

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Научная статья

УДК 591.526:51

### ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА НА РЕЗУЛЬТАТЫ ДЕЙСТВИЯ R-K-ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИИ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ

А.Ю. Панарад<sup>1</sup>, О.Л. Жданова<sup>2</sup>, Е.Я. Фрисман<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Дальневосточный федеральный университет,  
о. Русский, пос. Аякс 10, г. Владивосток, 690922;

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

<sup>3</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: panarad.ay@dvfu.ru, <https://orcid.org/0009-0005-5605-7350>;

e-mail: axanka@iacp.dvo.ru, <http://orcid.org/0000-0002-3090-986X>;

e-mail: frisman@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

*Исследуется влияние промысла с постоянной долей изъятия на динамику численности и эволюцию популяции с неперекрывающимися поколениями в условиях плотностно-зависимого естественного отбора. Показано, что эксплуатация способна изменить направление отбора: если в естественных условиях преимущество имеют K-стратегии, то под промысловым прессом доминирующей может стать r-стратегия. Определены критические условия такого эволюционного перехода.*

**Ключевые слова:** математическая модель, дискретное время, эволюция, r-K-отбор, экспоненциальное лимитирование, устойчивость, промысел.

**Образец цитирования:** Панарад А.Ю., Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на результаты действия r-K-отбора в популяции с неперекрывающимися поколениями // Региональные проблемы. 2025. Т. 28, № 2. С. 15–18. DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-15-18.

Известно, что промысел с оптимальной долей изъятия, обеспечивающей максимальный равновесный урожай, стабилизирует численность однородной популяции [1, 8]. Однако более детальный анализ, учитывающий неоднородность, характерную для многих промысловых видов, например, возрастную и половую структуру популяций [6, 7, 11], показывает, что стратегия постоянной оптимальной доли изъятия не даёт ожидаемого эффекта, в частности, она не гарантирует стабилизации динамики численности. Если же популяция обладает генетической неоднородностью, связанной с естественным отбором, такой промысел может изменить направление её эволюции [3, 4] и не всегда стабилизирует численность,

даже для популяций с неперекрывающимися поколениями [2].

Дополнительную неопределённость вносит действие r-K-отбора: определение оптимальной доли изъятия становится нетривиальной задачей, поскольку для генетически мономорфных и полиморфных равновесий эти значения, как правило, не совпадают [2]. Кроме того, на результат эволюции влияют не только внутривидовые параметры, но и начальные условия [5]. В результате эксплуатация генетически неоднородной популяции по «оптимальной» доле изъятия может не привести к ожидаемому типу генетического равновесия – мономорфному или полиморфному, а для других равновесий эта доля изъятия не бу-

дет оптимальной. Последствия такого промысла могут радикально расходиться с прогнозами: от дестабилизации численности и отсутствия ожидаемого эффекта на генетическую структуру до полного вырождения популяции. Таким образом, изучение влияния промысла с произвольной долей изъятия на эволюцию популяции остаётся актуальной задачей.

В данной работе мы анализируем влияние промысла с постоянной долей изъятия ( $u$ ) на динамику численности и эволюцию популяции с непрерывающимися поколениями, подверженной действию естественного отбора:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n x_n \cdot (1-u) \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + w_{Aa} (1-q_n)) / \bar{w}_n \end{cases} \quad (1)$$

где  $n$  – это номер поколения,  $\bar{w}_n = w_{AA} q_n^2 + 2w_{Aa} q_n (1-q_n) + w_{aa} (1-q_n)^2$  – средняя приспособленность популяции в  $n$ -м поколении,  $x_n$  – численность  $n$ -го поколения, измеряемая в относительных единицах;  $q_n$  – частота аллеля  $A$  в  $n$ -м поколении,  $w_{AA}(n)$ ,  $w_{Aa}(n)$ ,  $w_{aa}(n)$  – приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  соответственно в  $n$ -м поколении; приспособленность зависит от численности популяции экспоненциального:

$w_{ij} = \exp(R_{ij}(1-x/K_{ij}))$ . Здесь мальтузианский параметр ( $R_{ij}$ ) характеризует репродуктивный потенциал популяции или скорость размножения популяции в пустоту (т.е. в отсутствие каких-либо ограничений по ресурсам), ресурсный параметр ( $K_{ij}$ ) – равновесное значение численности, которое было бы достигнуто популяцией, если бы она состояла только из особей с  $ij$ -м генотипом. Отметим, что оба параметра неотрицательны ( $R_{ij} > 0$  и  $K_{ij} > 0$ ), причем коэффициент  $R$  измеряется в абсолютных единицах, а  $K$  – в относительных. Рассматриваемый тип естественного отбора является биологически содержательным, поскольку известны результаты многих наблюдений г- и К-стратегий отбора в лабораторных и природных популяциях как низших, так и высших организмов [9].

