# Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт автоматики и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи

Жданова Оксана Леонидовна

Математическое моделирование естественной эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла

Специальность 03.01.02 – биофизика

Диссертация на соискание ученой степени доктора физико-математических наук

Научный консультант чл.-корр. РАН, профессор Фрисман Е.Я.

Введение	5	
Глава 1. N	Моделирование естественного отбора в однородной популяции 12	
§ 1.1	Модель плотностно зависимого отбора. Диаллельный локус	
1.1.1	Стационарные точки диаллельной модели; исследование их устойчивости 19	
1.1.2	Численное исследование динамического поведения диаллельной модели 22	
1.1.3	Применение модели однолокусного $r$ - $K$ — отбора для объяснения	
	существующего разнообразия по размеру приплода в популяциях песца (Alopex	
	lagopus, Canidae, Carnivora) 26	
§ 1.2	Модель плотностно зависимого отбора. Полиаллельный локус	
1.2.1	Стационарные точки полиаллельной модели и условия их устойчивости 33	
1.2.2	Основные результаты исследования полиаллельной модели 42	
	Заключение 44	
Глава 2.	Интегральная модель эволюции менделевской однолокусной популяции	
	диплоидных организмов. Анализ процесса фиксации дискретных генетических	
	структур. 46	
§2.1	Предлагаемый подход 46	
§2.2	Интегральная модель менделевской однолокусной популяции без плотностного	
	лимитирования 50	
2.2.1	Влияние мутаций на динамику интегральной модели нелимитированной	
	популяции 51	
§2.3	Результаты численного моделирования 52	
2.3.1	Устойчивые стационарные распределения в случае плотностно-зависимого	
	отбора 52	
2.3.2	Устойчивые стационарные распределения в случае отсутствия плотностного	
	лимитирования 53	
2.3.3	Влияние мутаций на стационарные распределения в случае отсутствия	
	плотностного лимитирования 58	
	Обсуждение 58	
Глава 3. Е	возрастная структура и естественный отбор: на примере популяции, состоящей из	
	двух возрастных классов 61	
§ 3.1	Вывод уравнений динамики 64	
3.1.1	Описание процесса размножения 65	
3.1.2	Описание процесса выживания 66	
3.1.3	Вывод уравнений динамики частот аллелей и численностей возрастных классов	
	66	

§ 3.2	Эволюция двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям зародыше	й
	7	4
3.2.1	Стационарные точки модели; характер их устойчивости	5
3.2.2	Динамика популяции 7	6
3.2.3	Результаты исследования 8	1
3.2.4	Применение модели эволюции двухвозрастной популяции с отбором п	0
	выживаемостям на ранней стадии жизненного цикла к популяциям песц	a
	(Alopex lagopus, Canidae, Carnivora) 8	2
§ 3.3	Эволюция двухвозрастной популяции с отбором по выживаемост	И
	половозрелых особей на последующих годах жизни 8	5
3.3.1	Динамика модели 8	8
3.3.2	Результаты исследования 9	3
§ 3.4	Эволюция двухвозрастной популяции с плейотропным геном 9	3
3.4.1	Динамика модели 9	9
3.4.2	Результаты 11	0
	Обсуждение 11	1
Глава 4. У	Сложнение возрастной структуры и динамика численности популяции 11	3
§ 4.1	Характер динамики численности популяций с неперекрывающимис	:Я
	поколениями 11	5
§ 4.2	Странные аттракторы в модели популяции с двумя возрастными классами 11	5
§ 4.3	Особенности динамического поведения сложно структурированной популяции	
	11	8
	Обсуждение 12	9
Глава 5.	Влияние антропогенного воздействия на естественную эволюцию однородно	й
	популяции: оптимальный стационарный промысел с постоянной долей изъяти	R
	13	1
§ 5.1	Моделирование воздействия оптимального стационарного промысла	c
	постоянной долей изъятия на однородную популяцию 13	3
5.1.1	Математическая модель эксплуатируемой однородной популяции 13	3
5.1.2	Стационарные точки модели эксплуатируемой популяции 13	4
5.1.3	Основные результаты аналитического исследования модели эксплуатируемо	й
	популяции 14	2
5.1.4	Результаты численного эксперимента	3
	Заключение 14	6

