УДК 51–7: 574.34

© 2021 г. **О.Л. Жданова**, д-р физ.- мат. наук,
Г.П. Неверова, канд. физ.-мат. наук
(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток),
Е.Я. Фрисман, член-корр. РАН
(Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Биробиджан)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ХИЩНИКА В СООБЩЕСТВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ВИДОВ

В работе предложена модель эволюции хищника в сообществе из двух видов, взаимодействующих по принципу «хищник — жертва». Вводится зависимость приспособленности хищника от обилия пищи. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что потеря устойчивости может происходить как по сценарию Неймарка — Сакера, так и через каскад бифуркаций удвоения периода. В модели возникают бистабильность и мультистабильность, следовательно, начальные условия определяют, какой из сосуществующих аттракторов окажется притягивающим. Показано, что в зависимости от обилия жертвы в сообществе могут реализовываться разные динамические режимы.

Ключевые слова: эволюция, естественный отбор, динамика сообщества, хищник-жертва, математическое моделирование, полиморфизм, бистабильность.

DOI: 10.22250/isu.2021.68.3-16

Введение

Уравнения Лотки-Вольтерры являются наиболее известной моделью, описывающей динамику биологического сообщества «хищник — жертва». В ходе исследования этой модели и ее разнообразных модификаций было показано, что в таком сообществе могут возникать периодические изменения численностей [1 – 5], которые обусловлены зависимостью роста численности хищника от количества жертвы: высокая плотность хищника ведет к сокра-

щению плотности жертвы; как результат колебания численности хищника запаздывают относительно динамики жертвы. С другой стороны, в ряде исследований было показано, что эволюция может играть ключевую роль в возникновении популяционных циклов; в частности, в популяциях грызунов наблюдается зависимость размера помета от характера динамики [6]. В работе [7] было показано, что непрерывная адаптация одного из видов способствует возникновению циклов в сообществе ресурс – потребитель.

Интересным результатом, полученным в ходе исследования подобных моделей, является то, что фазу цикла между взаимодействующими видами можно рассматривать как индикатор эко-эволюционной динамики [4]. Так, в случаях, не связанных с эволюцией, циклы «жертва – хищник» проходят против часовой стрелки на фазовой плоскости и пики добычи предшествуют пикам хищников примерно на четверть цикла. Например, в работе [8], рассматривающей дискретную во времени модель динамики структурированного сообщества «хищник – жертва», показано, что при длиннопериодических колебаниях, подобных тем, что возникают в непрерывных моделях, пик численности жертвы предшествует пику хищников. В свою очередь наличие зависимости динамики от эволюционных процессов нередко приводит к «обратному» циклу по часовой стрелке [9, 10], когда пик численности (плотности) потребителя предшествует пику ресурса. Это свидетельствует о том, что эволюция может быть отдельной самостоятельной причиной циклического поведения в природных системах, особенно для организмов с коротким жизненным циклом, которые имеют потенциал для быстрой эволюции [4].

В данной работе предлагается эколого-генетическая модель сообщества «хищник – жертва», которая в явном виде описывает менделевский механизм наследования одного из признаков жизненного цикла хищника. При моделировании учитываются экологические переменные и генетическая структура хищника, которая определяет скорость роста его популяции. Ярким примером такой системы являются песец и мышевидные грызуны, которые взаимодействуют как «хищник – жертва», при этом один из важнейших признаков жизненного цикла песца, размер помета, определяется генетически. Отметим, что наши предыдущие работы [11, 12], посвященные исследованию механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях песцов, были посвящены эволюции динамики локальной популяции. В данной работе изучается полное сообщество, включающее как хищника, представленного разными генотипами с различающимися требованиями к обилию жертвы, так и жертву, для которой свойственны колебания численности.

Уравнения динамики

В качестве базовой модели для описания эволюционной динамики локальной популяции хищника рассмотрим классическую модель моногенного отбора по признаку, контролируемому одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a . Ограничимся случаем F-отбора, действие которого не зависит от численности (плотности населения) популяции хищника, однако при этом влияние плотностно-зависимых факторов, лимитирующих ее рост, учитывается на уровне общей популяционной численности. Обозначив через Y – численность популяции хищника, через p – частоту аллеля A в популяции хищника и через n -сезон размножения, можно получить следующие уравнения эволюционной динамики [13]:

$$\begin{cases} Y_{n+1} = \bar{w}_n \cdot Y_n f(Y_n), \\ p_{n+1} = p_n (w_{AA} p_n + w_{Aa} (1 - p_n)) / \bar{w}_n. \end{cases} \quad (1)$$

Величина $\bar{w}_n$ соответствует средней относительной приспособленности в n -й сезон размножения и определяется следующим образом:

$$\bar{w}_n = w_{AA} p_n^2 + 2w_{Aa} p_n (1 - p_n) + w_{aa} (1 - p_n)^2,$$

где w_{ij} – относительная приспособленность ij -го генотипа.

