



ИПМ им.М.В.Келдыша РАН • [Электронная библиотека](#)

[Препринты ИПМ](#) • [Препринт № 50 за 2013 г.](#)



[Подлазов А.В.](#)

Исследование модели
Ньюмана биологической
эволюции

Рекомендуемая форма библиографической ссылки: Подлазов А.В. Исследование модели Ньюмана биологической эволюции // Препринты ИПМ им. М.В.Келдыша. 2013. № 50. 16 с. URL: <http://library.keldysh.ru/preprint.asp?id=2013-50>

**Ордена Ленина
ИНСТИТУТ ПРИКЛАДНОЙ МАТЕМАТИКИ
имени М.В.Келдыша
Российской академии наук**

А.В. Подлазов

**Исследование модели Ньюмана
биологической эволюции**

Москва — 2013

А.В. Подлазов

Исследование модели Ньюмана биологической эволюции

Аналитически и численно исследуется модель 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 результирующим 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, когерентный шум, шоковая модель, степенные распределения

A.V. Podlazov

Studies of Newman's model of biological evolution

We study both analytically and numerically the model of biological evolution with coherent noise. We establish the conditions for the mean-field approximation applicability. We note the inaccuracy of some results of the model's analysis that is caused by violation of these conditions. We show the power law statistics of extinctions for a wide class of stress distributions. We found for power laws stresses the connection between the exponents of initial and final distributions and we demonstrate for non-power law stresses the appearance of logarithmical correction to power density with fixed exponent. We perform finite-size scaling for simulated densities that confirms the accuracy of theoretical calculations.

Key words: biological evolution, extinctions, coherent noise, stress model, power laws

Работа поддержана РФФИ (проекты 13-01-00617-а, 11-01-00887-а).

Содержание

| | |
|---|----|
| Введение | 3 |
| Теоретическое исследование модели | 4 |
| Компьютерное исследование модели..... | 8 |
| Выводы | 15 |

ВВЕДЕНИЕ

Моделирование биологической эволюции

подавляющее большинство когда-либо живших биологических видов ныне не существует. Встающий 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»);
- его угораздило жить в плохом месте в плохое время (концепция «bad luck»).

Пример первого подхода, рассматривающего эволюцию как эндогенный процесс, дает самоорганизованно-критическая модель Бака–Снеппена [1,2]. Эта 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. Это может рассматриваться как вымирание или псевдовымирание этих 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, предполагающий у эволюции экзогенные причины, был развит М.Ньюманом в модели с когерентным шумом [3,4,5,6,7,8], исследованию которой и посвящена настоящая работа. Модель строится в предположении отсутствия какого-либо взаимодействия между видами. Причиной их вымирания служат неблагоприятные внешние воздействия – *шоки*, сказывающиеся сразу на всех видах. По своему смыслу такими воздействиями могут быть, например, изменения климата или химического состава атмосферы. И хотя, по всей видимости, многие эволюционные процессы обусловлены именно экзогенными причинами, данная модель, получив широкую известность, практически не получила дальнейшего развития. Некоторые ее фундаментальные свойства остались неизученными, а некоторые опубликованные результаты неточны.

Правила модели Ньюмана

Экосистема состоит из N независимых агентов, под которыми обычно понимаются биологические виды. Каждый из них характеризуется одним числом – *устойчивостью к шокам*. На очередном шаге моделирования возникает

шок случайной величины x , генерируемой в соответствии некоторой функцией распределения $F(x)$. Все виды, устойчивость которых меньше 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 мы будем, где это возможно, пренебрегать всеми прочими следствиями уничтожения случайно выбранного вида, а кроме того, не станем учитывать 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 есть

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

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

Следуя работам [3,4,5,6,7,8], воспользуемся приближением среднего поля, пренебрегая флуктуациями распределения видов по устойчивости $\rho(x)$. Темп его изменения со временем дается формулой

$$\dot{\rho}(x, t) = \nu - (e^{-\varphi(x)} + 1/N) \cdot \rho(x, t),$$

где ν – средняя скорость образования новых видов, полагаемая здесь постоянной. Корректность такого предположения неочевидна и обсуждается далее.

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

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

где *критическое* значение устойчивости x_c определяется равновероятностью исчезновения вида в результате воздействия шока и случайного уничтожения:

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

Свойства модели существенно зависят от величины критической устойчивости. Если выполнено *условие разделения*

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

то 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 же условие (3) нарушено, то виды, вымирающие в результате одного шока, должны замещаться видами, образующимися после вымираний, вызванных другими шоками. В силу случайности этого процесса распределение видов по устойчивости оказывается подверженным значительным флуктуациям, что может вывести нас за пределы используемого приближения.

Распределение вымираний

Число видов, вымерших в результате шока величины 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 шока. Здесь мы считаем, что условие разделения (3) выполнено и все затрагиваемые шоками виды являются докритическими. Поэтому можно воспользоваться верхней строкой формулы (1).

