



РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОДЕЛИ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

О.Л. Жданова, Д.А. Бажина

В работе исследуются режимы динамики генетической структуры и численности структурированной популяции. На генетическом уровне определяются репродуктивный потенциал популяции и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни. Показано, что эволюционное увеличение средней приспособленности сопровождается возникновением в модели сложной динамики численности и генетического состава популяции. Дальнейший рост приспособленности способен стабилизировать генетический состав популяции и флуктуации разной степени сложности будет испытывать уже только ее численность. Тип финального генетического равновесия сильно зависит от начальных условий, то есть влияние внешних условий может оказаться весьма существенным в определении направления эволюции естественной популяции.

Ключевые слова: Динамика численности, полиморфизм, мономорфизм, бассейн притяжения, устойчивость, аттрактор.

Введение

Жизненные циклы многих биологических видов имеют ярко выраженную временную периодичность, как правило, приуроченную к сезонной периодичности климата земли. Подавляющее большинство таких видов имеют четко очерченный (весьма небольшой) сезон размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных непересекающихся возрастных классов. Во многих случаях численности каждого из этих классов определяются, в основном, численностями предшествующих возрастных классов в предыдущий репродуктивный период.

Для однолетних растений, многих видов насекомых, некоторых видов рыб, земноводных и пресмыкающихся каждая отдельная популяция представляет собой один возрастной класс и смежные поколения такой популяции не перекрываются.

В начале 1970-х годов появились глубокие исследования моделей динамики численности однородных популяций дальневосточного ученого А.П. Шапиро [1,2]

и его американского коллеги Мэя [3]. Исследование хаотических режимов динамического поведения, имеющего место в моделях Мэя, Риккера, Хасселла и др. [4,5], позволяет выявить некоторые общие закономерности, проявляющиеся при достаточно больших значениях репродуктивного потенциала и степени экологического лимитирования. Если в начале такого хаотического поведения значение численности невелико, то в течение достаточно большого ряда последовательных поколений будет наблюдаться медленный рост, который может сопровождаться в отдельных поколениях даже некоторыми небольшими спадами. После этого происходит резкое увеличение численности, сопровождающееся в следующей генерации значительно большим падением ее до значения, близкого к начальному уровню. Эти периодические «переломы» не будут, однако, возвращать популяцию точно на начальный уровень. Следовательно, несмотря на явный периодический характер изменения численности, не будет обнаружено полных совпадений ни по значениям численности, ни по числу генераций в фазе возрастания. Подобное не строго периодическое поведение численности характерно для некоторых естественных популяций высших организмов [6–9], особенно насекомых: саранчи, кузнечиков, ночных мотыльков.

1. Моделирование динамики популяций, состоящих из двух возрастных классов

В простейших моделях популяционной динамики рассматривают лишь изменения общей численности популяции в предположении, что различные ее поколения не перекрываются. Если же продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, то каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам. В этом случае численности каждой выделяемой возрастной группы естественно рассматривать в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы обычно определяется биологическими особенностями рассматриваемого вида.

Рассмотрим модель популяции с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении.

Обозначим x_n – численность младшего возрастного класса в n -й сезон размножения, а y_n – численность репродуктивной части популяции. Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей следующего поколения. Будем предполагать, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) до состояния младшего возраста. Допустим, что выживаемость и воспроизводительная способность половозрелых особей не зависит от возраста. Это правомерно для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, двух-, трехлетних растений и др.

Обозначим через $a(y)$ – произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости приплода на первом году жизни, а $f(x)$ и $g(y)$ – произведение коэффици-

ентов выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей, соответственно. Если действие лимитирующих факторов сосредоточено на стадии неполовозрелого возрастного класса, то $a(y) \equiv a$, $g(y) \equiv c$. Константы a и c положительны, причем $c < 1$. Поскольку плотностно-зависимые факторы обычно лимитируют развитие популяции, выживаемость младшей возрастной группы $f(x)$ является убывающей функцией (то есть $f'(x) < 0$), стремящейся к нулю при бесконечном возрастании аргумента. Уравнения динамики, связывающие численности выделенных возрастных классов в смежных поколениях в этом случае имеют вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + cy_n. \end{cases} \quad (1)$$

Обычно полагают, что лимитирование роста численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному $f(x) = 1 - x$ либо экспоненциальному $f(x) = e^{-x}$ закону. Тогда (1) имеет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n, \end{cases} \quad (2.1)$$

или

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n e^{-x_n} + cy_n. \end{cases} \quad (2.2)$$

Подробный анализ закономерностей возникновения и эволюции сложных предельных множеств моделей (2.1) и (2.2) показал, что для большой области допустимых (биологически содержательных) значений параметров такими предельными множествами являются странные аттракторы весьма разнообразной и причудливой формы [10,11].

2. Моделирование естественного отбора в популяциях, состоящих из двух возрастных классов

Естественно будет предположить, что рост плодовитости особей и их выживаемости в природных популяциях происходит в процессе их эволюции под действием естественного отбора. Для принципиального понимания основных результатов действия естественного отбора в природной популяции достаточно рассмотреть самый простой случай, когда адаптивный признак кодируется одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a .

