

Noise of the Free-Running Frequency Increases the Population of the Species

Yitian Li*, Junjie Wang*, Bao Zhu, Lu Chen, Yimin Zhang, Yanxia Zhang, Changgui Gu

Business School, University of Shanghai for Science and Technology, Shanghai
Email: gu_changgui@163.com

Received: Nov. 13th, 2019; accepted: Dec. 2nd, 2019; published: Dec. 9th, 2019

Abstract

Circadian free-running periods exist in the physiological or behavioral activities in living beings even under constant darkness. It was found that the free-running periods are not identical between species, which range from 22 h to 28 h. Furthermore, the free-running periods are not identical between individuals within the same species. For example, it is shorter of American Africans than other races and also shorter of women than man. Interestingly, even for the same living being, the free-running period is not stable which depends on its own factors. Daido raised a model to explain the nonidentity between species, where the nonidentity originates from the competition between species, i.e., the species whose frequency is closest to the environmental frequency is not necessarily in the optimum state. In the present study, based on the Daido's model, the noise in the free-running frequency is introduced and we found that the noise increases the population of the species. This noise potentially originates from the instability of the free-running periods within one individual as well as the nonidentity between individuals within one species. Our finding sheds light on the existence of this instability and nonidentity in nature.

Keywords

Daido's Model, Survival Index, White Noise, Free-Running Frequency, Competition

自振荡频率的噪声有利于种群规模的增大

李逸天*, 王俊杰*, 朱宝, 陈麓, 张依敏, 张艳霞, 顾长贵

上海理工大学管理学院, 上海
Email: gu_changgui@163.com

收稿日期: 2019年11月13日; 录用日期: 2019年12月2日; 发布日期: 2019年12月9日

*同等贡献。

摘要

生物的生理和行为活动能在持续黑暗下显示出接近于24小时的自振荡周期。各种物种的自振荡周期不完全一样,大概分布在22小时到28小时之间。另外各物种内的个体之间的自振荡周期也不一样,例如黑人比其他种族的自振荡周期要短,女人的自振荡周期显著比男人短。进一步地,即使同一个体的自振荡周期受自身因素的影响也不是稳定不变的。Daido为物种之间的差异性提出了一种解释,认为物种之间的自振荡周期的差异性来源于物种之间的竞争,即最接近外界自然周期的物种并不一定会处于最优的状态。本文在Daido的模型基础上,引入了物种自振荡频率的噪声,并发现该噪声有利于种群规模的增加。这种噪声可能来自于个体自振荡周期的不稳定性和同一物种内不同个体之间自振荡周期的差异性。本文的研究有助于理解自然界中为什么会存在这种不稳定性和差异性。

关键词

Daido's模型, 生存指数, 白噪声, 自振荡频率, 竞争

Copyright © 2019 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

近日节律(周期接近于24小时的节律)广泛存在于各种生物中,包括单细胞生物和哺乳动物等[1]。在自然光照周期下,生物的生理活动和行为活动能够精确地与外界的24小时周期一致。令人有趣的是,在没有周期光照的情况下(如持续黑暗),生物仍然有显示出周期近似为24小时的节律的能力[2][3]。这种近似于24小时的周期被称为自振荡(或内源性)周期。但不同物种的自振荡周期存在一定的差异,主要分布在22至28小时之间[4][5]。从进化上看,如果生物的自振荡周期为24小时,将与地球的自转周期保持一致。依常理应是一个非常有利的生存机制,因为自振荡周期约接近24小时,越容易被外界周期所同步化以便于生物适应外界环境,从而更好地生存。但是为什么不是所有物种的自振荡周期都精确等于24小时?这种差异是如何产生的?科学家们对如何解释这种差异的存在引起了兴趣。

