

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОФИЗИКЕ

© 2020 г. Е.Я. Фрисман*, О.Л. Жданова**, Г.П. Неверова**

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, 679016, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

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

E-mail: axanka@iacp.dvo.ru

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 16.06.2020 г.

Динамика численности популяции и изменение ее генетической структуры находятся в сложных причинно-следственных связях. В работе на простом модельном примере показано, что эволюционный процесс плотностно-независимого естественного отбора по приспособленностям, определяемым одним диаллельным локусом, может привести к изменению параметров роста популяции и связанной с этим смене динамических режимов ее численности. Обсуждаются возможные механизмы и направленность этих изменений. Результаты наглядно демонстрируют, что эволюционное изменение частот аллелей, сопровождающееся ростом средней приспособленности популяции, может привести к циклическим, квазипериодическим и хаотическим режимам динамики ее численности. Эффекты, наблюдаемые в рассматриваемых моделях, во многом появляются в силу простого объединения (суперпозиции) двух моделей: естественный отбор приводит к эволюционному росту приспособленности, а плотностное регулирование при увеличении репродуктивного потенциала приводит к известным бифуркациям, обеспечивающим различные колебания численности. Только теперь эти флуктуации появляются (и проявляются) в ходе генетической эволюции. Вместе с этим при объединении моделей появляются новые режимы, которые не наблюдались в каждой из моделей отдельно: колебания частот генов, связанные с мультирежимностью рассматриваемых систем и возникновением новых устойчивых аттракторов.

Ключевые слова: математическое моделирование, эволюция, естественный отбор, динамика популяции, ловушка бистабильности.

DOI: 10.31857/S0006302920050130

В 1798 г. Т. Мальтус опубликовал работу «Essay on the Principle of Population» («Опыт о законе народонаселения») [1], в которой привел обоснование модели, описывающей рост численности населения земли по геометрической прогрессии со знаменателем, названным впоследствии мальтузианским параметром. Эта работа не только послужила основой для многих демографических и мировоззренческих концепций, но и стимулировала развитие основополагающих биологических теорий.

Так, Ч. Дарвин приводит и подробно анализирует модель Мальтуса в первой части своей знаменитой книги: «On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life» («Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь») [2], а затем использует ее в качестве одного из обоснований своей концепции естественного отбора. Создатели синтетической «генетической» теории

эволюции Р. Фишер, С. Райт, Дж. Холдейн и С.С. Четвериков [3–6] фактически применяли модель Мальтуса, полагая мальтузианский параметр зависимым от генотипа, а основоположники теоретической экологии (динамической теории экосистем) П. Ферхюльст и В. Вольтерра (а также Г.Ф. Гаузе) [7–10] рассматривали модель Мальтуса, в которой этот параметр являлся функцией численности популяции (или нескольких численностей взаимодействующих популяций).

Таким образом, были сформулированы базовые концепции общей биологии, связанные с эволюцией популяций и динамикой экосистем. Однако полного синтеза экологических и генетических представлений и концепций нет до сих пор.

Вместе с тем уже в 60-е годы прошлого столетия появились представления о плотностно- и частотно-зависимых составляющих в действии естественного отбора [11, 12], а также о плотностно-независимых формах естественного отбора, действие которых в условиях экологического ли-

митирования способно вызвать изменение характера динамики численности популяций [13–16]. Работы в рамках эколого-генетического направления моделирования, рассматривающего взаимосвязанные изменения численности и генетической структуры популяции, позволили охарактеризовать действие эволюционных факторов, в первую очередь естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно и изменений характера динамики популяций, которые сталкиваются с естественным ограничением экологических ресурсов (т.е. находящихся под действием лимитирующих факторов окружающей среды) [17–22].

Даже простейшие модели лимитированных популяций, построенные на классических для математической биологии уравнениях Рикера, Смита–Фейгенбаума, Мэя–Хассела, демонстрируют удивительно сложную динамику [23, 24]. При этом важно учитывать, что большинство биологических популяций имеет ярко выраженную неоднородность, представленную возрастной или стадийной структурой. В популяционной экологии для описания динамики структурированных популяций широко используются матричные модели Лесли–Лефковича [25–28]. Все эффекты, связанные с плотностно-зависимой регуляцией роста популяции и наблюдающиеся в одномерных моделях неструктурированных популяций, отмечаются и в системах динамики структурированных популяций. Наиболее исследованными моделями, демонстрирующими разнообразные типы динамического поведения, являются двумерные системы рекуррентных уравнений или двумерные отображения, преимущественно описывающие динамику двухвозрастной популяции [29]. Такая структура характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения. Примерами могут служить мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны, беличьи и т.п.), быстросозревающие рыбы (такие как корюшка, навага и др.), многие насекомые, двух- и трехлетние растения [30–33]. Именно мышевидные грызуны, быстросозревающие виды рыб и насекомые обладают сложной флуктуирующей динамикой и являются наиболее частыми объектами исследований в экспериментальной и яркими примерами в теоретической популяционной биологии.

В теоретических исследованиях двухвозрастных популяций неоднократно было показано, что увеличение репродуктивного потенциала и параметров, характеризующих выживаемость особей, приводит к усложнению динамики численности от стабильных режимов до нерегулярных колебаний [34–36]. Однако механизмы роста репродуктивного потенциала, как правило, не рассматривались. Вместе с тем можно предположить, что рост потенциальной плодовитости особей в при-

родных популяциях происходит в процессе их эволюции под действием естественного отбора, а точнее, под действием плотностно-независимого естественного отбора, повышающего среднюю приспособленность популяции в соответствии с фундаментальной теоремой естественного отбора Р. Фишера. Если это так, то в процессе естественной эволюции природной популяции с выраженной сезонностью жизненного цикла должен происходить закономерный переход от равновесных режимов динамики численности к колебаниям и хаосу (псевдостохастическому поведению).

В данной работе мы на простом модельном примере рассмотрим, как эволюционный процесс естественного отбора по приспособленностям особей может привести к изменению параметров роста популяции и связанной с этим смене динамических режимов ее численности. Обсудим возможные механизмы и направленность этих изменений.

ХАРАКТЕР ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ 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. 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 одновозрастной популяции: $N_{n+1} = F(N_n)$. Простейший вид этого уравнения для $F(N_n) = rN_n$ фактически является моделью Мальтуса, где r — некоторая постоянная (т.е. каждая особь оставляет в следующем поколении r потомков независимо от численности родительской популяции):

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

Решение этого уравнения представляет собой геометрическую прогрессию со знаменателем r и начальным членом N_0 , что фактически идентично экспоненциальному росту численности популяции в отсутствие 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 (1) 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 (т.е. $f(N)$ выбирается так, чтобы выполнялось $f(0) = 1$). Теперь вместо уравнения (1) получаем:

$$N_{n+1} = a N_n f(N_n). \quad (2)$$

Именно такие модели исследовали А.П. Шапиро [23] и Р. Мэй [24]. Они показали, что динамика численности популяции, описываемая уравнением (2), может быть весьма сложной, если функция $F(N) = aNf(N)$ убывает при больших N достаточно быстро (например, быстрее, чем $1/N^2$). Рассмотрим кратко характер этой динамики.

Пусть $N(a)$ – нетривиальное стационарное значение численности, т.е. решение уравнения $N = F(N)$. При малых значениях коэффициента a ($1 < a < a^0$; $F'(N(a^0)) = 0$; $0 < F'(N(a)) < 1$) каждое решение уравнения (2) ведет себя аналогично решению соответствующего дифференциального уравнения – его можно изобразить последовательностью точек $(n, N(n))$, лежащих на S -образной кривой в плоскости $\{n, N\}$. Каждая из таких последовательностей монотонно сходится к равновесному значению численности $N(a)$. Однако при больших значениях коэффициента a динамическая картина существенно меняется. Так, при $a^0 < a < a^*$ ($F'(N(a^*)) = -1$) решения уравнения (2) сходятся к равновесию $N(a)$ уже не монотонно, а в виде затухающих колебаний.

При $a > a^*$ (но $a < a^{**}$, см. ниже) решения уравнения (2) уже не сходятся к $N(a)$ (если начальное значение не совпадало с $N(a)$), а дают картину устойчивых незатухающих колебаний. Потеря устойчивости равновесной точки $N(a)$ при $a = a^*$ сопровождается возникновением предельного цикла длины 2, который представляет собой единственное устойчивое решение уравнения (2) при $a^* < a < a_1^*$.

При $a_1^* < a < a_2^*$ решения уравнения (2) сходятся к устойчивому предельному циклу длины 4, при $a_2^* < a < a_3^*$ – к предельному циклу длины 8 и т.д. Последовательность значений параметра a $\{a_k^*\}$, при которых происходит удвоение периода, удовлетворяет закону М. Фейгенбаума [37, 38].

Описанные изменения характера динамики численности, связанные с изменением параметра модели и заключающиеся в возникновении серии устойчивых циклических траекторий с длинами циклов, равными целым степеням числа 2, принято называть первой серией бифуркаций. Эта серия заканчивается при $a = a^{**}$, называемой «точкой накопления». Если параметр a превосходит точку накопления a^{**} , то появляются области его значений, в которых поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный

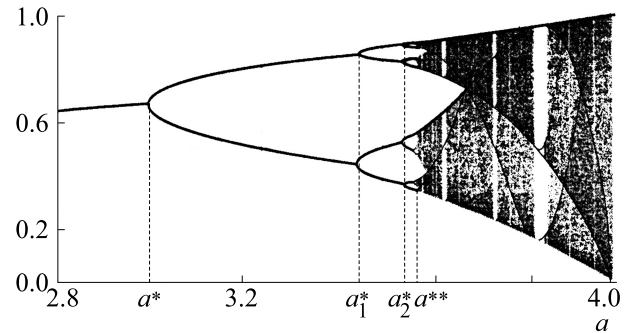


Рис. 1. Бифуркационная диаграмма, характеризующая предельные траектории уравнения $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$ в зависимости от величины коэффициента a .

характер и становится хаотическим. Однако зоны хаотического поведения численности перемежаются с «окнами» периодического, т.е. регулярного поведения. Отличить эти режимы можно, рассчитав значение показателя Ляпунова; при этом регулярной динамике соответствует отрицательный показатель, квазипериодическим режимам – нулевой, а хаосу – положительный [39].

Конкретизируя вид функции $f(N)$, для уравнения (2) численно можно построить бифуркационную диаграмму, характеризующую предельные траектории в зависимости от величины коэффициента a (рис. 1). Хорошо изучены дискретный аналог модели Ферхюльста, для которого $f(N) = 1 - kN$, и модель, предложенная канадским ихтиологом У. Рикером, для которой $f(N) = \exp(-kN)$. При исследовании уравнения (2) обычно исключают масштабный параметр k и переходят к безразмерным переменным: «относительным» численностям $x = kN$. В этом случае дискретный аналог модели Ферхюльста имеет вид: $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$, а модель Рикера: $x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n)$.

F-ОТБОР В ПОПУЛЯЦИИ С НЕПЕРЕКрываЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ. 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, рассматриваемой Р. Фишером [3], С. Райтом [4] и Дж. Холдейном [5], 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 в ходе решения той задачи результаты на лимитированные популяции и неожиданно обнаружили, что чисто количественные изменения генетической структуры приводят к существенным качественным изменениям динамики их 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 диаллельным A локусом с аллеломорфами A_1 и A_2 , 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_1A_1 , A_1A_2 , и A_2A_2 по одному коэффициенту w_{11} , w_{12} и w_{22} соответственно, называемому приспособленностью (fitness) особей данного генотипа. Будем считать, что 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. Фишера [3, 40].

Несмотря на заведомое максимальное упрощение, моногенная модель отбора не является полностью оторванной от реальности. В качестве яркого примера можно привести моногенный характер наследования размера помета у песцов (*Alopex lagopus*). В работе [41] на основе комплексного сегрегационного анализа типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов было показано, что данный заведомо адаптивный (напрямую определяющий приспособленность) признак является аутосомным признаком, а его наследование можно описать в рамках моногенной модели с контролем малого размера приплода по рецессивному типу.

Перейдем теперь к математическому описанию процесса эволюции популяции. Введем следующие обозначения: q — частота гамет, несущих аллель A_1 ; N — численность популяции. Сделанные предположения позволяют получить рекуррентные уравнения, связывающие значения этих переменных в смежных поколениях [40]:

$$\begin{cases} N_{n+1} = \bar{w}_n N_n \\ q_{n+1} = q_n(w_{11}q_n + w_{12}(1 - q_n)) / \bar{w}_n \end{cases}, \quad (3)$$

где n — номер поколения,

$$\bar{w}_n = w_{11}q_n^2 + 2w_{12}q_n(1 - q_n) + w_{22}(1 - q_n)^2$$

— 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, Л.Д. Готлибом показано отсутствие какой-либо корреляции между изменениями численности и динамикой частот аллелей для трех (из пяти изученных) полиморфных белковых локусов в четырех сильно флуктуирующих популяциях степных полевков *Microtus ochrogaster* [13], М.С. Грайнсом обнаружена стабильность генетической структуры по пяти полиморфным ферментным локусам в географически изолированной популяции однолетнего растения *Stephanomeria exigua* (*Compositae*) [42]. Аллельные частоты этих локусов практически не изменились в течение четырех последовательных поколений несмотря на то, что численность популяции испытывала в этот период значительные изменения.

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, т.е. их можно считать константами. Если популяция находится под действием плотностно-зависимых лимитирующих факторов, то абсолютные приспособленности каждого генотипического класса должны зависеть от численности популяции:

$$w_{ij}(N) = a_{ij}f(N), \quad (4)$$

где $f(N)$ — функция, характеризующая плотностную регуляцию численности, одинаковую для каждого генотипа, a_{ij} — коэффициенты, равные относительным генотипическим приспособленностям. Функцию $f(N)$ мы 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). Легко видеть, что в случае F-отбора уравнения динамики (3) преобразуются к виду:

$$\begin{cases} N_{n+1} = a_n N_n f(N_n) \\ q_{n+1} = q_n(a_{11}q_n + a_{12}(1 - q_n)) / a_n \end{cases} \quad (5)$$

Уравнение для динамики численности (N) рассматриваемой популяции, находящейся под действием F-отбора, фактически может описываться моделями Рикера ($f(N) = \exp(-bN)$), Ферхюльста ($f(N) = 1 - kN$) и др. 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 в n -м поколении, т.е.

$a_n = a_{11}q_n^2 + 2a_{12}q_n(1 - q_n) + a_{22}(1 - q_n)^2$. Заметим, что без потери общности модель (5) может быть записана в относительных значениях численности:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_n x_n f(x_n) \\ q_{n+1} = q_n(a_{11}q_n + a_{12}(1 - q_n)) / (a_{11}q_n^2 + 2a_{12}q_n(1 - q_n) + a_{22}(1 - q_n)^2) \end{cases} \quad (5^*)$$

при этом в случае дискретного аналога модели Ферхюльста $f(x_n) = 1 - x_n$, а в случае модели Рикера $f(x_n) = \exp(-x_n)$.

Уравнения, характеризующие изменение генетической структуры популяции, при F-отборе не зависят от ее численности и, следовательно, могут быть исследованы отдельно. Кроме того, они совпадают с точностью до обозначений с уравнением динамики генетической структуры нелимитированной популяции (3). Следовательно, здесь справедливо утверждение теоремы Фишера, доказанное для дискретного случая Кингманом [43]: $a_{n+1} \geq a_n$, т.е. среднее значение относительных приспособленностей a_i может лишь возрастать 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 даже однородной популяции и обусловить возникновение колебаний и нерегулярной динамики численности. Таким образом, в лимитированных популяциях с перекрывающимися поколениями прогрессивное возрастание средней приспособленности может оказаться в диссонансе со стабильностью роста популяции. Этот факт находится в явном противоречии с интуитивным представлением об увеличении стабильности популяции с ростом ее средней приспособленности.

ТИПЫ ОТБОРА В ЛИМИТИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

По аналогии с классической моделью нелимитированной популяции для модели (5) также можно выделить три типа естественного отбора в зависимости от соотношения репродуктивных потенциалов генотипов на основе анализа условий существования и устойчивости неподвижных точек рассматриваемых моделей. Остановимся

подробнее на новых эффектах, связанных с наличием плотностного лимитирования роста численности популяции.

При движущем типе отбора относительная приспособленность гетерозиготы занимает промежуточное положение между приспособленностями гомозигот ($\min\{a_{11}, a_{22}\} < a_{12} < \max\{a_{11}, a_{22}\}$). В этом случае в ходе эволюции популяции происходит вытеснение неоптимальных аллелей и средняя относительная приспособленность популяции монотонно увеличивается, стремясь к наибольшей приспособленности гомозигот. При этом, пока не произойдет полного вытеснения одного из аллелей, в популяции будет наблюдаться полиморфизм (т.е. будут присутствовать все три генотипа), но этот полиморфизм будет «переходящим» — он исчезнет с фиксацией аллеля, обеспечивающего большую относительную приспособленность. Действительно, в случае такого отбора система имеет только одно устойчивое мономорфное состояние, в котором и должна оказаться популяция вне зависимости от начальных условий. Однако при этом может существенно поменяться динамическое поведение численности популяций. Пока значение средней приспособленности невелико численность популяции будет стремиться к устойчивому равновесию, соответствующему этому значению. Однако если значение средней приспособленности перейдет через некоторое бифуркационное значение, то это может привести к возникновению колебаний численности, а при дальнейшем росте средней приспособленности — и к хаотическим режимам динамики численности мономорфной популяции (рис. 2). Отметим, что для идентификации типа динамического режима были использованы показатели Ляпунова (L_1, L_2); в частности, регулярная динамика представлена на рис. 2г (оба показателя отрицательны: $L_1 = -0.08, L_2 = -0.56$), хаосу соответствует один положительный показатель (рис. 2а ($L_1 = 0.494, L_2 = -0.002$), рис. 2б ($L_1 = 0.497, L_2 = -0.296$), рис. 2в ($L_1 = 0.494, L_2 = -0.72$), рис. 2д ($L_1 = 0.362, L_2 = -0.588$)); квазипериодическим режимам — один нулевой и

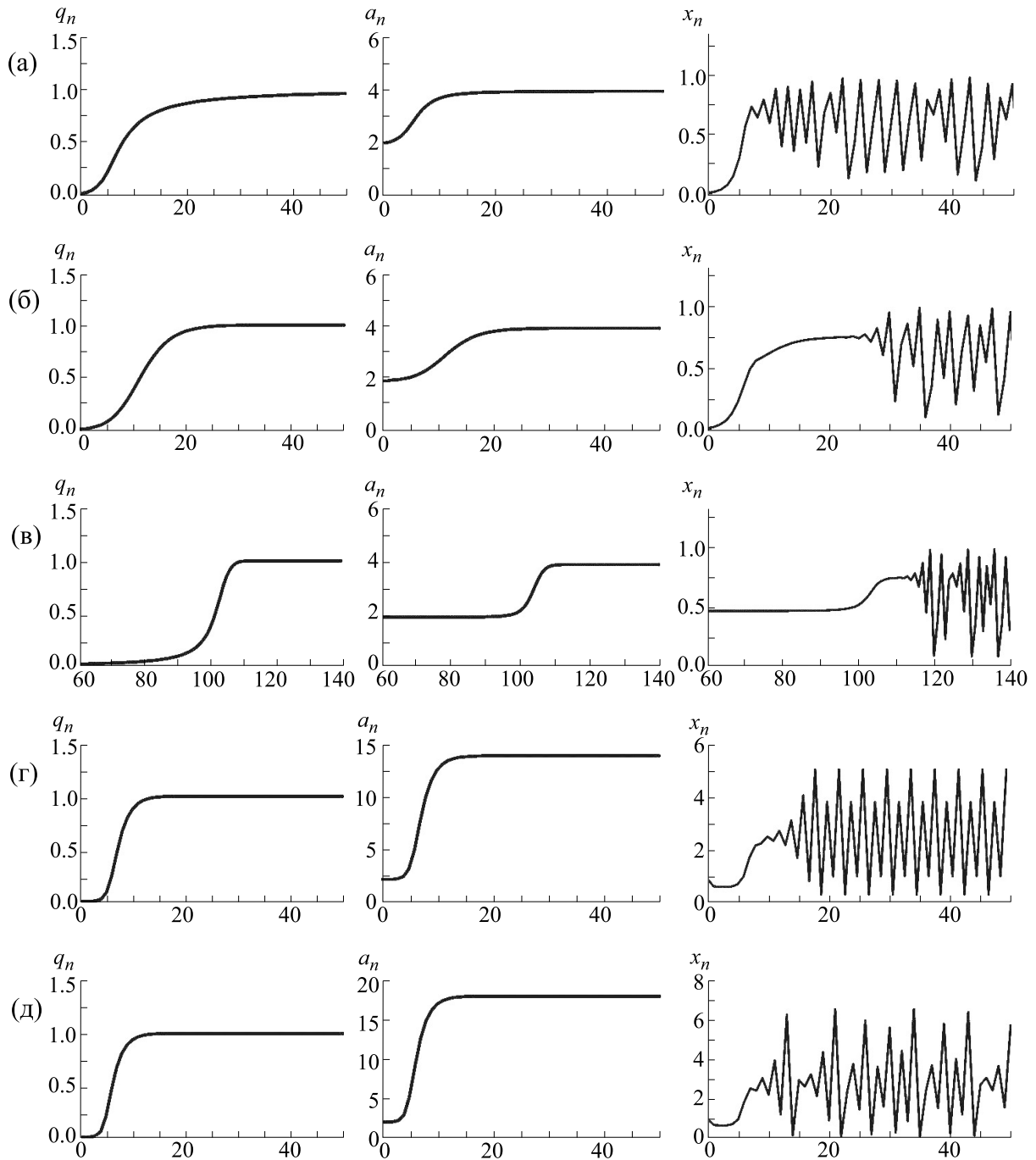


Рис. 2. Динамика частоты аллеля A_1 (q), средней приспособленности (a) и относительной численности популяции (x), полученная по модели (S^*). Для панелей (а), (б) и (в): $f(x) = 1 - x$, $a_{11} = 3.9$, $a_{22} = 1.9$, $q_0 = 0.01$, $x_0 = 0.01$. Панель (а) – аллель A_1 доминантен, $a_{12} = 3.9$; панель (б) – аллель A_1 кодоминантен, $a_{12} = 2.9$; панель (в) – аллель A_1 рецессивен, $a_{12} = 1.9$. Панель (г): $f(x) = \exp(-x)$, $a_{11} = 14$, $a_{12} = 8$, $a_{22} = 2$, $q_0 = 0.001$, $x_0 = 1$. Панель (д): $f(x) = \exp(-x)$, $a_{11} = 18$, $a_{12} = 10$, $a_{22} = 2$, $q_0 = 0.001$, $x_0 = 1$.

один отрицательный показатель, а гиперхаосу – два положительных показателя [44].

Как видно на рис. 2а, появление нового доминантного аллеля, обеспечивающего большую приспособленность гомозиготы (и соответственно, гетерозиготы), приводит к весьма быстрой

фиксации этого аллеля, быстрому росту средней приспособленности и быстрому переходу численности популяции от стабильного режима к нерегулярным колебаниям. Если появившийся аллель доминирует не полностью (гетерозигота имеет приспособленность промежуточную между

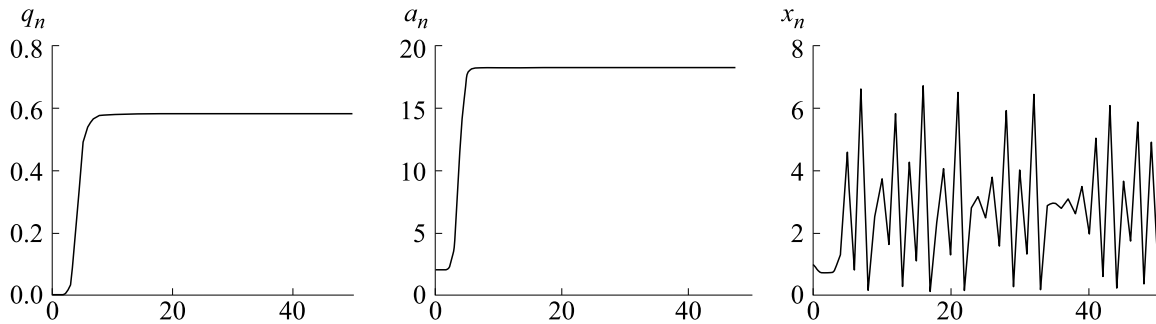


Рис. 3. Динамика частоты аллеля A_1 (q), средней приспособленности (a) и относительной численности популяции (x), полученная по модели (5*) при сверхдоминировании: $f(x) = \exp(-x)$, $a_{11} = 10$, $a_{12} = 30$, $a_{22} = 2$, $q_0 = 0,001$, $x_0 = 1$.

приспособленностями гомозигот), эти процессы идут заметно медленнее (рис 2б). Они идут совсем медленно, если появившийся аллель оказывается рецессивным: рост средней приспособленности и равновесного значения численности начинает проявляться где-то к сотому поколению (рис. 2в). По-видимому, реальная ситуация роста средней приспособленности оказывается еще более медленная и существенно менее регулярная. Редко возникающие положительные мутации могут обеспечивать очень небольшую прибавку приспособленности, и, следовательно, небольшое медленное увеличение равновесной численности популяции. Однако даже такой медленный рост средней приспособленности вполне может привести к тому, что она превзойдет некоторое бифуркационное значение и равновесная численность популяции окажется неустойчивой: возникнут популяционные колебания. Дальнейший рост приспособленности приведет к их усложнению и, возможно, скатыванию в хаотический режим динамики. Заметим, что, как видно на рис. 2г,д, последовательность описываемых процессов принципиально не зависит от конкретной модели плотно-зависимого лимитирования роста численности популяции.

Сверхдоминирование или повышенная приспособленность гетерозигот ($a_{12} > \max\{a_{11}, a_{22}\}$) всегда приводит к установлению сбалансированного полиморфизма: частота аллеля A_1 стремится к не тривиальному равновесному значению

$$q^* = \frac{a_{21} - a_{22}}{2a_{21} - a_{11} - a_{22}}, \quad (6)$$

и в популяции всегда присутствуют все три генотипа. При этом в популяции за счет отбора происходит монотонный рост средней приспособленности, а численность сначала стремится к более высокому значению равновесия, а потом, при переходе средней приспособленности через бифуркационное значение, начинает колебаться (рис. 3). Подчеркнем, что в случае свехдоминирования в популяции независимо от уровня численности

в предельных режимах всегда присутствуют все три генотипа в стабильных соотношениях.

При пониженной приспособленности гетерозиготы ($a_{12} < \min\{a_{11}, a_{22}\}$) полиморфное равновесное значение частот аллелей q^* , определяемое выражением (6), существует, но оказывается неустойчивым. Популяция стремится к одному из двух мономорфных состояний ($q = 0$ или $q = 1$), причем к какому именно — определяется начальными условиями. Если в начальный момент выполнено соотношение $q_0 < q^*$, то будет вытесняться аллель A_1 и в итоге популяция окажется мономорфной по генотипу A_2A_2 ($q = 0$), если $q_0 > q^*$, то будет вытесняться аллель A_2 и в итоге популяция окажется мономорфной по генотипу A_1A_1 . вне зависимости от соотношения величин приспособленностей a_{11} и a_{22} (рис. 4).

Таким образом, здесь возникает эффект, который можно назвать «ловушкой бистабильности». Этот эффект возникает только в случае, когда приспособленность гетерозиготы меньше приспособленности каждой из гомозигот и заключается в том, что более перспективная форма не может естественным образом вытеснить явно более слабого (по приспособленности) генетического конкурента.

Дело в том, что при низких значениях репродуктивного потенциала гетерозиготы популяция находится в режиме бистабильности, когда оба мономорфных состояния устойчивы и характеризуются своими областями притяжений. Если в некоторый «начальный» момент времени в мономорфной популяции появляется новый аллель, обеспечивающий большую приспособленность гомозиготы (но с пониженной приспособленностью гетерозиготы), то этот аллель никак не сможет закрепиться в популяции. Действительно, начальная концентрация нового аллеля (мутанта или мигранта) не может быть высокой, она близка нулю и заведомо меньше q^* . Именно поэтому текущие значения частот оказываются в бассейне притяжения исходного мономорфного равнове-

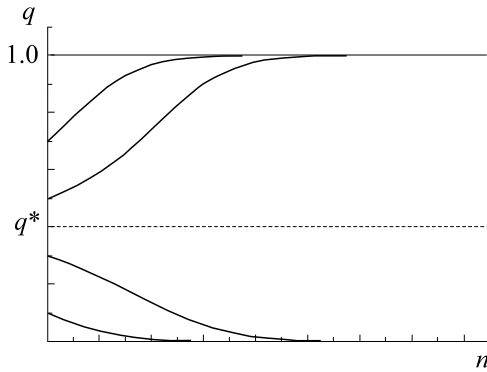


Рис. 4. Изменение частоты аллеля A_1 в модели (3) при пониженной относительной приспособленности гетерозигот и различных начальных условиях.

сия, и даже большое значение приспособленности гомозиготы по новому аллелю не способно привести к смещению частот в бассейн притяжения другого мономорфного равновесия с большей приспособленностью особей. Как результат, изменение режима динамики численности также не происходит: популяция остается стабильной по численности и мономорфной по генотипу с низким значением приспособленности.