Предполагается наличие плотностного лимитирования в популяции, осуществляемое по линейному закону одинаково для всех генотипов (дискретный аналог модели Ферхюльста): $f(Y_n) = 1 - Y_n/M$, где M – емкость экологической ниши хищника. Использование этой модели налагает ограничения на значения параметров модели (соответствующие биологическому смыслу задачи) и на диапазоны рассматриваемых в модели численностей. В частности, предполагается, что численность хищника не может превышать величину M .

Для описания динамики популяции жертвы также будем использовать дискретный аналог уравнения Ферхюльста:

$$X_{n+1} = bX_n \left(1 - \frac{X_n}{K}\right), \quad (2)$$

где X – численность жертвы в n -й сезон размножения; b – репродуктивный потенциал жертвы; K – емкость экологической ниши жертвы. При этом предполагается, что численность жертвы не может превышать K .

На основе классических уравнений Лотки-Вольтерры с трофической функцией Холлинга II-го типа, учитывающей насыщение хищника, объединим модели (1) и (2). Для описания генетической неоднородности хищника выберем зависимость приспособленности генотипа (w_{ij}) от функции питания $\alpha_{ij}(X)$ так, чтобы в соответствии с концепцией r - K отбора разные генотипы

могли различаться и по репродуктивному потенциалу и по функции питания, описывающей ограничения по ресурсам:

$$w_{ij}(X_n) = r_{ij} \cdot \alpha_{ij}(X_n),$$

где r_{ij} – репродуктивный потенциал – максимально возможное значение коэффициента рождаемости и, соответственно, максимально возможное значение приспособленности ij -го генотипа хищника; $\alpha_{ij}(X_n) = X_n / (X_{ij} + X_n)$ – функции питания. Таким образом, функции питания разных генотипов отличаются только константой X_{ij} , равной численности жертвы, при которой ij -й генотип имеет приспособленность $r_{ij}/2$, и называемой константой полунасыщения хищника ij -го генотипа. Учитывая все вышеизложенное, получаем:

$$\begin{cases} X_{n+1} = bX_n \left(1 - \frac{X_n}{K}\right) - \hat{\alpha} Y_n \Psi_n, \\ Y_{n+1} = \bar{w}_n \cdot Y_n \cdot (1 - Y_n / M), \\ p_{n+1} = p_n (w_{AA}(X_n) p_n + w_{Aa}(X_n) (1 - p_n)) / \bar{w}_n, \end{cases} \quad (3)$$

где $\hat{\alpha}$ – среднее максимально возможное количество жертвы, потребляемое за один сезон одним хищником при его полном насыщении:

$$\Psi_n = X_n \cdot \left(\frac{p_n^2}{X_{AA} + X_n} + \frac{2p_n(1-p_n)}{X_{Aa} + X_n} + \frac{(1-p_n)^2}{X_{aa} + X_n} \right) - \text{средневзвешенная по генетическому составу хищника доля (от максимально возможного числа) жертвы, потребляемая в данном сезоне одним хищником, с учетом ограниченного размера популяции жертвы и того, что разные генотипы хищника оказывают неодинаковое давление на популяцию жертвы.}$$

Переход к относительным численностям ($X/K \rightarrow x$, $Y/M \rightarrow y$) и замена параметров модели ($X_{ij}/K \rightarrow x_{ij}$, $\hat{\alpha}/K \rightarrow \alpha$) приводят модель (3) к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = bx_n (1 - x_n) - \alpha \cdot y_n \cdot \psi_n, \\ y_{n+1} = \bar{w}_n \cdot y_n \cdot (1 - y_n), \\ p_{n+1} = p_n (w_{AA}(x_n) p_n + w_{Aa}(x_n) (1 - p_n)) / \bar{w}_n. \end{cases} \quad (4)$$