Сделаем ряд естественных предположений, касающихся процесса размножения и выживания. Пусть в рассматриваемой популяции имеет место панмиксия гамет (с равной гаметопродукцией всех генотипов) или панмиксия зигот (с равными коэффициентами рождаемости у всех генотипов). Естественный отбор действует на стадии зигот; поставим каждому генотипу в соответствие по коэффициенту w_{ij} – приспособленность ij -го генотипа зародышей ($w_{ij} \geq 0$). Выжившие в результате естественного отбора зародыши к следующему $(n+1)$ -му сезону размножения составят младший возрастной класс x_{n+1} неполовозрелых особей. Выживаемость неполовозрелых особей определяется условиями плотностно-зависимого отбора $f(x_n)$

и не зависит от их генотипов. Выживаемость старшего возрастного класса y_n или половозрелых особей постоянна и также не зависит от их генотипов. Сделанных предположений достаточно, чтобы получить следующие уравнения динамики, связывающие численности возрастных классов и их генетический состав в смежных поколениях [12]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + c y_n, \\ q_{n+1} = \frac{p_n (w_{AA} p_n + w_{Aa} (1 - p_n))}{\bar{w}_n}, \\ p_{n+1} = \frac{x_n f(x_n) q_n + c y_n p_n}{x_n f(x_n) + c y_n}, \end{cases} \quad (3)$$

где p_n – частота аллеля A в старшем возрастном классе; q_n – частота аллеля A в младшем возрастном классе; \bar{w}_n – репродуктивный потенциал старшего возрастного класса (или средняя приспособленность зародышей) определяется по формуле

$$\bar{w}_n = w_{AA} p_n^2 + 2w_{Aa} p_n (1 - p_n) + w_{aa} (1 - p_n)^2. \quad (3.1)$$

В работе [12] выполнено исследование модели (3), когда генетически определяется только выживаемость зародышей \bar{w}_n , а выживаемость репродуктивного класса особей c для определенной популяции является постоянной.

С другой стороны, генетически может определяться не только выживаемость зародышей \bar{w}_n , но и выживаемость c половозрелых особей на последующих годах жизни. Пусть выживаемость старшей возрастной группы y_n также определяется рассматриваемым адаптивным локусом $\{A, a\}$, тогда каждому генотипу поставим в соответствие еще по одному коэффициенту c_{ij} , определяющему выживаемость половозрелых особей ij -го генотипа на последующих годах жизни ($0 \leq c_{ij} < 1$). В этом случае константа c в модели (3) будет заменена функцией \bar{c}_n

$$\bar{c}_n = c_{AA} p_n^2 + 2c_{Aa} p_n (1 - p_n) + c_{aa} (1 - p_n)^2, \quad (3.2)$$

определяющей среднюю выживаемость старшей возрастной группы y_n в n -м поколении.

Ситуация, когда один генный локус влияет на несколько признаков, не является искусственной. Как правило, один ген воздействует на несколько фенотипических признаков. Такие гены называются плейотропными. Продукт каждого гена часто используется в нескольких переплетающихся друг с другом процессах роста и развития организма. Особенно характерна плейотропия для генов, кодирующих сигнальные белки. Также, по-видимому, существуют плейотропные гены, которые оказывают неодинаковые (вплоть до антагонистических) эффекты на выживание особей в разные периоды их развития (например, позитивное влияние на размножение в молодом возрасте, но негативное воздействие на организм в позднем возрасте) [13,14]. Исследуем динамику эволюционной модели двухвозрастной популяции с

одним плейотропным локусом

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + \bar{c}_n y_n, \\ q_{n+1} = \frac{p_n(w_{AA} p_n + w_{Aa}(1 - p_n))}{\bar{w}_n}, \\ p_{n+1} = \frac{x_n f(x_n) q_n + \bar{c}_n y_n p_n}{x_n f(x_n) + \bar{c}_n y_n}, \end{cases} \quad (4)$$

где средняя приспособленность зародышей \bar{w}_n определяется по формуле (3.1), средняя выживаемость старшей возрастной группы \bar{c}_n по формуле (3.2), а плотностное лимитирование младшего возрастного класса осуществляется по линейному или экспоненциальному закону

$$f(x_n) = 1 - x_n, \quad (4.1)$$

$$f(x_n) = e^{-x_n}. \quad (4.2)$$

2.1. Стационарные точки и области их устойчивости в модели двух – возрастной популяции с одним плейотропным локусом. Кроме тривиальной ($\bar{x} = 0, \bar{y} = 0$), в каждой из рассматриваемых моделей могут существовать две монотропные и одна полиморфная стационарные точки.

1. $\{p_1 = 1, q_1 = 1,$

в случае линейного лимитирования (4.1):

$$y_1 = \frac{w_{AA} + c_{AA} - 1}{w_{AA}^2}, \quad x_1 = \frac{w_{AA} + c_{AA} - 1}{w_{AA}};$$

в случае экспоненциального лимитирования (4.2):

$$y_1 = -\frac{\ln\left(\frac{1 - c_{AA}}{w_{AA}}\right)}{w_{AA}}, \quad x_1 = -\ln\left(\frac{1 - c_{AA}}{w_{AA}}\right);$$

2. $\{p_2 = 0, q_2 = 0,$

в случае линейного лимитирования (4.1):

$$y_2 = \frac{w_{aa} + c_{aa} - 1}{w_{aa}^2}, \quad x_2 = \frac{w_{aa} + c_{aa} - 1}{w_{aa}};$$

в случае экспоненциального лимитирования (4.2):

$$y_2 = -\frac{\ln\left(\frac{1 - c_{aa}}{w_{aa}}\right)}{w_{aa}}, \quad x_2 = -\ln\left(\frac{1 - c_{aa}}{w_{aa}}\right);$$

3. $\{p_3 = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}}, q_3 = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}},$