Дифференцируя интеграл (4) по верхнему пределу, приходим к соотношению

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

подстановка которого в формулу преобразования вероятностей

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

дает неявную запись для плотности распределения вымираний

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

Простейший случай

Начнем анализ формулы (6) с ситуации, когда выполнено соотношение [7]

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

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 (6):

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

где $\tau = 2 + \frac{k}{1-k}$.

Формула (7) описывает семейство распределений шоков с функцией распределения вида

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

Оно включает в себя три элементарных частных случая, рассмотрением которых мы и ограничимся:

1) $0 < k = 1/n < 1$ – распределение *минимума* n случайных чисел, равномерно распределенных на $(0;1)$, характеризующееся кумулятивной функцией риска $\varphi(x) = -n \ln(1-x)$ и показателем распределения вымираний

$$\tau = 2 + 1/(n-1) > 2; \quad (11)$$

2) $k = 0$ – *экспоненциальное* распределение с $\varphi(x) = x/m$ и

$$\tau = 2; \quad (12)$$

3) $k = -1/\alpha < 0$ – распределение *Парето* с $\varphi(x) = \alpha \ln(x/x_0)$ и

$$\tau = 2 - 1/(1+\alpha) < 2. \quad (13)$$

Общий случай

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

Поскольку функция $\varphi(x)$ не убывает при увеличении аргумента, интеграл в формуле (4) набирает значение преимущественно вблизи верхнего предела. Разложим в его окрестности показатель экспоненты в ряд Тейлора:

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

Ограничив разложение линейным членом, получаем явное выражение для размера вымирания

$$s(x) \sim e^{\varphi(x)} \cdot \frac{1 - e^{-\varphi'(x)x}}{\varphi'(x)}. \quad (14)$$

В зависимости от значения показателя вычитаемого здесь очевидным образом возникают два предельных случая.

Для слабых шоков $x \ll 1/\varphi'(x)$ можно разложить экспоненту в формуле (14) в ряд до линейного члена, что дает для размера вымирания выражение

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

с тем же коэффициентом пропорциональности, что и в формуле (5). Его исключение приводит к уравнению

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

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

$$s = kx.$$

Это случай линейного поведения системы, который не представляет интереса.

Для сильных шоков $x \gg 1/\varphi'(x)$ вычитаемым в формуле (14) можно пренебречь, что дает для размера вымирания выражение

$$s(x) \sim \frac{e^{\varphi(x)}}{\varphi'(x)}, \quad (15)$$

подстановка которого в формулу (6) приводит к полуявной записи для плотности распределения вымираний

$$u(s) \sim \frac{s^{-2}}{\varphi'(x)}. \quad (16)$$

Случай быстрой (экспоненциальной – см. формулу (7)) зависимости производной кумулятивной риска от ее значения подробно разобран выше, поэтому здесь мы ограничимся рассмотрением медленной (алгебраической) зависимости вида $\varphi'(x) \sim \varphi^\gamma(x)$. Из формулы (15) вытекает оценка $\varphi(x) \sim \ln s(x)$, означающая, что знаменатель формулы (16) оказывается лишь логарифмической поправкой, не меняющей показателя степени $\tau = 2$.

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

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

Во-вторых, при больших x (для сильных шоков) 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, таким образом, тоже следует ожидать лишь логарифмической поправки к степенному распределению.

Ну, и, в-третьих, следует помнить, что при анализе ограниченного диапазона значений, на котором обычно лежат результаты моделирования, бывает 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 шоков, описываемом растянутой экспонентой с малыми значениями σ .

КОМПЬЮТЕРНОЕ 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, но имеет оборотной стороной возникновение событий, затрагивающих нецелое число видов, в т.ч. *дробных* событий, размер которых много меньше единичного вида. Тем самым происходит некоторое обобщение модели, расширяющее область промежуточной асимптотики плотности $u(s)$. Оно 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), то 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 $x \in (0;1)$ – величина шока (значения, не удовлетворяющие указанному условию, просто отбрасывались). В результате

вымирания содержимое этих карманов равномерно распределяется по всем карманам гистограммы. То же самое проделывается еще и с $1/N$ долей содержимого каждого кармана, что соответствует уничтожению одного случайно выбранного вида.

