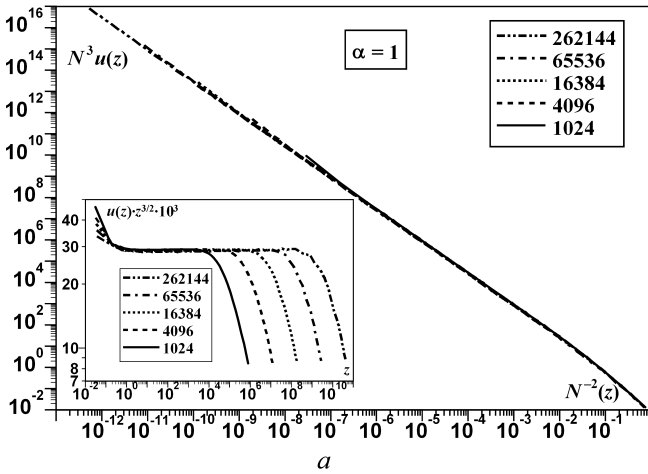
$$s \sim N^\alpha x^{1+\alpha}. \tag{16}$$

При этом распределение (9) принимает вид

$$u(s) \sim (Ns)^{-\tau} N.$$

Таким образом, графики, полученные при разных значениях  $N$ , не совпадают даже в промежуточной асимптотике, вследствие чего соотношение (15) утрачивает применимость.

Наиболее простой способ, позволяющий исправить ситуацию, — использование в качестве размера события не размер вымирания  $s$ , а



**Рис. 5.** Вымирания для распределения Парето шокков при различных размерах системы: для  $\alpha = 1$  совмещение графиков достигается при  $\nu = 2$ ,  $\beta = 3$ , что дает  $\tau = 3/2$  (а); для  $\alpha = 2$  совмещение графиков достигается при  $\nu = 3/2$ ,  $\beta = 5/2$ , что дает  $\tau = 5/3$  (б)

значение  $z = Ns$ , для которого без изменений применимы все скейлинговые формулы (рис. 5).

Формула (2) определяет критическую устойчивость

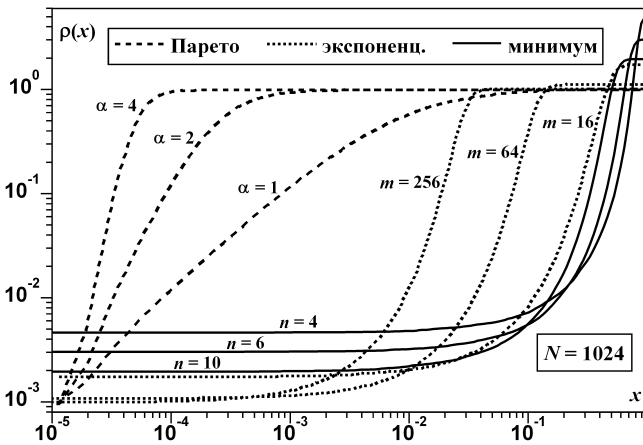
$$x_c = x_0 N^{1/\alpha} \sim N^{1/\alpha - 1}.$$

С помощью формулы (16) получаем соответствующий крупнейший возможный размер события  $z_{\max} \sim N^\nu$ , где  $\nu = 1 + 1/\alpha$ . Соотношение (15) позволяет определить второй скейлинговый показатель  $\beta = 2 + 1/\alpha$ . Примеры конечно-размерного скейлинга, приведенные на рис. 5, дают возможность убедиться в правильности этих результатов. Однако справедливы они только для значений  $\alpha \geq 1$ .

При  $\alpha < 1$  условие разделения (2), (3) не выполняется из-за неогра-

ниченного увеличения  $x_c$  с увеличением значения  $N$ . В результате модель утрачивает скейлинговые свойства. Тем не менее распределение событий по-прежнему хорошо аппроксимируется степенной зависимостью с показателем  $\tau = 2 - 1/(1 + \alpha)$ .

Чтобы понять, почему здесь остаются верными следствия, получаемые на основе уже неверных посылок, вернемся к распределению видов по приспособленности (1). На рис. 6 приведены его графики для некоторых рассмотренных ранее случаев, в которых поведение модели вполне соответствует нашим ожиданиям. При больших  $x$  графики выходят на плато, и вопрос заключается лишь в расположении точки  $x_c$ , где это происходит.