Глава	6. Влияние антропогенного воздействия на естественную эволюг	цию	
	структурированной популяции: оптимальный стационарный промысел	1 С	
	постоянной долей изъятия	147	
§ 6.1	Оптимизация промысла в популяции, состоящей из двух возрастных классов	148	
§ 6.2	Влияние оптимального промысла на эволюцию двухвозрастной популяции	156	
6.2.1	Оптимальный стационарный промысел из старшей возрастной группы	158	
6.2.2	Оптимальный стационарный промысел из младшей возрастной группы	158	
6.2.3	Результаты численного исследования	159	
	Заключение	164	
Глава	7. Изучение нейтральной генетической изменчивости для выявле	ения	
	высокопродуктивных видов с низкой численностью производителей	166	
§ 7.1	•		
	производителей по избытку гетерозигот	167	
7.1.1	Имитационная модель	168	
7.1.2	Расчет выборочных статистик	170	
7.1.3	Результаты имитационного моделирования	172	
	Обсуждение	194	
§ 7.2	Программа «NB_HetExcess» для оценки маленькой численно	ости	
	производителей $(N_b)$ по частотам генотипов в популяции потомства	201	
Заключение			
Список литературы			

#### Введение

Актуальность проблемы. Основная проблема, вокруг которой формируется динамическая теория популяций, стоящая на стыке популяционной экологии (Федоров, Гильманов, 1980) и популяционной биофизики (Базыкин, 1985; Волькенштейн, 1988; Романовский и др., 2004; Чернавский, 2004), - это описание характера и объяснение механизмов флюктуирующего (квазипериодического и хаотического) поведения численности популяций. Исследование данного вопроса, очевидно, необходимо для решения такой важной прикладной задачи как разработка оптимальной стратегии эксплуатации промысловых видов (оптимизация процесса «сбора урожая»). По смыслу рассматриваемых задач ясно, что в теоретической популяционной экологии проводятся исследования динамики лимитированных популяций, развивающихся в условиях ограниченности ресурсов жизнедеятельности, т.е. в условиях плотностного лимитирования. Поскольку жизненные циклы многих биологических видов имеют ярко выраженную временную периодичность с четко очерченным (весьма небольшим) сезоном размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных непересекающихся возрастных классов, адекватные результаты дает моделирование динамики таких популяций с помощью моделей с дискретным временем. В частности, на примере простейших моделей динамики популяций с неперекрывающимися поколениями ( N(n+1) = f(N(n), r, K) , где N(n) численность n-го поколения, r - репродуктивный потенциал, K - емкость экологической ниши) показано, что именно плотностно-зависимые факторы ответственны за возникновение хаотических и циклических режимов динамики численности (Шапиро, 1972; Мау, 1975), наблюдаемых и в естественных популяциях.

С 30-х годов XX-го века бурно развивалась другая ветвь динамической популяционной теории — математическая популяционная генетика, в рамках которой строили и исследовали модели эволюционного преобразования генетической структуры популяции (Haldane, 1924; Fischer, 1930; Ратнер, 1973; Crow, Kimura, 1970):  $q_{ij}(n+1)=Q(q_{ij}(n),w_{ij})$ , где  $q_{ij}(n)$  — вектор, компонентами которого являются популяционные частоты ij-го генотипа в n-ом поколении по каждому из рассматриваемых локусов, а  $w_{ij}$  — матрица приспособленности данной генотипической группы. Особенности динамики численности при этом, как правило, не анализировались. Численность считалась либо «достаточно» (фактически неограниченно) большой (в детерминированных моделях) либо неизменной (модели, используемые для анализа последствий генетического дрейфа).

