

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ РАН  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ГОСУДАРСТВЕННОЙ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ  
РОССИИ "БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ"  
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РАН  
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И ФОТОСИНТЕЗА РАН

---

## **ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ: СТРУКТУРА И ДИНАМИКА**

**Материалы Всероссийского совещания  
(15-18 ноября 1994 г., Пущино)**

### **ЧАСТЬ I**

Москва, 1995 г.

**Сбор материалов и публикация  
сборника выполнена при финансовой  
поддержке Российского Фонда  
Фундаментальных Исследований и  
Научного Совета по Государственной  
научно-технической программе  
"Биологическое разнообразие"**

**Ответственный редактор  
академик РАН И. А. Шилов**

**Подготовлено к печати Научным советом  
по проблемам экологии биологических систем РАН  
и группой популяционной экологии Института  
проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН**

**Редакционная коллегия  
Алякринская И.О., Заутольнова Л.Б., Попов С.В.,  
Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А.**

ИМИТАЦИОННАЯ ДЕМОГРАФО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ  
ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПОДОРОНИКА БОЛЬШОГО  
(*PLANTAGO MAJOR L.*)

Н. В. Глотов, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, В. С. Губанов

Биологический НИИ С.-Петербургского университета,  
г. Санкт-Петербург; Марийский государственный  
университет, г. Йошкар-Ола; Институт почвоведения  
и фотосинтеза РАН, г. Щукино

Построение и исследование поведения комплексных имитационных моделей интересно с разных точек зрения

в процессе построения имитационной модели удается более строго оценить смысл и экспериментальную надежность закладываемых в нее параметров;

выявить недостающую информацию;

выявить эффекты взаимодействия параметров, получаемых в разных областях знания и т. п.

Цель данной работы -построение имитационной модели с привлечением данных о биологии вида, его демографической и генетической структуре.

Построение модели и выбор параметров

На данном, начальном этапе построения и исследования модели предполагается, что популяция обитает на однородном ограниченном участке территории. В модели выбран размер участка 3х3 м, вне его растения не приживаются.

Последовательность дискретных возрастных состояний, описывающая развитие растений подорожника большого при прохождении ими полного онтогенеза включает: семя (se), проросток (p), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), молодое генеративное (g1), зрелое генеративное (g2), старое генеративное (g3), субсенильное (ss) и сенильное (s) состояния (Жукова, 1983). Данные о вероятностях гибели растений и вероятностях перехода растений в другие возрастные состояния получены в ходе трехлетнего эксперимента, подробно описанного Л.А. Жуковой и А.С. Комаровым (1991). В этом эксперименте ювенильные растения (j) подорожника большого высаживались по правильной квадратной решетке. Расстояния между растениями в пяти вариантах опыта составляли соответственно: 1, 3, 5, 7 и 9 см. Три раза в течение каждого сезона регистрировалась гибель растений (el), а для каждого живого растения устанавливалось его возрастное состояние. Это позволяло определить вероятность гибели и перехода растения из одного возрастного состояния в другое для всех сроков наблюдения при пяти плотностях посадки.

В модели первоначальное заселение территории имитируется пуассоновским размещением точек на плоскости. Участок 3x3 м разбивается на квадраты 1x1 мм и по этим квадратам в соответствии с распределением Пуассона в момент времени  $t_0$  производится посадка растений j. В данном сообщении рассматривается вариант с первоначальной посадкой n = 52 растениям.

Шаг по времени в модели выбран согласно девяти срокам наблюдений в течение трех сезонов в описанном выше эксперименте.

В момент времени  $t_1$  (шаг 1) для каждого растения нужно установить, погибает оно (el) или выживает, и если выживает, то остается в своем возрастном состоянии или переходит в другое возраст-

ное состояние. Для этого необходимо решить, какой из переходных матриц ( $1 \times 1$ ,  $3 \times 3$  и т. д.) следует пользоваться для данного растения. Мы полагаем, что класс плотности (выбор переходной матрицы для данного растения определяется расстоянием до ближайшего от него соседа.