一方面从生物自身出发,Gu等人发现生物钟神经元之间的耦合强度的离散性能够导致这种差异性[3][6]。另一方面从生物外部因素出发,Daido通过模型为这种差异性给出了一个理论解释[2]。该模型有如下假设条件:种群增长率取决于环境以及各物种之间的竞争。假设(1)物种和环境存在相位差,在最佳相位处(相位差为0时)种群增长率达到最大;假设(2)物种之间的竞争会导致增长率变小,两物种之间的竞争取决于他们的相位差。结合这两个因素,如果物种的自振荡周期都倾向于与外界周期一致,固然有利于得到最佳相位,但物种之间的相位差变小了从而使得竞争性变强,因此自振荡周期与外界周期一致有可能并不是最优的选择。为了得到最优的选择,在选择与外界环境周期一致和物种竞争之间应该存在某种平衡。

最近的实验发现,除了物种之间的自振荡周期不同之外,同一物种内部的各子群体还表现出自振荡周期不一样。例如人种、性别的不同会导致自振荡周期不一样。女性的自振荡周期为 24.09 ± 0.2 小时,男性的为 24.19 ± 0.2 小时[7]。黑种人比其他种族的自振荡周期要短12.6分钟[8]。即使同一个体,自振荡周期也不是不变的。例如随着年龄的增加,自振荡周期会变小[8][9]。另外外界光照条件的转换等因素也会使自振荡周期发生改变[8][10]。然而迄今为止,尚未有论文解释同一物种内部的自振荡周期的差异性的、同一个体自振荡周期不稳定的原因。

本文尝试着在 Daido 模型的基础上引入噪声来为这种差异性和不稳定提供一种解释。我们假设在物种的层面上来看的话,这种物种内部的差异性和个体不稳定可以看作是一种物种自振荡周期的噪声。基于此,全文的安排如下。第二部分是模型介绍部分,该模型在 Daido 模型的基础上增加了一项噪声项。第三部分使用数值模拟的方法来寻找噪声对种群规模的的影响。第四部分是结论和讨论部分。

2. 加噪声项的 Daido 模型介绍

Daido 模型中每个物种有 2 个变量,包含种群密度 x_i 和时钟相位 θ_i [2]。含有 N 个物种的模型为:

$$\dot{x}_i = \left(\gamma A(t - \theta_i) - \sum_{j=1}^N B(\theta_i - \theta_j) x_j \right) x_i, \quad (1)$$

$$\dot{\theta}_i = \Omega_i + r \sin(t - \theta_i) + \frac{\varepsilon}{N} \sum_{j=1}^N x_j \sin(\theta_j - \theta_i + a) \quad (2)$$

其中 i 代表第 i 个物种, $i=1, \dots, N$, $A(z) \equiv 1 + a \cos z$ 和 $B(z) \equiv 1 + b \cos z$, 这里 $z \equiv t - \theta$ 。参数 $\gamma, a, b, r, \varepsilon$ 都是正的; Ω_i 是生物的自振荡频率,对应的自振荡周期为 $2\pi/\Omega_i$ 。这里的环境频率 Ω_0 取为 1。可以看出,该模型是 Lotka-Volterra 类型的方程(1) [11]和 Kuramoto 类型的方程(2) [12]的结合。本文假设,这里的任二个物种之间都相互耦合,即全联网络。

根据文献[2]的描述,对生物种群增长有影响的有两个因素,一是外界环境的影响,二是物种之间的竞争。外界的影响体现在:首先,位于方程(1)的 A 项用以描述假设(1),其中当 $\theta = t \pmod{2\pi}$ 时与外界环境的相位一致从而被认为是最有利状态。参数 a 测度了这种环境作用的影响强度。其次,方程(2)右边的第二项是由于外部周期环境驱动,来促使种群相位朝最佳相位移动。这种驱动强度我们用 r 表示。物种之间的竞争影响也可以从两个方面体现:一个是来自方程(1)中的 B 项。该项用以描述假设(2),这种竞争效应由参数 b 来测度。当两物种的相位越接近时,竞争越激烈。另一个是方程(2)的最后一项,表示物种相位的排斥耦合。然而,不存在已知的实验数据来证明这种相互作用,因此 ε 被设为零。为了简便,如果我们使用 $\Psi_i \equiv \theta_i - t$ 来代替 θ_i ,那么模型于就是一个关于 x_i 和 Ψ_i 的方程,如下:

$$\dot{x}_i = \left(\gamma A(-\Psi_i) - \sum_{j=1}^N B(\Psi_i - \Psi_j) x_j \right) x_i, \quad (3)$$

$$\dot{\Psi}_i = \Omega_i + r \sin(-\Psi_i) + \frac{\varepsilon}{N} \sum_{j=1}^N x_j \sin(\Psi_j - \Psi_i + a). \quad (4)$$