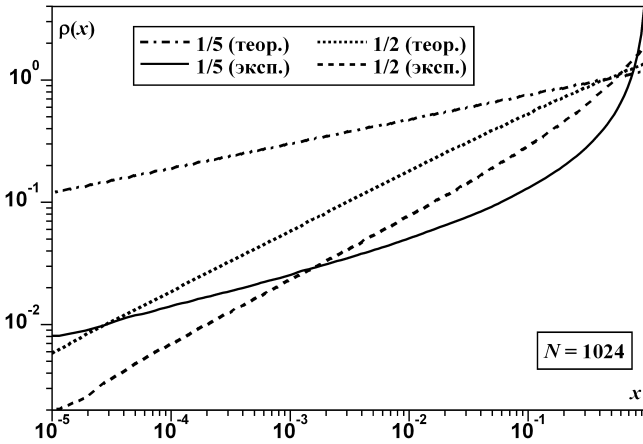


**Рис. 6.** Стационарное распределение видов по устойчивости для различных распределений шоков. Приведенные экспериментальные графики соответствуют формуле (1)

В случае распределения Парето с показателем  $\alpha < 1$  не имеет смысла говорить о стационарном распределении видов по устойчивости из-за регулярного возникновения шоков, уничтожающих всю экосистему или значительную ее часть. Однако, как показывают результаты моделирования (рис. 7), за исключением области самых высоких устойчивостей усредненный график  $\rho(x)$  отличается от плотности, предсказываемой формулой (1), лишь коэффициентом. При этом вполне естественно, что сохраняется распределение вымираний, определяемое с точностью до коэффициента.

**Выводы.** Возникновение степенной статистики вымираний в модели Ньюмана связано с возможностью возмещения вымирающих видов. Эта возможность обеспечивается выполнением условия разделения, гарантирующего постоянную скорость видообразования.

Для распределений шоков с быстро убывающей плотностью вымирания распределены степенным образом с показателем  $\tau \cong 2$ . Для



**Рис. 7.** Стационарное распределение видов по устойчивости для шоков, распределенных по Парето с малыми показателями. Теоретические и экспериментальные графики параллельны в двойном логарифмическом масштабе на большей части диапазона изменения аргумента

экспоненциального распределения шоков этот результат является точным, а для других распределений плотность вымираний имеет медленную мультипликативную поправку.

В случае распределения Парето с показателем  $\alpha$  вымирания распределены степенным образом с показателем  $\tau = 2 - 1/(1 + \alpha)$ . Причем эта формула справедлива как при  $\alpha \geq 1$ , когда выполняется условие разделения, так и при  $\alpha < 1$ , когда оно уже не применимо.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 11-01-00887-а и 13-01-00617-а).*

## ЛИТЕРАТУРА

- [1] Bak P., Sneppen K. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution. *Phys. Rev. Lett.*, 1993, vol. 71, no. 24, pp. 4083–4086.
- [2] Бак П. *Как работает природа: Теория самоорганизованной критичности*. Москва, Либроком, 2013, 276 с.
- [3] Newman M.E.J., Roberts B.W. Mass-extinction: Evolution and the effects of external influences on unfit species. *Proc. R. Soc. B*, 1995, vol. 260, no. 1357, pp. 31–37.
- [4] Newman M.E.J., Sneppen K. Avalanches, scaling and coherent noise. *Phys. Rev. E*, 1996, vol. 54, no. 6, pp. 6226–6231.
- [5] Roberts B.W., Newman M.E.J. A model for evolution and extinction. *J. Theor. Biol.*, 1996, vol. 180, no. 1, pp. 39–54.
- [6] Newman M.E.J. Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record. *Proc. R. Soc. B*, 1996, vol. 263, no. 1376, pp. 1605–1610.
- [7] Sneppen K., Newman M.E.J. Coherent noise, scale invariance and intermittency in large systems. *Physica D*, 1997, vol. 110, no. 3–4, pp. 209–222.

[8] Newman M.E.J. A model of mass extinction. *J. Theor. Biol.*, 1997, vol. 189, no. 3, pp. 235–252.

Статья поступила в редакцию 20.06.2013

Ссылку на эту статью просим оформлять следующим образом:

Малинецкий Г.Г., Подлазов А.В. Исследование модели Ньюмана биологической эволюции. *Инженерный журнал: наука и инновации*, 2013, вып. 8. URL: <http://engjournal.ru/catalog/mathmodel/biology/891.html>

**Малинецкий Георгий Геннадьевич** — д-р физ.-мат. наук, зав. отделом ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, проф. кафедры «Прикладная математика» МГТУ им. Н.Э. Баумана. e-mail: [GMalin@keldysh.ru](mailto:GMalin@keldysh.ru)

**Подлазов Андрей Викторович** — канд. физ.-мат. наук, ст. науч. сотруд. ИПМ им. М.В. Келдыша РАН. e-mail: [Tiger@keldysh.ru](mailto:Tiger@keldysh.ru)