Однако взаимовлияние растений, находящихся в разных возрастных состояниях, неодинаково. Например, на растение в ювенильном состоянии влияние оказывает любое растение, в то время как ювенильное растение вряд ли оказывает заметное воздействие на генеративные растения. В связи с этим вводится экспертная оценка расстояний (см), на которых возможно взаимовлияние растений разных возрастных состояний.

На шаге 3 после установления погибающих и нового возрастного состояния выживавших растений генеративные растения продуцируют семена. В результате анализа данных литературы (Жукова, 1983) семенная продуктивность растения в зреющем генеративном состоянии  $g_2$  принята равной 2500 семян. Если эту семенную продуктивность растений  $g_2$  принять равной 1.0, то семенная продуктивность растений  $g_1$  и  $g_3$  должна быть меньше, она принята для  $g_1$  равной 0.2, для  $g_3$  - 0.6.

Как выше указывалось, мы располагаем переходными матрицами, начиная с ювенильного ( $j$ ) состояния растений. По этой причине начальное заселение территории проходилось растениями  $j$ , поэтому и при образовании следующего поколения необходимо задавать частоту семян, дающих растения  $j$ . В полевых экспериментах, проведенных на кафедре ботаники Марийского госуниверситета Жуковой Л. А., Веденниковой О. П. и студентами кафедры, эта частота составила около 3%. Таким образом, в модели принято, что растение  $g_2$  дает  $2500 \times 0.03 = 75$  растений  $j$  следующего поколения, растения  $g_1$  и  $g_3$ .

соответственно, 15 и 45 растений ј.

В литературе нет прямых данных о дальности распространения семян подорожника большого. Используя данные по изозимам, из математических моделей (в предположении распространения семян согласно нормальному распределению) получают среднее квадратичное отклонение для дальности распространения семян в пределах 6.2 - 6.5 см. В модели мы предпочли использовать результаты прямых наблюдений Л. А. Жуковой и О. П. Веденниковой (не опубликовано).

На данном этапе модели принята простейшая генетическая структура, наследование в популяции определяется одним аутосомным локусом с двумя аллелями A и a. Начальное состояние: равные частоты аллелей  $p = q = 0.5$ , популяция равновесна, т. е. выполняются соотношения Харди-Уайнберга:  $u(AA) = 0.25$ ,  $v(Aa) = 0.5$  и  $w(aa) = 0.25$ . Эти параметры задаются точно: первоначальное рассматривается 13 растений AA, 26 - Aa и 13 - aa, поэтому на старте и взято ровно 52 растения. Частоты эигот разного генотипа в следующем поколении определяются законом распространения пыльцы. Рассматриваются два варианта: панимиксия и преобладание самоопыления, характерное для подорожника большого.

При панимиксии каждое материнское растение опыляется пыльцой "среднего" для популяции отцовского растения с частотой аллеля A, равной

$$p(A) = \frac{2 \sum_i n_i (AA) k_i + \sum_i n_i (Aa) k_i}{2 \left[ \sum_i n_i (AA) k_i + \sum_i n_i (Aa) k_i + \sum_i n_i (aa) k_i \right]}$$

где  $n_i()$  - число особей соответствующего генотипа (AA), (Aa) и (aa) в генеративном состоянии  $g_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ .

$k_1$  вклад в следующее поколение  $g$ -го возрастного состояния,  $k_1 = 0.2$ ,  $k_2 = 1.0$ ,  $k_3 = 0.6$ . Частота аллеля  $a - g(a) = 1 - p(A)$ .

Таким образом, дифференциальная по производству яйцеклеток плодовитость растений  $g1$  и  $g2$  распространяется и на пыльцу. Оценки частоты самоопыления в природных популяциях подорожника большого охватывают довольно широкий диапазон, мы принимаем в модели некоторую "среднюю" частоту - 0.15 (Van der Aart, 1985). Оценки дальности распространения пыльцы получены с помощью математической модели для данных по изозимам. В предположении нормального распределения среднее квадратичное отклонение варьирует в пределах 20 - 100 см. В модели взято значение  $\sigma = 20$  см.

