

УДК 575,8:574

ПРОЦЕССЫ КОЭВОЛЮЦИИ В СИСТЕМЕ «ХИЩНИК–ЖЕРТВА». ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

© 2014 г. Ю.С. Букин^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия;

² Национальный исследовательский Иркутский государственный технический университет, Иркутск, Россия,
e-mail: bukinyura@mail.ru

Поступила в редакцию 10 июля 2013 г. Принята к публикации 12 августа 2013 г.

В большинстве природных популяций кроме внутривидовой конкуренции за ресурсы среды существует определенное воздействие хищника. Характер и интенсивность взаимодействия жертв с хищниками могут влиять на ход конкурентного или симпатрического видообразования среди жертв и на процессы коэволюции или совместного видообразования. Математические методы позволяют разработать модели, достаточно точно описывающие все аспекты внутривидового и межвидового взаимодействия. В данной работе с помощью математического моделирования было исследовано влияние интенсивности межвидового взаимодействия на процесс конкурентного или симпатрического видообразования у жертв. Под интенсивностью взаимодействия понимается средняя доля жертв, уничтожаемых хищниками в единицу времени: чем больше средняя доля, тем больше интенсивность взаимодействия. В математических моделях интенсивность взаимодействия определяется значениями многих параметров. Изменение значения этих параметров будет влиять на интенсивность взаимодействия.

В ходе проведения исследований было установлено, что при достаточно большой интенсивности взаимодействия у жертв происходит значительное замедление процесса конкурентного видообразования. Жертвы в этой ситуации стремятся избежать влияния хищника, меняя свои адаптивные признаки. Другим важным результатом было то, что видообразование хищников происходит вслед за видообразованием у жертв тогда, когда вероятность мутационного изменения адаптивных признаков у хищников больше, чем у жертв.

Ключевые слова: видообразование, жертва, хищник, межвидовое взаимодействие, динамика популяций, математическое моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

В природных экосистемах достаточно распространено взаимодействие организмов по типу «хищник–жертва». С некоторыми допущениями к взаимодействию «хищник–жертва» близки отношения типа «паразит–хозяин». Современная биологическая наука накопила большое количество информации о процессах коэволюции хищников и жертв в естественных условиях (Abrams, 2000). Некоторые работы (Emerson, Kolm, 2005) показывают, что чем больше видов образовалось в экосистеме, тем

быстрее в ней будут появляться новые виды в силу стимулирующей роли к видообразованию межвидового взаимодействия. Это обстоятельство дополнительно привлекает интерес к исследованию процессов коэволюции.

Особую ценность при исследовании закономерностей процессов видообразования в подобных сообществах представляют молекулярно-генетические данные. С их помощью можно определить время дивергенции от общего предка хищников, жертв, паразитов и хозяев в тесно связанных сообществах. Если дивергентная эволюция хищников на виды про-

исходила вслед за видообразованием у жертв, то это четко будет прослеживаться при сравнении филогенетических деревьев, построенных на основе нуклеотидных замен. Доказательством процесса коэволюции хищников и жертв будет близость датировок филогенетических событий на их молекулярных деревьях.

Существует много примеров, когда данные молекулярной генетики указывают на четкую связь между эволюционными событиями у жертв и хищников, хозяев и паразитов (Simms, 1996; Sasaki, 2000), что подтверждает реальность коэволюции. Один из интереснейших примеров коэволюции в системе «хищник–жертва» описан в работе Forbes с соавт. (2009). Ученые установили, что мухи вида *Rhagoletis pomonella*, личинки которой живут в плодах боярышника, в течение короткого времени стали родоначальником нового вида, личинки которого стали вредителем яблони. Это стало стимулом видообразования у наездников, паразитирующих на этих мухах. Новые виды наездников строго привязаны к своему виду мух, являющихся вредителями либо боярышника, либо яблони.

Вместе с тем ряд исследований показывает, что хищники или паразиты могут выбирать только одну из вновь образующихся линий жертв (Barker *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2004).