в случае линейного лимитирования (4.1):

$$y_3 = (2w_{Aa}^3 + w_{Aa}^2(c_{AA} + 2c_{Aa} + c_{aa} - w_{AA} - 4) - 2w_{AA}w_{Aa}(c_{Aa} + c_{aa} - 2) +$$

$$\begin{aligned}
& +w_{AA}^2(c_{aa} - 1) + w_{aa}^2(c_{AA} + w_{AA} - 1) - w_{aa}(w_{Aa}^2 - w_{AA}(w_{AA} + 2c_{Aa} - 2) + \\
& + 2w_{Aa}(w_{AA} + c_{AA} + c_{Aa} - 2)) / (w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa})^2, \\
x_3 = 1 + \frac{c_{aa} - 1}{w_{aa}} - \frac{c_{AA} - 2c_{Aa} + c_{aa}}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}} + \\
& + \frac{w_{aa}^2(c_{AA} - 1) - 2w_{Aa}w_{aa}(c_{Aa} - 1) + w_{Aa}^2(c_{aa} - 1)}{w_{aa}(w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2)} \};
\end{aligned}$$

в случае экспоненциального лимитирования (4.2):

$$\begin{aligned}
\{y_3 = -\frac{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}}{w_{aa}w_{AA} - w_{Aa}^2} \ln\left(\frac{1 - c_{aa}}{w_{aa}} + \frac{c_{AA} - 2c_{Aa} + c_{aa}}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}} - \right. \\
\left. - \frac{w_{aa}^2(c_{AA} - 1) - 2w_{Aa}w_{aa}(c_{Aa} - 1) + w_{Aa}^2(c_{aa} - 1)}{w_{aa}(w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2)}\right), \\
x_3 = -\ln\left(\frac{1 - c_{aa}}{w_{aa}} + \frac{c_{AA} - 2c_{Aa} + c_{aa}}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}} - \right. \\
\left. - \frac{w_{aa}^2(c_{AA} - 1) - 2w_{Aa}w_{aa}(c_{Aa} - 1) + w_{Aa}^2(c_{aa} - 1)}{w_{aa}(w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2)}\right)\}.
\end{aligned}$$

Условия существования нетривиальных неподвижных точек модели определяются ограничениями на параметры, при выполнении которых решениями являются корректные значения численностей возрастных групп и частот аллелей в неподвижной точке: $\bar{x} > 0$, $\bar{y} > 0$, $0 \leq \bar{p} \leq 1$, $0 \leq \bar{q} \leq 1$.

Численности младшей и старшей возрастной группы в неподвижной точке будут положительны, если выполнено условие

$$\bar{w}(\bar{p}) + \bar{c}(\bar{p}) > 1. \quad (5)$$

Это условие имеет место как для модели с линейным видом лимитирования численности младшего возрастного класса, так и с экспоненциальным. В мономорфных неподвижных точках условие (5) принимает вид

$$w_{AA} > 1 - c_{AA} \quad \text{для} \quad \{p_1 = 1, q_1 = 1\}, \quad (5.1)$$

$$w_{aa} > 1 - c_{aa} \quad \text{для} \quad \{p_2 = 0, q_2 = 0\} \quad (5.2)$$

и является необходимым и достаточным условием существования нетривиальной мономорфной неподвижной точки в модели (4) с рассматриваемыми типами лимитирования (4.1), (4.2).

Для существования нетривиальной полиморфной неподвижной точки необходимо выполнение двух следующих условий:

$$\frac{w_{AA}(w_{aa} - w_{Aa}) + w_{Aa}(w_{AA} - w_{Aa})}{w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}} + \frac{c_{AA}(w_{aa} - w_{Aa})^2 + 2c_{Aa}(w_{aa} - w_{Aa})(w_{AA} - w_{Aa}) + c_{aa}(w_{AA} - w_{Aa})^2}{(w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})^2} > 1, \quad (5.3)$$

$$\{w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA}) \text{ либо } w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA})\}. \quad (6)$$

Первое из них (5.3) получается из (5) и обеспечивает неотрицательные значения стационарных численностей возрастных групп; второе (6) обеспечивает корректные значения стационарных частот аллелей.

Условия устойчивости мономорфных неподвижных точек модели удалось получить аналитически (табл., рис. 1).

Устойчивость полиморфных стационарных точек исследовалась численно в различных параметрических областях модели: $\{w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA}), c_{Aa} < \min(c_{aa}, c_{AA})\}$, $\{w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA}), c_{Aa} > \max(c_{aa}, c_{AA})\}$, $\{w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA}), c_{Aa} < \min(c_{aa}, c_{AA})\}$ и т.д. На рис. 2 приведены наиболее показательные результаты проведенного исследования. Так, при пониженной приспособленности гетерозиготы зародышей $w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA})$ в обеих моделях (4.1) и (4.2) полиморфное равновесие может существовать при достаточных величинах приспособленностей генотипов зародышей и выживаемостей репродуктивной части популяции на последующих годах жизни, но не бывает устойчивым. В области $\min(w_{aa}, w_{AA}) < w_{Aa} < \max(w_{aa}, w_{AA})$ этого равновесия не существует. При повышенной приспособленности гетерозиготы зародышей $w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA})$ появляется область параметров, где полиморфное равновесие устойчиво; в модели с экспоненциальным лимитированием эта область очень большая. Тем не менее, рост w_{Aa} , в конце концов, приводит к потере устойчивости полиморфного равновесия.

Полученные условия существования и устойчивости стационарных точек моделей позволяют нам в общих чертах охарактеризовать их динамическое поведение в зависимости от значений популяционных параметров: $w_{Aa}, w_{AA}, w_{aa}, c_{Aa}, c_{AA}, c_{aa}$; а также начальных популяционных значений: x_0, y_0, p_0 и q_0 .