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

$$u(s) = N^{-\beta} g(sN^{-\nu}). \quad (17)$$

Требование совпадения формул (9) и (17) в области промежуточной асимптотики $s \ll N^\nu$ предполагает степенной вид функции $g(z) \sim z^{-\tau}$ при $z \ll 1$ и связывает показатели скейлинговым соотношением

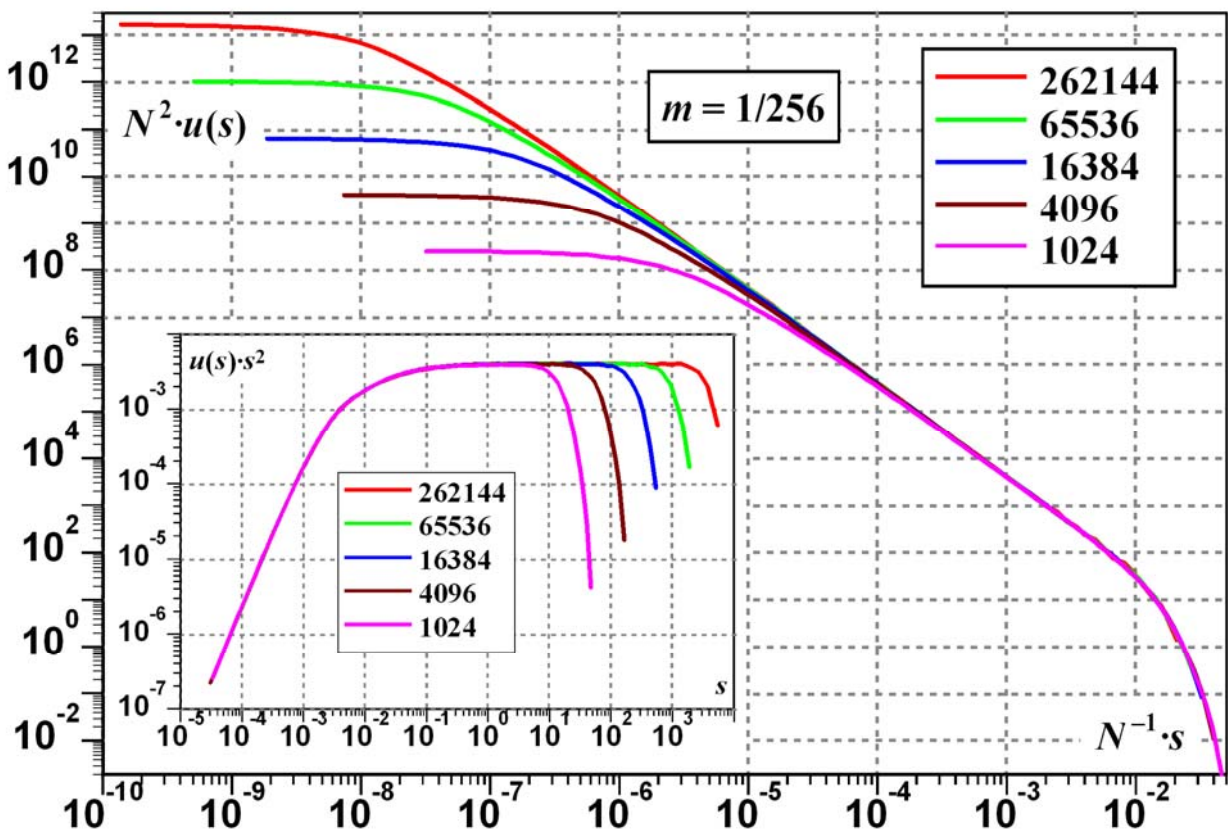


Рис. 1. Вымирания для экспоненциального распределения шоков при различных N

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^τ , 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 .

$$\beta = \nu \tau. \tag{18}$$

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

Нестепенные распределения шоков

Рис. 1 дает пример применения метода конечно-размерного скейлинга при определении показателя распределения вымираний для экспоненциального распределения шоков со средним m . Результаты моделирования подтверждают для $s \ll s_{\max} \sim N$ значение $\tau = 2$, определяемое формулой (12). Пропорциональность крупнейшего события размеру экосистемы вполне ожидаема. Равно ожидаем и сравнительно небольшой коэффициент этой пропорциональности. В самом деле,