Известны случаи, когда моменты появления жертвы и хищника (паразитов и хозяев) сильно разнесены по времени, что также указывает на отсутствие коэволюции. В озере Байкал, например, обитают пресноводные губки и паразитирующие на них амфиподы (ракообразные), по молекулярно-генетическим данным паразитический вид амфипод образовался гораздо раньше байкальских губок (Sherbakov *et al.*, 1998; Macdonald *et al.*, 2005; Meixner *et al.*, 2007). Довольно странным обстоятельством является и то, что, несмотря на все богатство видовой разнообразия Байкала, на сегодняшний день нет ни одного описанного примера строгой совместной коэволюции видов, взаимодействующих по принципу «хищник–жертва».

Практически все, что происходит в природных сообществах, можно исследовать с помощью теоретических математических и компьютерных моделей. Для описания закономерностей изменения численности популяции при взаимодействии «хищник–жертва» разра-

ботано множество математических подходов, в том числе и обобщенная модель Колмогорова (Колмогоров, 1972; Свирежев, Логофет, 1978). На основе этих исследований ряд авторов предлагает математические и компьютерные модели для описания процессов эволюции и коэволюции организмов при подобном типе взаимодействия (Takasu *et al.*, 1993; Dieckmann, Law, 1996; Takasu, 1998, 2003; Doebeli, Dieckmann, 2000).

Одной из самых простых моделей эволюции является модель симпатрического видообразования (Dieckmann, Doebeli, 1999; Dieckmann *et al.*, 2004). Видообразование в этой модели происходит вследствие конкуренции за ресурсы среды и приводит в дальнейшем к перераспределению экологических ниш. При исследовании данной модели было установлено, что скорость видообразования во многом зависит от вероятности мутации, приводящей к изменению адаптивных признаков. В более поздней работе эти же авторы предлагают усложненную модель, в которой на популяцию организмов, эволюционирующую по способу симпатрического видообразования, влияет хищник (Doebeli, Dieckmann, 2000). Основываясь на результатах этих работ и на собственных исследованиях (Semovski *et al.*, 2003; Семовский и др., 2004), мы предлагаем новую модель видообразования в популяциях организмов, взаимодействующих по типу «хищник–жертва».

Основной проблемой, которая решалась в ходе моделирования, было определение параметров системы, при которых возможен процесс коэволюции хищника и жертвы. Исследовался вопрос, от чего зависит возможность дивергенции у хищников вслед за видообразованием у жертвы. Кроме того, исследовалось влияние интенсивности взаимодействия (средней доли организмов популяции жертв, уничтожаемых хищниками в единицу времени) на видообразование в популяции жертвы.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

В соответствии с идеями, предложенными в работах Дюбели, Дикмана и Семовского (Doebeli, Dieckmann, 2000; Semovski *et al.*, 2003; Семовский и др., 2004), рассмотрим две популяции организмов: хищника и жертвы. Каждый организм, как в популяции хищников,

так и у жертв, обладает некоторым полигенным, непрерывным признаком: x – значение признака жертв, y – значение признака хищников. Если в процессе размножения встречаются самка и самец из популяции жертв со значениями признака x_1 и x_2 соответственно, то признак потомка x_p определяется как среднее арифметическое признаков родителей $x_p = (x_1 + x_2) / 2$ (Гинзбург, 1984). Аналогично определяется признак потомка хищников $y_p = (y_1 + y_2) / 2$. Признак организмов из популяции жертв определяет адаптацию к условиям окружающей среды и способность уйти от преследования хищником. Признак организмов из популяции хищников определяет способность употреблять в пищу жертв с определенным значением x . В качестве примеров таких признаков могут быть размер тела у жертв и размер пасти у хищников. При наследовании признака от родителей у потомка может произойти «мутация» – изменение состояния признака потомка с некоторой вероятностью P_1 для жертв и P_2 для хищников. Значение нового состояния признака после мутации для жертв x'_p определяется гауссовым распределением со средним значением x_p и откло-