Таблица

Условия устойчивости мономорфных стационарных точек

При линейном лимитировании (4.1)	$p = q = 0: 1 - c_{aa} < w_{aa} < 3 - 2c_{aa}, w_{aa} > w_{Aa}$ $p = q = 1: 1 - c_{AA} < w_{AA} < 3 - 2c_{AA}, w_{AA} > w_{Aa}$
При экспоненциальном лимитировании (4.2)	$p = q = 0: 1 - c_{aa} < w_{aa} < (1 - c_{aa})e^{\frac{2-c_{aa}}{1-c_{aa}}}, w_{aa} > w_{Aa}$ $p = q = 1: 1 - c_{AA} < w_{AA} < (1 - c_{AA})e^{\frac{2-c_{AA}}{1-c_{AA}}}, w_{AA} > w_{Aa}$

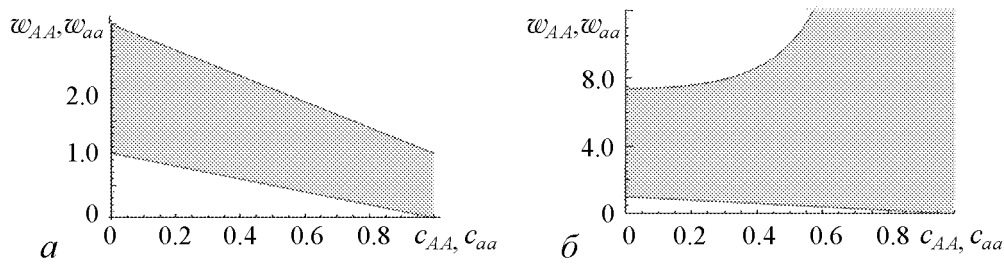


Рис. 1. Области устойчивости мономорфных стационарных точек модели с линейным (а) и экспоненциальным (б) лимитированием численности младшего возрастного класса. Предполагается, что условие $w_{AA}, w_{aa} > w_{Aa}$ выполнено: выше закрашенной области неподвижная точка неустойчива; закрашенная область соответствует параметрам модели, при которых неподвижная точка устойчива; ниже закрашенной области неподвижной точки не существует

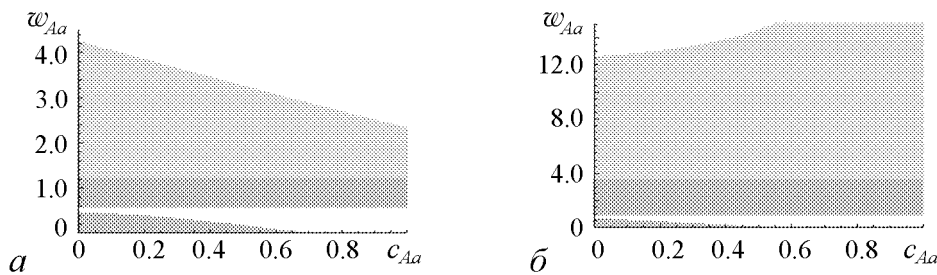


Рис. 2. Области устойчивости полиморфной неподвижной точки: а – при линейном лимитировании (значения параметров: $w_{AA} = 1.2, w_{aa} = 0.6, c_{AA} = 0.3, c_{aa} = 0.6$); б – при экспоненциальном лимитировании (значения параметров: $w_{AA} = 3.5, w_{aa} = 1, c_{AA} = 0.4, c_{aa} = 0.05$). Темно-серым обозначена область, где полиморфной неподвижной точки не существует; светло-серым – существует и устойчива; незакрашенная область – полиморфная неподвижная точка неустойчива

3. Динамика эволюционной модели двухвозрастной популяции

1. Если популяционные параметры попадают в область, где не выполняются условия существования нетривиальных мономорфных ($w_{AA} < 1 - c_{AA}, w_{aa} < 1 - c_{aa}$) и полиморфной неподвижных точек ($\min(w_{aa}, w_{AA}) < w_{Aa} < \max(w_{aa}, w_{AA})$ либо $\bar{w}(p = (w_{aa} - w_{Aa}) / (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})) + \bar{c}(p = (w_{aa} - w_{Aa}) / (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})) \leq 1$), популяция вымирает.

2. Увеличение значения одного из популяционных параметров w_{AA} или c_{AA} до уровня выполнения условия существования соответствующей мономорфной неподвижной точки приводит к тому, что в популяции существует только одна нетривиальная стационарная точка. Динамика модели (4) в этом случае аналогична динамике моделей (2.1), (2.2), рассмотренных в работах [10,11]. Поскольку генетически эта популяция будет однородна, репродуктивный потенциал (или выживаемость зародышей) w_{ij} и выживаемость старшей возрастной группы c_{ij} представленного в популяции генотипа играют роль параметров a и c в модели (2), соответственно.

3. При увеличении параметра w_{Aa} так, что $w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA})$ и выполняется условие (5.3), но $w_{AA} < 1 - c_{AA}, w_{aa} < 1 - c_{aa}$, в популяции существует только генетически полиморфная нетривиальная неподвижная точка. Динамика модели (4) и в этом случае похожа на динамику модели (2.1), (2.2) с той лишь разницей, что генетически популяция неоднородна, в ней присутствуют все возможные

генотипы (AA , Aa и aa); причем генетический состав популяции стабилизируется, достигая неподвижной точки $p = q = (w_{aa} - w_{Aa}) / (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})$ из любого нетривиального генетически неоднородного начального состояния ($x_0 > 0, y_0 > 0, 0 < p_0 < 1, 0 < q_0 < 1$). Динамика численностей возрастных групп в этом случае определяется среднепопуляционными величинами выживаемостей зародышей \bar{w} и старшего возрастного класса \bar{c} , которые определяются всеми присутствующими в популяции генотипами.