Здесь все переменные – x_n , y_n и p_n – изменяются в пределах от 0 до 1; $w_{ij}(x_n) = r_{ij} x_n / (r_{ij} + x_n)$ – функция приспособленности ij -го генотипа хищника; $\bar{w}_n = w_{AA}(x_n) p_n^2 + 2w_{Aa}(x_n) p_n (1 - p_n) + w_{aa}(x_n) (1 - p_n)^2$ – средняя приспособленность популяции хищника в сезоне n ;

$$\psi_n = x_n \cdot \left(\frac{p_n^2}{x_{AA} + x_n} + \frac{2p_n(1-p_n)}{x_{Aa} + x_n} + \frac{(1-p_n)^2}{x_{aa} + x_n} \right) - \text{средневзвешенная по генетическому составу хищника доля жертвы, потребляемая в данном сезоне одним хищником.}$$

Здесь все переменные – x_n , y_n и p_n – изменяются в пределах от 0 до 1; $w_{ij}(x_n) = r_{ij} x_n / (r_{ij} + x_n)$ – функция приспособленности ij -го генотипа хищника; $\bar{w}_n = w_{AA}(x_n) p_n^2 + 2w_{Aa}(x_n) p_n (1 - p_n) + w_{aa}(x_n) (1 - p_n)^2$ – средняя приспособленность популяции хищника в сезоне n ;

Стационарные точки модели (4) и их устойчивость

Неподвижные точки модели (4) представлены в таблице, где $\bar{x}$ – численность жертвы; $\bar{y}$ – численность хищника; $\bar{p}$ – частота аллеля A в стационарной точке; $\bar{w}_{ij} = w_{ij}(\bar{x}) = r_{ij} \cdot \bar{x} / (x_{ij} + \bar{x})$ – приспособленности генотипов хищника в стационарной точке. Тогда среднюю приспособленность популяции хищника естественно обозначить как

$$W = \bar{w}(\bar{x}, \bar{p}) = \bar{w}_{AA}\bar{p}^2 + 2\bar{w}_{Aa}\bar{p}(1 - \bar{p}) + \bar{w}_{aa}(1 - \bar{p})^2.$$

Неподвижные точки с нулевой численностью обеих популяций		
Мономорфная	$\bar{x} = 0, \bar{y} = 0, \bar{p} = 0$	(5)
Мономорфная	$\bar{x} = 0, \bar{y} = 0, \bar{p} = 1$	(6)
Полиморфная	$\bar{x} = 0, \bar{y} = 0, \bar{p} = \frac{r_{Aa} / x_{Aa} - r_{aa} / x_{aa}}{2r_{Aa} / x_{Aa} - r_{aa} / x_{aa} - r_{AA} / x_{AA}}$	(7)
Неподвижные точки с нулевой численностью хищника		
Мономорфная	$\bar{x} = 1 - 1/b, \bar{y} = 0, \bar{p} = 0$	(8)
Мономорфная	$\bar{x} = 1 - 1/b, \bar{y} = 0, \bar{p} = 1$	(9)
Полиморфная	$\bar{x} = 1 - 1/b, \bar{y} = 0, \bar{p} = \frac{\bar{w}_{Aa} - \bar{w}_{aa}}{2\bar{w}_{Aa} - \bar{w}_{aa} - \bar{w}_{AA}}, \bar{w}_{ij} = \frac{r_{ij} \cdot (b-1)}{b \cdot x_{ij} + b-1}$	(10)
Неподвижные точки с ненулевой численностью обеих популяций		
Мономорфная	$\bar{x}^*, \bar{y} = (r_{aa}\bar{x} - x_{aa} - \bar{x}) / (r_{aa}\bar{x}), \bar{p} = 0$	(11)
Мономорфная	$\bar{x}^{**}, \bar{y} = (r_{AA}\bar{x} - x_{AA} - \bar{x}) / (r_{AA}\bar{x}), \bar{p} = 1$	(12)
Полиморфная	$\bar{x}^{***}, \bar{y} = 1 - \frac{2\bar{w}_{Aa} - \bar{w}_{AA} - \bar{w}_{aa}}{\bar{w}_{Aa}^2 - \bar{w}_{AA} \cdot \bar{w}_{aa}}, \bar{p} = \frac{\bar{w}_{Aa} - \bar{w}_{aa}}{2\bar{w}_{Aa} - \bar{w}_{aa} - \bar{w}_{AA}}$	(13)