нением σ_m . Параметр σ_m определяет мутационный размах изменения признака. У хищников мутационное изменение значения признака происходит аналогично таковому у жертв с тем же значением параметра σ_m . При размножении у хищников и у жертв самки с самцами образуют репродуктивные пары, каждая самка выбирает себе самца с вероятностью $1 - \sqrt{(x_1 - x_2)^2} / M$, где x_1 и x_2 – значения признаков самца и самки. Параметр M определяет признаковую изоляцию между организмами. Если признаки самки и самца отличаются больше, чем на M , то пару они образовать не могут. Значение M в модели для хищников и для жертв одинаково. Следует заметить, что по биологическому смыслу значение параметра M должно быть значительно больше $3\sigma_m$, иначе одно мутационное событие может сразу приводить к появлению репродуктивно изолированных особей. Пол потомка определяется случайным образом.

Обозначим $N_1(x, t)$ в модели общее число жертв с признаком x в момент времени t , $N_2(y, t)$ – число хищников. Общая система уравнений динамики популяций будет выглядеть следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1(x, t)}{dt} &= \alpha N_1(x, t) \left(1 - \frac{\int_{x_{\min}}^{x_{\max}} C(x - x') N_1(x') dx'}{K(x)} \right) - p \beta_1 N_1(x, t) \int_{y_{\min}}^{y_{\max}} C'(x - y) N_2(y) dy \\ \frac{dN_2(y, t)}{dt} &= -d N_2(y, t) + p \beta_2 N_2(y, t) \int_{x_{\min}}^{x_{\max}} C'(y - x) N_1(x) dx, \end{aligned} \quad (1)$$

где α – плодовитость жертв, $K(x)$ – емкость среды (распределение ресурсов), $C(x - x')$ – функция, определяющая интенсивность конкуренции организмов в популяции жертв с различными значениями признаков за ресурс. Параметр β_1 определяет интенсивность влияния популяции хищников на популяцию жертв. Параметр d есть коэффициент смертности для хищников. Параметр β_2 определяет интенсивность притока питательного вещества от жертв к хищникам. Функция $C'(y - x)$ определяет возможность для хищников со значением признака y употребить жертв со значениями признака x . Параметр p определяет интенсивность межвидового взаимодействия; изменение данного параметра пропорционально меняет воздействие хищников на популяцию жертв. Увеличение параметра p

приводит к общему увеличению числа жертв, выедаемых хищником за единицу времени, и к увеличению плодовитости хищников, что в итоге и является увеличением интенсивности взаимодействия рассматриваемых популяций. В дальнейшем в модели изменение интенсивности взаимодействия определялось варьированием значения параметра p .

Явный вид функции $K(x)$ в модели будет следующим: $K(x) = K_0 \frac{1}{\sigma_k \sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(x - \bar{x})^2}{2\sigma_k^2}\right]$, т. е. ресурсы среды распределены по нормальному закону с параметрами \bar{x} и σ_k , при этом \bar{x} будет наиболее оптимальным значением признака для жертв (жертвам с таким признаком доступно больше всего ресурсов). Параметр K_0 определяет максимальное количество жертв в модели.

Функция $C(x - x')$ имеет следующий вид:

$$C(x - x') = \frac{1}{\sigma_c \sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(x - x')^2}{2\sigma_c^2}\right].$$

Значение функции $C(x - x')$ уменьшается при увеличении модуля разности между значениями признаков взаимодействующих особей. Из этого следует, что чем дальше отстоят друг от друга жертвы на оси признака, тем меньше они конкурируют. Параметр σ_c показывает то, как быстро убывает конкуренция по мере увеличения разности между x и x' . Увеличение σ_c приводит к уменьшению локальной конкуренции и увеличению интенсивности конкуренции с особями, далекими по значению признака.

Функция $C'(x - y)$ в модели имеет следующий вид: $C'(x - y) = \frac{1}{\sigma_p \sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(x - y)^2}{2\sigma_p^2}\right]$.

Значение данной функции уменьшается при увеличении разности по модулю между x и y : чем больше данная разность, тем меньше возможности у хищника с признаком y употребить жертву с признаком x . Параметр σ_p определяет то, как быстро у хищника с признаком y убывает возможность употреблять жертву с признаком x по мере увеличения модуля разности между x и y .