4. Значения популяционных параметров, допускающие существование более одной нетривиальной неподвижной точки (например, $(w_{AA} > 1 - c_{AA})$ или $w_{aa} > 1 - c_{aa}$) и $(w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA}))$ вместе с выполнением условия (5.3)), приводят к возможности существования в популяции большего разнообразия динамических режимов. При этом, в какое именно из имеющихся неподвижных точек попадет популяция зависит уже не только от внутривидовых параметров, но и от начальных значений численностей возрастных групп и генетических частот. На рис. 3 приведены примеры областей притяжения неподвижных точек модели, построенные

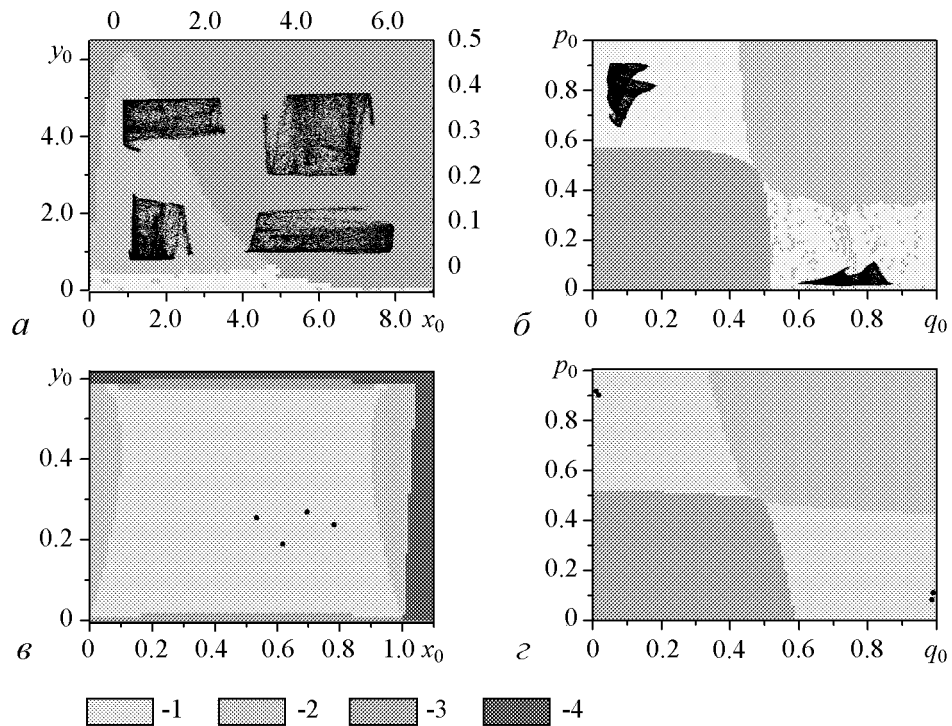


Рис. 3. Бассейны притяжения неподвижных точек: a, \bar{b} – для модели с экспоненциальным лимитированием (при фиксированных значениях параметров $w_{AA} = 18, w_{Aa} = 6, w_{aa} = 17, c_{AA} = 0.035, c_{Aa} = 0.057, c_{aa} = 0.03$ и начальных условиях: $a - p_0 = 0.1, q_0 = 0.7, \bar{b} - x_0 = 0.1, y_0 = 0.1$); v, z – с линейным лимитированием (при фиксированных значениях параметров $w_{AA} = 3.4, w_{Aa} = 0.1, w_{aa} = 3.2, c_{AA} = 0.1, c_{Aa} = 0.07, c_{aa} = 0.08$ и начальных условиях: $v - p_0 = 0.53, q_0 = 0.44, z - x_0 = 0.1, y_0 = 0.1$). Проекции аттракторов, возникающих в системе в условиях полиморфизма, изображены точками черного цвета; область их притяжения цветом 1, область притяжения мономорфной неподвижной точки $\{q = 1, p = 1\}$ обозначена цветом 2, неподвижной точки $\{q = 0, p = 0\}$ – цветом 3. В модели с линейным лимитированием также существует область начальных условий, при которых модельные переменные попадают в область отрицательных значений, эта область выделена цветом 4. На фрагменте a проекции аттрактора (зоны из чёрных точек) изображены в большем масштабе (дополнительные оси справа и сверху)

с помощью численного эксперимента. Для этого: с заданным шагом перебирались начальные значения частот (все остальные параметры были фиксированы); для каждого значения p_0 и q_0 вычислялось до 10 000 генераций системы (4); определялось какую именно из существующих неподвижных точек она достигла; на заключительном этапе начальное значение частот аллеля A окрашивалось определенным цветом в соответствии с типом достигнутой неподвижной точки. Та же схема применялась, чтобы построить бассейны притяжения неподвижных точек для различных начальных значений численностей возрастных классов популяции x_0 и y_0 .

В общем, сценарий усложнения динамики модели с ростом значений популяционных параметров очень напоминает сценарии усложнения динамики моделей (2), (3), рассмотренных ранее [11,12]. При небольших значениях популяционных параметров существует одна или несколько устойчивых неподвижных точек, которые достигаются популяционными показателями (численностями возрастных групп и частотами генов) в зависимости от начальных условий. Рост популяционных параметров приводит к потере устойчивости одной или несколькими неподвижными точками модели, в результате возникают колебания численностей возрастных групп и даже колебания генетического состава популяции.

В рассматриваемой модели генетически определяется не только приспособленность зародышей, но и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни. Поскольку общую динамику популяции определяет совокупность среднепопуляционных значений \bar{w} и \bar{c} , то изменение даже одной из этих величин может привести к весьма неожиданной динамике.

