

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ В МОДЕЛЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЛОКАЛЬНОЙ ЛИМИТИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Е.Я. Фрисман, О.Л. Жданова

Показано, как эволюционное изменение частот аллелей, сопровождающееся ростом средней приспособленности популяции, приводит к циклическим и хаотическим режимам динамики ее численности. Рассмотрены возможные механизмы появления сложной временной организации генетического биоразнообразия.

1. Проблема динамики численности в современной популяционной экологии

Поведение численности популяций во времени – одна из основных характеристик биологического вида. Не существует ни одной популяции, численность которой не испытывала бы изменений. Некоторые из этих изменений носят сезонный характер, другие затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия. Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяций, приводить к изменениям роли и значимости различных видов в биосистемах. В большинстве ранних работ все значительные изменения, происходящие с численностью популяции, связывали со случайными и периодическими воздействиями на нее со стороны внешней среды. К климатическим теориям динамики численности примыкает трофоклиматическая теория Рулье [1], который полагал, что климатические факторы не только и не столько определяют интенсивность размножения и выживаемость особей популяции животных, сколько влияют на состояние их кормовой базы. Позже сформировались представления, согласно которым популяционные циклы объясняются сложными трофическими взаимоотношениями внутри биоценоза; однако стали накапливаться факты, свидетельствующие о том, что роль колебаний численности «хищника» в поддержании колебаний численности «жертвы» явно преувеличена.

В результате сложилась стройная система представлений о существовании внутрипопуляционной регуляции численности.

Гипотеза стресса и гипотеза генетического контроля [2] являются наиболее популярными гипотезами о механизмах внутрипопуляционной регуляции уровня численности. Согласно первой, при излишне высоких плотностях населения в пиках численности у животных появляется стресс-синдром, из-за чего резко падает рождаемость и растет смертность [3]. Согласно второй гипотезе, колебания численности популяций связывают с изменением их генетического состава [4]. Поскольку в период минимумов и пиков численности популяция оказывается в разных экологических условиях, она должна испытывать действие разнонаправленного естественного отбора. Это может приводить к изменению генетической структуры при каждом переходе от депрессии к максимуму и наоборот. Запаздывание такого перехода и поддерживает колебания. Тем не менее в рамках первой гипотезы остается непонятен эволюционный механизм, закрепивший закономерные резкие снижения приспособленности в пиках численности. Вторая же гипотеза объясняет наличие плотносно зависимого отбора, который является следствием колебаний численности, но мало что говорит об их первопричине.

Еще одним существенным фактором, вызывающим принципиальные изменения характера динамики численности, могут служить абиотические воздействия различной природы, приводящие к заметным сужениям естественных экологических ниш популяций. Часто эти воздействия носят антропогенный характер. Многократно описывались снижение численности популяций и уменьшение запасов биологических ресурсов, вызванные хозяйственной деятельностью человека, причем в большом числе случаев эта деятельность не была связана с каким-либо использованием данных ресурсов. При этом не только уменьшается численность популяций, но может происходить существенное изменение характера ее динамики. Возникают всплески и колебания численности, а также нерегулярные режимы динамики. Все это требует обстоятельного анализа и обсуждения различных механизмов, что возможно путем построения и анализа простейших моделей динамики численности.

2. Характер динамики численности популяций с перекрывающимися поколениями

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. Ограничимся подробным анализом закономерностей этой динамики, а результаты рассмотрения более сложных ситуаций обсудим в заключительной части. Если условия среды меняются от поколения к поколению не очень сильно, то численность некоторого поколения будет определяться только численностью предыдущего поколения. Обозначив через N_n численность n -го поколения, можно записать следующее детерминистическое уравнение, описывающее динамику численности такой одно-возрастной популяции:

$$N_{n+1} = F(N_n). \quad (1)$$

Простейший вид этого уравнения известен как модель Мальтуса

$$N_{n+1} = rN_n. \quad (2)$$

Здесь r – некоторая постоянная (каждая особь оставляет в следующем поколении r потомков независимо от численности родительской популяции). Решение этого уравнения представляет собой геометрическую прогрессию со знаменателем r и начальным членом N_0 , что фактически идентично экспоненциальному росту численности популяции при отсутствии лимитирующих факторов.

Хорошо известно, что достаточно долгий экспоненциальный рост численности в природе никогда не наблюдается. Рано или поздно сказывается действие лимитирующих факторов, поэтому коэффициент r в уравнении (2) оказывается функцией численности. Положим $r = af(N)$, где $f(N)$ – функция, описывающая лимитирование, и a – параметр, называемый репродуктивным потенциалом популяции и характеризующий скорость роста популяции в пустоту (то есть a выбирается так, чтобы выполнялось $f(0) = 1$). Теперь вместо уравнения (2) получаем

$$N_{n+1} = aN_nf(N_n). \quad (3)$$

В начале 1970-х годов появились глубокие исследования моделей динамики численности, подобных (3), дальневосточного ученого А.П. Шапиро [5, 6] и его американского коллеги Р.М. Мэя [7]. Они показали, что динамика численности популяции, описываемая уравнением (3), может быть весьма сложной, если функция $F(N) = aNf(N)$ убывает достаточно быстро (например, быстрее чем $1/N^2$).

Конкретизируя вид функции $f(N)$, численно для уравнения (3) можно построить бифуркационную диаграмму, характеризующую предельные траектории в зависимости от величины коэффициента a . Наиболее изучены дискретный аналог модели Ферхюльста, для которого $f(N) = 1 - kN$, и модель Рикера, для которой $f(N) = \exp(-bN)$ [8].

Исследование хаотических режимов динамического поведения, получаемого в моделях Рикера, Ферхюльста и др., 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 чего происходит резкое увеличение численности (скачок вверх), 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 многих естественных популяций высших организмов, особенно насекомых (например, саранчи, кузнечиков, ночных мотыльков).

3. Изменение характера динамики численности в процессе эволюции лимитированной популяции

Мы рассматривали характер динамики численности при фиксированных значениях параметров. Однако эволюционный процесс и изменения в окружающей среде могут привести к изменению параметров конкретной популяции. Обсудим возможные механизмы и направленность этих изменений.

Одной из первых задач математической популяционной генетики оказался количественный анализ результатов действия отбора в изолированной популяции диплоидных организмов. Предполагалось, что популяция не лимитирована внешними ресурсами, и динамика ее численности не рассматривалась. Мы попытались перенести полученные здесь результаты на лимитированные популяции и неожиданно обнаружили, что чисто количественные изменения генетической структуры приводят к существенным качественным изменениям динамики численности.

Для понимания основных закономерностей эволюции динамического поведения численности лимитированной популяции ограничимся подробным рассмотрением простой модельной ситуации, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним полиаллельным A локусом с аллеломорфами A_i , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования, а смежные поколения особей не перекрываются. В этом случае действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из генотипических классов особей $A_i A_j$ по одному коэффициенту W_{ij} , называемому приспособленностью (fitness); W_{ij} равно среднему числу потомков, произведенных одной особью данного генотипического класса и доживших до репродуктивного возраста (давших вклад в следующее поколение). Это определение приспособленности формально эквивалентно определению Р.А. Фишера [9, 10].

Введем следующие обозначения: q^i – частота гамет, несущих аллель A_i ; N – численность популяции. Сделанные предположения позволяют получить рекуррентные уравнения, связывающие значения этих переменных в смежных поколениях

$$\begin{aligned} q_{n+1}^i &= q_n^i \sum_j W_{ij} q_n^j / \bar{W}_n, \\ N_{n+1} &= \bar{W}_n N_n, \end{aligned} \quad (4)$$

где n – номер поколения, $\bar{W}_n = \sum_{ij} W_{ij} q_n^i q_n^j$ – средняя приспособленность популяции.

Пусть действие отбора не зависит от численности (плотности населения) популяции, однако будем учитывать влияние плотностно зависимых факторов, лимитирующих рост популяции. Такое представление, по-видимому, вполне соответствует реальному действию отбора на те признаки, природная генотипическая изменчивость по которым никак не коррелирована с изменениями плотности в популяции. Подобным образом должны, по-видимому, отбираться многие физиологические мутации, влияющие на общую жизнеспособность. Можно привести опубликованные данные о плотностно независимом поведении генетической структуры популяции. Например, L.D. Gottlieb [11] показал отсутствие какой-либо корреляции между изменениями численности и динамикой частот аллелей для трех (из пяти изученных) поли-

морфных белковых локусов в четырех сильно флуктуирующих популяциях степных полевков *Microtus ochrogaster*, а M.S. Graines, et al. [12] обнаружили стабильность генетической структуры по пяти полиморфным ферментным локусам в географически изолированной популяции однолетнего растения *Stephanomeria exigua* (*Compositae*). Аллельные частоты этих локусов практически не изменились в течение четырех последовательных поколений, несмотря на то, что численность популяции испытывала в этот период значительные колебания. Это означает, что относительные приспособленности (отношения W_{ij}/W^* , где W_{ij} – приспособленность ij -го генотипа, а W^* – приспособленность одного из генотипов, принятая за эталон), не зависят от величины численности популяции, то есть их можно считать константами. Если популяция находится под действием плотностно зависимых лимитирующих факторов, то абсолютные приспособленности каждого генотипического класса должны зависеть от численности популяции

$$W_{ij}(N) = a_{ij}f(N). \quad (5)$$

Здесь $f(N)$ – функция, характеризующая плотностную регуляцию численности, одинаковую для каждого генотипа; a_{ij} – коэффициенты, равные относительным генотипическим приспособленностям. Функцию $f(N)$ мы по-прежнему будем считать монотонно убывающей с ростом численности, причем $f(0) = 1$. Такое действие отбора мы предлагаем называть F -отбором, подчеркивая этим тот факт, что отбор осуществляется при постоянных относительных приспособленностях (fitnesses). Уравнения динамики (4) в случае F -отбора преобразуются к виду

$$\begin{aligned} q_{n+1}^i &= q_n^i \sum_j a_{ij} q_n^j / a_n, \\ N_{n+1} &= a_n N_n f(N_n). \end{aligned} \quad (6)$$

Заметим, что уравнение для динамики численности N рассматриваемой популяции, находящейся под действием F -отбора, фактически совпадает с (3). Разница в том лишь, что a_n зависит от n , это связано с тем, что a_n равно среднему значению относительных приспособленностей a_{ij} в популяции, то есть $a_n = \sum \sum a_{ij} q_n^i q_n^j$, где q_n^i – частоты соответствующих генотипов в n -м поколении.

Уравнения, характеризующие изменение генетической структуры популяции, при F -отборе не зависят от ее численности, поэтому могут быть исследованы отдельно. Кроме того, они совпадают с точностью до обозначений с уравнением динамики генетической структуры нелимитированной популяции (4). Следовательно, здесь справедливо утверждение теоремы Фишера, для дискретного случая доказанного Кингманом [13],

$$a_{n+1} \geq a_n, \quad (7)$$

то есть среднее значение относительных приспособленностей a_i может лишь возрасти в процессе эволюции, независимо от их конкретных значений и начального состояния популяции. Это означает, что репродуктивный потенциал лимитированной популяции возрастает в процессе эволюции, так же как средняя приспособленность свободной. Однако такой монотонный рост репродуктивного потенциала, вызванный динамикой генетической структуры, может привести к изменению характера динамического поведения численности популяции и обусловить возникновение колебаний и хаотических режимов изменения численности. Рассмотрим это

на примере диаллельной популяции ($i, j = 1, 2$) и экспоненциальной зависимости $f(N) = \exp(-bN)$, используемой в модели Рикера. На рис. 1 приведен пример закрепления рецессивной мутации с большим репродуктивным потенциалом $a_{11} = 18$ при $a_{12} = a_{22} = 5$, $b = 1$ и $q_0 = 0,01$. Монотонный рост частоты мутантного гена и связанный с этим рост репродуктивного потенциала a_n сначала приводит к медленному (если исключить переходный процесс, то малозаметному) росту численности, а затем вызывает возникновение нерегулярных колебаний и хаоса.

По-видимому, в естественных популяциях должно наблюдаться медленное и весьма неравномерное увеличение параметра a_n , вызванное селекцией вновь возникших адаптивных мутаций, обуславливающих постепенный весьма небольшой прирост репродуктивного потенциала (на рис. 2 – пример модельной динамики). Можно предположить, что в некоторые промежутки времени численность популяции должна успевать выходить на устойчивый стационарный уровень $N(a)$. В дальнейшем с ростом a_n динамика численности может измениться. Вначале это изменение будет носить только количественный характер, связанный с увеличением равновесной численности, затем при переходе a_n через некоторое бифуркационное значение картина меняется качественно: возникают циклические режимы динамики. Если рост a_n продолжается, то циклика становится все более и более сложной. Более того, неограниченное увеличение a_n может стать трагическим для популяции, так как может привести к резким динамическим колебаниям и вывести популяцию на такой низкий уровень численности, из которого она уже не сможет восстановиться. Итак, для лимитированных популяций с неперекрывающимися поколениями прогрессивное возрастание средней приспособленности может оказаться в диссонансе со стабильностью роста популяции [14]. Этот факт находится в явном противоречии с интуитивным представлением об увеличении стабильности популяции с ростом

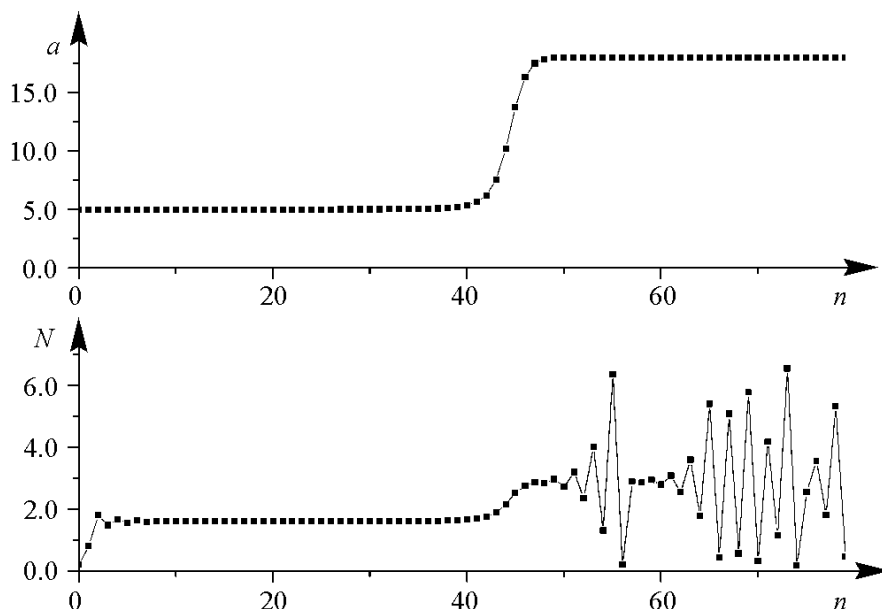


Рис. 1. Диаллельная модель. Динамика средней приспособленности a_n и численности популяции N_n при рикеровском плотностном регулировании численности $f(N) = \exp(-N)$

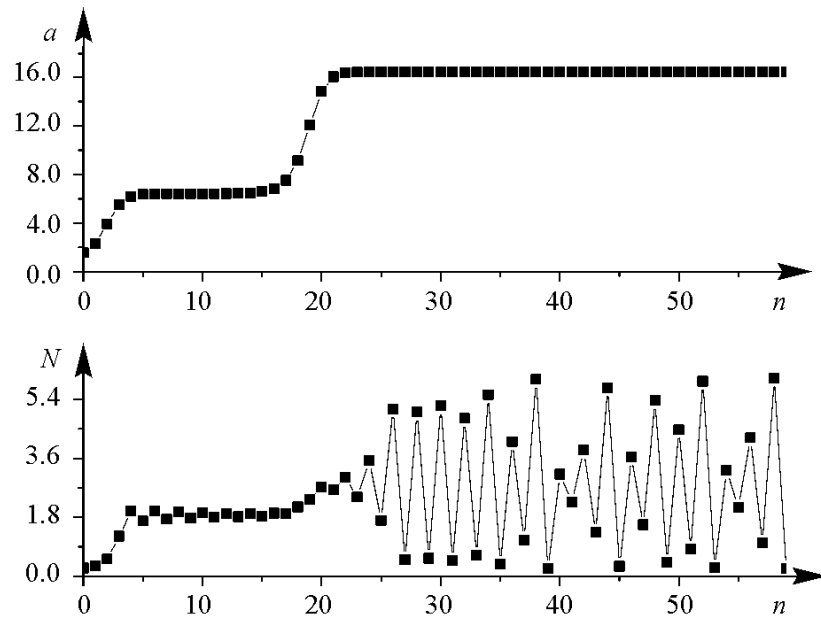


Рис. 2. Триаллельная модель. Динамика a_n и N_n ; в результате мутации появился третий аллель с большим репродуктивным потенциалом в гомозиготном состоянии; $q_0^1 = 0.733$, $q_0^2 = 0.21$, $q_0^3 = 0.057$, $N_0 = 0.25$, $a_{11} = 1.11$, $a_{22} = 7.39$, $a_{33} = 16.4$, $a_{12} = 1.22$, $a_{13} = 1.66$, $a_{23} = 3.29$; первые несколько поколений наблюдаются небольшие колебания численности популяции (в это время происходит вытеснение первого аллеля, частота второго аллеля растет); после 20-го поколения происходит уже вытеснение второго аллеля, что сопровождается резким ростом средней приспособленности популяции и далее хаотической динамикой численности