В уравнении (1) интеграл $\int_{x_{\min}}^{x_{\max}} C(x - x') N_1(x') dx'$ определяет попарное взаимодействие (конкуренцию за ресурс) между всеми жертвами, интеграл $\int_{y_{\min}}^{y_{\max}} C'(x - y) N_2(y) dy$ определяет возможность для жертв с признаком x быть съеденными всеми хищниками и хищником с признаком y , интеграл $\int_{x_{\min}}^{x_{\max}} C'(y - x) N_1(x) dx$ определяет возможность для хищников с признаком y употребить какую-либо из жертв с признаком x .

Под видообразованием в модели понимается процесс формирования групп особей, репродуктивно изолированных от других групп особей в пространстве полигенного признака (x для жертв и y для хищников). Под видами в модели как раз и будут подразумеваться такие группы особей.

Описание метода, с помощью которого производилось численное исследование (решение) интегро-дифференциального уравнения (1) модели, дано в Приложении.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Перед началом расчета в модели задавались следующие начальные условия: исходный средний признак для жертвы $x_0 = 0,03$, исходный средний признак для хищника $y_0 = 0,045$, начальная вариабельность признаков жертв $\Delta x = 0,006$, начальная вариабельность признака хищников $\Delta y = 0,006$. Стартуя с данных начальных условий, мы проводили численные эксперименты, варьируя значения параметров модели, с целью определения характера эволюционного процесса.

В первую очередь мы оценили, как интенсивность взаимодействия «хищник–жертва» влияет на конкурентное симпатрическое видообразование у жертв. Для этого в модели варьировалось значение параметра p в пределах от 0,1 до 1,1 с шагом в 0,1, все остальные параметры были фиксированы, а именно: $P_1 = P_2 = 0,01$, $\sigma_m = 0,003$, $M = 0,06$, $\alpha = 0,6$, $\beta_1 = 0,00077$, $\beta_2 = 0,0015$, $d = 0,25$, $K_0 = 1500$, $\bar{x} = 0,3$, $\sigma_k = 0,01$, $\sigma_c = 0,01$, $\sigma_p = 0,01$. Параметры были выбраны таким образом, чтобы в отсутствие хищника у жертв с течением времени начиналась устойчивая дивергенция на виды из-за конкуренции за ресурсы среды (диверсификация экологических ниш). В процессе численного моделирования мы оценивали время, прошедшее от начала эксперимента до наступления видообразования у жертв. С каждым из значений параметра p проводилось несколько численных экспериментов, затем последовательность эволюционных событий в модели визуализировалась в виде деревьев эволюции адаптивного признака. В результате выяснилось, что при увеличении интенсивности взаимодействия (увеличения параметра p) процесс видообразования у жертв замедлялся, при этом в среднем увеличивалось время, необходимое для появления двух дочерних видов из одного начального. При $p = 1,1$ видообразование у жертв вообще прекращалось. Деревья эволюции признака жертв и хищников при различной интенсивности взаимодействия представлены на рис. 1. В итоге увеличение интенсивности взаимодействия приводит к тому, что жертвы, меняя свои признаки, в первую очередь, вынуждены приспосабливаться к влиянию хищника, т. е. признак в популяции жертв изменяется в

попытке избежать давления хищника. Признак хищника, в свою очередь, под воздействием отбора стремится к такому значению, которое позволяет наиболее интенсивно поедать жертву. При $p = 1,1$ наблюдалось колебание признака жертв в районе наиболее оптимального признака $\bar{x} = 0,3$; признак хищников также колебался вслед за признаком жертв (см. рис. 1). Подобное изменение признака у жертв в этом случае возникает из-за того, что, стремясь уйти от влияния хищника, жертвы попадают в зону с низким количеством ресурсов среды, т. е. маленьким значением $K(x)$. При этом на жертв начинает

преимущественно действовать направленный отбор, который приближает их признаки к \bar{x} , что и вызывает наблюдаемые колебания. При данных значениях параметров у хищников не происходит видовая дивергенция вслед за жертвой. Хищники выбирали только одну из вновь образовавшихся групп жертв.