Пример такого сценария для модели с экспоненциальным лимитированием приведен на рис. 4. Для вычисления показателей Ляпунова использовался алгоритм Бенеттина [15], а размерность аттракторов рассчитывалась по формуле Каплана-Йорки [16]. При небольших значениях приспособленности гетерозиготы зародышей ($w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA})$) в популяции под-

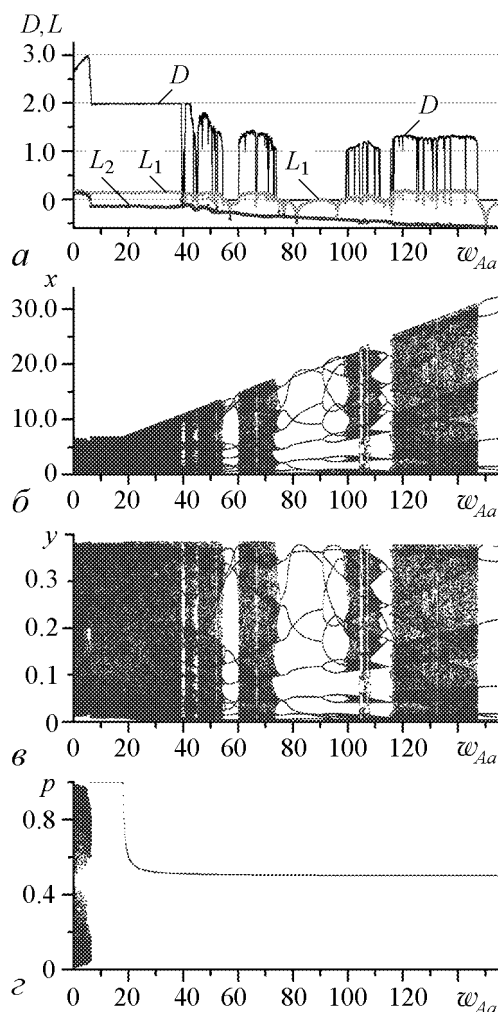


Рис. 4. а – изменение первого и второго ляпуновских показателей L (третий и четвертый ляпуновские показатели здесь меньше нуля) и размерности аттракторов D . Ниже: бифуркационная диаграмма численности младшего возрастного класса x (б) и старшего возрастного класса y (в), бифуркационная диаграмма генетического состава p (г) в модели с экспоненциальным видом лимитирования численности младшего возрастного класса (4.2). Значения параметров: $w_{AA} = 18$, $w_{aa} = 17$, $c_{AA} = 0.035$, $c_{Aa} = 0.057$, $c_{aa} = 0.03$

держивается полиморфизм с флуктуациями численности и генетического состава, максимальные размерности образующихся при этом аттракторов заметно больше 2 и с увеличением w_{Aa} приближаются к 3. Дальнейший рост варьируемого параметра w_{Aa} сопровождается потерей генетического разнообразия, поскольку притягивающей оказывается мономорфная неподвижная точка $\{p = 1, q = 1\}$; при этом в популяции наблюдаются колебания только

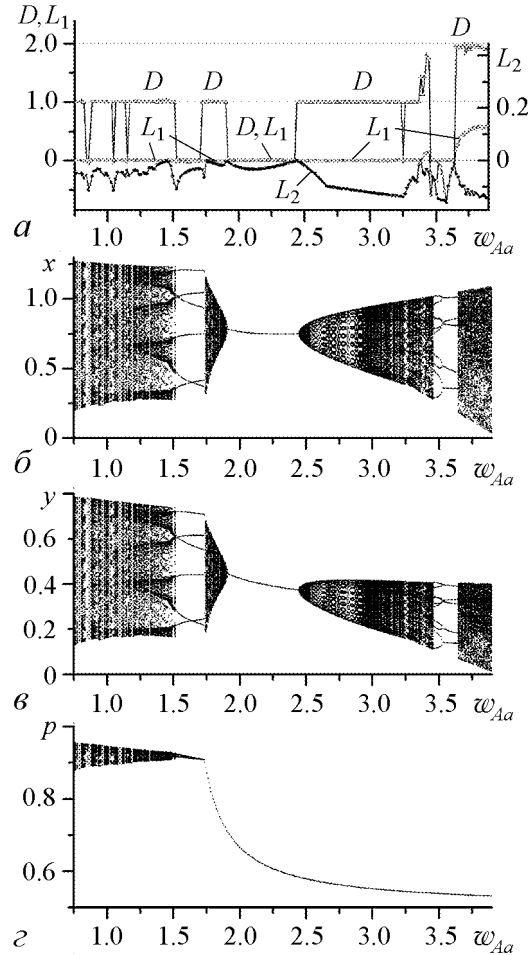


Рис. 5. *a* – изменение первого и второго ляпуновских показателей L (третий и четвертый ляпуновские показатели здесь меньше нуля) и размерности аттракторов D ; *б* – бифуркационная диаграмма численности младшего возрастного класса x и *в* – старшего возрастного класса y ; *г* – бифуркационная диаграмма генетического состава p в модели с линейным видом лимитирования численности младшего возрастного класса (4.1). Серым цветом закрашены области бифуркационных диаграмм, соответствующие значениям параметра, при которых модельные переменные попадают в область отрицательных значений. Значения параметров: $w_{AA} = 1.7$, $w_{Aa} = 1.4$, $c_{AA} = 0.96$, $c_{Aa} = 0.31$, $c_{aa} = 0.1$

численностей возрастных групп, а максимальная размерность образующихся при этом аттракторов оказывается не больше 2. В диапазоне значений $w_{aa} < w_{Aa} < w_{AA}$ полиморфная неподвижная точка не существует; при $w_{Aa} > w_{AA}$ она появляется и притягивает, хотя при небольшой разнице в приспособленностях (w_{Aa} и w_{AA}) расположена довольно близко к точке $\{p = 1, q = 1\}$. Дальнейшее увеличение параметра w_{Aa} не приводит к появлению аттракторов большой размерности. Более того, размерности образующихся аттракторов чуть превосходят 1, и на бифуркационной диаграмме появляются широкие окна регулярной динамики численности.