ее средней приспособленности. Для более сложных нелинейных моделей динамики популяций с возрастной структурой можно показать, что увеличение средней индивидуальной приспособленности приводит к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели [15]. Вместе с тем, эволюционный переход от стабильных режимов динамики численности к хаотическим оказывается возможным только при достаточно высокой интенсивности экологического лимитирования. Однако увеличение интенсивности экологического лимитирования, вызванное антропогенным сужением экологической ниши, при достаточно высоких значениях a_n , обусловленных предшествующим отбором, само способно вызвать эти перестройки.

4. Характер динамики генетического состава лимитированной популяции

Таким образом, F -отбор создает необходимые условия для возникновения колебаний численности, так как приводит к быстрому росту популяции при ограниченности ресурсов. При этом на фоне колебаний численности появляются условия для «конкуренции» между генотипами или, иными словами, условия для возникновения R - K -отбора. Теперь уже относительные приспособленности генотипов будут зависеть от численности популяции. Продолжая аналогию с моделью Рикера, введем следующее выражение для приспособленностей генотипов:

$$W_{ij}(N) = a_{ij} \exp(-b_{ij}N). \quad (8)$$

Коэффициенты a_{ij} и b_{ij} можно заменить на более содержательные $R_{ij} = \ln(a_{ij})$, $K_{ij} = R_{ij}/b_{ij}$ [16]:

$$W_{ij} = \exp(R_{ij}(1 - N/K_{ij})), \quad (9)$$

где R_{ij} – мальтузианский, а K_{ij} – ресурсный параметр ij -го генотипа. Мальтузианский параметр описывает экспоненциальную скорость размножения соответствующего генотипа в отсутствие плотностного лимитирования; а ресурсный – равновесную численность популяции, состоящей только из ij -го генотипа.

Под стратегией R -отбора понимается такой отбор, когда имеется некоторый экологический вакуум и оптимальным является максимально возможное использование материи и энергии в целях наибольшего репродуктивного успеха, то есть максимальное увеличение числа потомков. Стратегия K -отбора предполагает наличие максимальных плотностно зависимых эффектов и заключается в стратегии траты энергии на поддержание наименьшего количества потомков, которые являются конкурентоспособными, то есть характеризуются большой выживаемостью даже в условиях крайнего проявления плотностно зависимых факторов [17–19].

Описаны результаты многих наблюдений стратегии R - и K -отбора в лабораторных и природных популяциях как низших, так и высших организмов [20–22]. Основной результат всех этих исследований заключается в том, что стратегия K -отбора преобладает, как правило, в стационарной или слабо меняющейся среде обитания, в то время как стратегия R -отбора преобладает в среде обитания, испытывающей сильные случайные или периодические изменения.

Работы подобного рода послужили толчком для теоретического исследования моделей плотностно зависимого отбора. Интересные исследования проделаны J. Rougharden [23] и В. Charlesworth [24]. Выяснилось, что в стационарной среде направление эволюции популяции определяется, в основном, генетическими значениями конкурентоспособности. Так, если значение конкурентоспособности для гетерозигот больше, чем для гомозигот, то в популяции устанавливается устойчивый полиморфизм. Если же значение конкурентоспособности гетерозигот лежит между значениями этого параметра для гомозигот, то происходит вытеснение того из аллелей, гомозиготы по которому обладают наименьшей конкурентоспособностью. Значения репродуктивных потенциалов влияют только на характер устойчивости равновесного состояния. При определенных соотношениях параметров в популяции могут возникать сложные колебания и размера популяции и ее генетической структуры. М.А. Asmussen [25] подробно проанализировал условия существования и устойчивости циклических режимов динамики численности и генетической структуры популяции для двух видов зависимости приспособленности от численности популяции – логистического и экспоненциального. В частности, существуют значения параметров K_{ij} и R_{ij} , которые приводят к динамическому поведению, весьма похожему на колебания численности (плотности) популяции и ее генетической структуры, описанные L.C. Birch [26] для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофилы.

Приведем детальное рассмотрение последствий R – K -отбора в двухаллельном локусе. В этом случае система модельных уравнений (4) примет вид

$$\begin{cases} N_{n+1} = \bar{W}_n(N_n)N_n, \\ q_{n+1} = q_n (W_{11}(N_n)q_n + W_{12}(N_n)(1 - q_n)) / \bar{W}_n(N_n), \end{cases} \quad (10)$$

где n – номер поколения, q_n – частота первого аллеля в n -м поколении; $\bar{W}_n = W_{11}(N)q_n^2 + 2W_{12}(N)q_n(1 - q_n) + W_{22}(N)(1 - q_n)^2$ – средняя приспособленность популяции в n -м поколении; приспособленности генотипов W_{ij} экспоненциально зависят от численности (9) и имеют одну общую точку N^* .

Система (10) кроме тривиальной ($N = 0$) имеет три стационарные точки.