Отметим, что в свободно развивающейся популяции (при  $u = 0$ ) результат эволюции в большей степени определяет взаимное расположение ресурсных параметров ( $K_{ij}$ ), а величины мальтузианских параметров ( $R_{ij}$ ) устанавливает режим динамики популяции.

Введем следующие обозначения для приспособленностей генотипов с учётом промыслового изъятия:  $\tilde{w}_{ij} = (1-u) \cdot w_{ij}$ . Тогда динамику

эксплуатируемой популяции можно описать так:

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \tilde{w}_n \\ q_{n+1} = q_n (\tilde{w}_{AA} q_n + \tilde{w}_{Aa} (1-q_n)) / \tilde{w}_n, \end{cases} \quad (2)$$

$$\tilde{w}_n = \tilde{w}_{AA} q_n^2 + 2\tilde{w}_{Aa} q_n (1-q_n) + \tilde{w}_{aa} (1-q_n)^2 = (1-u) \cdot \bar{w}_n.$$

В общем случае система (2) имеет 2 мономорфных и 1 полиморфное равновесие. Условие существования полиморфного равновесия в эксплуатируемой популяции совпадает с условиями его существования в свободно развивающейся популяции:  $K_{Aa} > \max(K_{aa}, K_{AA})$  или  $K_{Aa} < \min(K_{aa}, K_{AA})$ . Однако условия устойчивости равновесий могут меняться в зависимости от величины изъятия.

В частности, введём следующие обозначения:  $\tilde{K}_{ij}$  – значение численности, при котором

$\tilde{w}_{ij}(x = \tilde{K}_{ij}) = 1$  или ресурсный параметр  $ij$ -го генотипа, обусловленный промыслом. В данной работе аналитически показано, что в эксплуатируемой популяции результат эволюции в большей степени определяет взаимное расположение обусловленных промыслом ресурсных параметров  $\tilde{K}_{ij}$ , а величины мальтузианских параметров ( $(1-u) \cdot R_{ij}$ ) с учётом промыслового изъятия описывает режим динамики популяции.

Проведенное исследование показывает, что интенсивная эксплуатация популяции может существенно влиять на направление естественного отбора. В отсутствие промысла эволюционное преимущество, как правило, остается за генотипами с К-стратегией, которые более эффективно используют ограниченные ресурсы и имеют больший ресурсный параметр. Однако промысловое изъятие может кардинально изменить ситуацию: благоприятствовать г-стратегам, чья высокая репродуктивная способность позволяет компенсировать потери от изъятия, и уже у этих генотипов оказываются преимущества по ресурсным параметрам, обусловленным промыслом. В работе получены границы для доли изъятия, при которых происходит переключение доминирующей стратегии.

Полученные теоретические результаты согласуются с данными о реальных эволюционных изменениях, происходящих на фоне промысла [10, 12]. Как показывают исследования, включая пример с зebровой рыбкой (*Danio rerio*), продолжительный промысел не только изменяет поведенческие признаки (снижение смелости, уменьшение размеров тела), но и вызывает генетические перестройки [12]. Эти метаморфозы подтверждают

гипотезу о том, что промысловая эксплуатация формирует адаптации, повышающие продуктивность при изъятии, но снижающие устойчивость популяции после его прекращения.

**Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН (тема № FFWF 2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема № FWUG 2024-0005).**

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Абакумов А.И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993. 250 с.
2. Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Доклады Академии наук. 2007. Т. 412, № 4. С. 564–567. EDN: IAAKOH.
3. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2013. № 6. С. 738–748. DOI: 10.7868/S0002332913060179.
4. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. 2014. № 2 (40). С. 12–21. EDN: SEWRCV.
5. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Проявление мультирежимности в простейшей эколого-генетической модели эволюции популяций // Генетика. 2016. Т. 52, № 8. С. 975–984. DOI: 10.7868/S0016675816080154.
6. Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой // Математическая биология и биоинформатика. 2018. Т. 13, № 1. С. 270–289. DOI: 10.17537/2018.13.270.
7. Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Промысловое воздействие на динамику популяции с возрастной и половой структурой: оптимальный равновесный промысел и эффект гидры // Компьютерные исследования и моделирование. 2022. Т. 14, № 5. С. 1107–1130. DOI: 10.20537/2076-7633-2022-14-5-1107-1130.
8. Скалецкая Е.И. Дискретные модели динамики численности и оптимизации промысла / Е.И. Скалецкая, Е.Я. Фрисман, А.П. Шапиро. М.: Наука, 1979. 320 с.
9. Graham J. Reproductive effect and r- and K-selection in two species of *Lacuna* (Gastropods: Prosobranchia) // Marine Biology. 1977. Vol. 40, N 3. P. 217–224.
10. Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits // Journal of Applied Ecology. 2017. Vol. 54. P. 1941–1945.
11. Tahvonen O. Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? // Natural Resource Modeling. 2008. Vol. 21, N 4. P. 525–550.
12. Uusi-Heikkilä S., Whiteley A.R., Kuparinen A., Matsumura S., Venturelli P.A., Wolter C. et al. The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations // Evolutionary Applications. 2015. Vol. 8. P. 597–620. DOI: 10.1111/eva.12268.