Похожую динамическую картину можно наблюдать и в модели с линейным видом лимитирования численности младшего возрастного класса (4.1). На рис. 5 показано, как с ростом параметра w_{Aa} происходит переход от колебаний численностей возрастных классов и генетического состава популяции сначала к устойчивому полиморфному равновесию, а затем к колебаниям численностей возрастных групп при постоянном уровне генетического состава популяции.

Нужно отметить, что все описанные эффекты наблюдаются при изменении одного из параметров модели (здесь w_{Aa}), при этом начальные популяционные значения численностей возрастных групп и частот аллелей (x_0, y_0, p_0, q_0) зафиксированы; рассматриваемая же модель весьма чувствительна к выбору начальных условий. Так, изменение параметров модели может приводить не

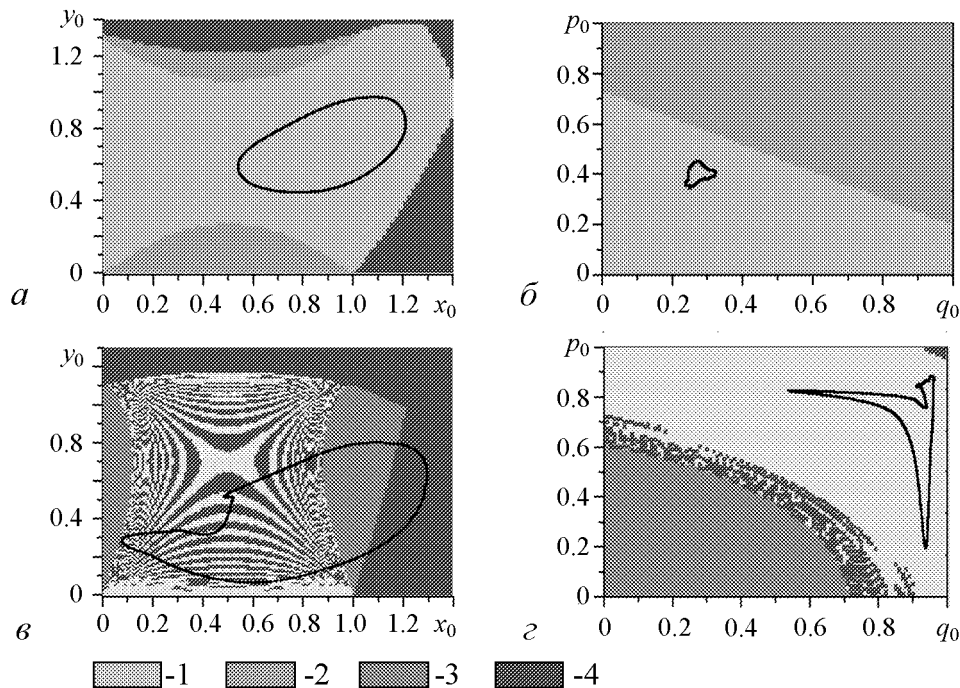


Рис. 6. Бассейны притяжения неподвижных точек линейной модели: проекции аттракторов, возникающих в системе в условиях полиморфизма, изображены точками черного цвета; область их притяжения цветом 1, область притяжения мономорфной неподвижной точки $\{q = 1, p = 1\}$ обозначена цветом 2, неподвижной точки $\{q = 0, p = 0\}$ – цветом 3; область начальных условий, из которых модельные переменные попадают в отрицательную область выделена цветом 4. *а, б* – параметры модели: $w_{AA} = 1.4$, $w_{Aa} = 0.8$, $w_{aa} = 1.35$, $c_{AA} = 0.92$, $c_{Aa} = 0.93$, $c_{aa} = 0.95$. *а* – бассейн притяжения для численностей возрастных классов при $p_0 = 0.41$, $q_0 = 0.6$; *б* – бассейн притяжения для генетической составляющей при $x_0 = 0.1$, $y_0 = 0.1$; *в, г* – параметры модели: $w_{AA} = 1.7$, $w_{Aa} = 0.5$, $w_{aa} = 1.4$, $c_{AA} = 0.96$, $c_{Aa} = 0.31$, $c_{aa} = 0.1$. *в* – бассейн притяжения для численностей возрастных классов при $p_0 = 0.406$, $q_0 = 0.532$, *г* – бассейн притяжения для генетической составляющей при $x_0 = 0.1$, $y_0 = 0.1$

только к возникновению или исчезновению отдельных ее неподвижных точек, но и к расширению или сужению областей их притяжения. Если лимитирование численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному закону, то существует множество начальных состояний, из которых в течение нескольких генераций модельные переменные попадают в отрицательную полуплоскость, что соответствует вымиранию популяции. Такая ситуация вполне ожидаема в двух случаях: если в начальном состоянии численности возрастных групп слишком велики (рис. 6, *а, б*), то жёсткое лимитирование отбрасывает их в область отрицательных значений, или если частоты аллелей оказываются в области притяжения неподвижной точки с тривиальной численностью. Однако наблюдаемая картина не ограничивается этими ситуациями и бассейны притяжения неподвижных точек модели (4) могут иметь весьма сложную форму (рис. 6, *в, г*).

Заключение

В работе исследуются режимы динамики генетической структуры и численности популяции с двумя возрастными классами. Рассматривается наиболее простой из возможных вариантов возрастной структуры в биологической популяции, который, тем не менее, характерен для ряда естественных популяций. Предполагается, что

основные популяционные характеристики: репродуктивный потенциал популяции и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни, определяются на генетическом уровне. Исследуются модели с двумя видами экологического лимитирования численности младшего возрастного класса: линейным и экспоненциальным. Линейный вид лимитирования подходит для биологических популяций, находящихся в условиях сильного экологического давления; экспоненциальный – для популяций, находящихся в более спокойных условиях.