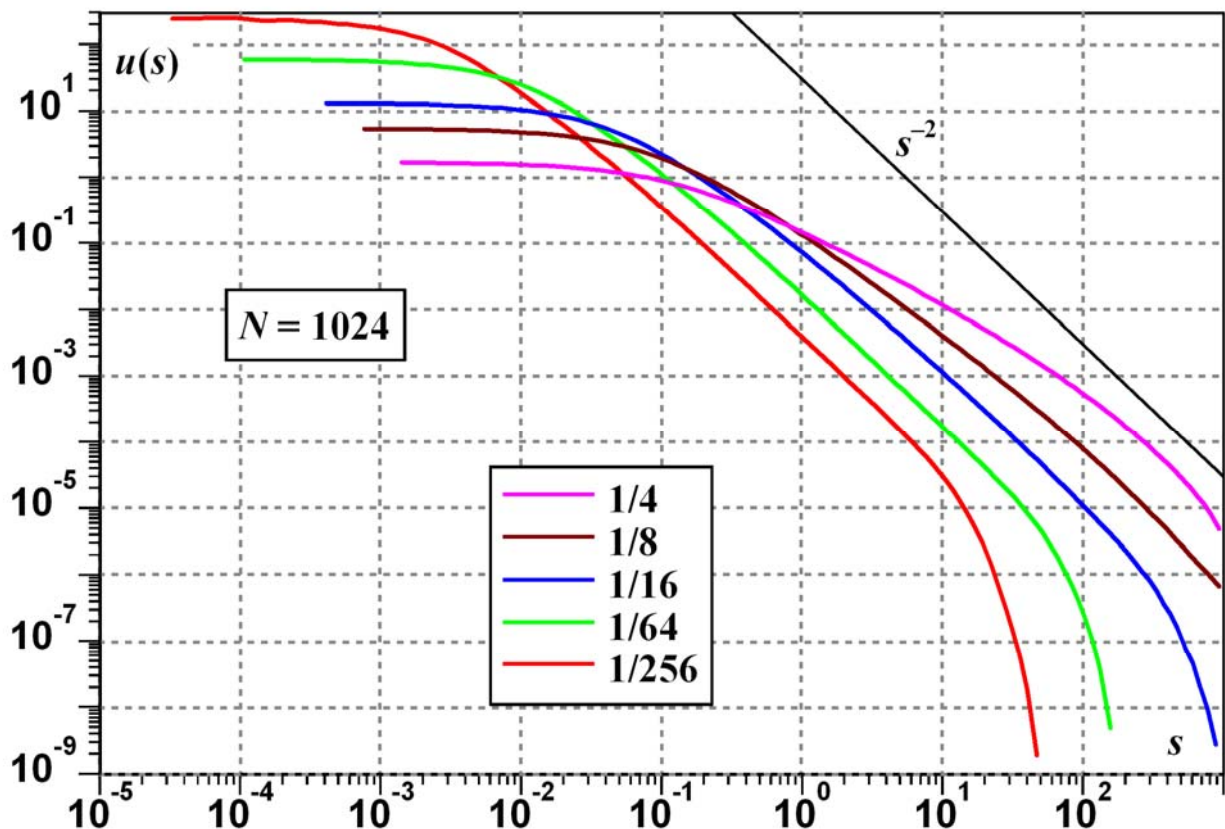


Рис. 2. Вымирания для экспоненциального распределения шоков с различным средним

По мере увеличения среднего шока графики в промежуточной асимптотике всё сильнее отклоняются от степенного вида, становясь всё более пологими. Это может ошибочно быть истолковано как уменьшение значения показателя τ .

Как ориентир нарисована прямая, соответствующая зависимости s с показателем $\tau = 2$. При $m = 1/64$ график в промежуточной асимптотике уже практически параллелен этой линии.

будь он близок к единице, крупнейшие вымирания затрагивали бы практически всю экосистему. При этом в ней не будет сверхкритических видов, случайное уничтожение которых обеспечивает постоянство скорости видообразования.

Рис. 2 позволяет 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 (3) принимает вид $m \ln N \ll 1$, что при разумных размерах модельной экосистемы ограничивает средний шок несколькими сотыми. При превышении этого ограничения получающаяся плотность вероятности уже не подчиняется ни формуле (9), ни формуле (17).

Заметим, 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.

Если в качестве величины шока брать минимум из n равномерно распределенных случайных чисел, то это не дает ничего принципиально нового. Как можно видеть из рис. 3, степенных графиков с теоретически предсказанным показате-