Необходимость объединения популяционно-экологического и популяционногенетического подходов диктуется природой исследуемого объекта, предполагающей тесную взаимосвязь эволюционных и экологических процессов, протекающих внутри одной популяции. В частности, такие традиционно-экологические характеристики, репродуктивный потенциал, емкость экологической ниши определяются на генетическом уровне, т.е. каждая генотипическая группа в общем случае характеризуется собственными матрицами репродуктивного потенциала  $r_{ii}$  и ресурсного параметра  $K_{ii}$ ; и уже эти характеристики, вместе популяционной численностью, определяют матрицу приспособленности данной генотипической группы  $w_{ij} = w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N)$ . Моделирование совокупности этих факторов возможно лишь в рамках общей эколого-генетической модели:

$$N(n+1) = F(N(n), w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N(n), q_{ij}(n)))$$
$$q_{ij}(n+1) = Q(q_{ij}(n), w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N(n))).$$

Предложенная модель позволяет также рассматривать популяции с возрастной структурой посредством перехода от скалярной величины N к векторной, компоненты которой являются численностями отдельных возрастных групп.

В результате попыток такого объедения появилось три типа задач, которые можно решать в рамках новой эколого-генетической теории. Во-первых, здесь получило естественное развитие исследование действия эволюционных факторов, в первую очередь, естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно и изменений характера динамики популяций, развивающихся в условиях ограниченности экологических ресурсов (т.е. находящихся под действием лимитирующих факторов окружающей среды) (напр., Hanski, 1999). Интересные частные результаты были получены Райгарденом (Rougharden, 1971) и Чарлзуорсом (Charlesworth, 1971). Мощное развитие этих и других результатов (MacArthur and Wilson, 1967) было получено во многих работах и сформулировано в виде концепции К и готбора (Pianka, 1978).

Во-вторых, в рамках эволюционно-экологических моделей оказался возможен подробный анализ эволюционно-генетических последствий промысла. Господствующая в теории оптимальной эксплуатации концепция максимального уравновешенного изъятия (Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Srinivasu, Ismail, 2001; Braumann, 2002; и др.) предполагает поддержание численности промысловой популяции на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Таким образом, популяции, подверженные промыслу, оказываются в других экологических условиях, чем неэксплуатируемые популяции, имеющие численность, определяемую балансами естественных процессов. В результате в промысловых популяциях могут изменяться условия отбора, а соответственно и приспособленности генотипических групп особей.

К задаче оптимизации промысла с целью сохранения существующего биологического разнообразия плотно примыкает задача обнаружения малочисленных видов, нуждающихся в сохранении. Необходимость этой деятельности связана с отмечаемым в большой серии

современных исследований почти катастрофическим снижением эффективной численности популяций и потерей генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия. Причем эти негативные для биологических видов тенденции наблюдаются не только в промышляемых популяциях (например, изменение генетической структуры породообразующих деревьев при восстановлении лесов после вырубки (Norton, 1996; Lee et al., 2002; Finkeldey, Ziehe, 2004), промысловых видов рыб (Hindar et al., 2004)), но и в популяциях, которые явно не эксплуатируются, а испытывают на себе влияние антропогенного воздействия за счет фрагментации и сокращения среды обитания (Curtis, Taylor, 2004). Работа по выявлению малочисленных видов затрудняется недостаточным количеством доступных на данный момент косвенных методов определения эффективной численности популяции, ключевого параметра в сохранении видов, находящихся под угрозой исчезновения. Третий тип задач, решение которых возможно в рамках эколого-генетического подхода, это решение своего рода обратных задач – определение экологических характеристик популяций по данным об их генетической структуре.

- 1. Изучение эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов. Построение, аналитическое и численное исследование моделей менделевской ди- и полиаллельной однолокусной популяции с плотностно зависимым лимитированием роста численности.
- 2. Разработка и исследование обобщения модели однородной популяции на случай непрерывного континуального разнообразия аллелей (интегральных моделей) как не учитывающих плотностное лимитирование, так и учитывающих его. Изучение влияния мутационного процесса на полученные стационарные распределения в интегральной модели без плотностного лимитирования.
- 3. Изучение эволюции популяции с двумя возрастными классами. Разработка моделей естественного отбора в структурированной популяции; аналитическое и численное исследование предложенных моделей.
- 4. Исследование роли продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов динамики. Разработки обобщенной модели популяции со сложной возрастной структурой и исследование разнообразия динамики ее численности.
- 5. Изучение эволюционных последствий оптимального промысла. Разработка и исследование моделей динамики численности и генетического состава популяции, находящейся

под воздействием оптимального промысла. Выявление условий потери либо сохранения адаптивного генетического разнообразия связанных, с антропогенным воздействием.

- 6. Оптимизация промысла в популяции с возрастной структурой; обоснование стратегии изъятия и оценка возможности сохранения адаптивного разнообразия эксплуатируемой популяции.
- 7. Разработка косвенных методов определения малочисленных видов, нуждающихся в сохранении. Исследование выборочных свойств и обоснование применимости метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства. Реализация данного метода в программе для пользователей.

Методы и<u>сследования</u>. Математические модели динамики однородных популяций с конечным числом аллелей построены на основе аппарата рекуррентных уравнений; представляют собой естественное расширение классической модели Риккера для популяций, находящейся под действием естественного отбора, или расширением моделей однолокусного отбора на случай экологически лимитированных популяций с экспоненциальной зависимостью приспособленности от численности. Математические модели динамики менделевских популяций с бесконечным числом аллелей в одном адаптивном локусе представляют собой дискретно-непрерывные модели. В ходе анализа применялись классические методы исследования устойчивости систем (Шапиро, Луппов, 1983), методы математического анализа. При разработке компьютерных программ численного моделирования динамики интегральных моделей использовались классические методы численного интегрирования. популяции с возрастной структурой моделировалась на основе подхода Лесли и Лефковича (Свирежев, Логофет, 1978; Логофет, 2002). Для решения задач оптимизации промысла применялись аналитические методы теории решения задач безусловной оптимизации, а также вычислительный эксперимент. Для исследования выборочных свойств метода оценки эффективной численности использовались основы теории генетического дрейфа (Crow, Kimura, 1971; Falconer, 1989), классические основы теории вероятности и математической статистики, а также имитационное моделирование.

#### Научная новизна.

1. Выполнено детальное исследование эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов под действием экспоненциального плотностно-зависимого отбора. Аналитически и численно исследовано естественное обобщение этой модели на полиаллельный случай. В полном объеме подобные исследования были проведены ранее только для метапопуляции с неполовым размножением (Евдокимов, 1999); а для диплоидной диаллельной популяции с экспоненциальным лимитированием ряд частных результатов был получен М.А. Асмуссеном (Asmussen, 1979). Полиаллельный локус описан

- Ю.М. Свирежевым и В.П. Пасековым (1982) в случае отсутствия плотностного лимитирования (приспособленности генотипов полагаются константами).
- 2. Предложена и исследована интегральная модель с дискретным временем однолокусной менделевской популяции диплоидных организмов, которая является естественным продолжением модели полиаллельной популяции на бесконечномерный случай. В рамках предложенной модели исследовано влияние некоторых форм мутационного процесса на динамику генетического состава популяции.
- 3. Проведено детальное исследование эволюции популяции с двумя возрастными классами. Разработаны модели естественного отбора в структурированной популяции: по приспособленностям в дорепродуктивной группе, по выживаемости в репродуктивной группе; проведено аналитическое и численное исследование предложенных моделей.
- 4. Рассмотрена роль продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов динамики. Разработана обобщенная модель популяции со сложной возрастной структурой и выполнено исследование разнообразия динамики ее численности.
- 5. Изучены эволюционные последствия оптимального промысла с постоянной долей изъятия в однородной популяции. Разработана и исследована модель динамики численности и генетического состава популяции, находящейся под воздействием оптимального промысла. Выявлены условия сохранения и потери адаптивного генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия.
- 6. Решена задача оптимизации промысла в популяции с возрастной структурой на примере двухвозрастной популяции; аналитически обоснована стратегия изъятия из отдельного возрастного класса доли его численности; описаны условия сохранения и потери адаптивного разнообразия в эксплуатируемой популяции.
- 7. Впервые детально исследованы выборочные свойства и обоснована возможность применения метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства.

<u>Научная и практическая значимость работы</u>. Проведенное исследование эволюции структурированной популяции позволяет достичь комплексного понимания внутрипопуляционных процессов присущих свободно развивающейся популяции; и вносит вклад в развивающуюся теорию математической биологии и популяционной генетики.

Решение задач, связанных с оптимизацией промысла, служит обоснованием методики управления и выработке рекомендаций по оптимизации управления эксплуатируемыми популяциями в природных и искусственных экосистемах.

В целях сохранения биоразнообразия для выявления малочисленных видов, нуждающихся в сохранении, либо при создании искусственных популяции для дальнейшего

разведения наряду с другими методами используется метод оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в выборке потомства (а также его программная реализация) с учетом требований к объему и качеству данных, полученных в рамках настоящего исследования.

<u>Достоверность научных положений и выводов</u> обеспечена корректным выполнением математических выкладок и преобразований; строгим доказательством основных теоретических выводов и результатов; а также подтверждена численным моделированием. Теоретические выводы согласованы с большим количеством проанализированных литературных источников.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертации докладывались и обсуждались на следующих конференциях: The 19th biennial ISEM Conference "Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the Context of Global Change" (Toulouse, France, 2013), the 6th International Congress on Environmental Modeling and Software "Managing Resources of a Limited Planet: Pathways and Visions under Uncertainty" (Leipzig, Germany, 2012); 4th, 6th и 8th International Conference on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure "BGRS-2004", "BGRS-2008", "BGRS-2012" (Новосибирск, 2004, 2008 и 2012); Международная школа-семинар «Фундаментальные и прикладные исследования в математической экологии и агроэкологии» 2012); конференция (Барнаул, Международная научная «Современные регионального развития» (Биробиджан 2006, 2012); Дальневосточная математическая школасеминар им. академика Е.В. Золотова (Владивосток, 2002, 2010, 2012, 2013); Конференции, посвященные памяти А.А. Ляпунова (Новосибирск, 2001, 2011); European Nonlinear Dynamics Conference "ENOC'2008" и "ENOC'2011" (Санкт-Петербург, 2008; Rome, Italy, 2011); The International Scientific Conference on Physics and Control "PhysCon'2003", "PhysCon'2005", "PhysCon'2007", "PhysCon'2009" и "PhysCon'2011" (Санкт-Петербург, 2003, 2005; Potsdam, Germany, 2007; Catania, Italy, 2009; Leon, Spain, 2011); First Russia and Pacific Conference on Computer Technology and Applications (Владивосток, 2010); Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пущино, 2009, 2013); Международная конференции «Математическая биология и биоинформатика» (Москва, 2006); Международная конференция серии «Нелинейный мир. Языки науки – языки искусства» (Пущино-на-Оке, 2006); бая и 7ая Пущинская школа-конференция молодых ученых «Биология - наука XXI века» (Пущино, 2002, 2003); бая Международная конференция "Организация структур в открытых системах" (Алматы, 2002); Всероссийские конференции моделированию неравновесных систем (MHC-2000, MHC-2002, Красноярск): 6ая Международная конференция «Экология и здоровье человека. Экологическое образование. Математические информационные технологии» (Краснодар, 2001); модели И 4й

Международный студенческий научный конгресс стран ATP "Fourth International Young Scholars' Forum of the Asia-Pacific Region Countries" (Владивосток, 2001).

<u>Публикации</u>. По материалам диссертации опубликовано 54 работы, в том числе 20 статей в отечественных и зарубежных журналах (16 из которых входят в Перечень ВАК РФ), 3 главы в коллективных монографиях; в изданиях индексируемых в международных системах цитирования Web of Science - 11 работ (25 цитирований), Scopus – 18 (34 цитирования).

<u>Личный вклад автора.</u> Автору принадлежит выбор методов исследования, проведение аналитических и численных расчетов, анализ полученных результатов, математическая постановка отдельных задач; часть исследований выполнена под руководством автора. Кроме того, автором разработано необходимое программное обеспечение, являющееся дополнительным инструментом для проводимого в работе численного исследования.

В работах (Жданова и др., 2003; Жданова и др., 2007; Фрисман и др., 2010) автору принадлежит исследование экспоненциального вида зависимости приспособленности от численности.

# Глава 1. Моделирование естественного отбора в однородной популяции

Любые реальные популяции имеют конечную численность и подвержены действию ряда эволюционных факторов, таких как менделирование, мутационный процесс, рекомбинационный процесс, аберрационный процесс, изоляция, миграционный процесс, ограничение и колебание численности популяций, естественный отбор. При построении детерминированной теории динамики популяций обычно делают ряд предположений, позволяющих упростить формальную сторону, но сохраняющих наиболее существенные особенности популяционно-генетических процессов.

- 1. Численности популяций и различных составляющих ее генотипических групп предполагаются бесконечными. Реально это соответствует очень большим численностям.
- 2. Поколения считают неперекрывающимися, т.е. родительское поколение, оставив потомство, элиминируется. Известны реальные популяции растений, насекомых и других объектов, обладающих этим свойством. По-существу, этим предположением удаляется из рассмотрения возрастная структура популяции.
- 3. Рассматриваемые популяции считают менделевскими, т.е. предполагается выполнение менделевских правил формирования зигот и гамет. Это наиболее интересный класс популяций, охватывающий все эукариотические организмы.
- 4. Рассматриваются только генотипы особей и гамет (фенотипы отдельно не выделяются). Этим исключается из рассмотрения широкий круг вопросов, связанных с соответствием генотипов и фенотипов. Однако, поскольку в ходе эволюции существенно именно изменение генетической структуры, это предположение сохраняет наиболее существенное свойство особей генотип и делает его основным объектом рассмотрения.
- 5. Предполагается также, что в популяции отсутствует образование пар особей, а встречаются непосредственно свободные гаметы. Близким прообразом этого варианта служит неоплодотворенная икра и сперма рыб в водоеме, пыльца ветроопыляемых растений и т.д.
- 6. Исключется из прямого рассмотрения место обитания индивидуумов (хотя неявно оно подразумеваться). Иначе говоря, считают пространственные и экологические различия условий существования особей несущественными для эволюции популяции (Ратнер, 1977).

Одной из первых задач математической популяционной генетики оказался количественный анализ результата действия отбора в менделевской панмиктичной изолированной популяции диплоидных организмов. В утрированно простейшем случае предполагается, что отбору подвержены фенотипы, жестко контролирующиеся одном диаллельным локусом. Если поколения не перекрываются, то модель эволюции популяции в этом случае может быть представлена следующими рекуррентными уравнениями:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n x_n \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + 2w_{Aa} (1 - q_n)) / \overline{w}_n \end{cases}$$
 (1.1)

где n - номер поколения;  $q_n$  — частота аллеля A и  $(1-q_n)$  — частота аллеля a в n-ом поколении;  $x_n$  — численность популяции;  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  и  $w_{aa}$  — приспособленности генотипов AA, Aa и aa — соответственно;  $\overline{w}_n = w_{AA}q_n^2 + 2w_{Aa}q_n(1-q_n) + w_{aa}(1-q_n)^2$  — средняя приспособленность популяции в n-ом поколении.

В основополагающих работах по теоретической популяционной генетике (Haldane, 1924; Fischer, 1930; Ратнер, 1973; Crow, Kimura, 1970) исследовались математические модели динамики генетической структуры свободно размножающихся популяций. Предполагалось, что популяции развиваются в неизменной внешней среде в условиях неограниченности жизненных ресурсов. Наличие ЭТИХ предположений позволяло предполагать фишеровские приспособленности генотипических групп организмов (значения коэффициентов  $w_{ij}$ ) константами, не зависящими ни от факторов внешней абиотической среды, ни от факторов, обусловленных биологическими внугрипопуляционными взаимоотношениями, такими как плотность и генетическая структура (частоты отдельных генотипов). Эта идеализация позволила изучить достаточно подробно то действие естественного отбора, которое связано только с генетическими различиями между морфами и не зависит ни от каких других (не генетических) факторов.

Численность реальных популяций отличается непростым поведением. Неслучайно одно из центральных положений в популяционной экологии занимает именно теория динамики численности.

Некоторые изменения численности природных популяций носят сезонный характер и связаны с колебаниями климатических условий в течение года, другие же изменения затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия. Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяций, приводить к изменениям их экологических параметров,

вызывать переоценку роли и значимости различных видов в биосистемах. Описанию и анализу динамики численности посвящены тысячи специальных исследований, предложены многочисленные теории, объясняющие механизмы ее динамики. Вместе с тем, до сих пор нет полной ясности в вопросе о том, какие же факторы, главным образом, определяют возникновение колебаний численности.

В большинстве ранних работ все значительные изменения, происходящие с численностью популяции, связывали со случайными и периодическими воздействиями на популяцию со стороны внешней среды; например, работы Б.П. Уварова (Uvarov, 1931), И.В. Кожанчикова (1953) и др. Ряд исследователей связывают циклы динамики численности животных с циклами солнечной активности (напр., Elton, 1924; Максимов, 1984). К климатическим теориям динамики численности примыкает и трофоклиматическая теория К.Ф. Рулье (1952), в рамках которой предполагается, что климатические факторы не только и не столько определяют интенсивность размножения и выживаемость особей популяции растительноядных животных, сколько влияют на состояние их кормовой базы. Следующим шагом развития динамической теории стало формирование представлений, объясняющих популяционные циклы сложными трофическими взаимоотношениями видов внутри биоценоза (А.Лотка, Л.Вольтерра, Г.Ф. Гаузе и др.). В рамках этой теории считают, что количество пищи не только контролирует состояние популяции ее потребителей, но и само контролируется численностью последних. В ходе развития биоценологических концепций колебаний численности постепенно стали накапливаться факты, говорящие о том, что если колебания численности «жертвы» и приводят к цикличности хищников, то роль хищников в поддержании колебаний «жертвы» явно преувеличена. На основе этих фактов сложились представления о существовании внутрипопуляционных механизмов регуляции численности, например, через изменение плодовитости, смертности, скорости созревания и т.п. Наиболее популярными являются гипотеза стресса и гипотеза генетического контроля (Пианка, 1981). Согласно первой при излишне высоких плотностях населения в пиках численности у животных появляются признаки стресс-синдрома: увеличиваются надпочечники, крайне усиливается агрессивность, а следовательно резко падает рождаемость и растет смертность (Дэвис, Кристиан, 1976). В рамках второй гипотезы колебания численности популяции связывают с изменением ее генетического состава (Chitty, 1960, 1967). Полагается, что поскольку в периоды спадов и пиков численности популяция оказывается в различных экологических условиях, то она должна испытывать действие разнонаправленного естественного отбора. Это, в свою очередь, может привести к изменению генетической структуры популяции при каждом переходе от минимума к максимуму и наоборот. Запаздывание такого перехода и поддерживает колебания. В

дальнейшем наибольшее признание среди энтомологов получила синтетическая теория колебаний численности насекомых, рассматривающая процесс колебаний численности как авторегулируемый процесс, управляемый комплексом факторов, биотической и абиотической природы (напр., Недорезов, 1986).

К настоящему времени сформировалось представление о плотностно- и частотно-В действии естественного отбора. зависимых составляющих Проиллюстрирована экспериментально и выявлена в природных популяциях такая ситуация, когда коэффициенты отбора генотипических групп являются функциями плотности популяции или частот какихлибо генов или генотипов. В одной из первых работ, направленных на исследование плотностной зависимости отбора, Л.К. Берч (Birch, 1955) экспериментально показал, что равновесное значение частот инверсий Standard и Chiricahua в III хромосоме Drosophila pseudoobscura существенно зависит от плотности личиночной стадии. Во всех экспериментах гетерозиготы по инверсии обладали наибольшей приспособленностью, благодаря чему установился сбалансированный полиморфизм. Однако при малой скученности личинок концентрация инверсии из разных начальных значений монотонно стремилась к равновесному значению, близкому к 30%, в то время как при большой скученности личинок равновесное значение этой концентрации оказалось равным 60-70%. Таким образом, отбор, по-видимому, больше благоприятствует гомозиготам по Standard при высокой плотности личинок, и гомозиготам по Chiricahua при низкой плотности.

