
Эволюционный подход к имитационному моделированию популяций

Меншуткин В.В.

Санкт-Петербургский экономико-математический институт РАН
e-mail: vvm@emi.nw.ru

Классический подход к моделированию популяций заключается в применении дифференциальных уравнений мальтузианского типа. Другой подход (individual-based) предусматривает моделирование каждой особи популяции в виде объекта, которому свойственны события рождения и смерти. В данном сообщении рассматриваются примеры моделей, в которых каждая особь способна нести генетическую информацию и передавать ее потомству. Показано, что свойства моделей с учетом разнообразия свойств особей и их передач по наследству, могут существенно отличаться от свойств традиционных моделей тех же популяций. Особенно это существенно для эксплуатируемых популяций.

Прототипом для первой модели послужили пресноводные копеподы, а более конкретно *Diaptomus gracilis*, биология которого относительно не сложна и хорошо изучена в различных условиях, причем имеется опыт моделирования популяции этого рачка [1]. Предполагается, что особь копеподы наделена следующими свойствами: полом, длиной тела, формой тела, развитием плавательного аппарата - антенн, развитием фильтрационного аппарата, количеством яиц в кладке у самки, массой откладываемого яйца и устройством копуляционного аппарата.

Указанные выше свойства особи кодируются в геноме, который полагается состоящим из 12 локусов с диплоидным набором двухалельных генов.

Жизнеспособность или приспособленность особи определяется не только свойствами самой особи, но и внешними воздействиями, которые в данной модели представлены температурой воды, количеством растительного корма в виде клеток фитопланктона, количеством животного корма в виде планктонных коловраток и действием со стороны хищников - рыб-планктофагов.

Численность особей в популяции диктовалась исключительно техническими возможностями применяемого компьютера и могла достигать 10000 особей.

В рамках одного поколения производился просмотр всех особей и, если была обнаружена самка, то на основании предположения о панмиксии происходил выбор ее брачного партнера с использованием процедуры случайного выбора.

После определения брачного партнера происходит формирование геномов потомков исходя из геномов родительской пары. Для этого, согласно закону Менделя, имитируется расхождение хромосом и равновероятное копирование по одному генному набору от каждого родителя в геном новой особи.

Мутации в генофонде популяции копепод имитируются в модели при помощи равновероятного случайного поиска мутирующего гена с последующей заменой его состояния на противоположное.

Для имитации в модели процесса естественного отбора вычисляются приспособленности для каждой особи. Те особи, у которых значение приспособленности оказываются ниже критического значения, считаются погибшими и выбывают из состава популяции. Жесткость или интенсивность отбора регулируется коэффициентом отбора.

При помощи этой модели был продемонстрирован процесс симпатрического видообразования, приспособления популяции к усиливающемуся прессу хищников и другие эффекты, которые нельзя получить при помощи модели традиционного типа.

Другой пример применения описанного подхода к моделированию популяций связан промысел ставриды *Trachurus trachurus* у западных берегов Африки, который привел к резкому омолаживанию нерестового стада и сокращению продолжительности жизни особей [2]. Принципиальное устройство модели популяции ставриды такое же, как у популяции диаптомусов.

Начальное состояние популяции при всех компьютерных экспериментах задавалось случайным, как в отношении состава генофонда, так и в отношении возрастного состава популяции, однако соотношение полов выдерживалось в отношении 1:1. Через 200-300 лет после начального состояния популяция выходила на стационарный режим, который характеризовался во всех случаях колебаниями возрастного и генетического состава популяции. Переходные режимы, ввиду их фантастического разнообразия, не рассматривались. Статистической обработке подвергались только стационарные режимы функционирования модели. Экспериментально было найдено, что 20 реализаций случайного процесса работы модели достаточно для надежной оценки средних значений распределения числа особей по фенотипам скорости полового созревания.

Если облов производится мелкочейстым тралом и из популяции изымаются особи возрасте 3+ и старше, то в популяции остаются только рано нерестующие особи. По мере увеличения ячеи орудий лова генетический состав популяции ставриды становится более равномерным и приближается к естественному распределению, характерному для не облавливаемой популяции.

Изменение интенсивности промысла при постоянной его селективности действует на изменение генетического состава облавливаемой популяции подобно изменению селективности, только в более мягкой форме. Увеличение промыслового изъятия рыб старших возрастных групп приводит к доминированию в популяции особей способных нереститься в более раннем возрасте.

Генетическое разнообразие популяции ставриды подсчитывалось по формуле Шеннона. По мере увеличения ячеи орудий отцеживающего лова разнообразие популяции в стационарном режиме ее существования увеличивается. Увеличение интенсивности промысла при постоянной его селективности, наоборот, приводит к сокращению разнообразия генетического состава по-

пуляции. Характерно, что область максимума вылова совпадает с областью минимальной варибельности разнообразия популяции.

Полученные при исследовании модели промысла ставриды результаты не противоречат классической теории рыболовства, а являются ее дальнейшим развитием. Если сделать в предложенной модели скорость полового созревания независимой от генотипа особи, а задавать ее с помощью датчика случайных чисел с постоянным законом распределения (такой компьютерный эксперимент действительно проводился), то модель повторяет результаты, которые могут быть получены при использовании уравнений динамики численности и темпа роста для всей популяции. Эти результаты существенно отличаются от полученных при учете изменения генетической структуры популяции. Особенно велико различие при высокой интенсивности и селективности промысла, где классическая теория предсказывает катастрофический перелов, а модель с учетом изменения генетической структуры стада, только перестройку генофонда популяции. С другой стороны, классическая теория никак не учитывает абсолютные размеры облавливаемой популяции, и сходные результаты получаются только для больших популяций и при умеренном промысле. Для малых популяций классическая теория дает неоправданно оптимистические рекомендации. Это же относится и ко времени восстановления популяции после прекращения или существенного ослабления интенсивного промысла. По классической теории время такого восстановления соизмеримо с продолжительностью жизненного цикла рыбы. При использовании модели с учетом изменений генетического состава популяции время восстановления первоначального состояния растягивается на десятилетия (в данном конкретном случае со ставридой), причем не исключается вероятность необратимых изменений. Сходные, но более сложные результаты были получены при исследовании модели тихоокеанского лосося [3].

При всей заманчивости метода индивидуального подхода к моделированию популяций промысловых рыб, его основным недостатком следует считать большую неопределенность в описании механизма наследования и генетической обусловленности экологических характеристик особей. Прямые экспериментальные данные в этой области являются редким исключением, и приходится довольствоваться косвенными соображениями.

Литература

1. Казанцева Т.И., Смирнова Т.С. *Зоопланктон центральной части Ладожского озера (имитационная модель)*, Изд. ИЭФИБ, 1996.
2. Меншуткин В.В. *Модель облавливаемого стада рыбы с учетом изменения генетической структуры популяции*, Вопросы ихтиологии **41(5)** (2001), 665–669.
3. Меншуткин В.В. *Моделирование популяции нерки (*Oncorhynchus nerka*) озера Дальнего (Камчатка) с применением индивидуально-ориентированного метода*, Биология моря **29 (3)** (2003), 217–221.