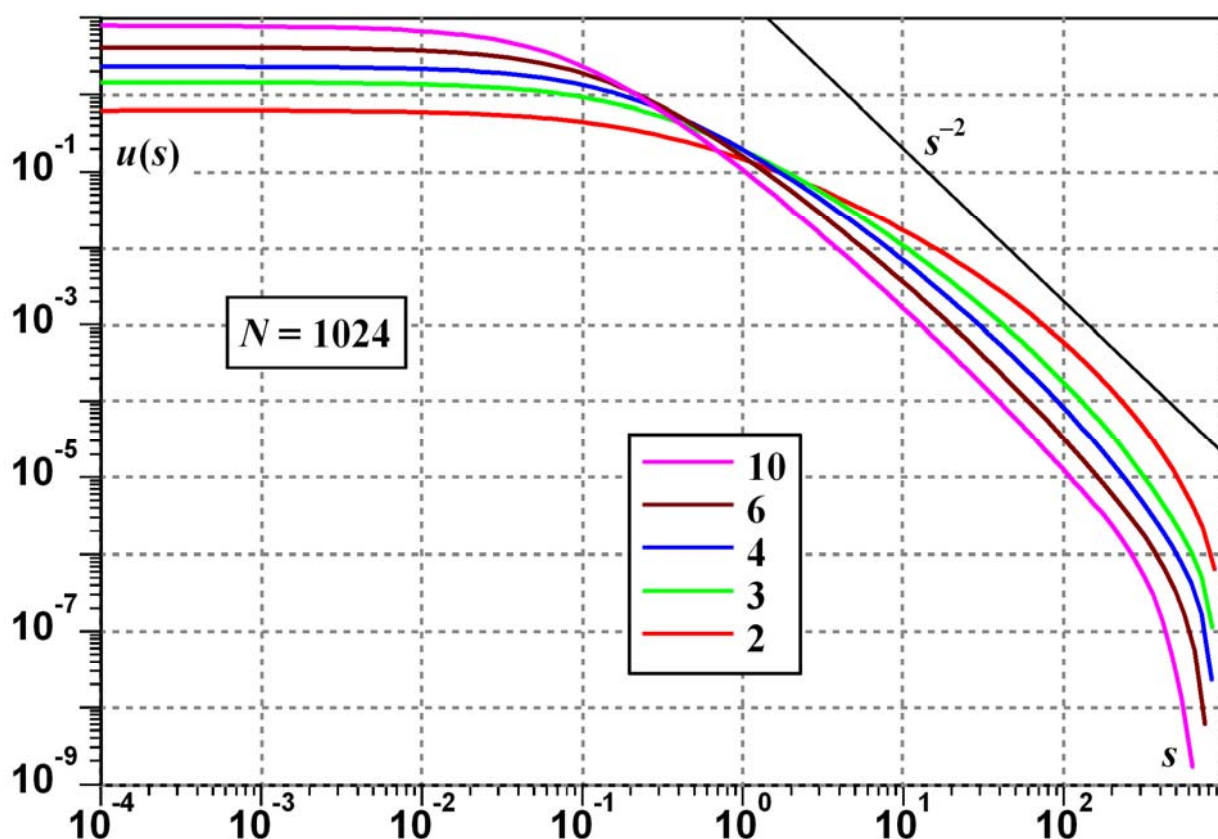


Рис. 3. Вымирания для распределения шоков, рассчитываемых как минимум из различного количества числа равномерно распределенных случайных чисел

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.

лем (11) не наблюдается. При малых n формула (9) вообще оказывается неприменима. Условие разделения (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.

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

Степенное распределение шоков

Совершенно иной оказывается ситуация в случае распределения Парето. Как можно видеть из рис. 4, при любых α плотность распределения вымираний хорошо приближается степенной зависимостью (9) с предсказанным показателем (13). Причем, чем дальше τ от двойки, тем лучше качество приближения, т.е. здесь наблюдается картина, обратная той, которая имела место для распределения минимума.

Прежде чем перейти к более подробному анализу результатов, получен-

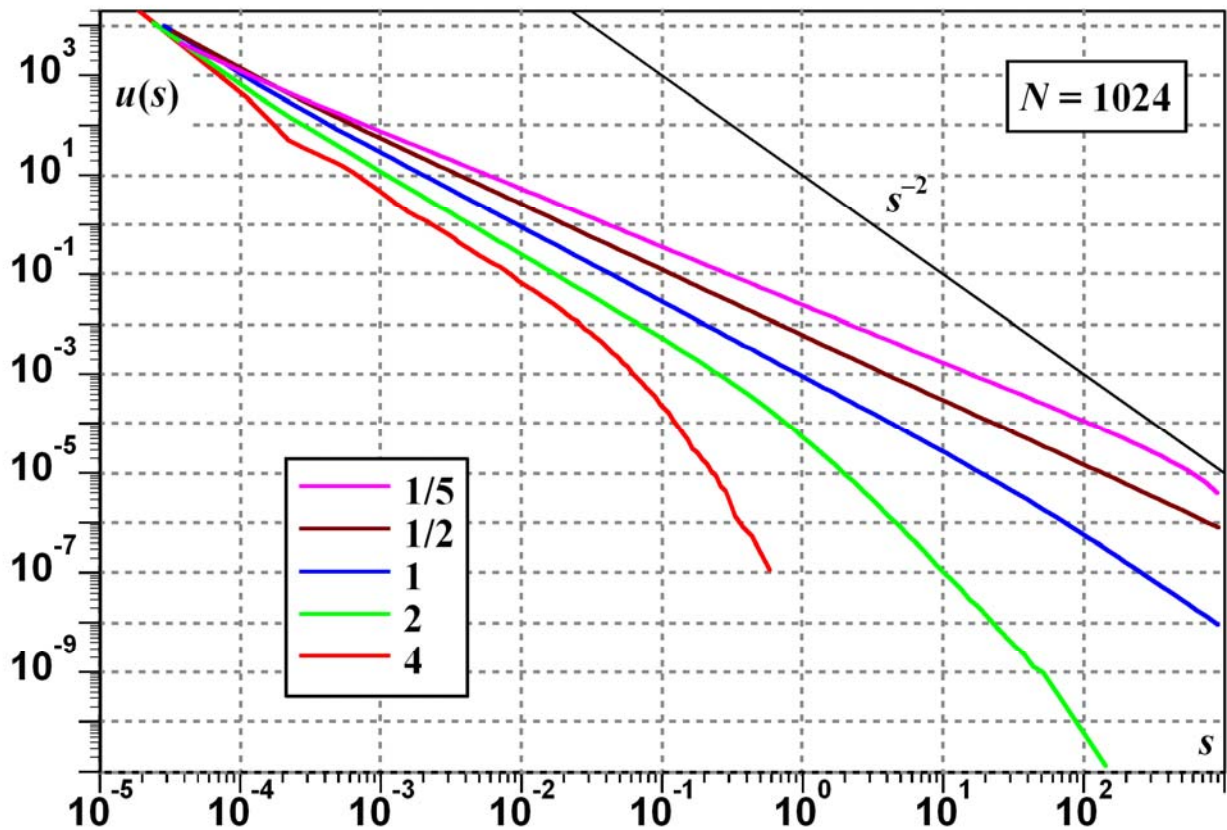


Рис. 4. Вымирания для распределения Парето шоков с различными показателями

По мере увеличения показателя распределения шоков α показатель распределения вымираний τ приближается к 2. Одновременно происходит уменьшение крупнейшего события.

ных для распределения Парето, рассмотрим использующийся для него 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 $(0;1)$. Таким образом, наименьшее возможное значение шока $x_0 = 1/M \sim 1/N$, определяющее нормировку распределений, оказывается зависящим от размера экосистемы, что должно учитываться при проведении скейлинга. Если пересчитать формулу (8), сохраняя коэффициенты, получается зависимость вымирания от шока

$$s \sim N^\alpha x^{1+\alpha}. \quad (19)$$

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 (18) утрачивает применимость.

Наиболее простым способом исправить ситуацию является использование в качестве размера события не размера вымирания s , а величины $z = Ns$, для которой без изменений применимы все скейлинговые формулы, в чем позволяет убедиться рис. 5.

Формула (2) определяет критическую устойчивость

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

С помощью формулы (19) получаем соответствующий крупнейший возможный размер события $z_{\max} \sim N^\nu$, где $\nu = 1 + 1/\alpha$. А соотношение (18) позволяет определить и 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 (3) не может быть выполнено из-за неограниченного увеличения x_c с ростом N . В результате модель утрачивает скейлинговые свойства. Тем не менее, распределение событий по-прежнему хорошо аппроксимируется степенной зависимостью с показателем (13).

Чтобы понять, почему здесь остаются верными следствия, получаемые на основе неверных посылок, вернемся к рассмотрению распределения видов по приспособленности (1). На рис. 6 приведены его графики для некоторых рассмотренных выше 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.