1. $q = 0, N = K_{22}$; равновесие устойчиво, если $0 < R_{22} < 2$ и $K_{22} > K_{12}$.
2. $q = 1, N = K_{11}$; стационарная точка устойчива, если $0 < R_{11} < 2$ и $K_{11} > K_{12}$.
3. Полиморфное равновесие:
$$\begin{cases} (W_{12} - 1)^2 = (W_{11} - 1)(W_{22} - 1) & (*), \\ q = (1 - W_{12}) / (W_{11} - W_{12}). \end{cases}$$

Случай 3 не существует, если ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение $K_{22} < K_{12} < K_{11}$. Если наибольший ресурсный параметр имеет гетерозигота $K_{22} < K_{11} < K_{12}$, то в полиморфном равновесии численность больше, чем в обоих мономорфных; это равновесие может быть устойчивым (одно из его собственных чисел по модулю всегда меньше единицы). Если наименьший ресурсный параметр имеет гетерозигота $K_{22} > K_{11} > K_{12}$, то в полиморфном равновесии численность наименьшая; это равновесие не может быть устойчивым (модуль одного из его собственных чисел всегда больше единицы).

Аналитическое и численное исследование модели (10) показывает, что на динамику популяции влияет не столько преимущество по мальтузианскому параметру отдельного генотипа, сколько преимущество по ресурсному параметру. Этот результат согласуется с известными исследованиями В. Charlesworth [24] и Е.В. Евдокимова [16].

В модели возможны колебания численности в отсутствие колебаний генетического состава (рис. 3), этот факт является еще одним контрпримером гипотезы генетического контроля, которая колебания численности популяции связывает с колебаниями ее генетической структуры [4, 27].

Проиллюстрируем динамическое поведение модели (10) на следующем примере. Зафиксируем значения параметров: $K_{12} = 0.95, R_{12} = 3.8, K_{22} = 0.57, R_{22} = 2.8, q_0 = 0.8, N_0 = 0.1$. Будем изменять репродуктивный потенциал гомозиготы по первому аллелю A_1A_1 ($a_{11} = \exp R_{11}$) с шагом 0.3, начиная с $a_{11} = 1.0$ ($R_{11} = 0, K_{11} = 0$). При этом будет изменяться и ресурсный параметр гомозиготы

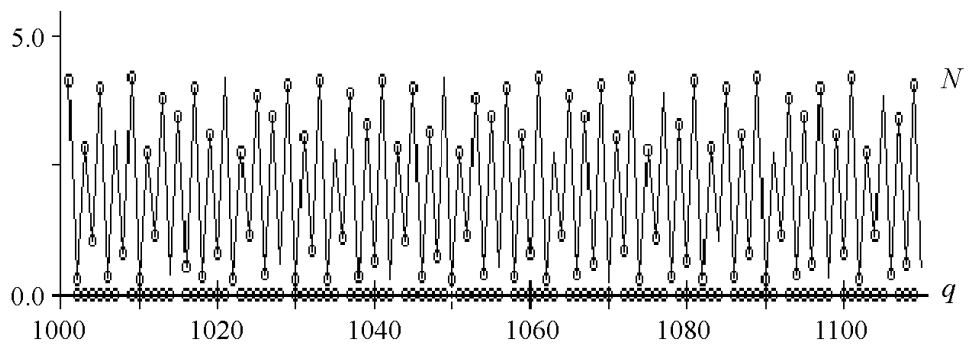


Рис. 3. Колебания численности при мономорфизме aa . Закрепление генотипа aa , неоптимального по ресурсному параметру, обусловлено его большим начальным преимуществом: $q_0 = 0.1$. Популяционные параметры: $R_{11} = 4.6, R_{12} = 1.1, R_{22} = 2.7, K_{11} = 2.7, K_{12} = 1.1, K_{22} = 2.0$

ты A_1A_1 , поскольку его значение зависит от варьируемого R_{11} . На рис. 4 представлена бифуркационная диаграмма генетического состава Q , ниже – численности N . В работе вычислялась ляпуновская размерность по формуле Каплана – Йорке [28]. При маленьких значениях варьируемого параметра имеется цикл длины два по обоим показателям; далее рождается цикл длины четыре по Q и по X , цикл длины 8, циклов следующей длины уже не видно, видна хаотическая динамика (рис. 5). Далее можно различить цикл длины три, хаотическую динамику обоих показателей, и при $R_{11} = R_{22}$ уже колеблется только численность, а генетический состав q выходит на стационарный уровень $q = 0.5$. Дальнейшее увеличение параметра a_{11} сопровожда-

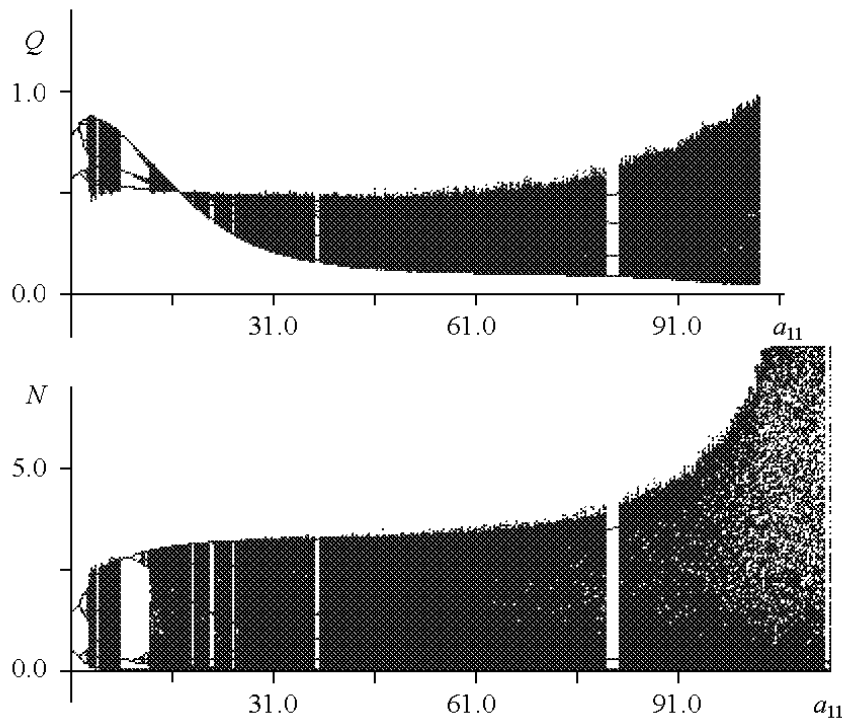


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма генетического состава и численности при изменении репродуктивного потенциала гомозиготы AA , сопровождающегося изменением ее ресурсного параметра

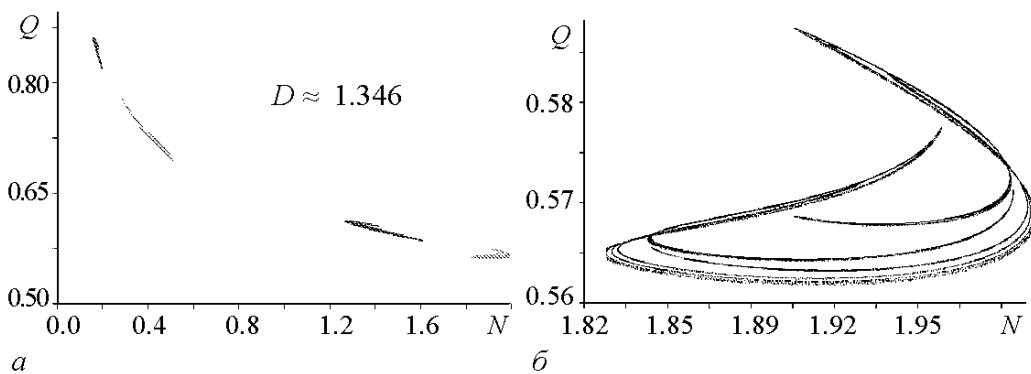


Рис. 5. a – аттрактор дробной размерности ($a_{11} = 3.27$, $R_{11} \approx 1.18$, $K_{11} \approx 0.86$), b – увеличенный фрагмент аттрактора

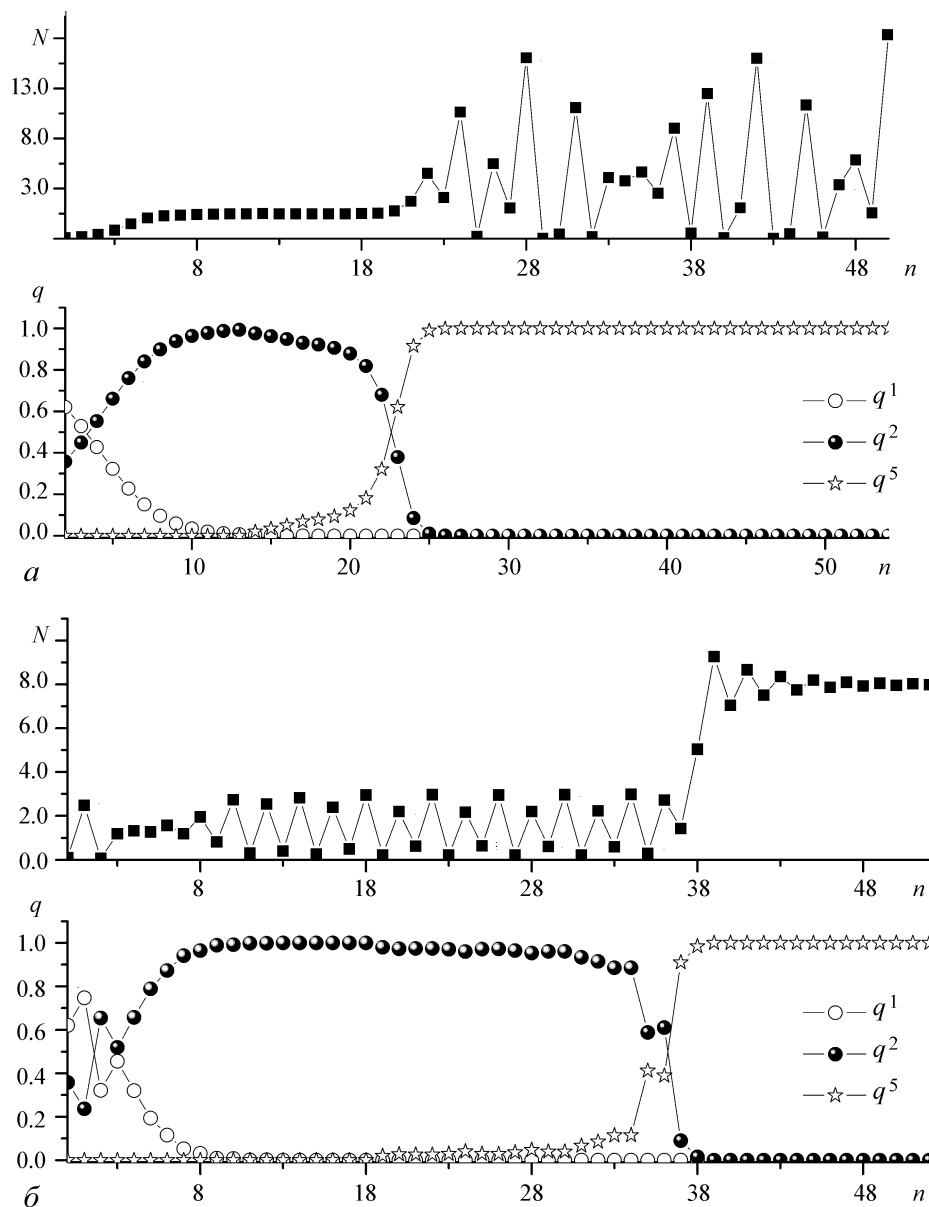


Рис. 6. Полиаллельная популяция: пять аллелей. Динамика численности и частот аллелей. Параметры модели: $a - R_{11} = 0.5, R_{12} = 0.71, R_{22} = 0.76, R_{33} = 0.93, R_{44} = 1.32, R_{55} = 3.63, K_{11} = 1, K_{12} = 1.4, K_{22} = 1.5, K_{33} = 1.8, K_{44} = 2.5, K_{55} = 6$; $b - R_{11} = 4, R_{12} = 3.2, R_{22} = 2.97, R_{33} = 2.8, R_{44} = 2.67, R_{55} = 1.73, K_{11} = 1, K_{12} = 1.2, K_{22} = 1.3, K_{33} = 1.4, K_{44} = 1.5, K_{55} = 8$. Третий и четвертый аллели быстро элиминируются из популяции

ется появлением колебаний генетического состава. После значения $a_{11} = 45$ ресурсный параметр гетерозиготы займет промежуточное положение и в системе уже не будет полиморфной стационарной точки, однако полиморфизм еще некоторое время сохранится.

В результате случайных мутаций количество аллелей в одном локусе может увеличиться. Чтобы проиллюстрировать, как появление новых генов отражается на динамике численности популяции, рассмотрим простую модельную ситуацию. Пусть

было два аллеля: A_1 и A_2 , приспособленность гетерозиготы A_1A_2 находилась между приспособленностями гомозигот A_1A_1 и A_2A_2 , то есть $\min(K_{11}, K_{22}) < K_{12} < \max(K_{11}, K_{22})$. Появился третий аллель, четвертый и т.д., m -й. Пусть мальтузианские параметры гомозигот подчинены следующему соотношению: $R_{ii} > R_{jj}$, если $i > j$. Параллельно рассматривается симметричный случай, когда $R_{ii} < R_{jj}$, для $i > j$. Приспособленности по-прежнему экспоненциально зависят от численности (9). Также предполагаем, что все графики функций приспособленности пересекаются в одной точке численности N^* , то есть $W_{ij}(N^*) = W_{kl}(N^*)$, $\{i, j, k, l\} = 1 \dots m$. Сделаем еще одно сильное предположение: динамика приспособленности любой из гетерозигот такова, что ее описывает функция $W_{12}(N)$. Динамическое поведение такой полиаллельной популяции описывается системой рекуррентных уравнений (4) с рикеровским видом зависимости приспособленностей от численности.

Проведенные в [29] поиск и исследование на устойчивость стационарных точек модели менделевской полиаллельной экспоненциально лимитированной популяции показывает, что если в процессе эволюции появляются новые все более приспособленные генотипы, то в равновесии популяция однородна по генетическому составу (в зависимости от начальных условий, закрепится один из «новых» аллелей); при этом возможна как хаотизация численности (рис. 6, а), так и переход к стационарному состоянию (рис. 6, б) – в зависимости от величины репродуктивного потенциала закрепившегося генотипа. Если же ресурсный параметр одного из «старых» генотипов A_1A_1 или A_2A_2 максимален, то при достаточно больших репродуктивных потенциалах, возможен полиморфизм, характеризующийся очень сложной динамикой уже не только численности, но и генетического состава популяции (рис. 7).

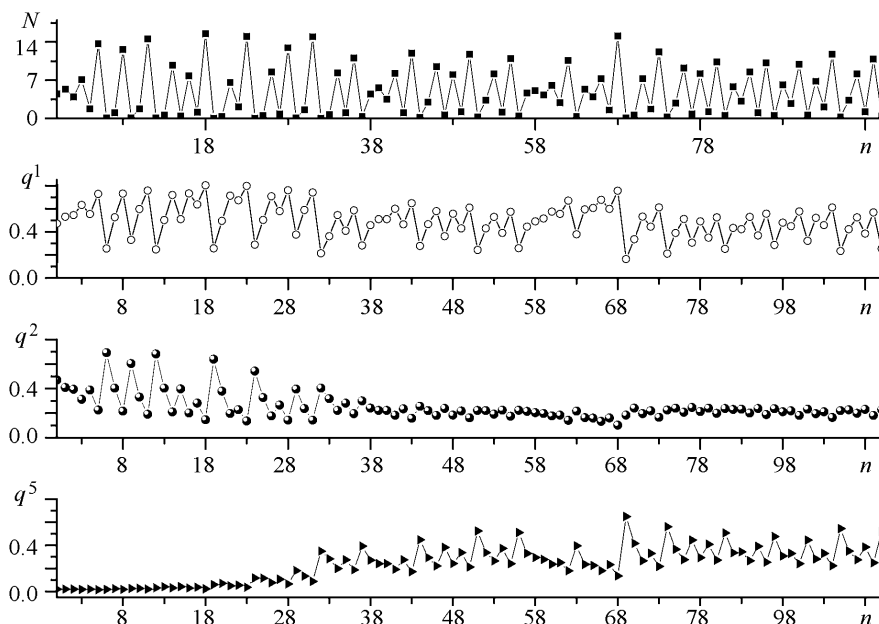


Рис. 7. Полиаллельная популяция: пять аллелей. Динамика численности и частот аллелей. Параметры модели: $R_{11} = 4$, $R_{12} = 2.88$, $R_{22} = 1.1$, $R_{33} = 0.93$, $R_{44} = 0.8$, $R_{55} = 0.55$, $K_{11} = 5$, $K_{12} = 4.8$, $K_{22} = 3.9$, $K_{33} = 3.7$, $K_{44} = 3.5$, $K_{55} = 3$. Третий и четвертый аллели быстро элиминируются из популяции

Заключение

Мы показали, как эволюционное изменение частот аллелей, сопровождающееся ростом средней приспособленности популяции, может привести к циклическим и хаотическим режимам динамики ее численности. При этом на фоне колебаний численности возникают условия для возникновения «конкуренции» между генотипами, чувствительными к уровню численности, то есть условия для *R-K*-отбора. Действие такого отбора приводит к возникновению сложных режимов динамики уже не только численности, но и генетической структуры популяции. Таким образом, в работе показаны возможные механизмы появления очень сложной временной организации генетического биоразнообразия, весьма чувствительной к внешнему воздействию.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 03-01-00044-а и 04-04-97000-р.

Библиографический список

1. Рутье К.Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям. М.: Наука, 1952.
2. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
3. Дэвис Д.Е., Кристиан Дж. Популяционная рефляция у млекопитающих // Экология. 1976. № 1. С. 15.
4. Chitty D. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations // Proc. Ecol. Soc. Australia. 1967. Vol. 2. P. 51.
5. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 96.
6. Шапиро А.П., Луннов С. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
7. May R.M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // J. Theor. Biol. 1975. Vol. 51, №2. P. 511.
8. Ricker W.E. Stock and recruitment // Theor. J. Fish. Res. Bard. Can. 1954. Vol. 11, №5. P. 559.
9. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
10. Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика. Новосибирск: Наука, 1977.
11. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* spp. *coronaria* that fluctuates in population size // Genetics. 1974. Vol. 76, №3. P.551.
12. Graines M.S., McClenaghay L.R., Rose R.R. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations in *Microtus ochrogaster* // Evolution. 1978. Vol. 32, №4. P.723.
13. Kingman J.F.C. A mathematical problem in population genetics // Proc. Can. Phill. Soc. 1961. Vol. 57. P. 574.
14. Witten M. Fitness and survival in logistic models // J.Theor. Biol. 1978. Vol. 74, №1. P. 23.

15. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биол. популяций // Вестник ДВО РАН. 1994. №5/6. С. 97.
16. Евдокимов Е.В. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в основных моделях популяционной динамики (Теория и эксперимент) // Автореф. дис... д-ра биол. наук. Красноярск, 1999.
17. Pianka E.R. On r - and K -selection // Amer. Natur. 1970. Vol. 104. P. 592.
18. Pianka E.R. Evolution ecology. New York: Harper and Row. 1974. 356 p.
19. Pianka E.R. On r - and K -selection // Reading Sociobiol. San Francisco, 1978. P. 45.
20. Graham J. Reproductive effect and r - and K -selection in two species of *Lacuna* (Gastropods: Prosobranchia) // Mar. Biol. 1977. Vol. 40, №3. P. 217.
21. Long Th., Long G. The effects of r - and K -selection on components of variance for two quantitative traits // Genetics. 1974. Vol. 76, №3. P. 567.
22. MacNaughton S.J. r - and K -selection in *Tipha* // Amer. Natur. 1975. Vol. 109, №961. P. 251.
23. Rougharden J. Density dependent natural selection // Ecology, 1971. Vol. 52. P. 453.
24. Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ibid. P. 469.
25. Asmussen M.A. Regular and chaotic cycling in models of ecological genetics // Theoretical population biology. 1979. Vol. 16, №2. P. 172.
26. Birch L.C. Selection in *Drosophila pseudob.* in relat. to crow. // Evol. 1955. Vol. 9, №4. P. 160.
27. Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canad. J. Zool. 1960. Vol. 38. P. 99.
28. Farmer J. Doayne, Ott Edward, Yorke James A. The dimension of chaotic attractors // Physica D7, North-Holland Publishing Company, 1983. P. 153.
29. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Исследование динамики модели менделевской однолокусной полиаллельной популяции с экспоненциальным плотностно зависимым отбором // Дальневосточный математический журнал. 2004. Т. 5, №2.

Институт автоматизации и процессов
управления ДВО РАН, Владивосток

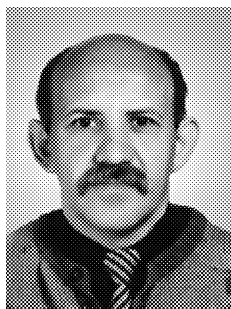
Поступила в редакцию
После доработки

6.06.2005
22.01.2006

**THE DYNAMIC BEHAVIOR OF GENETIC STRUCTURE
AND POPULATION SIZE IN THE EVOLUTION
MODELS OF LIMITED POPULATION**

E.Ya. Frisman, O.L. Zhdanova

It has been shown in this work how the evolutionary change of alleles' frequencies, which is accompanied by the growth of average population fitness, leads to chaotic and cyclic dynamics of population size. Then the possible mechanisms of appearance of complicate temporal organization of genetic biodiversity have been considered.



Фрисман Ефим Яковлевич – родился в 1948 году в Сталинабаде (ныне Душанбе), окончил Новосибирский государственный университет в 1971 году. После окончания НГУ работает в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН. С 1988 года зав. лабораторией математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. С 2002 года – директор Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (Биробиджан). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук (1982) в Институте цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск) и доктора биологических наук (1989) в Институте биофизики ДВО РАН (Красноярск) в области математической теории эволюции. Автор 4-х монографий (две вышли в издательстве «Наука» и две – в ДВО АН СССР). Опубликовал более 120 научных работ по общим вопросам математического моделирования и по конкретным моделям экологических и популяционных систем. Соросовский профессор. E-mail: frisman@iacp.dvo.ru



Зданова 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 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 22 работы по этим направлениям. E-mail: axanka@iacp.dvo.ru