Для исследования решений модели (4) на устойчивость запишем ее якобиан:

$$J = \begin{vmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} Fy'_y & Fy'_p & Fy'_x \\ Fp'_y & Fp'_p & Fp'_x \\ Fx'_y & Fx'_p & Fx'_x \end{vmatrix},$$

где $Fy = W \cdot y \cdot (1 - y)$, $Fx = bx(1 - x) - \alpha \cdot y \cdot \psi$,
 $Fp = p(w_{AA}(x)p + w_{Aa}(x)(1 - p)) / W$,

* решение уравнения

$$(-b \cdot r_{aa} \cdot \bar{x}^3 - r_{aa} \cdot (b \cdot x_{aa} - b + 1) \bar{x}^2 + (((b-1) \cdot x_{aa} - \alpha) \cdot r_{aa} + \alpha) \cdot \bar{x} + \alpha \cdot x_{aa}) = 0,$$

** решение уравнения

$$(-b \cdot r_{AA} \cdot \bar{x}^3 - r_{AA} \cdot (b \cdot x_{AA} - b + 1) \bar{x}^2 + (((b-1) \cdot x_{AA} - \alpha) \cdot r_{AA} + \alpha) \cdot \bar{x} + \alpha \cdot x_{AA}) = 0,$$

*** решение полиномиального уравнения 9-й степени.

$$\psi = x \left(\frac{p^2}{x_{AA} + x} + \frac{2p(1-p)}{x_{Aa} + x} + \frac{(1-p)^2}{x_{aa} + x} \right),$$

$$\bar{w} = \frac{r_{AA}xp^2}{x_{AA} + x} + \frac{2r_{Aa}xp(1-p)}{x_{Aa} + x} + \frac{r_{aa}x(1-p)^2}{x_{aa} + x}, w_{ij}(x) = \frac{r_{ij} \cdot x}{x_{ij} + x}.$$

В точке (11) якобиан модели (4) преобразуется к виду:

$$J = \begin{vmatrix} \bar{w}_{aa} \cdot (1 - \bar{y}) - \bar{w}_{aa} \cdot \bar{y} & Fy'_p & \bar{y} \cdot (1 - \bar{y}) \cdot (\bar{w}_{aa} - \bar{w}_{aa}^2 / r_{aa}) / \bar{x} \\ 0 & \bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} & 0 \\ -\alpha \cdot \bar{w}_{aa} / r_{aa} & Fx'_p & 1 - b \cdot \bar{x} + \alpha \cdot \bar{y} \cdot \bar{w}_{aa}^2 / (r_{aa}^2 \cdot \bar{x}) \end{vmatrix}. \quad (14)$$

$$J_{33} = 1 - b \cdot \bar{x} + \alpha \cdot \bar{y} \cdot \bar{x} / (x_{aa} + \bar{x})^2 = 1 - b \cdot \bar{x} + \alpha \cdot \bar{y} \cdot \bar{w}_{aa}^2 / (\bar{x} \cdot r_{aa}^2), \quad \text{так как}$$

$$b(1 - \bar{x}) - \frac{\alpha \cdot \bar{y}}{x_{aa} + \bar{x}} = 1. \quad \bar{y}(1 - \bar{y}) = \frac{\bar{y}}{w_{aa}}, \quad \text{следовательно, } J_{13} = \bar{y} \left(1 - \frac{\bar{w}_{aa} \cdot \bar{x}}{r_{aa}} \right). \quad \text{Да-}$$

лее, подставляя стационарное значение $\bar{y} = 1 - 1/\bar{w}_{aa}$, получим $J_{11} = 2 - \bar{w}_{aa}$,

$$J_{13} = \frac{(\bar{w}_{aa} - 1) \cdot (1 - \bar{w}_{aa} / r_{aa})}{\bar{w}_{aa} \bar{x}}, \quad J_{33} = 1 - b \cdot \bar{x} + \alpha \cdot \frac{\bar{w}_{aa} - 1}{r_{aa}^2 \cdot \bar{x}} \cdot \bar{w}_{aa}.$$

Характеристическое уравнение принимает вид:

$$\begin{vmatrix} (2 - \bar{w}_{aa}) - \lambda & Fy'_p & \frac{(\bar{w}_{aa} - 1) \cdot (1 - \bar{w}_{aa} / r_{aa})}{\bar{w}_{aa} \bar{x}} \\ 0 & \bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} - \lambda & 0 \\ -\alpha \cdot \bar{w}_{aa} / r_{aa} & Fx'_p & 1 - b \cdot \bar{x} + \alpha \cdot \frac{\bar{w}_{aa} - 1}{r_{aa}^2 \cdot \bar{x}} \cdot \bar{w}_{aa} - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

где одно из характеристических чисел составляет $\lambda_1 = \bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa}$, а два других являются корнями квадратного уравнения:

$$(2 - \bar{w}_{aa} - \lambda)(1 - b\bar{x} + \alpha \frac{\bar{w}_{aa} - 1}{r_{aa}^2 \cdot \bar{x}} \bar{w}_{aa} - \lambda) + \alpha \bar{w}_{aa} (\bar{w}_{aa} - 1) \frac{(\bar{w}_{aa} - 1)(1 - \bar{w}_{aa} / r_{aa})}{\bar{w}_{aa} \bar{x}} = 0.$$

Отметим, что генетически мономорфная стационарная точка (11) теряет устойчивость в результате транскритической бифуркации ($\lambda = 1$) при $\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{aa}$. Для неподвижной точки (12) верно симметричное утверждение: она обменивается устойчивостью с ненулевым равновесием (13) при $\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{AA}$. Следовательно, условия существования для полиморфного решения (13) $\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{aa}$ и $\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{AA}$. Аналогичное справедливо для решений (5) и (6), соответствующих гибели хищника.

Продолжим исследование на устойчивость мономорфной стационарной точки (8). В этом случае якобиан модели (4) принимает вид:

$$J = \begin{vmatrix} \bar{w}_{aa} & 0 & 0 \\ 0 & \bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} & 0 \\ -\alpha \bar{w}_{aa} / r_{aa} & 0 & 2-b \end{vmatrix}.$$

Как результат характеристическое уравнение можно записать в виде:

$$(\bar{w}_{aa} - \lambda)(\bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} - \lambda)(2 - b - \lambda) = 0.$$

Следовательно, решение (8) устойчиво при $1 < b < 3$, $\bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} < 1$ и $\bar{w}_{aa} < 1$. Если $b > 3$, то возникает бифуркация удвоения периода. При $b = 1$, $\bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} = 1$ и $\bar{w}_{aa} = 1$ происходят транскритические бифуркации, в результате которых решение (8) обменивается устойчивостью с другими решениями модели (4). Условия $\bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} < 1$ и $\bar{w}_{aa} < 1$ в параметрах модели (4) принимают вид:

$$\bar{w}_{aa} = \frac{r_{aa} \cdot \bar{x}}{\bar{x} + x_{aa}} \Rightarrow \frac{r_{aa}(b-1)}{b-1+bx_{aa}} < 1, \text{ при } b > 1 \text{ можно преобразовать: } r_{aa} < 1 + \frac{bx_{aa}}{b-1},$$

$$\text{или } b < \frac{r_{aa}-1}{r_{aa}-x_{aa}-1} \text{ при условии } r_{aa} > 1+x_{aa}: \bar{w}_{Aa} / \bar{w}_{aa} = \frac{r_{Aa}}{r_{aa}} \cdot \frac{b(1+x_{aa})-1}{b(1+x_{Aa})-1} > 1.$$

Аналогичное верно и для симметричного решения (9).

Перейдем к анализу устойчивости генетически полиморфной полутривиальной неподвижной точки (10), в которой якобиан модели (4) имеет вид:

$$J = \begin{vmatrix} W & 0 & 0 \\ 0 & Fp_p' & Fp_x' \\ Fx_y' & 0 & b \cdot (1 - \bar{x}) - b \cdot \bar{x} \end{vmatrix} \text{ или } J = \begin{vmatrix} W & 0 & 0 \\ 0 & Fp_p' & Fp_x' \\ Fx_y' & 0 & 2-b \end{vmatrix}.$$

Следовательно, характеристическое уравнение имеет вид:

$$(W - \lambda)(Fp_p' - \lambda)(2 - b - \lambda) = 0.$$

Не выписывая громоздкое выражение Fp_p' , можно сказать, что обмен устойчивостью с каким-либо из мономорфных равновесий происходит при нарушении условия $\bar{w}_{Aa} > \max(\bar{w}_{AA}, \bar{w}_{aa})$. При $\bar{w} > 1$ приобретает устойчивость нетривиальное равновесие.