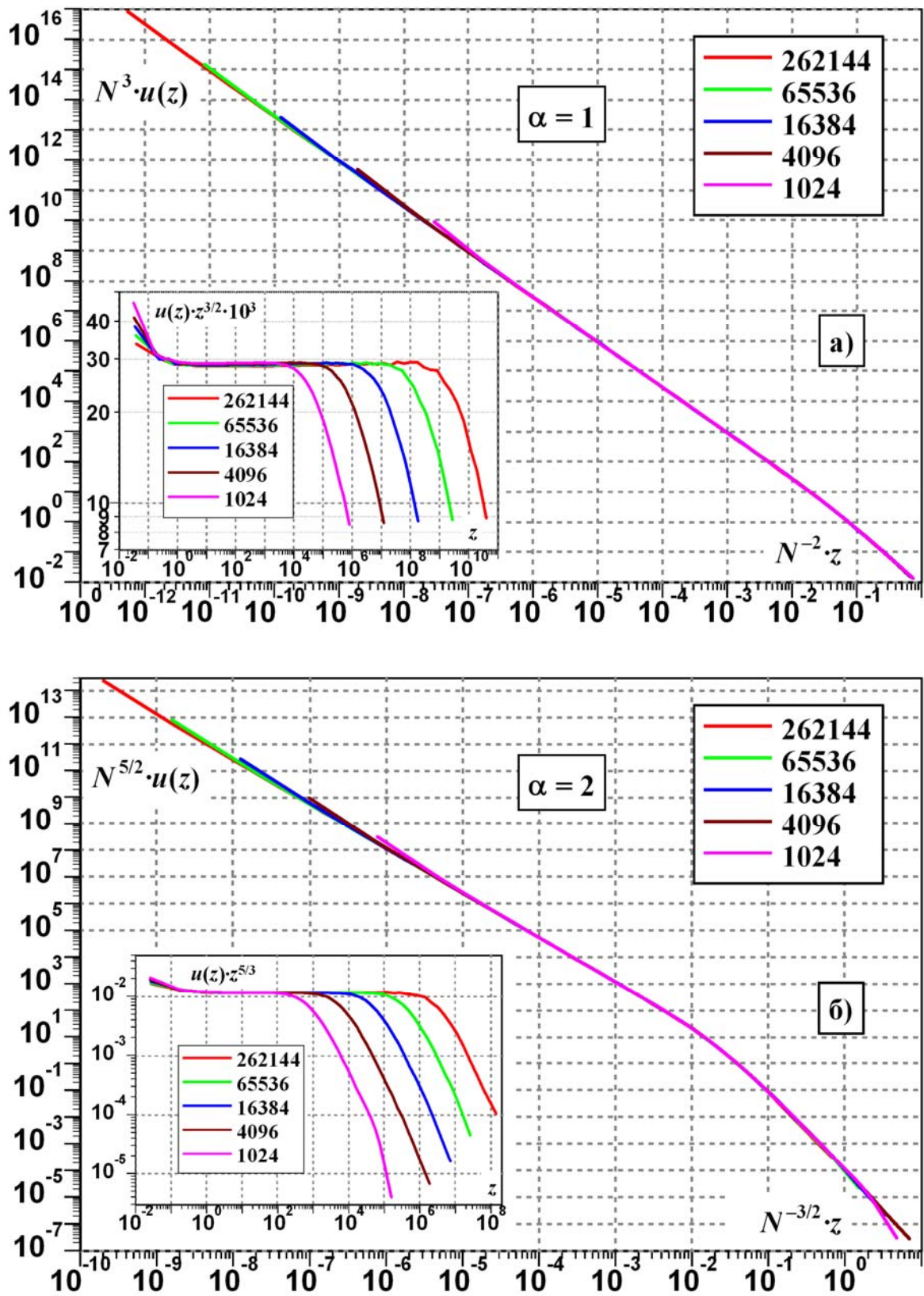


Рис. 5. Вымирания для распределения Парето шоков при различных размерах системы

а) для $\alpha = 1$ совмещение графиков достигается при $\nu = 2$ и $\beta = 3$, что дает $\tau = 3/2$;

б) для $\alpha = 2$ совмещение графиков достигается при $\nu = 3/2$ и $\beta = 5/2$, что дает $\tau = 5/3$.

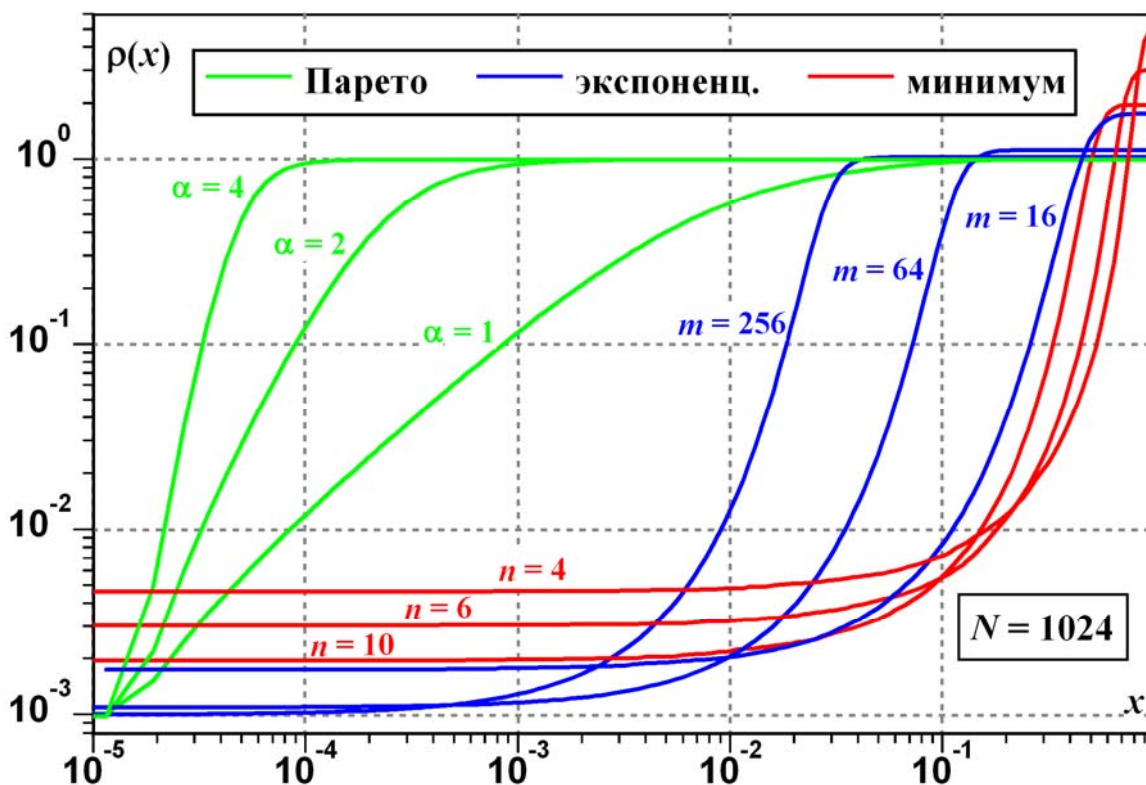


Рис. 6. Стационарное распределение видов по устойчивости для различных распределений шоков

Приведенные экспериментальные графики соответствуют формуле (1).