В предыдущих исследованиях (Dieckmann, Doebeli, 1999; Doebeli, Dieckmann, 2000; Dieckmann *et al.*, 2004) было установлено, что скорость процесса конкурентного видообразования зависит от вероятности мутации. Чем больше вероятность мутации, тем быстрее происхо-

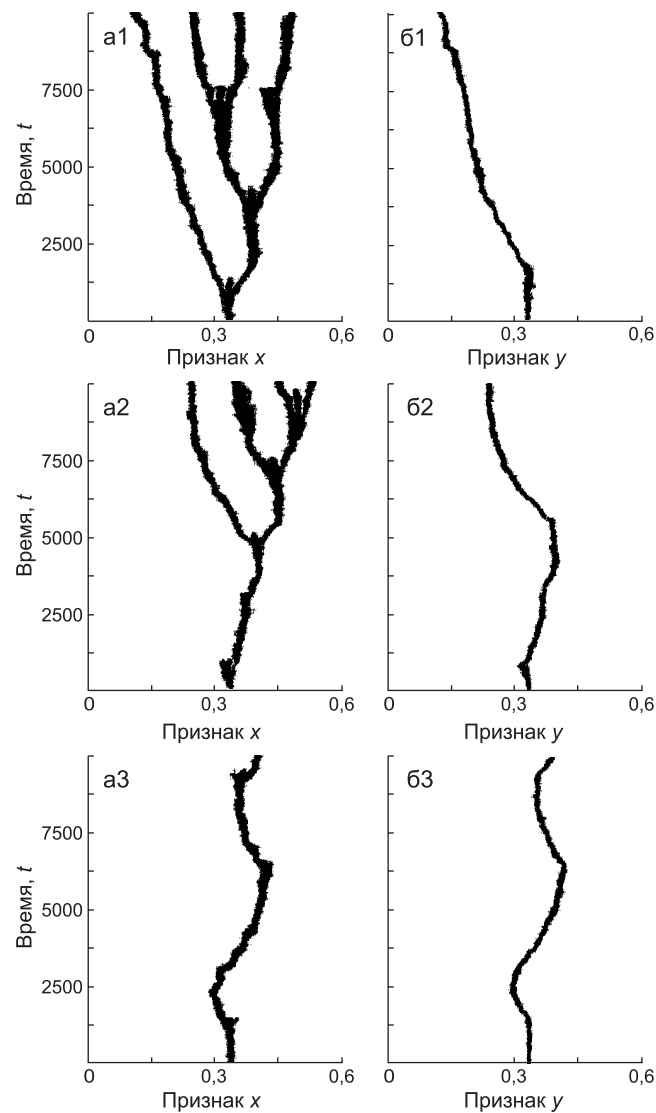


Рис. 1. Деревья эволюции во времени адаптивного признака жертв (а1, а2, а3) и хищников (б1, б2, б3) при различных значениях параметра p – интенсивности взаимодействия: а1 и б1 $p = 0,1$, а2 и б2 $p = 0,5$, а3 и б3 $p = 1,1$. Увеличение параметра p тормозит процесс конкурентного видообразования у жертв.

дит процесс конкурентного симпатрического видообразования. В следующем численном эксперименте мы оценили совместное влияние параметров интенсивности взаимодействия (p) и вероятности мутации у жертвы (P_1). Значение параметра p варьировалось от 0,1 до 1 с шагом в 0,1, при каждом p вероятность мутации P_1 варьировалась от 0,01 до 0,02 с шагом 0,001. С каждым из указанных значений параметров проводилось 30 независимых испытаний и оценивалось среднее время с момента начала эксперимента до наступления видообразования у жертв. Двумерный график зависимости среднего времени до наступления видообразования от вероятности мутации и интенсивности взаимодействия приведен на рис. 2. Результаты моделирования показали, что увеличение вероятности мутации P_1 сокращает время до наступления видообразования у жертв при всех исследованных значениях p . Таким образом, более высокие значения вероятностей мутации у жертв нивелируют воздействие хищников на процесс конкурентного симпатрического видообразования у жертв.