Динамические режимы модели (4)

Более подробное представление о возникающих бифуркациях и виде областей устойчивости неподвижных точек модели (4), а также направлении эволюции позволяют получить карты динамических режимов. Карты построены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения

(4), по результатам последних 500 шагов определялся период колебаний траектории, и эта точка окрашивалась в заданный цвет согласно полученному периоду. Карты суммируют информацию о типе наблюдаемого режима динамики по численности и генетическому составу, т.е. является ли популяция хищника полиморфной или мономорфной и относительно какого аллеля.

На рис. 1 представлены режимы динамики сообщества «хищник – жертва» с ростом приспособленности особей хищника генотипа aa .

Рис. 1. Карты динамических режимов модели (4) при вариации значений приспособленностей разных генотипов хищника, дополненные траекториями.

Числа – длины наблюдаемых циклов. 0 – сообщество вырождается. IV – области недопустимых значений. С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика. Нижние индексы: 1 и 2 – популяция хищника мономорфна относительно аллеля a и A соответственно, 3 – популяция полиморфна. Верхний индекс 0 соответствует полутривиальным решениям, т.е. гибели хищника.

Отметим, что если константы полунасыщения всех генотипов хищника (x_{ij}) равны, то величина относительной приспособленности целиком определяется значением репродуктивного потенциала (r_{ij}). В случае пониженной приспособленности гетерозиготы $r_{Aa} < \min(r_{aa}, r_{AA})$ при $0 < r_{aa} < r_{AA}$ наблюдается движущий отбор, в ходе которого устанавливается мономорфизм по аллелям, обеспечивающим большую приспособленность (рис. 1 а, б, в). При $r_{ij} < 1$ популяция хищника вырождается и остается только популяция жертвы (рис.1 а, б). Дальнейший рост приспособленности гомозиготы aa ведет к возникновению «ловушки бистабильности», когда текущее соотношение генотипов в популяции хищника определяет аллель, который закрепится, и соответственно ход эволюции. Карты на рис. 1 а, б демонстрируют, что вариация генетического состава популяции хищника может изменить направление эволюции: при одних и тех же значениях популяционных параметров изме-

нение текущего соотношения генотипов в популяции хищника может привести устойчиво развивающееся сообщество к гибели хищника. В свою очередь, «успешность выживания» хищника в сообществе в ряде случаев зависит от скорости роста популяции жертвы (рис. 1 в, г). При повышенной приспособленности гетерозиготы ($r_{Aa} > \max(r_{aa}, r_{AA})$) с ростом приспособленности особей хищника генотипа aa в диапазоне $0 < r_{aa} < r_{Aa}$ наблюдается полиморфизм, который затем сменяется движущим отбором, в ходе которого устанавливается мономорфизм по аллелю a (рис. 1 г).

В целом анализ карт динамических режимов позволяет заключить, что в зависимости от значений параметров модели устойчивое равновесие может терять устойчивость как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и по сценарию Неймарка – Сакера. При высокой скорости роста популяции жертвы рост приспособленности особей хищника может стабилизировать двухлетний цикл, а затем раскачать квазипериодические колебания. Примеры траекторий, приведенные на рис. 1, демонстрируют нерегулярные колебания численности видов в сообществе при разных генетических составах популяции хищника.

Рис. 2. Карты динамических режимов модели (4), дополненные траекториями при значениях параметров в точках А, В, D, Е, F, G. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. 0 – сообщество вырождается. С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика. IV – области недопустимых значений.

Нижний индекс 1 – популяция хищника мономорфна относительно аллеля a , 2 – популяция хищника мономорфна относительно аллеля A , 3 – популяция полиморфна. Верхний индекс 0 соответствует полутривиальным решениям, т.е. гибели хищника.

Как видно, несмотря на колебания численности видов, которые вызваны процессами взаимодействия и авторегуляции, генетический состав хищ-

ника остается постоянным. Также следует отметить наличие параметрических областей, в которых модель (4) теряет содержательный смысл: могут возникать отрицательные численности (области, обозначенные IV).

Картина динамического поведения в параметрическом пространстве (r_{Aa}, b) идентична представленной на рис. 1. При $r_{Aa} < \max\{r_{aa}, r_{AA}\}$ реализуется движущий отбор, в результате которого закрепляется генотип с большей приспособленностью. С дальнейшим ростом приспособленности гетерозиготы популяция хищника становится полиморфной.