Для выхода из описанной ловушки необходимо внешнее воздействие на популяцию. Падение численности популяции и связанные с этим случайные процессы (известные, как «прохождение через бутылочное горлышко») могут привести к флуктуации генетического состава и «перескоку» популяции из одного бассейна притяжения в другой (т.е. к случайному увеличению текущей частоты нового аллеля до величины, превышающей q^*). А это уже приведет к прогрессивному росту средней относительной приспособленности, к росту численности, к росту равновесных значений численности и, возможно, к возникновению колебательных режимов при большой приспособленности.

Далее рассмотрим более сложные нелинейные модели динамики популяций с возрастной структурой и покажем, как влияет наличие возрастной структуры или стадийности развития на результаты действия естественного отбора.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ДВУМЯ СТАДИЯМИ РАЗВИТИЯ

Рассмотрим популяцию с возрастной структурой, которая к началу очередного сезона размножения может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Обозначим через 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 репродуктивная способность половозрелых особей не зависит от их хронологического возраста. Это правомерно для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, двух- и трехлетних растений и др. Можно записать следующую систему уравнений, описывающую относительные численности рассматриваемых возрастных групп в смежных поколениях:

$$\begin{cases} X_{n+1} = A(X_n, Y_n)Y_n \\ Y_{n+1} = B(X_n, Y_n)X_n + C(X_n, Y_n)Y_n \end{cases} \quad (7)$$

где A — рождаемость, B и C — выживаемости младшего и старшего возрастного классов соответственно.

Регуляция роста численности популяции путем плотностно-зависимого лимитирования рождаемости наблюдается у многих животных, особенно у мелких млекопитающих, когда рождаемость заметно снижается по мере увеличения численности популяции. Основным проявлением плотностно-зависимой регуляции рождаемости является стресс-синдром, приводящий к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов. В частности, это характерно для видов, подверженных сильным колебаниям численности, например леммингов, полевок и др. [30]. При моделировании динамики популяций таких видов выживаемости можно считать константами $B(X, Y) = b$, $C(X, Y) = c$, а рождаемость, по аналогии с моделью Рикера, можно записать в виде: $A(X, Y) = r \cdot \exp(-\alpha X - \beta Y)$, где r — репродуктивный потенциал, α и β — коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия численностей (плотностей) неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на уменьшение рождаемости. С учетом этого и после перехода к безразмерным переменным — относительным значениям численностей $x = b\beta X$ и $y = \beta Y$ — модель (7) может быть преобразована к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n) \\ y_{n+1} = x_n + c \cdot y_n \end{cases} \quad (8)$$

где параметр $\rho = \alpha/(b\beta)$ характеризует относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование воспроизводства.

В работах [34, 35] проведено детальное исследование динамики численности двухвозрастной популяции, описываемой моделью (8), где показано, что падение рождаемости с ростом численности особей оказывается эффективным механизмом регуляции роста численности. Однако при больших потенциальных репродуктивных возможностях и большой выживаемости особей падение рождаемости с ростом численности особей может привести к потере устойчивости и возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию.

В частности показано, что при относительно больших значениях параметра ρ ($\rho \geq 1$), т.е. в случае, когда вклад в лимитирование рождаемости осуществляется преимущественно младшим возрастным классом, потеря устойчивости, как и в исходной одномерной модели Рикера, сопровождается появлением двухгодичных колебаний и их последующими бифуркациями по сценарию Фейгенбаума. При этом чем больше ρ , тем при более низком значении репродуктивного потенциала наблюдаются колебания.

При малых же значениях параметра ρ , т.е. в случае, когда лимитирование рождаемости осуществляется в основном численностью взрослых половозрелых особей, потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых. Соответственно уменьшение рождаемости с ростом численности взрослых особей способно привести к возникновению достаточно сложно организованных колебаний численности. Именно этот механизм является, по-видимому, определяющим в поведении численности мелких млекопитающих, таких как лемминги и некоторые полевки [45].

Рассмотрим еще случай, когда регуляция роста численности популяции осуществляется путем плотностно-зависимого лимитирования выживаемости особей младшего возрастного класса. По аналогии с моделью Ферхюльста будем полагать $B(X) = 1 - kX$. Ситуация, когда выживаемость приплода в большей степени зависит от его собственной численности и практически (либо совсем) не зависит от величины половозрелой группы, широко распространена в природе. Так, у видов с выраженной стадийностью возрастные группы могут быть разделены географически и развиваются в разных условиях, не вступая в конкурентные отношения между собой. Примером могут служить многие виды рыб, которые, отложив икру, мигрируют в другие места, мальки же развиваются отдельно и присоединяются к основному стаду, лишь достигнув определенной стадии зрелости.

Рождаемость и выживаемость особей старшей возрастной группы в (7) будем считать константами: $A(X, Y) = r$ и $C(X, Y) = c$. Перейдем далее от абсолютных численностей возрастных классов к относительным ($x = kX$, $y = kY$) и получим следующую систему уравнений, описывающую относительные численности рассматриваемых возрастных групп в смежных поколениях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n \end{cases}, \quad (9)$$

где r – репродуктивный потенциал особей старшей возрастной группы, а c – их выживаемость на последующих годах жизни.

F-ОТБОР В ПОПУЛЯЦИИ С ДВУМЯ СТАДИЯМИ РАЗВИТИЯ

В случае, когда репродуктивный потенциал r определяется генетически одним адаптивным аутосомным диаллельным локусом, уравнения динамики численностей возрастных групп популяции преобразуются очевидным образом и к ним добавляются уравнения динамики частот генов, характеризующие изменение генетической структуры в ходе эволюции двухвозрастной популяции [36]. При плотностно-зависимом лимитировании рождаемости уравнения имеют следующий вид [46]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r_n y_n \exp(-\rho x_n - y_n) \\ y_{n+1} = x_n + c y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (r_{11} p_n + r_{12} (1 - p_n))}{w_n}, \\ p_{n+1} = \frac{q_n x_n + c p_n y_n}{y_{n+1}} \end{cases}, \quad (10)$$

а в случае лимитирования выживаемости младшего возрастного класса:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r_n y_n \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + c y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (r_{11} p_n + r_{12} (1 - p_n))}{r_n}, \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - x_n) q_n + c y_n p_n}{y_{n+1}} \end{cases}, \quad (11)$$

где p_n и q_n – это частота аллеля A_1 в старшем и младшем возрастном классах соответственно; параметры r_{11} , r_{12} и r_{22} характеризуют репродуктивные потенциалы генотипов A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 старшего возрастного класса; $r_n = r_{11} p_n^2 + 2r_{12} p_n (1 - p_n) + r_{22} (1 - p_n)^2$ – средний репродуктивный потенциал.

В моделях (10, 11) на основе анализа условий существования и устойчивости неподвижных то-

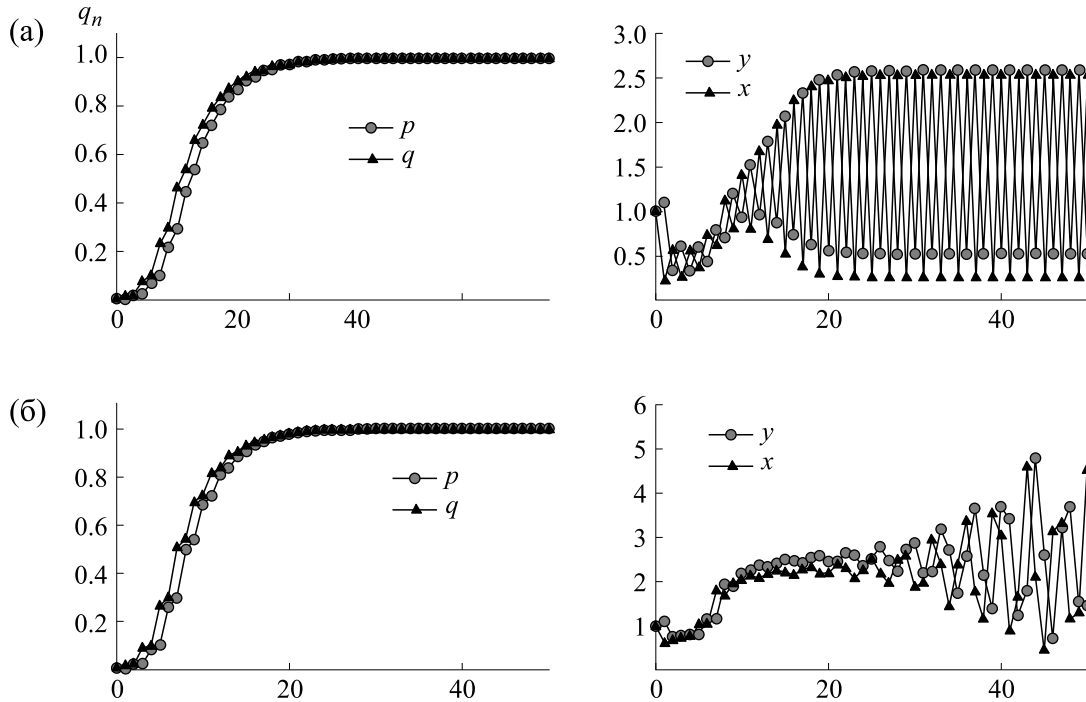


Рис. 5. Динамика частот аллеля A_1 и численностей возрастных классов, полученных по модели (10) при начальных условиях $q_0 = p_0 = 0.05$, $x_0 = y_0 = 1$. Панель (а): $\rho = 1.2$; $c = 0.1$, $r_{11} = 28$, $r_{12} = 15$, $r_{22} = 2$; панель (б): $\rho = 0.2$, $c = 0.1$, $r_{11} = 18$, $r_{12} = 10$, $r_{22} = 2$.

чек также можно выделить три типа естественного отбора в зависимости от соотношения репродуктивных потенциалов генотипов. Остановимся подробнее на новых существенных эффектах, связанных с наличием возрастной структуры.

При движущем типе отбора репродуктивный потенциал гетерозиготы занимает промежуточное положение относительно репродуктивных потенциалов гомозигот ($\min\{r_{11}, r_{22}\} < r_{12} < \max\{r_{11}, r_{22}\}$) и происходит вытеснение неоптимальных аллелей с возникновением колебаний численности при достаточно высоком среднем репродуктивном потенциале популяции (рис. 5). В частности, при плотно-зависимой регуляции рождаемости и при относительно больших значениях параметра ρ ($\rho \geq 1$) такая потеря устойчивости в модели (10) происходит, как показано на рис. 5а, подобно потери устойчивости в модели (5*) и сопровождается появлением двухгодичных колебаний и их последующими осложнениями по сценарию Фейгенбаума (т.е. подобно динамике, приведенной на рис. 2д). При малых же значениях параметра ρ , т.е. в случае, когда уменьшение рождаемости происходит с ростом численности взрослых особей, в ходе эволюции популяции увеличение среднего репродуктивного потенциала популяции приводит к бифуркации Неймарка–Сакера и возникают достаточно сложно организованные колебания численности

(квазипериодические режимы) (рис. 5б), не наблюдающиеся в моделях популяций без возрастной структуры.

Сверхдоминирование или повышенный репродуктивный потенциал гетерозигот ($r_{12} > \max\{r_{11}, r_{22}\}$) всегда приводит к установлению полиморфизма, при этом популяция за счет отбора достигает большего среднего репродуктивного потенциала, а численность, как и при движущем отборе, сначала стремится к более высокому значению равновесия, а потом начинает колебаться (рис. 6).

Более того, при сверхдоминировании в случае лимитирования выживаемости младшего возрастного класса, т.е. в модели (11), эволюционное увеличение среднего репродуктивного потенциала может не только вызвать колебания численности, но и привести к возникновению колебаний генетического состава.

Рассмотрим возможные сценарии динамики модели (11) при фиксированных значениях параметров ($c = 0.8$, $r_{11} = 1.1$, $r_{22} = 1.05$) и изменении параметра r_{12} . Если репродуктивный потенциал гетерозиготы r_{12} меняется в интервале от 1.1 до 1.736, то в популяции устанавливается устойчивый генетический полиморфизм, а численность достигает своего устойчивого равновесия. При переходе r_{12} через 1.736 происходит бифуркация

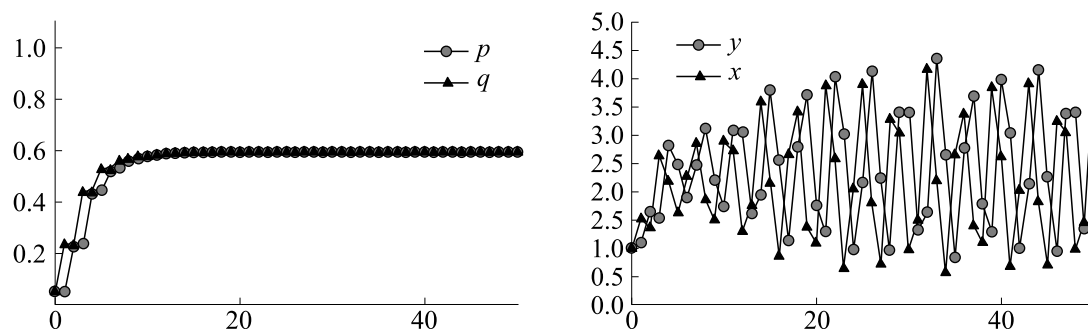


Рис. 6. Динамика системы (10) в случае сверхдоминирования при различном репродуктивном потенциале гетерозиготы: $\rho = 0.2, c = 0.1, r_{11} = 10, r_{12} = 25, r_{22} = 3, q_0 = p_0 = 0.05, x_0 = y_0 = 1$.

Неймарка–Сакера (пара комплексно-сопряженных собственных значений становятся больше единицы по модулю) и появляются флуктуации численности при постоянном генетическом составе.

При дальнейшем увеличении параметра r_{12} , примерно при $r_{12} = 2.787$, происходит новая бифуркация – появляется еще один устойчивый режим динамики: цикл длины 7 – устойчивые колебания как численности, так и генетического состава с периодом 7, которые сосуществуют с устойчивым стационарным состоянием генетического состава. Другими словами, при $r_{12} > 2.787$ в модели (11) наблюдается бистабильность: из од-

них начальных условий популяция приходит к устойчивому полиморфному равновесию частот генов и колебаниям численности, из других – к устойчивым колебаниям как численностей, так и генетического состава (рис. 7).

С ростом r_{12} наблюдаемый цикл с периодом 7 быстро зашумляется, и динамика всех переменных, начинающихся в бассейне притяжения этого цикла, становится нерегулярной. Еще больший рост r_{12} приводит к мультистабильности. Помимо имеющихся аттракторов с устойчивым полиморфным равновесием генотипов и нерегулярной динамикой всех переменных появляется еще один цикл с периодом 7, сменяющийся цик-

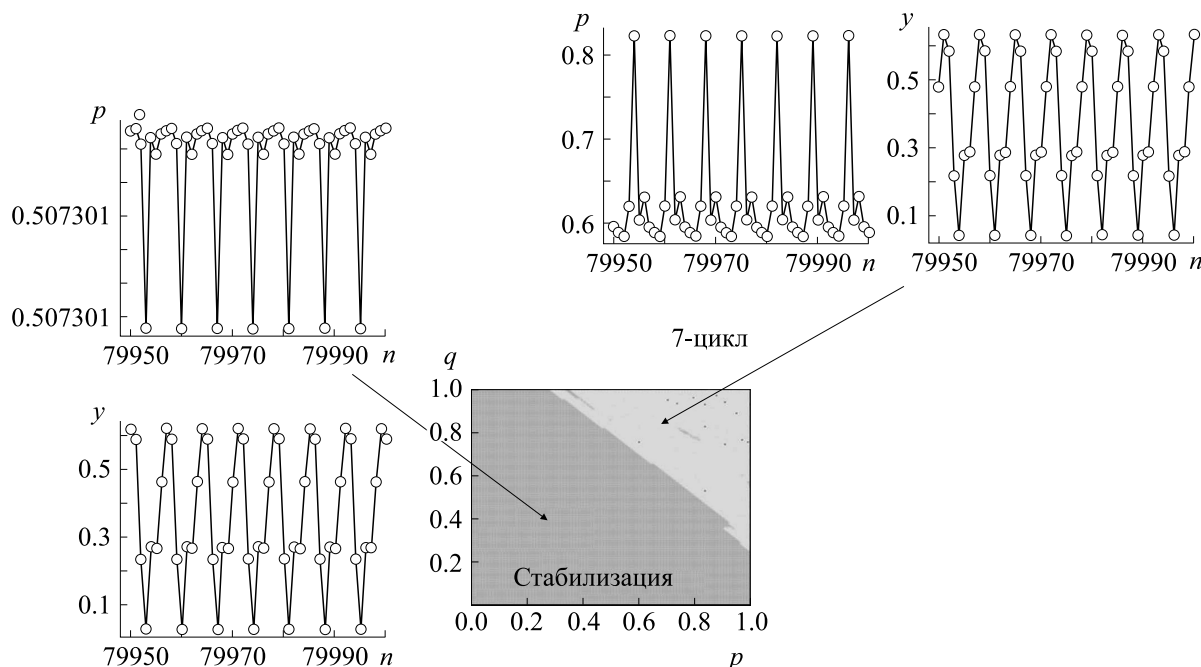


Рис. 7. Два динамических режима (бистабильность) модели (11) при $c = 0.8, r_{11} = 1.1, r_{22} = 1.05$ и $r_{12} = 2.7871$. Из одних начальных условий (бассейн показан темно-серым цветом) популяция приходит к устойчивому полиморфному равновесию частот генов и колебаниям численности, из других (бассейн показан светло-серым цветом) – к устойчивым колебаниям, с периодом 7 как для численностей, так и для генетического состава.

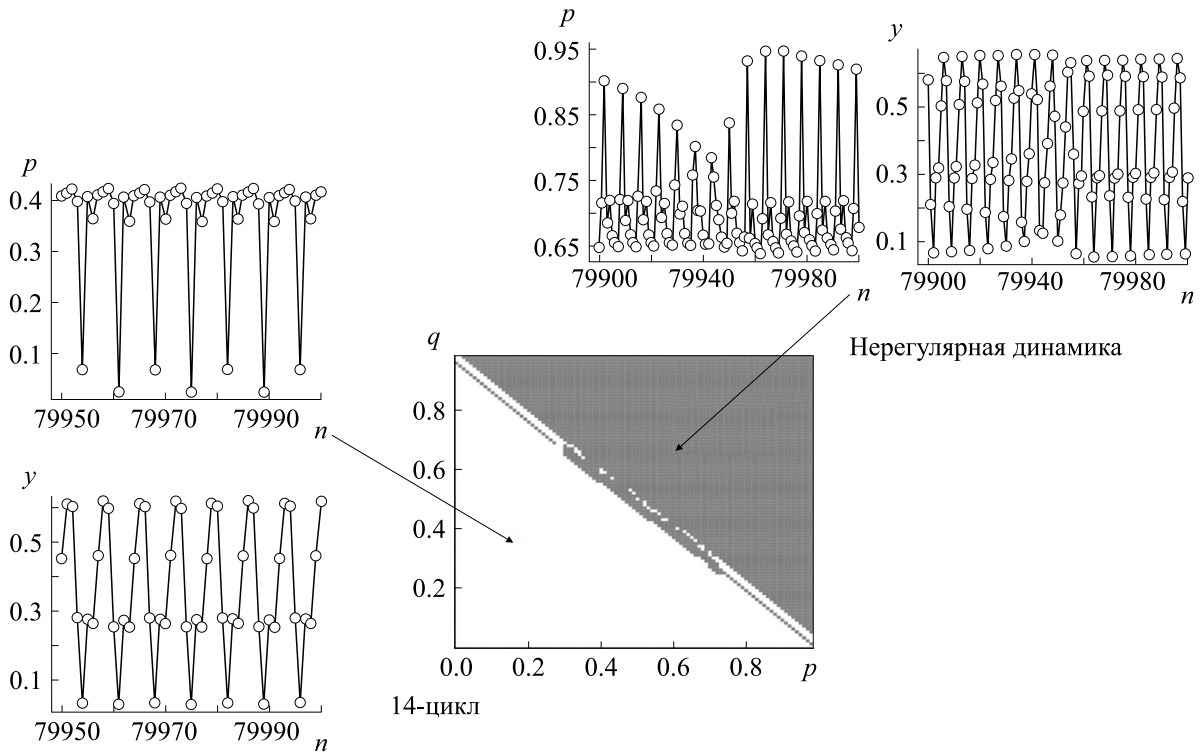


Рис. 8. Два динамических режима модели (11) при $c = 0.8$, $r_{11} = 1.1$, $r_{22} = 1.05$ и $r_{12} = 2.82$. Из одних начальных условий (бассейн показан белым цветом) популяция приходит к устойчивым колебаниям с периодом 14 как численностей, так и генетического состава, из других (бассейн показан серым цветом) – к нерегулярным флуктуациям и численностей и частот аллелей.

лом с периодом 7, и бассейн притяжения этого цикла фактически захватывает почти все начальные условия, из которых популяция стремилась к устойчивому равновесию генетического состава при флуктуирующей численности (рис. 8). Таким образом, в зависимости от начальных условий в популяции фактически устанавливаются либо устойчивые периодические колебания, либо аperiodические колебания как численности, так и генетического состава.

При пониженной приспособленности гетерозигот ($r_{12} < \min\{r_{11}, r_{22}\}$) оба мономорфных состояния могут быть устойчивы, и система окажется в одном из них в зависимости от начальных условий. При этом если в популяции без возрастной структуры зависимость от начальных условий выглядит предельно просто: при $q_0 < q^*$ она достигнет равновесия ($q = 0$), при $q_0 > q^* - q = 1$ (рис. 4), то модели структурированных популяций уже имеют весьма сложно очерченную область притяжения соответствующих мономорфных равновесий (рис. 9). Следовательно, результат отбора в лимитированной популяции зависит не только от начальной частоты рассматриваемого аллеля в популяции, но и от численности и ее возрастного состава.

Здесь также возникает эффект «ловушки бистабильности», который заключается в том, что более перспективная форма не может естественным образом вытеснить явно более слабого по репродуктивным показателям генетического конкурента.

Вместе с тем при пониженной приспособленности гетерозигот в моделях с возрастной структурой наряду с выявленной и хорошо понятной бистабильностью, связанной с устойчивостью двух мономорфных состояний, несколько неожиданно обнаруживается еще один – третий устойчивый динамический режим. Этот режим оказывается возможен при низких значениях коэффициента выживания взрослых половозрелых особей и заключается в циклических колебаниях генетической структуры, при которых в четные годы в популяции преобладает один из аллелей, а в нечетные годы другой (рис. 10). Наличие такого режима означает возможность устойчивой первичной генетической дивергенции (дифференциации) особей разных поколений. Выявленный периодический режим реализуется при определенных начальных условиях, т.е. имеет свой бассейн притяжения, и тем более выражен, чем больше изоляция между поколениями, т.е. чем меньше половозрелых особей выживает. В качестве край-

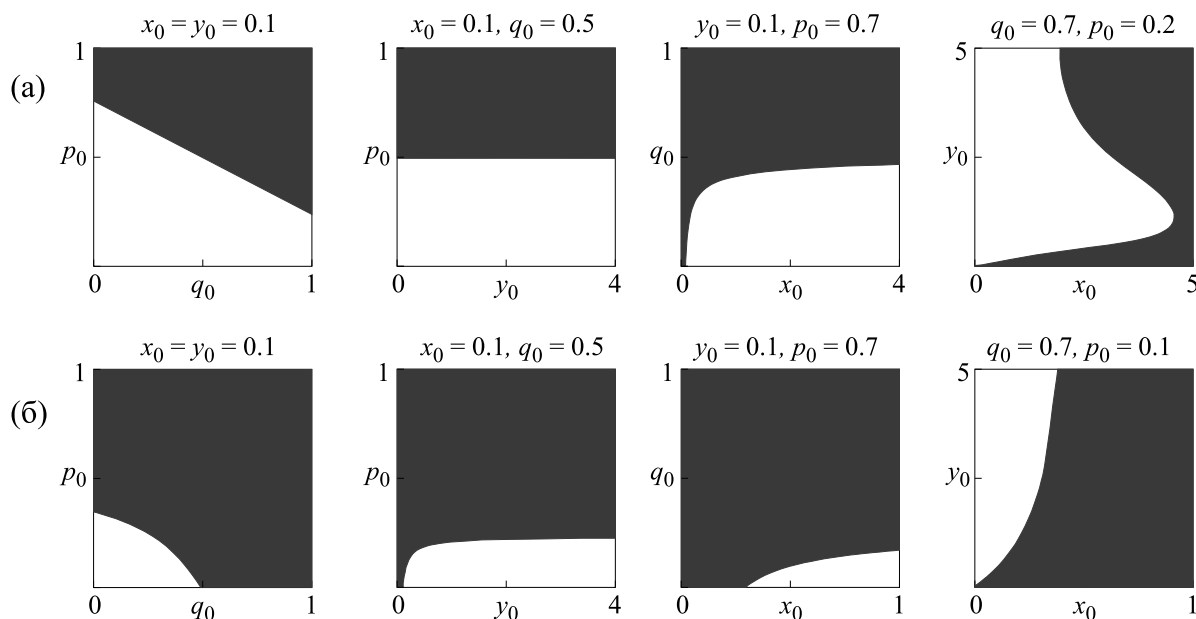


Рис. 9. Бассейны притяжения мономорфных равновесий модели (11) в области бистабильности. Белые области соответствуют областям притяжения мономорфного решения $\bar{q} = 0, \bar{p} = 0$, а черные – $\bar{q} = 1, \bar{p} = 1$. Значения параметров: панель (а) – $r_{22} = 5$, панель (б) – $r_{22} = 3, r_{11} = 5, r_{12} = 2, c = 0.2, \rho = 0.2$.

него примера проявления этого режима динамики (при полной изоляции между поколениями) можно отметить выраженную аллозимную дифференциацию популяций тихоокеанской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*), вида, нерестующего на втором году жизни. Благодаря этой особенности в одной реке размножаются особи четных и нечетных генераций, между которыми существует жесткая репродуктивная изоляция. В результате две субпопуляции четных и нечетных лет порождают двухлетний цикл. На основе данных об аллозимной изменчивости было показано наличие заметных генетических различий между поколениями четных и нечетных лет, которые и демонстрируют выявленный эффект генетической дифференциации [47, 48]. Таким образом, мы видим, что наряду с известными и ожидаемыми режимами эволюционной динамики в рамках даже простейших моделей отбора проявляются новые и интересные эффекты, требующие дальнейшего исследования и осмысления.

ОБСУЖДЕНИЕ

Колебания численности и хаотические режимы популяционной динамики в рассматриваемых моделях в большой степени связаны с дискретным представлением времени. Такое представление времени связано с биологическими особенностями видов, динамика популяций которых рассматривается в данной работе. Предполагается, что эти виды имеют выраженный временной цикл развития (например, годовой) с

фиксированным периодом размножения. Постоянство параметров модели означает, что к началу следующего периода популяция оказывается в тех же условиях окружающей среды, которые были и в начале предыдущего. Другими словами, все потребляемые популяцией ресурсы успевают полностью восстановиться. Полученным на моделях с дискретным временем трансформациям режимов динамики при изменении параметров модели можно дать следующую содержательную интерпретацию. Численность популяций видов с небольшим репродуктивным потенциалом (небольшой средней приспособленностью) успевают монотонно перейти в равновесие, которое обеспечивается существующими условиями среды. Для видов с несколько большим репродуктивным потенциалом такой переход происходит в виде затухающих колебаний. Виды с большим репродуктивным потенциалом при численности популяции вблизи равновесия дают слишком большое количество приплода, которое подрывает ресурсную базу, и численность падает. Возникают незатухающие осцилляции. Интуитивно казалось, что естественный отбор должен приводить к тому, чтобы виды как можно полнее использовали имеющиеся ресурсы жизнедеятельности и давали большую равновесную численность при заданных параметрах экологической ниши. Фактически так и происходит, но оказывается, что рост равновесной численности в конечном итоге приводит к потере ее устойчивости. Особи начинают давать слишком много потомства, и популяция переска-

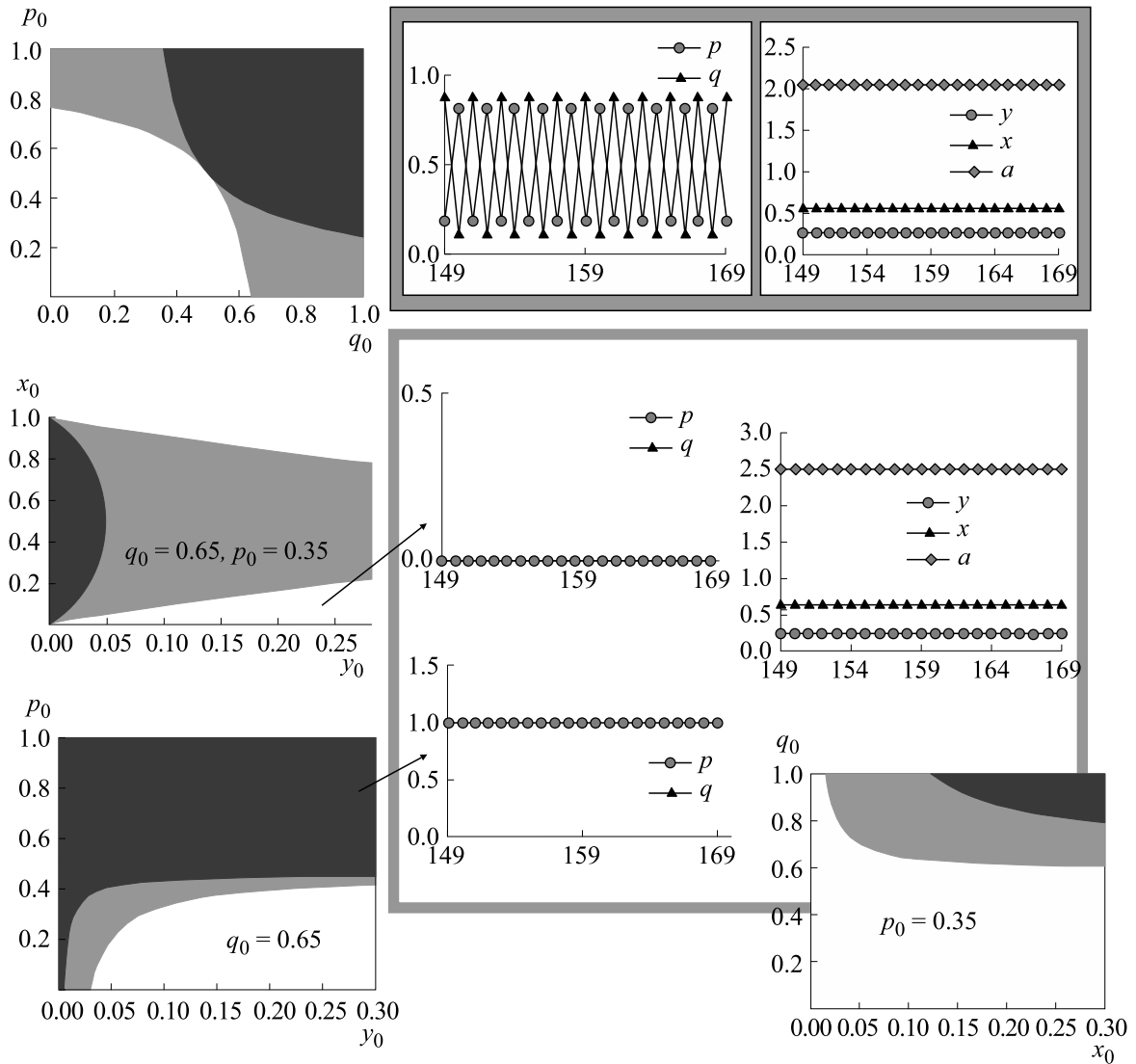


Рис. 10. Три устойчивых динамических режима (и бассейны их притяжений) модели (11) при пониженной приспособленности гетерозигот. При одних начальных условиях (бассейн показан белым) в популяции устанавливается мономорфизм $\bar{q} = 0, \bar{p} = 0$, при других (бассейн показан черным цветом) – мономорфизм $\bar{q} = 1, \bar{p} = 1$, а при третьих (бассейн показан серым цветом) – устанавливаются устойчивые колебания частот генов с периодом, равным двум, причем во всех трех случаях численность популяции стремится к устойчивому равновесному уровню.

кивает равновесное состояние со всеми вытекающими последствиями.

В работе развита концепция плотно-независимого отбора в экологически лимитированных популяциях (F-отбора). Показано, что результаты такого отбора не отличаются от результатов отбора по «фишеровским» приспособленностям в свободно размножающихся популяциях. Плотностное лимитирование приводит к тому, что при достижении больших средних репродуктивных потенциалов популяций их равновесная численность теряет устойчивость и возникают колебания. При этом генетическая структура определяется соотношением приспособленностей.

Наличие возрастной структуры обеспечивает возможность двух сценариев: известный из одномерных моделей сценарий Фейгенбаума, приводящий к «пилообразным» колебаниям численности, весьма редко встречающимся в природе, и сценарий рождения инвариантной кривой (аналог предельного цикла), приводящий к более-менее плавной модельной цикличности, похожей на то, что часто наблюдается в природе. Эффекты, полученные в наших моделях, во многом являются простым объединением (суперпозицией) эффектов двух моделей: естественный отбор приводит к эволюционному росту приспособленности (здесь к ро-

сту репродуктивного потенциала), а плотностное регулирование при увеличении репродуктивного потенциала приводит к известным бифуркациям, обеспечивающим устойчивые различные флуктуации численности. Только теперь эти флуктуации появляются (и проявляются) в ходе генетической эволюции.

Принципиально новое и, по-видимому, самое интересное это то, что здесь обнаружилось возникновение устойчивых колебаний не только численности, но и частот генов. Вообще-то F-отбор не является плотностно-зависимым отбором: репродуктивные потенциалы генотипов являются константами и не зависят ни от уровня численности, ни от уровня плотности. Ожидалось, что F-отбор вызовет монотонное изменение частот, но при этом может привести и к изменению динамического режима популяции и создать условия для г- и К-отбора. Но оказалось, что в рамках только F-отбора возможны бифуркации, которые приводят к возникновению устойчивых колебаний частот аллелей. При этом уже нарушается принцип простого объединения (суперпозиции) результатов двух моделей: плотностно-независимого естественного отбора и плотностно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей: на фоне колебания численности возникают колебания частот генов, связанные с мультирежимностью рассматриваемых систем.

Флуктуации колебаний численности характерны для подавляющего большинства природных популяций биологических видов, имеющих высокий репродуктивный потенциал и сезонный режим жизненного цикла: насекомые, многие короткоциклические виды рыб, многие мелкие млекопитающие и т.д. Причины этих колебаний были, есть и будут объектом многих версий и дискуссий. Но их существование не вызывает сомнений.

Проведенное исследование показывает, что теоретически эти флуктуации изначально вполне могли возникнуть в ходе эволюционного процесса в экологически лимитированных популяциях в результате независимого от плотности населения естественного отбора в случаях, когда рост приспособленности приводит к тому, что интенсивное воспроизводство популяции не позволяет ей перейти к устойчивому равновесию.

Выявление хаотических режимов динамики в реальных популяциях крайне сложная задача. Прежде всего, нужны длинные ряды наблюдений, по которым можно было бы надежно рассчитать показатели хаотичности (например, показатели Ляпунова). Конечно, всегда остаются сомнения, как в надежности показателей, так и в причинах хаотизации в каждом конкретном слу-

чае. Нередко в динамике природных популяций выявляются квазипериодические режимы. Природа этой квазипериодики чаще всего вызывает дискуссию и, как правило, объявляется «зашумленной» периодичностью. Вместе с тем при учете возрастной структуры квазипериодические режимы появляются в детерминированной модели при вполне естественных значениях параметров, характерных для популяций многих видов, обладающих возрастной структурой и стадийностью развития. Такие режимы наблюдаются в моделях в случаях, когда экологическое лимитирование осуществляется путем уменьшения рождаемости с ростом численности половозрелых особей или путем уменьшения выживаемости молоди с ростом численности молоди. Эти виды регуляции популяционного роста весьма распространены в природе и именно при такой регуляции чаще всего наблюдаются квазипериодические режимы динамики численности.

Дальнейший рост средней приспособленности теоретически может вызвать как возникновение хаотических режимов, так и увеличение амплитуды квазипериодических колебаний, что, в свою очередь, может привести к достижению столь малых значений численности, при которых детерминистическое описание оказывается недостаточно адекватно. При вероятностном (стохастическом) описании процесса динамики экологически лимитированных популяций учениками А.А. Ляпунова Ю.Г. Каревым и С.А. Терсковым было показано, что однородные лимитированные популяции обречены на вымирание [49]. Заметим, что большинство существовавших в природе популяций вымерло, и многие существующие обречены на вымирание. Вместе с тем в весьма изящном исследовании, выполненном учениками В.А. Ратнера М.А. Коростышевским и М.Р. Штабным, было показано, что необходимыми условиями, требуемыми для «невымирания» популяции, являются, в частности, процессы, обеспечивающие выполнение триады Ч. Дарвина — изменчивости, наследственности и естественного отбора [50, 51].

В наших моделях наследственность и естественный отбор присутствуют, а изменчивость неявно предполагается в виде мутаций, обеспечивающих начальное распределение генотипов. Вместе с тем, поскольку численность популяции в модельных расчетах может падать до весьма низких значений, возможность вырождения остается. Долгое успешное существование природных флуктуирующих популяций можно объяснить в частности следующими соображениями. Как показано в данной работе, плотностно-независимый отбор (F-отбор) в лимитированных популяциях увеличивает среднюю приспособленность особей, увеличивает равновесную численность и вначале увеличивает среднее время жизни (до вырождения) популяции, но затем приводит к

флуктуациям численности и росту вероятности вырождения. Однако возникновение и наличие флуктуаций само по себе становится новой ареной для действия отбора. В результате мутаций появляются новые генотипы, чувствительные к уровню плотности и дающие преимущества их обладателям либо в фазах роста, либо в фазах падения численностей. Колебания частот этих генотипов синхронизируются с колебаниями численности, а затем регулируют и сглаживают эти колебания. Это позволяет либо сильно увеличить время жизни популяции, либо вообще избежать процесса вырождения. Принципиальным здесь является то, что рост средней приспособленности, вызванный плотностно-независимым отбором, может оказаться причиной возникновения колебаний, которые, уже в свою очередь, могут привести к плотностно-зависимому отбору и процессам регуляризации. Другими словами, плотностно-зависимый отбор может быть полезным следствием и модификатором возникших колебаний численности, но не их причиной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные ранее исследования нелинейных моделей динамики популяций с возрастной структурой показали, что увеличение средней индивидуальной приспособленности приводит к колебаниям численности, а затем к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели. В частности, увеличение рождаемости и уменьшение смертности возрастных групп приводят к усложнению структуры аттракторов и росту фрактальной размерности [33–36].

Здесь мы обобщили все результаты, свидетельствующие о том, что перечисленные типы динамики численности могли бы последовательно возникать в эволюции лимитированной популяции под действием плотностно-независимого естественного отбора, повышающего среднюю приспособленность популяции в соответствии с фундаментальной теоремой естественного отбора Р. Фишера. Эффект совокупного одновременного взаимодействия плотностно-независимого отбора и плотностно-зависимых неселективных экологических лимитирующих факторов, назван нами F-отбором.

Показано, что результаты F-отбора в экологически лимитированных популяциях не отличаются от результатов отбора по «фишеровским» приспособленностям в свободно размножающихся популяциях: промежуточные значения приспособленностей гетерозигот, относительно приспособленностей гомозигот (движущий отбор), приводят к установлению мономорфизма по аллелям, обеспечивающим больший репродуктивный потенциал; сверхдоминирование приводит к устойчивому по-

лиморфизму; пониженная относительная приспособленность гетерозигот приводит к бистабильности мономорфных состояний.

Плотностное лимитирование приводит к тому, что при достижении больших средних репродуктивных потенциалов популяций их равновесная численность теряет устойчивость и возникают колебания. При этом генетическая структура определяется соотношением приспособленностей: при движущем отборе — мономорфизм, при сверхдоминировании — полиморфизм, при пониженном репродуктивном потенциале гетерозигот — ловушка бистабильности.

Наличие возрастной структуры обеспечивает возможность двух сценариев: известный из одномерных моделей сценарий Фейгенбаума, приводящий к «пилообразным» модельным колебаниям численности, весьма редко встречающимся в природе, и сценарий рождения инвариантной кривой (аналог предельного цикла), приводящий к более-менее плавной модельной циклике, похожей на то, что часто наблюдается в природе.

Эффекты, наблюдаемые в наших моделях, во многом появляются в силу простого объединения (суперпозиции) двух моделей: естественный отбор приводит к эволюционному росту приспособленности (здесь к росту репродуктивного потенциала), а плотностное регулирование при увеличении репродуктивного потенциала приводит к известным бифуркациям, обеспечивающим различные флуктуации численности. Только теперь эти флуктуации появляются (и проявляются) в ходе генетической эволюции.

Принципиально новое и, по-видимому, самое интересное это то, что здесь обнаружилось возникновение устойчивых колебаний не только численности, но и частот генов. Вообще-то F-отбор не является плотностно-зависимым отбором: репродуктивные потенциалы генотипов являются константами и не зависят от уровня численности. Ожидалось, что F-отбор вызовет монотонное изменение частот, но при этом может привести и к изменению динамического режима популяции и создать условия для r- и K-отбора. Но оказалось, что в рамках F-отбора возможны бифуркации, которые приводят к возникновению устойчивых колебаний частот аллелей.

При этом нарушается принцип простого объединения (суперпозиции) результатов двух моделей: плотностно-независимого естественного отбора и плотностно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей: колебания частот генов, связанные с мультирежимностью рассматриваемых систем, которая возникает в результате бифуркационного появления новых устойчивых аттракторов.

Другой парадокс F-отбора заключается в том, что он, будучи независимым от плотности, приводит к колебаниям и хаотическим режимам динамики численности, которые создают условия для плотностно-зависимого отбора, такого как г- и К-отбор.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00073а).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. T. R. Malthus, *The works of Thomas Robert Malthus* (Pickering & Chatto Publishers, London, 1986).
2. C. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life* (Oxford University Press, H. Milford, 1859).
3. R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection* (Clarendon Press, Oxford, 1930).
4. S. Wright, *J. Hered.* **21**, 340 (1930).
5. J. B. S. Haldane, *The causes of evolution* (Longman Green, London, 1932).
6. С. С. Четвериков, *О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики* (Госиздат., 1926).
7. P. F. Verhulst, *Nouv. Mem. Acad. Roy. Soc. Bellelettr. Bruxelles* **18**, 1 (1845).
8. В. Вольтерра, *Математическая теория борьбы за существование* (Наука, М., 1976).
9. Г. Ф. Гаузе, *Зоол. журн.* **14** (2), 243 (1935).
10. Г. Ф. Гаузе, в кн. *Экология и эволюционная теория* (Наука, Л., 1984), сс. 5–105.
11. L. C. Birch, *Evolution* **9**, 389 (1955).
12. V. Charlesworth, *Ecology* **52**, 469 (1971).
13. L. D. Gottlieb, *Genetics* **76** (3), 551 (1974).
14. M. S. Gaines, Jr, L. R. McClenaghan, and R. K. Rose, *Evolution* **32** (4), 723 (1978).
15. Е. Я. Фрисман, *Первичная генетическая дивергенция (теоретический анализ и моделирование)* (ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 1986).
16. Е. Я. Фрисман, *Вестн. ДВО РАН* **4**, 97 (1995).
17. I. Hanski, *Metapopulation ecology* (Oxford University Press, N.Y., 1999).
18. В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова и В. Г. Рогов, *Сибирский экологич. журн.* **1**, 59 (1999).
19. Г. В. Гречаный, А. Я. Никитин, В. М. Корзун и др., *Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций* (ФГБОУ ВО «ИГУ», Иркутск, 2004).
20. В. С. Артамонова и А. А. Махров, *Генетика* **42** (3), 310 (2006).
21. U. Dieckmann and J. A. J. Metz, *Theor. Popul. Biol.* **69** (3), 263 (2006).
22. M. Traykov and I. Trenchev, *Rus. J. Genet.*, **52** (9), 985 (2016).
23. А. П. Шапиро, *Управление и информация* **3**, 96 (1972).
24. R. M. May, *J. Theor. Biol.* **51** (2), 511 (1975).
25. P. H. Leslie, *Biometrika* **33** (3), 183 (1945).
26. P. H. Leslie, *Biometrika* **35** (3/4), 213 (1948).
27. L. P. Lefkovich, *Biometrics* **21** (1), 1 (1965).
28. H. Caswell, *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation* (Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, 2001).
29. Е. Я. Фрисман, М. П. Кулаков, О. Л. Ревуцкая и др., *Компьютерные исследования и моделирование* **11** (1), 119 (2019).
30. Р. Дажо, *Основы экологии* (Прогресс, М., 1975).
31. Ю. М. Свирежев и Д. О. Логофет, *Устойчивость биологических сообществ* (Наука, М., 1978).
32. Е. Я. Фрисман, С. П. Луппов, И. Н. Скокова и др., в кн. *Математические исследования в популяционной экологии* (ДВО АН СССР, Владивосток, 1988), сс. 4–18.
33. Е. Я. Фрисман и Е. И. Скалецкая, *Обозрение прикладной и промышленной математики* **1** (6), 988 (1994).
34. Е. Ya. Frisman, G. P. Neverova, and O. L. Revutskaaya, *Ecol. Model.* **222**, 1943 (2011).
35. Е. Я. Фрисман, Г. П. Неверова, О. Л. Ревуцкая и др., *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика* **18** (2), 111 (2010).
36. Е. Я. Фрисман и О. Л. Жданова, *Генетика* **45** (9), 1277 (2009).
37. M. J. Feigenbaum, *J. Stat. Phys.* **19** (1), 25 (1978).
38. М. Фейгенбаум, *Успехи физ. наук* **141** (10), 343 (1983).
39. С. П. Кузнецов, *Динамический хаос* (Физматлит, М., 2006).
40. В. А. Ратнер, *Математическая популяционная генетика* (Наука, Новосибирск, 1977).
41. T. I. Axenovich, I. V. Zorkoltseva, I. R. Akberdin, et al., *Heredity* **98**, 99 (2007).
42. M. S. Graines, L. R. McClenaghay, and R. R. Rose, *Evolution* **32** (4), 723 (1978).
43. J. F. C. Kingman, *Proc. Can. Phill. Soc.* **57**, 574 (1961).
44. А. П. Кузнецов, С. П. Кузнецов, М. В. Поздняков и др., *Нелинейная динамика* **8** (3), 461 (2012).
45. Ф. Б. Чернявский и А. Н. Лазуткин, *Циклы леммингов и полевок на Севере* (ИБПС ДВО РАН, Магадан, 2004).

46. Г. П. Неверова, О. Л. Жданова и Е. Я. Фрисман, *Генетика* **56** (6), 714 (2020).
47. С. П. Пустовойт, *Вавиловский журн. генетики и селекции* **15** (3), 475 (2011).
48. С. П. Пустовойт, *Изв. ТИНРО* **188**, 162 (2017).
49. Г. П. Карев, А. А. Ляпунов и С. А. Тресков, в кн. *Современные проблемы эволюции*, под ред. Н. Н. Воронцова (Наука, Сибирское отделение, Новосибирск, 1975), сс. 5–10.
50. М. А. Коростышевский, М. Р. Штабной и В. А. Ратнер, в кн. *Вопросы математической генетики* (ИЦИГ СО АН СССР, Новосибирск, 1974), сс. 5–32.
51. M. A. Korostyshevsky, M. R. Shtabnoy and V. A. Ratner, *J. Theor. Biol.* **48**, 85 (1974).

Ecological and Genetic Models in Population Biophysics

E.Ya. Frisman*, O.L. Zhdanova**, and G.P. Neverova**

**Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Sholom-Aleikhema 4, Birobidzhan, 679016 Russia*

***Institute of Automation and Control Processes, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Radio 5, Vladivostok, 690041 Russia*

There are complex causal relationships between population dynamics and a change in population genetic structure. In our study a simple model was used to show that the evolutionary process of density-independent natural selection depending on the fitnesses determined by a single diallelic locus could lead to a change in population growth parameters changing the dynamic modes in population. Possible mechanisms and direction of these changes are discussed. Results obtained clearly demonstrate the evolutionary change of allele frequencies accompanied by an increase in the average fitness in the population that may result in appearance of periodic, quasiperiodic and chaotic modes of population dynamics. The effects observed in our models are largely due to the simple combination (superposition) of the two models: natural selection leads to an evolutionary increase in the fitness, and density regulation with an increase in reproductive potential leads to bifurcations that provide various fluctuations in population number. At that in eco-evolutional models, these fluctuations appear (and progress) due to genetic evolution. At the same time, combined models give appearance of new dynamic modes that were not observed in each of the separate models, i.e. fluctuations in gene frequencies associated with the multi-modality of the considered systems and the emergence of new stable attractors.

Keywords: mathematical modeling, evolution, natural selection, population dynamics, bistability of trapping position