Далее мы попытались выяснить, возможен ли в нашей модели процесс коэволюции, т. е. видообразование у хищников вслед за видообразованием у жертв. Анализ поведения модели при различных значениях параметров показал, что хищник начинает дивергировать вслед за жертвой, только если значение вероятности мутации у хищников было больше, чем у жертв ($P_2 > P_1$). Результаты этих расчетов представлены на рис. 3.

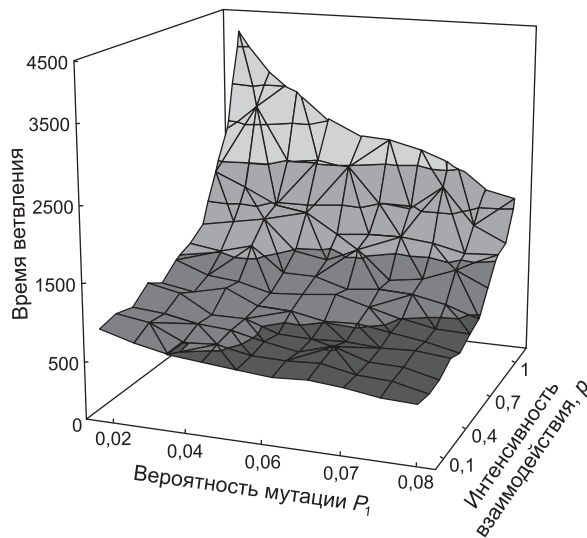


Рис. 2. Зависимость времени до начала эволюционного ветвления у жертв от интенсивности взаимодействия p и вероятности мутационного изменения признака у жертв P_1 .

Итак, как показывает наша модель, влияние хищника на жертву может изменять динамику процессов видообразования. Хищник при достаточно сильном воздействии на жертву вынуждает их приспосабливаться к его влиянию, а не к конкурентному перераспределению экологических ниш. Сам же хищник может дивергировать вслед за жертвами, только если скорость эволюции адаптивных признаков у хищников выше, чем у жертв. Результаты моделирования показывают, что в зависимости

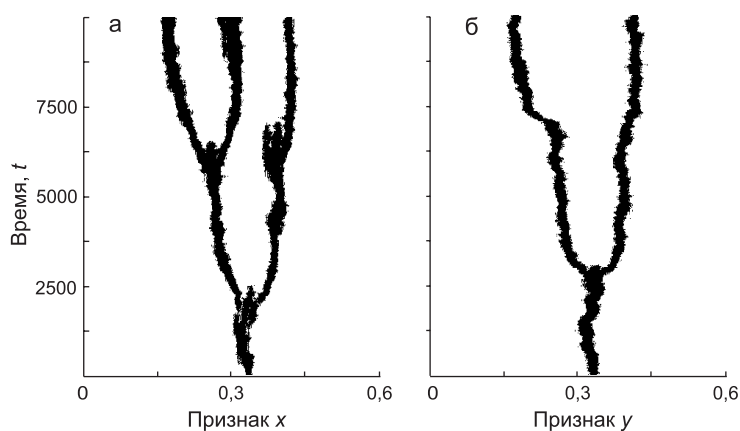


Рис. 3. Коэволюционное видообразование в популяции хищников вслед за жертвами.

а и б – деревья эволюции во времени адаптивного признака жертв и хищников соответственно. Вероятность мутационного изменения признака у хищников P_2 больше, чем у жертв P_1 ($P_2 > P_1$).

от значений параметров возможны различные сценарии развития эволюционных событий.

Авторы статьи выражают благодарность Д.Ю. Щербакову, И.Б. Мезандронцеву, А.В. Натягановой (Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск) и У. Дикману (Международный институт прикладного системного анализа, Лаксимбург, Австрия) за ценные замечания и обсуждения результатов работы.

Работа выполнена при поддержке темы бюджетного финансирования VI.61.1.3.