Как видно на рис. 2, при скорости роста популяции жертвы выше 3 и сравнительно невысокой приспособленности гетерозиготы хищника в сообществе «хищник – жертва» возникают противофазные колебания видов, в то время как при $b < 3$ и высоких r_{Aa} – синхронные колебания. Следует отметить, что рост значений параметра α , характеризующего среднюю плотность биомассы жертвы, потребляемую единицей плотности хищника, приводит к сужению области устойчивости нетривиального равновесия. Также при невысокой скорости роста популяции жертвы в сообществе становятся возможны квазипериодические колебания, подобные колебаниям в непрерывных системах. При равенстве всех констант полунасыщения генетический состав популяции хищника остается неизменным. Если же хотя бы одна из констант x_{ij} отличается от других, то возникают колебания генетического состава хищника, характер которых совпадает с динамикой сообщества (рис. 2). Следует отметить, что наличие колебаний можно увидеть только при увеличенном масштабе (рис. 2, точка F).

В случае «гладких» колебаний численностей видов сообщества наблюдается предшествование пиков жертвы пикам хищников (рис. 3). На наш взгляд, в контексте исследуемой задачи это связано с тем, что приспособленность хищников зависит от обилия жертвы и как результат возникает запаздывание между текущей численностью жертвы и скоростью роста популяции хищника. Отметим, что колебания генетического состава популяции хищника находятся в противофазе с колебаниями численности популяции жертвы и следуют за пиками численности популяции хищника (рис. 3). Колебания генетического состава возникают только при полиморфизме, т.е. при повышенной приспособленности гетерозиготы хищника, когда стационарное решение (13) теряет устойчивость либо по сценарию Неймарка – Сакера (рис. 2 в, г, рис. 3), либо через бифуркацию удвоения периода (рис. 2 в, г).

Рис. 3. Траектории модели (4) при $r_{AA}=0.95$, $r_{aa}=1.2$, $r_{Aa}=6.2$, $x_{AA}=x_{Aa}=0.1$, $x_{aa}=0.2$, $\alpha=0.3$, $b=1.25$, $x_0=0.8$, $y_0=0.1$, $p_0=0.1$.

В целом построенные карты динамических режимов позволяют заключить, что в модели возникают бистабильность и мультирежимность [5, 6, 9, 14]. Рис. 1 а, б демонстрирует бистабильность, когда начальное условие определяет какое, из двух мономорфных решений окажется притягивающим. Мультирежимность, заключающаяся в возможности смены наблюдаемого динамического режима в сообществе при изменении текущего соотношения численностей видов, легко увидеть на рис. 2 б–г по «вкраплениям», нарушающим целостность области притяжения 2-цикла. Увеличенный фрагмент карты рис. 2 г, демонстрирующий мультирежимность, приведен на рис 4.

Рис. 4. а) Карта динамических режимов модели (4) при $r_{AA}=0.95$, $r_{aa}=1.2$, $x_{AA}=x_{Aa}=0.1$, $x_{aa}=0.2$, $\alpha=0.3$, $x_0=0.8$, $y_0=0.1$, $p_0=0.1$; б, в) бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов.

Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла.

С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика.

Нижний индекс 3 – популяция хищника полиморфна.

IV соответствует области недопустимых значений.

Как видно, 2-цикл и режимы, возникшие в результате потери его устойчивости как по сценарию Неймарка – Сакера, так и через каскад бифуркаций удвоения периода, сосуществуют с 3-циклом и режимами, возникшими при его бифуркации по сценарию удвоения периода. Так, фазовое пространство модели между собой могут делить 2- и 3-циклы, 2 и 6-циклы (рис. 4 б); квазипериодическая и хаотическая динамика (рис. 4 в); кроме то-

го, 3-цикл перекрывает язык Арнольда, соответствующий колебаниям с периодом 10. Следует отметить, что квазипериодическая динамика возникает в результате потери устойчивости 2-цикла по сценарию Неймарка –Сакера, и, следовательно, вокруг каждого элемента цикла рождается инвариантная кривая (рис. 4 в). В целом же можно заключить, что вариация численностей видов или же генетического состава хищника может привести к смене динамического режима в сообществе.