根据物种是否被外界所导引,所有的物种可分为两大类:能被外界导引的物种(ES, Entrained Species)和没被导引的物种(NES, Nonentrained Species) [2]。前者包括所有满足 $|\Omega_i - 1| \leq r$ 的物种,即物种随着时间 $t \rightarrow \infty$ 都与环境建立了固定的相位关系 $\Psi_i \rightarrow \sin^{-1}[(\Omega_i - 1)/r]$ 。其余的物种构成后者,他们的 Ψ_i 都是一直变化的。为了方便起见, Daido 把 ES 在 $\Omega_i = \Omega_e = 1$ 时的物种叫做中央导引物种(CES, Central ES),在导引的边缘也就是 Ω_i 最接近 $1-r$ 或者 $1+r$ 时叫做边缘导引物种(BES, Boundary ES)。如果 a 很大,说明环境很重要, CES 的生存指数就会超过其他的物种。但是随着 a 值的降低,竞争会逐步变得相对重要, CES 的生存指数会下降。

在 Daido 模型的基础上,本文在方程(2)中引入了噪声项 $\xi_i(t)$ (方程(1)不变):

$$\dot{\theta}_i = \Omega_i + r \sin(t - \theta_i) + \xi_i(t) \quad (5)$$

其中 $\xi_i(t)$ 是高斯白噪声,用于描述物种的自振荡周期不是稳定的、会有随机变化。 $\xi_i(t)$ 满足 $\langle \xi_i(t) \rangle = 0$ 和 $\langle \xi_i(t) \xi_i(t') \rangle = g^2 \delta(t - t')$, 其中 g 是关键参数为噪声强度。

与文献[2]的参数取值一致,本文取 $N = 21$, $\gamma = 1$, $b = 0.9$ 和 $r = 0.333$ 。假设物种的编号和其自振荡频率成正比,即对物种 i 来讲满足 $\Omega_i = 0.5 + 0.05 \times (i - 1)$ 。为了简便,下文我们直接用物种的序号 i 来

代表其自振荡频率。根据能否被外界周期所引导,得到物种 $i=5, \dots, 17$ 为 ES (其中两个 BES 和一个 CES 的序号为 $i_{b1}=5, i_c=11, i_{b2}=17$), 剩下的物种全都是 NES。用 $s(i) \equiv \langle x_i \rangle / \max_{1 \leq j \leq N} \langle x_j \rangle$ 来估计每个物种的种群数量, 其中 $\langle \dots \rangle$ 代表对时间求平均。由于 s 测量了物种的生存情况, 因此我们可以把 s 的取值叫做生存指数: $s=1$ 代表着完美生存(没有物种比其生存指数更高); 相反, $s=0$ 代表着此物种无法生存, 即灭绝。生存指数取决于初始状态, 本文通过 1000 次模拟来求每一物种的 s 的平均值, 其中初值随机选取并满足 $0 < x_i < 1$ 和 $0 < \theta_i < 2\pi$ 。

3. 数值模拟结果

在 Daido 模型中, 研究了物种的自振荡频率(序号 i)和该物种的生存指数($s(i)$)之间的关系受外界影响强度的值 a 的影响。与 Daido 论文一致, 本文考察了 a 值分别为 0.2, 0.6, 0.8 和 1.0 的情况。为了描述的方便, 将物种分为二类, 即 ES($4 < i < 17$)或者 NES($i < 5$ 和 $i > 16$)。其中 ES 进一步可以分为 BES($i=5$ 和 $i=16$)和 CES($i=11$)。

3.1. 噪声强度对生存指数的影响

图 1 的每个子图(a)-(d)显示的是在给定的 a 值情况下, 噪声强度 g 对自振荡频率(i)和生存指数($s(i)$)之间关系的影响。这里选取了四种不同的噪声强度 $g=0, 0.03, 0.05$ 和 0.07 , 其中当 $g=0$ 时本文的模型退化为 Daido 模型。

当 a 很小为 0.2 时(图 1(a)), 在 $g=0$ 的条件下(即无噪声的情况下), $s(i)$ 的值在 NES 处大于 0 但很小, 在 BES 处 $s(i)$ 约等于 1, 在 ES 的其他位置为 0。因此, 在 BES 处的物种占绝对的生存优势, NES 和 ES(不含 BES)的物种不占优势。可以明显看出, 所有的线都几乎重叠在一起, 因此噪声强度 g 对 $s(i)$ 的值影响不大, 也就是说随着噪声强度的增加并不能改变 BES 的优势或者其他物种的劣势。

当 a 增加到 0.6 时(图 1(b)), 在 $g=0$ 的条件下, $s(i)$ 在 NES 处等于 0, 在 BES 处略小于 1, 在 ES 的其他位置大于 0。随着噪声强度 g 的增加, $s(i)$ 在 NES 处并没有明显的变化, 在 BES 处略增加, 在 CES 处变化不明显, ES 的其他区域略增加。因此在 $a=0.6$ 时, 噪声强度的增加会使 ES 处的 $s(i)$ 的值略有增加(不含 CES), 但不影响 $s(i)-i$ 的定性关系。

当 a 增加到 0.8 时(图 1(c)), 在 $g=0$ 的条件下, $s(i)$ 在 NES 处等于 0, 在 BES 处略大于 0, 在 ES 的其他位置大于 0。随着噪声强度 g 的增加, $s(i)$ 在 NES 处并没有明显的变化, 在 ES 处有所增加, 其中在 CES 处增加最明显。因此在 $a=0.8$ 时, 噪声强度的增加会使 ES 处的 $s(i)$ 的值有所增加, 但不影响 $s(i)-i$ 的定性关系。

当 a 增加到 1 时(图 1(d)), 在 $g=0$ 的条件下, $s(i)$ 在 NES 处等于 0, 在 BES 处等于 0, 在 CES 处等于 1, 在 ES 的其他位置为 0。随着噪声强度 g 的增加, $s(i)$ 在 NES 和 BES 处并没有明显的变化仍然为 0, 在 CES 处仍然等于 1, 但在靠近 CES 的位置上大于 0。因此在 $a=1$ 时, 噪声强度的增加会使靠近 CES 处的 $s(i)$ 值有所增加, 但不影响 $s(i)-i$ 的定性关系。

综上所述, 噪声对 $s(i)$ 值的影响取决于 a 值。当 a 等于 0.2 时, 噪声对 $s(i)$ 值没有影响; 当 a 等于 0.6 时, 噪声与 ES 处(除 CES)的 $s(i)$ 值成正相关; 当 a 等于 0.8 时, 噪声与 ES 处的 $s(i)$ 值成正相关; 当 a 等于 1 时, 只有邻近 CES 的位置, 噪声的增加才能使其 $s(i)$ 值增加。

3.2. 噪声强度对标准方差的影响

从直觉上来说, 如果噪声强度 g 的增加能够增加 $s(i)$ 的值, 那么 $s(i)$ 对应的标准方差也应该按照比例增加。图 2 检验了这一直觉是否正确。令人惊讶地, 除了在 $a=0.2$ 情况下(a), 其他子图(b)-(d)显示当 $s(i) > 0$ 时, 噪声强度 g 的增加能够明显地减少生存指数的标准方差 $d(i)$ 。这就说明噪声强度的增加, 能够增加数值模拟的稳定性或者说能够减少生存指数对于初值的依赖性。

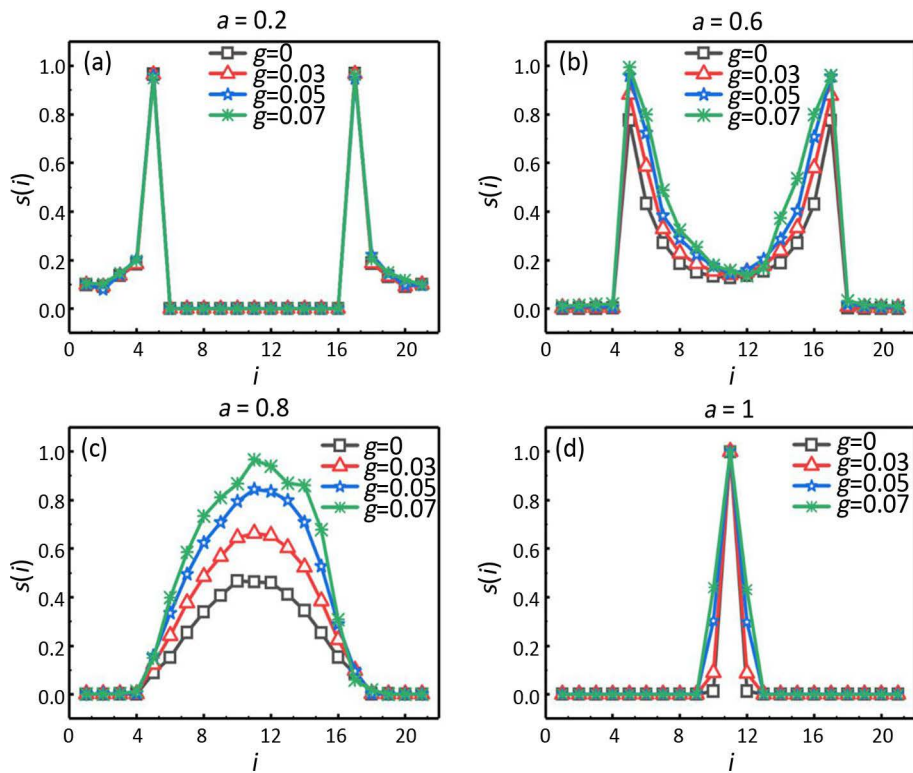


Figure 1. Effect of noise intensity g on species Survival Index $s(i)$

图 1. 噪声强度 g 对物种生存指数 $s(i)$ 的影响

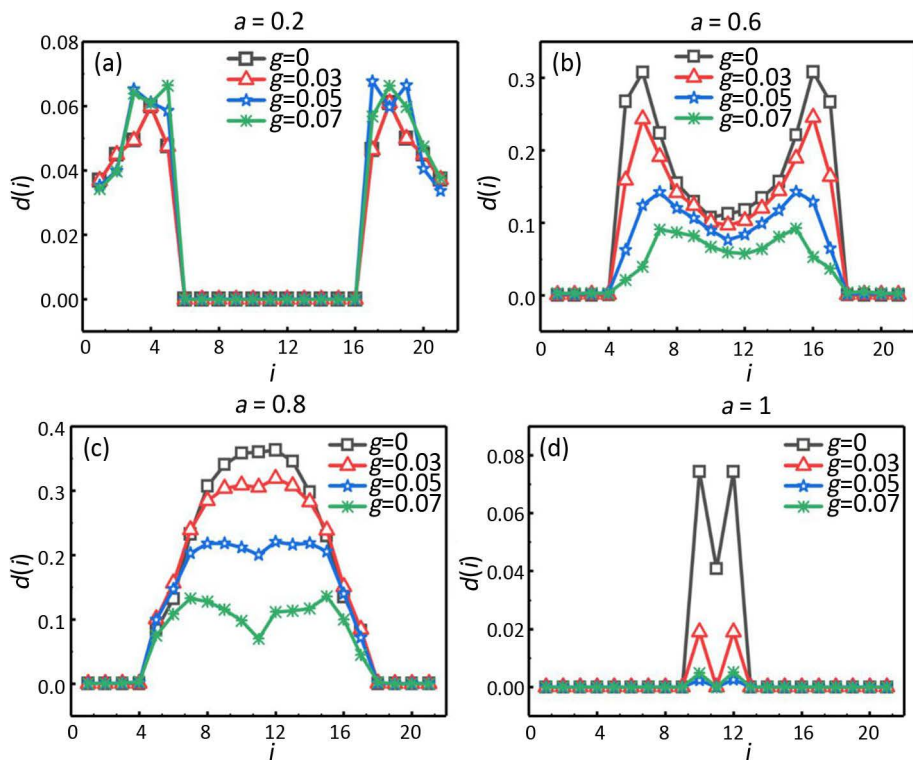


Figure 2. Effect of noise intensity g on Standard Variance $d(i)$ of species Survival Index