Для шоков, распределенных по 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, приведенные на рис. 7, за исключением области самых высоких устойчивостей усредненный график $\rho(x)$ отличается лишь коэффициентом от плотности, предсказываемой формулой (1). При этом вполне естественно сохранение распределения вымираний, определяемого 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 экспоненциального распределения шоков этот результат является точным, а для других распределений плотность вымираний получает медленную мультипликативную поправку.

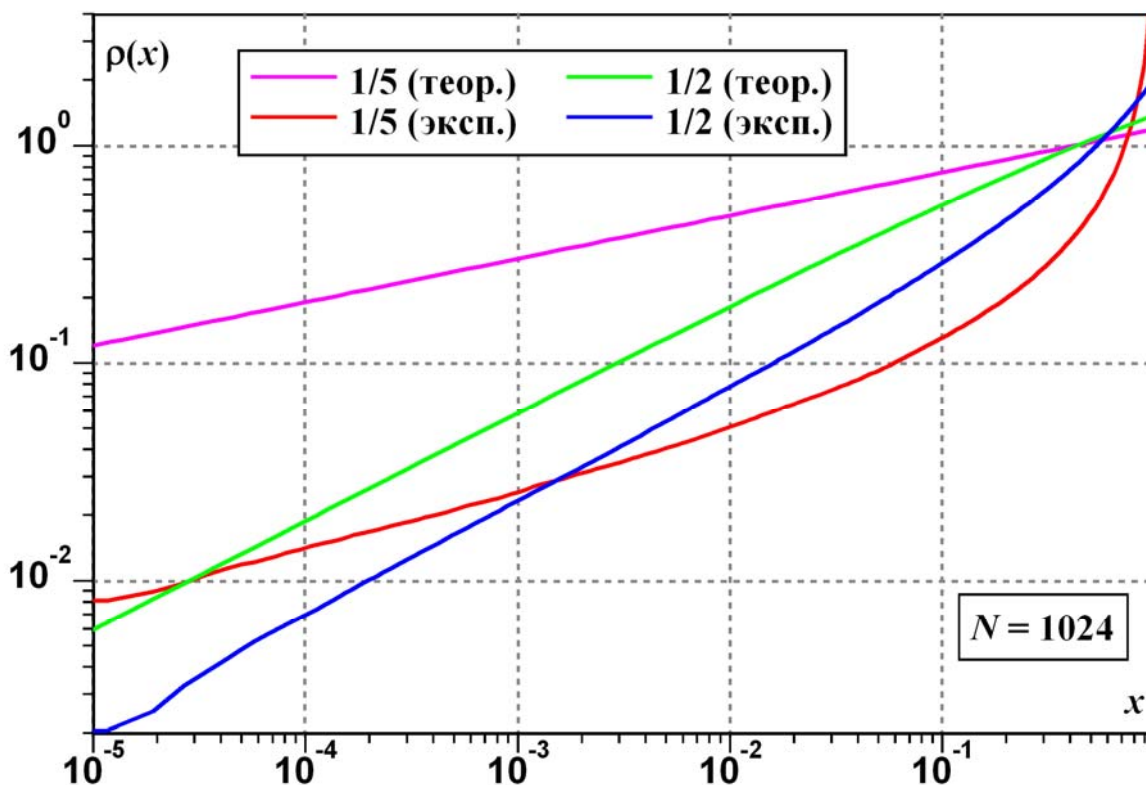


Рис. 7. Стационарное распределение видов по устойчивости для шоков, распределенных по Парето с малыми показателями

Теоретические и экспериментальные графики параллельны в двойном логарифмическом масштабе на большей части диапазона изменения аргумента.

Для шоков, распределенных по Парето с показателем α , 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 неприменимо.

Литература

1. Bak P., Sneppen K. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution // Phys. Rev. Lett. 1993. V.71, N 24, p.4083-4086.
2. Бак П. Как работает природа: Теория самоорганизованной критичности / Пер. с англ./ Синергетика: от прошлого к будущему. № 66. – М.: 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. V.260, N 1357, p.31-37.
4. Newman M.E.J., Sneppen K. Avalanches, scaling and coherent noise // Phys. Rev. E. 1996. V.54, N 6, p.6226-6231.
5. Roberts B.W., Newman M.E.J. A model for evolution and extinction // J. Theor. Biol. 1996. V.180, N 1, p.39-54.
6. Newman M.E.J. Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record // Proc. R. Soc. B. 1996. V.263, N 1376, p.1605-1610.
7. Sneppen K., Newman M.E.J. Coherent noise, scale invariance and intermittency in large systems // Physica D. 1997. V.110, N 3-4, p.209-222.
8. Newman M.E.J. A model of mass extinction // J. Theor. Biol. 1997. V.189, N 3, p.235-252.