В ходе исследования найдены стационарные точки моделей, определены их условия существования и устойчивости. С использованием полученных результатов исследована динамика генетического состава и численностей возрастных групп в модели двухвозрастной популяции. Проведенное исследование показало, что хотя эволюционное увеличение приспособленности какого-либо из генотипов, закономерно приводящее к увеличению средней приспособленности популяции, и сопровождается возникновением в модели сложной динамики численности и генетического состава популяции, дальнейший рост приспособленности способен стабилизировать генетический состав популяции, и флуктуации разной степени сложности (от периодических до хаотических) будет испытывать уже только ее численность. Колебания численности при постоянном генетическом составе были обнаружены и в более простых моделях, описывающих динамику однородной популяции [17,18]. Генетический тип неподвижной точки, в котором окажется популяция, находится в очень сложной зависимости от начальных условий, то есть влияние внешних условий может оказаться весьма существенным в определении направления эволюции естественной популяции.

Таким образом, в работе показаны возможные механизмы появления очень сложной временной организации генетического биоразнообразия, весьма чувствительной к внешнему воздействию.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00146) и ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-I-П15-01, № 09-II-СО-06-006, № 10-III-B-01M-001).

Библиографический список

1. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. Вып. 3. С. 96.
2. Шапиро А.П., Луннов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
3. May R.M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // J. Theor. Biol. 1975. Vol. 51, № 2. P. 511.
4. Richer W.E. Stock and recruit // Theor. J. Fish. Res. Bard. Can. 1954. Vol. II, № 5. P. 559.
5. Hassell M.P., Lawton J.N., May R.M. Patterns of dynamical behavior in single species populations // J. Anim. Ecol. 1976. Vol. 45, № 2. P. 471.
6. Ruxton G.D., Gurney W.S. C., de Roos A.M. Interference and generation cycles // Theor. Popul. Biol. 1992. Vol. 42, № 3. P. 235.
7. Getz W.M. Correlative coherence analysis: variation from intrinsic and extrinsic

- sources in competing populations // *Theor. Popul. Biol.* 2003. Vol. 64, № 1. P. 89.
8. *Lebreton J.D.* Dynamical and statistical models of vertebrate population dynamics // *C.R. Acad. Sci. Biologies.* 2006. Vol. 329, № 10. P. 804.
 9. *Reluga T.C.* Analysis of periodic growth-disturbance models // *Theor. Popul. Biol.* 2004. Vol. 66, № 2. P. 151.
 10. *Фрисман Е.Я.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // *Доклады РАН.* 1994. Т. 338, № 2. С. 282.
 11. *Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // *Обзорные прикладной и промышленной математики.* М.: Научное изд-во «ТВП». 1994. Т. 1, вып. 6. С. 988.
 12. *Фрисман Е.Я., Жданова О.Л.* Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // *Генетика.* 2009. Т. 45, № 9. С. 1277.
 13. *Бадьева Е.* Согласованное изменение признаков организма // *Популярные обзоры.* 2010. <http://elementy.ru/genbio/synopsis?artid=290>
 14. *Пасеков В.П.* Популяционная изменчивость и биометрические модели координации признаков организма // *Журнал общей биологии.* 2010. Т. 71, № 1. С. 7.
 15. *Неймарк Ю.И., Ланда П.С.* Стохастические и хаотические колебания. М.: Наука. 1987. 424 с.
 16. *Farmer J.D., Ott E., Yorke J.A.* The dimension of chaotic attractors // *Physica 7D.* North-Holland Publishing Company. 1983. P. 153.
 17. *Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Динамические режимы в модели однолокусного плотностно-зависимого отбора // *Генетика.* 2005. Т. 41, № 11. С. 1575.
 18. *Фрисман Е.Я., Жданова О.Л.* Режимы динамики генетической структуры и численности в моделях эволюции локальной лимитированной популяции // *Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика.* 2006. Т. 14, № 1. С. 99.

*Институт автоматизи-
и процессов управления ДВО РАН*

*Поступила в редакцию 12.07.2010
После доработки 18.01.2011*

THE MODES OF GENETIC STRUCTURE AND POPULATION SIZE DYNAMICS IN EVOLUTION MODEL OF TWO-AGED POPULATION

O.L. Zhdanova, D.A. Bazhina

The modes of genetic structure and size dynamics of structured population are investigated in this work. The reproductive potential and survival rate of reproductive part of population in following years of life are determined on genetic level. It has been shown that evolutionary increasing of average population fitness is followed by arising of complicated dynamics of population size and of genetic structure. Further growth of fitness is capable to stabilize the genetic structure of population and so only the population

size will be fluctuating with regular or chaotic circling. The type of the final genetic equilibrium depends upon initial conditions in a very complicated way. Therefore the initial conditions play essential role for the direction of natural population evolution.

Keywords: Equilibrium, stability, attractor, population size, age structure, evolution.



Жданова Оксана Леонидовна – родилась в 1977 году во Владивостоке, окончила факультет прикладной математики Дальневосточного государственного технического университета в 2000 году. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (2003) в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН (Владивосток) по специальности «биофизика». Работает старшим научным сотрудником в лаборатории математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Основные научные интересы сосредоточены в области математического моделирования популяционно-генетических процессов, теории колебаний и хаоса в эволюционирующих системах. Опубликовала более 40 работ по этим направлениям.

690041, Владивосток, ул. Радио, 5
Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН
E-mail: axanka@iacp.dvo.ru



Бажина Дина Андреевна – родилась в Приморском крае (1985), окончила факультет прикладной математики Дальневосточного государственного технического университета (2008). В настоящий момент является аспиранткой лаборатории математического моделирования экологических систем в ИАПУ ДВО-РАН. Область научных интересов: моделирование динамики биологических систем, популяционная генетика; динамическая неустойчивость, детерминированный хаос. Имеет 4 публикации (в соавторстве).

690041, Владивосток, ул. Радио, 5
Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН