

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ТЕХНИЧЕСКИЕ НАУКИ

Научная статья  
УДК 574.34

### ЭВОЛЮЦИОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ С ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИЕЙ ВЫЖИВАЕМОСТИ МОЛОДИ

Г.П. Неверова<sup>1,2</sup>, Е.Я. Фрисман<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: galina.nev@gmail.com, frisman@mail.ru;

<sup>2</sup>Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,  
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041

*В работе исследуется модель эволюционной динамики популяции с возрастной структурой, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют выживаемость молоди. При этом репродуктивный потенциал определяется генетически, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону.*

**Ключевые слова:** популяционная динамика, плотностное лимитирование, генетический состав, динамические режимы, мультирежимность, эволюция.

**Образец цитирования:** Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Эволюционная динамика структурированных популяций с плотностно-зависимой регуляцией выживаемости молоди // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 3. С. 177–179. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-3-177-179

Плотностно-зависимое лимитирование выживаемости молоди широко распространено в природе и может осуществляться даже на стадии развития эмбрионов. В частности, существует мнение, что внутриутробный каннибализм в сочетании с условиями окружающей среды был вероятным фактором эволюции и возникновения крупнейшей акулы – мегалодона (*Otodus megalodon*). Плотностно-зависимая регуляция выживаемости на следующих стадиях онтогенеза встречается не реже. Это может быть как конкуренция за пищевые ресурсы, так и агрессия сибсов, широко распространенная у птиц и млекопитающих. Для многих животных выживаемость молоди определяется не только численностью молоди, но зависит и от численности взрослых особей. Крайним случаем здесь является каннибализм, когда взрослые особи частично питаются собственным приплодом, снижая тем самым численность своих

популяций. Так, большинство хищных или всеядных рыб просто не отличают молодых особей своего вида (и даже собственных потомков) от другой добычи и при возможности их поедают. Необходимо отметить, что детоубийство не всегда сопровождается каннибализмом. В популяциях львов лев-самец, вторгающийся на территорию соперничающего прайда, часто убивает потомство, рожденное от других самцов, чтобы произвести на свет собственных детенышей. Другой пример зависимости выживаемости приплода от численности взрослых особей описан для популяций полевков, обитающих на севере Скандинавии. Оказалось, что «качество потомства», определяющее его выживаемость, существенно зависит от плотности населения взрослых особей и падает с ее увеличением из-за дефицита ресурсов жизнедеятельности у самок в период беременности и лактации. Все вышеописанные механизмы регуля-

ции могут привести к изменениям генетического состава популяции. Как результат, исследования, посвященные изучению динамики популяций, характеризующихся плотностно-зависимым лимитированием выживаемости молоди, в контексте эволюции приобретают особый интерес и значимость.

В работе предлагается и исследуется модель эволюционной динамики популяции с возрастной структурой, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют выживаемость молоди, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Рассматривается случай, когда рождаемость меняется в процессе микроэволюции, т.е. репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей – является адаптивным признаком, который определяется генетически. Предполагается, что адаптивное разнообразие в популяции определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами  $A$  и  $a$ , что соответствует существованию в популяции трех генотипических групп  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  с различающимися репродуктивными потенциалами. Уравнения динамики численности такой популяции имеют вид [1]:

$$\begin{cases} X_{n+1} = B_n Y_n \\ Y_{n+1} = s \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) X_n + v Y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (b_{AA} p_n + b_{Aa} (1 - p_n))}{B_n} \\ p_{n+1} = \frac{s \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) q_n X_n + v p_n Y_n}{s \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) X_n + v Y_n} \end{cases}, \quad (1)$$

где  $X_n$  – численность годовалых особей,  $Y_n$  – численность половозрелых особей в  $n$ -м году,  $q_n$  – частота аллеля  $A$  в младшем возрастном классе,  $p_n$  – частота аллеля  $A$  в старшем возрастном классе;  $B_n = b_{AA} p_n^2 + 2b_{Aa} p_n (1 - p_n) + b_{aa} (1 - p_n)^2$  – средний репродуктивный потенциал зрелого класса (средняя максимально возможная плодовитость особей с учетом выживаемости потомков) в году  $n$ ;  $b_{AA}$ ,  $b_{Aa}$  и  $b_{aa}$  – репродуктивные потенциалы генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  соответственно;  $s$  и  $v$  – выживаемости особей младшего и старшего возраста соответственно,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастных классов на выживаемость молоди.

Проведенное исследование модели (1) показало, что асимптотический генетический состав популяции определяется взаимным расположением значений приспособленностей гетерозиготы и гомозигот, то есть ее генетическими параметрами. При повышенной приспособленности

гетерозигот модель естественно предсказывает устойчивый полиморфизм, при промежуточном доминировании – переходящий полиморфизм до мономорфизма или новой мутации. При пониженной приспособленности гетерозиготы возникает бистабильность мономорфных равновесий, когда начальные соотношения численностей возрастных классов и частот аллелей определяют тот генотип, который останется в популяции. При этом совокупность генетических и демографических параметров определяет динамику численности популяции, которая может демонстрировать колебания, в то время как генетический состав будет оставаться постоянным: популяция мономорфна или полиморфна. Численность полиморфной популяции может флуктуировать, при этом ее генетический состав остается постоянным: в популяции сохраняются все три генотипа и их соотношение не изменяется.

Плотностное лимитирование приводит к тому, что по достижении больших средних приспособленностей равновесие теряет устойчивость и появляются колебания, которые могут возникать как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и по сценарию Неймарка-Сакера. Необходимо отметить, что при плотностно-зависимом ограничении ювенильной выживаемости сценарий потери устойчивости определяется совокупностью параметров: вкладом со стороны зрелых особей в лимитирование выживаемости молоди и уровнем рождаемости.

Показано, что в модели (1) возникает мультирежимность, когда реализация того или иного динамического режима зависит от начального условия. При этом спектр влияния начальных условий значительно отличается для разных типов естественного отбора, действующих в популяции и определяемых взаимным расположением приспособленностей генотипов. Так, при движущем отборе и сверхдоминировании вариация начальных условий изменяет режим динамики численности популяции, но не направление эволюции. При пониженной приспособленности гетерозиготы возникает бистабильность мономорфных равновесий и здесь изменение структуры популяции, как возрастной, так и генетической, уже может привести к изменению направления эволюции, когда менее приспособленный генотип вытеснит более приспособленного конкурента. Более того, при пониженной приспособленности гетерозиготы популяция может оставаться полиморфной, поскольку возникает третий устойчивый динамический режим – колебания генетического состава,

которые подобны «биениям» вне зависимости от характера (периодические, хаотические или квазипериодические).

*Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.*

ЛИТЕРАТУРА:

1. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Evolutionary dynamics of structured populations

with density-dependent limitation of juvenile survival // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2022. Vol. 109. 106272. DOI: 10.1016/j.cnsns.2022.106272

REFERENCES:

1. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Evolutionary dynamics of structured populations with density-dependent limitation of juvenile survival. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2022, vol. 109, 106272. DOI: 10.1016/j.cnsns.2022.106272

## EVOLUTIONARY DYNAMICS OF TWO STAGED POPULATION WITH DENSITY-DEPENDENT REGULATION OF JUVENILE SURVIVAL

G.P. Neverova, E.Ya. Frisman

*The paper studies a model of the evolutionary dynamics of a population with an age structure, in which density-dependent factors limit the survival of juveniles. At this, the reproductive potential is determined genetically, and the reproduction processes are confined to a certain annual season.*

**Keywords:** *population dynamics, density-dependent regulation, genetic composition, dynamics modes, multimodality, evolution.*

**Reference:** Neverova G.P., Frisman E.Ya. Evolutionary dynamics of two staged population with density-dependent regulation of juvenile survival. *Regional'nye problemy*, 2022, vol. 25, no. 3, pp. 177–179. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-3-177-179

*Поступила в редакцию 22.04.2022*

*Принята к публикации 15.09.2022*