ЛИТЕРАТУРА

- Гинзбург Э.Х. Описание наследования количественных признаков. Н.: Наука, 1984. 250 с.
- Загускин В.Л. Справочник по численным методам решения уравнений. М.: ФИЗМАТГИЗ, 1960. 216 с.
- Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей популяций // Проблемы кибернетики. 1972. Вып. 25. М.: Наука, 1972. С. 100–106.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Семовский С.В., Букин Ю.С., Щербаков Д.Ю. Модели симпатрического видообразования в изменяющихся условиях среды // Сиб. экол. журнал. 2004. Т. 5. С. 621–627.
- Abrams P.A. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2000. V. 31. P. 79–105.
- Barker S.C., Whiting M., Johnson K.P., Murrell A. Phylogeny of the lice (Insecta, Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA // *Zool. Scripta.* 2003. V. 32. No. 5. P. 407–414.
- Bukin Ju.S., Pudovkina T.A., Sherbakov D.Ju., Sitnikova T.Ya. Genetic flows in a structured one-dimensional population: Simulation and real data on Baikalian Polychaetes M. Godlewskii // *In silico Biol.* 2007. V. 7. No. 3. P. 277–284.
- Dieckmann U., Doebeli M. On the origin of species by sympatric speciation // *Nature.* 1999. V. 400. P. 354–357.
- Dieckmann U., Doebeli M., Johan A., Metz J., Tautz D. Adaptive Speciation. Cambridge Univ. Press, 2004. 446 p.
- Dieckmann U., Law R. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes // *Math. Biol.* 1996. V. 34. P. 579–612.
- Doebeli M., Dieckmann U. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 77–101.
- Emerson B.C., Kolm N. Species diversity can drive speciation // *Nature.* 2005. V. 434. P. 1015–1017.
- Forbes A.A., Powell T.H.Q., Stelinski L.L., Smith J.J., Feder L.J. Sequential sympatric speciation across trophic levels // *Science.* 2009. V. 323. No. 5915. P. 776–779.
- Macdonald K.S., Yampolsky L., Emmett Duffy J. Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal // *Mol. Phylogenet. Evolut.* 2005. V. 35. P. 323–343.
- Meixner M.J., Carsten Luter C., Eckert C. *et al.* Phylogenetic analysis of freshwater sponges provide evidence for endemism and radiation in ancient lakes // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. V. 45. P. 875–886.
- Sasaki A. Host-parasite coevolution in a multilocus gene-for-gene system // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. Ser.* 2000. V. 267. P. 2183–2188.
- Semovski S.V., Bukin Y.S., Sherbakov D.Y. Speciation and neutral molecular evolution in one-dimensional closed population // *Intern. J. Modern Physics.* 2003. V. 14. P. 973–983.
- Sherbakov D.Y., Kamaltynov R.M., Ogarkov O.B., Verheyen E. Patterns of evolutionary change in Baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 1998. V. 10. P. 160–167.
- Simms E.L. The evolutionary genetics of plant-pathogen systems // *Bioscience.* 1996. V. 46. P. 136–143.
- Smith V.S., Page R.D.M., Johnson K.P. Data incongruence and the problem of avian louse phylogeny // *Zool. Scripta.* 2004. V. 33. No. 3. P. 239–259.
- Takasu F. Modelling the arms race in avian brood parasitism // *Evol. Ecol.* 1998. V. 12. P. 969–987.
- Takasu F. Co-evolutionary dynamics of egg appearance in avian brood parasitism // *Evol. Ecol. Res.* 2003. V. 5. P. 345–362.
- Takasu F., Kawasaki K., Nakamura H. *et al.* Modeling the population dynamics of a cuckoo-host association and the evolution of host defenses // *Am. Nat.* 1993. V. 142. P. 819–839.

Приложение

Для исследования описанной модели использовалась индивидуально ориентированная схема с Эйлеровым приближением (Загускин, 1960) и дискретным значением численности организмов, что позволило от интегрирования в левой части уравнения (1) перейти к суммированию.