#### REFERENCES:

1. Abakumov A.I. *Upravlenie i optimizatsiya v modelyakh ekspluatiruemykh populyatsii* (Management and optimization in models of exploited populations). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 1993. 250 p. (In Russ.).
2. Zhdanova O.L., Kolbina E.A., Frisman E.Y. Effect of Harvesting on the Genetic Diversity and Dynamics of a Mendelian Limited Population. *Doklady Akademii nauk*, 2007, vol. 412, no. 4, pp. 564–567. (In Russ.). EDN: IAAKOH.
3. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. The Effect of Optimal Harvesting on the Dynamics of Size and Genetic Composition of a Two-Age Population. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2013, no. 6, pp. 738–748. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0002332913060179.
4. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Model Analysis of an Optimal Harvest Effect on Evolution of Population with Two Age Classes. *Informatika i sistemy upravleniya*, 2014, no. 2, pp. 12–21. (In Russ.). EDN: SEWRCV.
5. Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Manifestation of multimodality in a simple ecological-genetic model of population evolution. *Genetika*, 2016, vol. 52, no. 8, pp. 975–984. (In Russ.). DOI: 10.1134/S1022795416080159.
6. Revutskaya O.L., Neverova G.P., Frisman E.Ya. Influence of Harvest on the Dynamics of Populations with Age and Sex Structures. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2018, vol. 13, no. 1, pp. 270–289. (In Russ.). DOI: 10.17537/2018.13.270.
7. Revutskaya O.L., Frisman E.Ya. Harvesting Impact on Population Dynamics with Age and Sex Structure: Optimal Harvesting and the Hydra

- Effect. *Komp'yuternye issledovaniya i modelirovaniye*, 2022, vol. 14, no. 5, pp. 1107–1130. (In Russ.). DOI: 10.20537/2076-7633-2022-14-5-1107-1130.
8. Skaletskaya E.I. *Diskretnye modeli dinamiki chislennosti i optimizatsii promysla* (Discrete models of population dynamics and fishery optimization), E.I. Skaletskaya, E.Ya. Frisman, A.P. Shapiro. Moscow: Nauka Publ., 1979. 320 p. (In Russ.).
  9. Graham J. Reproductive effect and r- and K-selection in two species of *Lacuna* (Gastropods: Prosobranchia). *Marine Biology*, 1977, vol. 40, no. 3, pp. 217–224.
  10. Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *Journal of Applied Ecology*, 2017, vol. 54, pp. 1941–1945.
  11. Tahvonen O. Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? *Natural Resource Modeling*, 2008, vol. 21, no. 4, pp. 525–550.
  12. Uusi-Heikkilä S., Whiteley A.R., Kuparinen A., Matsumura S., Venturelli P.A., Wolter C. et al. The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations. *Evolutionary Applications*, 2015, vol. 8, pp. 597–620. DOI: 10.1111/eva.12268.

## HARVESTING AFFECT ON THE R-K SELECTION IN POPULATIONS WITH NON-OVERLAPPING GENERATIONS

A.Yu. Panarad, O.L. Zhdanova, E.Ya. Frisman

*The study examines how harvesting with a fixed removal rate affects population dynamics and evolution in non-overlapping generations under density-dependent selection. We show that exploitation can reverse selection outcomes: while K-strategists dominate in unharvested populations, fishing pressure may favor r-strategists. Threshold conditions for this evolutionary shift are identified.*

**Keywords:** *mathematical modeling, discrete time, evolution, r-K selection, exponential limiting, stability, harvesting.*

**Reference:** Panarad A. Yu., Zhdanova O.L., Frisman E. Ya. Harvesting affect on the r-K selection in populations with non-overlapping generations. *Regional'nye problemy*, 2025, vol. 28, no. 2, pp. 15–18. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-15-18.

*Поступила в редакцию 16.04.2025*

*Принята к публикации 17.06.2025*