图 2. 噪声强度 g 对物种生存指数的标准方差 $d(i)$ 的影响

4. 总结与讨论

本文在 Daido 模型的基础上, 考虑自振荡频率的扰动(白噪声)对各个物种生存的影响。我们假设用白噪声来代表个体自振荡周期的不稳定性和同一物种内不同子群体之间的自振荡周期差异性, 并发现白噪声能够有利于(外界影响强度 a 的值适中, $a = 0.6$ 或 0.8)或无害于($a = 0.2$ 或 1)物种的生存。实验表明, 所有物种的自振荡周期是分布在 24 小时左右的正态分布, 因此 $a = 0.8$ 的情况可能接近于真实的情况。所以, 我们建议现实中可能存在的白噪声有利于物种的生存。此外, 本文发现随着噪声强度的增加会使生存指数对初值的依赖性减低。这里给本文的主要结论给出一个定性的解释。自振荡周期的白噪声的存在会使物种之间的相位差变得不固定, 因此导致物种之间的竞争性变低, 从而导致物种的生存指数提高。本文的研究有助于理解自然界中为什么会存在个体自振荡周期的不稳定性和同一物种内不同子群体之间的自振荡周期差异性。

基金项目

感谢上海理工大学科研项目课程(课程代码: 13002100)和上海理工大学大学生创新创业项目“基于小世界网络的哺乳动物近日节律模型”(项目号: XJ2019141)。

参考文献

- [1] Welsh, D.K., Takahashi, J.S. and Kay, S.A. (2010) Suprachiasmatic Nucleus: Cell Autonomy and Network Properties. *Annual Review of Physiology*, **72**, 551-577. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135919>
- [2] Daido, H. (2001) Why Circadian Rhythms Are Circadian: Competitive Population Dynamics of Biological Oscillators. *Physical Review Letters*, **87**, 048101. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.87.048101>
- [3] Gu, C., Wang, J. and Liu, Z. (2009) Free-Running Period of Neurons in the Suprachiasmatic Nucleus: Its Dependence on the Distribution of Neuronal Coupling Strengths. *Physical Review E*, **80**, 030904. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.80.030904>
- [4] Ahlgrén, A. and Halberg, F. (1990) *Cycles of Nature: An Introduction to Biological Rhythms*. National Science Teachers Association Washington, DC.
- [5] Czeisler, C.A., Duffy, J.F., Shanahan, T.L., et al. (1999) Stability, Precision, and Near-24-Hour Period of the Human Circadian Pacemaker. *Science*, **284**, 2177-2181. <https://doi.org/10.1126/science.284.5423.2177>
- [6] Gu, C., Rohling, J.H., Liang, X., et al. (2016) Impact of Dispersed Coupling Strength on the Free Running Periods of Circadian Rhythms. *Physical Review E*, **93**, 032414. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.93.032414>
- [7] Duffy, J.F., Cain, S.W., Chang, A.M., et al. (2011) Sex Difference in the Near-24-Hour Intrinsic Period of the Human Circadian Timing System. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 15602-15608. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010666108>
- [8] Smith, M.R., Burgess, H.J., Fogg, L.F., et al. (2009) Racial Differences in the Human Endogenous Circadian Period. *PLoS ONE*, **4**, e6014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006014>
- [9] Aujard, F., Herzog, E.D. AND Block, G.D. (2001) Circadian Rhythms in Firing Rate of Individual Suprachiasmatic Nucleus Neurons from Adult and Middle-Aged Mice. *Neuroscience*, **106**, 255-261. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(01\)00285-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(01)00285-8)
- [10] Ohta, H., Yamazaki, S. and McMahon, D.G. (2005) Constant Light Desynchronizes Mammalian Clock Neurons. *Nature Neuroscience*, **8**, 267-269. <https://doi.org/10.1038/nn1395>
- [11] May, R.M. (1974) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- [12] Kuramoto, Y. (1984) *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-69689-3>