На основе этих предположений был разработан компьютерный алгоритм, состоящий из нескольких частей, аналогичный алгоритму, предложенному в работах (Semovski *et al.*, 2003; Семовский и др., 2004; Bukin *et al.*, 2007). Первоначально в системе задавалось определенное количество жертв и хищников с начальными значениями признаков x и y . Затем рассчитывалось количество жертв, рождающихся на данной итерации: $N_{gr} = \alpha N_1(x, t)\Delta t$, где Δt – достаточно малый промежуток времени. Общее количество жертв увеличивается на N_{gr} . Затем в соответствии с уравнением (1) для каждой жертвы рассчитывается величина G_i по формуле:

$$G_i = \left[\frac{\alpha \sum_{j=1}^{j=N_1} C(x_i - x_j)}{K(x_i)} + p\beta_1 \sum_{j=1}^{j=N_2} C'(x_i - y_j) \right] \Delta t.$$

Количество жертв, элиминирующихся из-за конкуренции и влияния хищника N_{gd} , подсчитывается как сумма всех G_i : $N_{gd} = \sum_{i=1}^{i=N_1} G_i$. Затем из всей популяции жертв элиминируются N_{gd} особей с наибольшим значением G_i . Особи с наибольшим значением G_i больше подвержены риску умереть из-за конкуренции и быть съеденными.

Для каждого хищника в модели подсчитывается величина H_i по формуле:

$$H_i = p\beta_2 \sum_{j=1}^{j=N_1} C'(x_j - y_i)\Delta t.$$

Количество хищников, родившихся на данном итерационном шаге N_{hr} , подсчитывается как сумма H_i : $N_{hr} = \sum_{i=1}^{i=N_2} H_i$. При образовании репродуктивной пары у хищников количество потомков такой пары N_p подсчитывается как сумма H_i обоих родителей: $N_p = H_1 + H_2$. Если подсчитанное количество потомков N_p является не целым числом, то его целая часть интерпретируется как достоверно появившееся количество потомков. Дробная часть N_p интерпретируется как вероятность появления потомка. Соответственно, чем больше показатели H_i для данной репродуктивной пары, тем больше потомков она даст. Таким образом, реализуется селективное преимущество у хищников.

Затем для хищников подсчитывается количество организмов N_{hd} , которое элиминируется в течение текущей итерации в соответствии с уравнением (1) по формуле $N_{hd} = dN_2\Delta t$. Из всей популяции хищников случайным образом элиминируется N_{hd} особей.

Значение величины Δt при численных расчетах подбиралось таким образом, чтобы изменение численности жертв от одного шага итерации до другого не превышало 10%. Этим обеспечивалась достаточная адекватность численных расчетов.

**COEVOLUTION IN «A PREDATOR–PREY» SYSTEM:
AN ECOGENETIC MODEL****Yu.S. Bukin^{1,2}**¹ Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia;² National Research Irkutsk State Technical University, Irkutsk, Russia,

e-mail: bukinyura@mail.ru

Summary

In most natural populations, intraspecies competition for natural resources is supplemented by a predator impact. We suppose that the mode and intensity of the interaction between a prey and its predator affects the course of competitive or sympatric speciation among the prey and processes of co-evolution or co-speciation. Mathematical methods allow development of models precisely describing all sides of intra and interspecies interactions. In this paper, we use mathematical modeling to investigate the effect of the intensity of interspecies interactions on competitive or sympatric speciation inside a prey population. The intensity of the interaction is the average number of prey which predators eat in a unit of time: the higher is the number of prey eaten by predators, the greater is the intensity of the interaction. In mathematical models, the intensity of such interaction is determined by many parameters. Changes in these parameters will affect the intensity of the interaction. It was found that sufficiently high intensity of interaction slows down competitive speciation among the prey. The preys in this case, seeking to avoid the impact of predators by altering their adaptive traits. Another important result was that the speciation of predators follows prey speciation when the probability of mutational changes in adaptive traits of predators exceeds that in the prey.

Key words: speciation, prey, predator, interspecies interactions, population dynamics, mathematical modeling.