#### Описание работы модели

При запуске программы устанавливаются все переменные и данные, подгружаемые из конфигурационного файла. Имитация популяционного поведения идет по шагам. На первом шаге по времени случайнм образом высеваются особи. Для каждой особи устанавливаются координаты, календарный возраст, возрастное состояние и генотип. После высева запускается моделирование динамики. Обход происходит следующим образом: начиная с первой особи просматривается локальная плотность и в соответствии с плотностью выбирается, по какой из матриц вероятностей переходов будет осуществлен переход в следующее возрастное состояние. Особи присваивается новое возрастное состояние и новый календарный возраст (шаг по времени). После завершения всех операций по изменению параметров особи происходит переход к следующей особи и т. д. По завершении обхода всех особей осуществляется переход к следующему шагу по времени. На последующих шагах процесс повторяется.

Возобновление осуществляется на каждом третьем шаге по времени. При генерации нового поколения просматриваются (исходя из радиуса распространения пыльцы) расстояния от генеративной особи до ближайших генеративных соседей и (учитывая их генотипы) вычисляются генотипы потомков. Если особь попадает на занятое место, она не приживается. Начальное число, процент выживаемости генерируемых особей, тип сплеления определяются данными конфигурационного файла.

Информация о численности, онтогенетическом и генетическом спектре, пространственном распределении особей выводится на экран и в выходной файл.

Описывая выше структуру модели, мы обосновывали выбор значений параметров, реализованных в данной работе. Однако внутренняя структура и алгоритм работы модели таковы, что они позволяют изменять значения параметров и, более того, существенно модифицировать структуру отдельных блоков модели: вводить гетерогенность среди, разную приспособленность генотипов, изменять генетическую структуру популяции.

#### Проверка правильности реализации модели

Сложность структуры программы обусловливает появление неизбежных технических ошибок при ее реализации. Поэтому мы считаем принципиально важным при отработке модели постоянно проводить проверочные процедуры: проигрывать ситуации, приводящие к очевидным результатам:

I. Участок 3x3 м разбит на 36 квадратов 0,5x0,5 м. Первоначальное распределение особей на участке согласуется с распределением Пуассона.

2. Число особей в краевых квадратах (№ 1-7, 12, 13,...) не отличается значимо от числа особей во внутренних квадратах (№ 8-II, 14-17,...) на всех шагах работы модели. Систематическая разница между краевыми и внутренними квадратами свидетельствовала бы о наличии краевого эффекта.

3. Отсутствие корреляции между числом особей в определенных квадратах в повторных реализациях одного и того же варианта (независимость повторных испытаний).

4. Качественное совпадение получаемых возрастных спектров с экспериментальными данными, по которым они моделировались.

5. Систематическое уменьшение числа особей, продуцируемых родительскими растениями, при наличии ограничений на посадку (занятые другими растениями места). Относительное уменьшение не должно зависеть от возрастного состояния материнского растения и его генотипа. При снятии ограничений на посадку должно точно реализоваться число потомков: 15 для g1, 75 для g2 и 45 для g3.

6. Материнские растения AA не должны давать потомков aa, материнские растения aa не должны давать потомков AA. Расщепления в потомстве должны согласоваться со средними частотами аллелей в пыльце и быть однородными для разных материнских растений одного генотипа.

7. При рассмотрении совокупности генеративных растений на каждом шаге, кратном 3, в условиях панмиксии среди их потомков должны выполнять соотношения Харди-Вайнберга. Эти соотношения нарушаются, если не учитывается дифференциальная продуктивность особей g1 - g3.

Разумеется, можно предложить и другие способы проверки. Заметим, что при отработке модели ряд технических ошибок действительно был таким образом выявлен.

### Л и т е р а т у р а

- Жукова Л.А. Род Подорожник. - В сб.: Биологическая флора Московской области. - М.: Изд-во МГУ, 1983, с. 188-209.
- Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок. - Биол. науки, 1991, № 8, с. 51-67.