Заключение

В работе предложена эколого-генетическая модель сообщества «хищник – жертва», в которой приспособленность хищника определяется генетически одним диаллельным локусом. Предполагается, что различные генотипы хищника, отличаясь по репродуктивному потенциалу, неодинаково приспособлены к ограничению по пищевым ресурсам, т.е. приспособленности не являются постоянными, а функционально зависят от численности жертвы. При моделировании воспроизводится ситуация, характерная для природного сообщества «песец – мышевидные грызуны», в котором грызуны, являясь основной пищей для континентальных популяций песцов и обладая циклической динамикой численности, значительно влияют на репродуктивный уровень хищника. Причем эта важнейшая характеристика жизненного цикла песца определяется одним диаллельным локусом с рецессивным типом наследования малого размера помета [16].

Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели. Показано, что потеря устойчивости неподвижных точек может происходить как по сценарию Неймарка – Сакера, так и через каскад бифуркаций удвоения периода. Следовательно, в зависимости от значений параметров модели могут реализовываться периодические, квазипериодические или хаотические колебания. В модели возникает мультистабильность, следовательно, начальные условия определяют, какой из сосуществующих аттракторов окажется притягивающим. Таким образом, изменения численности жертвы в сообществе, ведущие к изменениям в популяции хищника, могут привести к смене наблюдаемого динамического режима в сообществе.

Показано, что направление эволюции популяции, как и в классической модели отбора по одному локусу с постоянными приспособленностями генотипов, в большей степени определяется взаимным расположением приспособленностей генотипов хищника, при этом характер динамики определяется уже набором параметров, характеризующих репродуктивные способности жертвы и хищника, а также характеристиками межвидового взаимо-

действия. Иначе говоря, при повышенной приспособленности гетерозиготы устанавливается полиморфизм, при промежуточном под действием направленного отбора происходит планомерное вытеснение неоптимального генотипа, а в случае пониженной приспособленности гетерозиготы наблюдается бистабильность двух мономорфных равновесий, в каждом из которых может оказаться популяция хищника, в зависимости от начальных условий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985.
2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 2004.
3. *Ризниченко Г. Ю., Рубин А.Б.* Биофизическая динамика продукционных процессов. – М.-Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, 2004.
4. *Barraquand F., Louca S., Abbott K.C. et.al.* Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles // *Ecology letters*. – 2017. – Vol. 20, № 8. – P. 1074-1092.
5. *Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л. и др.* Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // *Компьютерные исследования и моделирование*. – 2019. – Т. 11, № 1. – С. 119-151.
6. *Stenseth N.C., Gustafsson T.O., Hansson L., Ugland K.I.* On the evolution of reproductive rates in microtine rodents // *Ecology*. – 1985. – Vol. 66. – P. 1795-1808.
7. *Abrams P.A., Matsuda H.* Prey adaptation as a cause of predator-prey cycles // *Evolution*. – 1997. – V. 51, № 6. – P. 1742-1750.
8. *Neverova G.P., Zhdanova O.L., Ghosh Bapan, Frisman E.Ya.* Dynamics of a discrete-time stage-structured predator-prey system with Holling type II response function // *Nonlinear dynamics*. – 2019. – Vol. 98, № 1. – P. 427-446. DOI:10.1007/s11071-019-05202-3.
9. *Cortez M.H., Weitz J.S.* Coevolution can reverse predator-prey cycles // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2014. – V. 111, № 20. – P. 7486-7491.
10. *Hiltunen T., Hairston N.G., Hooker G. et al.* A newly discovered role of evolution in previously published consumer–resource dynamics // *Ecol. Lett.* – 2014. – Vol. 17. – P. 915-923.
11. *Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*) // *Компьютерные исследования и моделирование*. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 213–228.
12. *Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Математическое моделирование отбора по ограниченному полем признаку: к вопросу о существовании полиморфизма по размеру помета в естественных популяциях песцов // *Генетика*. – 2021. – Т. 57, № 2. – С. 229-240. DOI: 10.31857/S0016675821020156.
13. *Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Неверова Г.П.* Эколого-генетические модели в популяционной биофизике // *Биофизика*. – 2020. – Vol. 65, № 5. – P. 949-966. DOI: 10.31857/S0006302920050130.

14. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. Бифуркации отображений. – Саратов: ООО «Издательский центр Наука», 2012.
15. Axenovich T.I., Zorkoltseva I.V., Akberdin I.R. et al. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) // Heredity. – 2007. – Vol. 98. – P. 99-105.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Чье Ен Уном.

E-mail:

Жданова Оксана Леонидовна – axanka@iacr.dvo.ru;

Неверова Галина Петровна – galina.nev@gmail.com;

Фрисман Ефим Яковлевич – frisman@mail.ru.