Работы подобного рода послужили толчком для теоретического исследования моделей плотностно зависимого отбора. Интересные исследования проделаны Дж. Райгарденом (Rougharden, 1971) и Б. Чарлзуорсом (Charlesworth, 1971). Первый из этих исследователей проанализировал численно на ЭВМ дискретную математическую модель динамики частот аллелей в менделевской однолокусной диаллельной популяции для случаев стационарной и флюктуирующей среды обитания. В дополнение к приведенным в начале данного параграфа шести постулатам такой модели Дж. Райгарден предложил считать приспособленности генотипических групп ( $w_i$ ) не константами, а линейными (по аналогии с моделью Ферхюльста) функциями численности (N):

$$w_i = 1 + r_i (1 - \frac{N}{K_i}).$$

Параметры  $r_i$  в этом случае — коэффициенты «чистой» скорости роста мономорфной популяции в «пустоту», т.е. при N, близком к нулю (под мономорфной может пониматься и популяция, состоящая из одних гетерозигот). Параметры  $K_i$  — мера конкурентоспособности

генотипических групп, определяются они возможностями генотипов при овладении экологической нишей. Формально  $K_i$  — это такое равновесное значение численности, которое достигалось бы, если бы популяция могла состоять и состояла только из особей с i-м генотипом.

Б. Чарлзуорс исследовал аналитически более общую дискретную модель эволюции однолокусной менделевской популяции, развивающуюся в стационарной среде. Он полагал коэффициенты отбора  $h_i$  произвольными гладкими убывающими функциями численности популяции, т.е. вводил в модель следующую зависимость приспособленностей от численности:

$$w_i = 1 + h_i(N), i = 1,2,3.$$

В этом случае  $r_i = \lim_{N\to 0} (h_i(N))$ ,  $K_i = h_i^{-1}(0)$  (т.е. находится как решение уравнения  $h_i(N) = 0$  относительно N).

В результате проведенных исследований выяснилось, что в стационарной среде направление эволюции популяции определяется в основном генетическими значениями конкурентоспособности,  $K_{i}$ . т.е. значениями величин 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 величин  $r_i$  влияют только на характер устойчивости равновесного состояния. При определенных соотношениях  $K_i$  и  $r_i$  в популяции могут возникать сложные колебания и размера популяции и ее генетической структуры. В работе М.А. Ассмуссена (Asmussen, 1979) подробно проанализированы 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  $K_i$  и  $r_i$ , которые приводят к динамическому поведению, весьма похожему на колебания численности (плотности) популяции и ее генетической структуры, описанные Л. Берчем (Birch, 1955) для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофиллы.

Приведенные математические работы представляют направление исследований в рамках концепции, названной Макартуром (MacArthur, 1961, 1962) r- и K-отбором. Имеется следующее представление о концепции r- и K-отбора (Pianka, 1970, 1974,1978). 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, т.е. 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 конкурентоспособны, т.е. характеризуются большой выживаемостью даже в условиях крайнего проявления плотностно зависимых факторов. Углубленное теоретическое исследование моделей плотностно зависимого отбора приведено в работах В. Андерсона (Anderson, 1971), С. Кинга и В. Андерсона (King, Anderson, 1971), Б. Кларка (Clarke, 1972), М. Балмера (Bulmer, 1974), Л. Димитруса (Demetrius, 1975), Х. Баркая (Barckay, 1975), П. Смойса (Smaus, 1976), М. Стабса (Stubbs, 1977), Т. Нагилаки (Nagulaki, 1979), Р. Грина (Green, 1980) и др. Кроме того, описаны результаты многих наблюдений *r*- и *K*-стратегий отбора в лабораторных и природных популяциях как низших, так и высших организмов (Th. Long, G. Long, 1974; MacNaughton, 1975; Graham, 1977). Основной результат всех этих исследований заключается в том, что стратегия К-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.

Е.В. Евдокимов (1999) описал динамические последствия *r-К*-отбора в метапопуляции с неполовым размножением при наличии генетического разнообразия по мальтузианскому и ресурсному параметрам. Объектом исследования была следующая модель:

$$x_{n+1}^{i} = x_{n}^{i} \exp \left[ R^{i} \left( 1 - \sum_{j} x_{n}^{j} / K^{i} \right) \right]$$

где  $x_n^i$  - численность i-ого генотипа в n-ом поколении, а  $R^i$  и  $K^i$  — мальтузианский и ресурсный параметры соответствующего генотипа.

В работе показано, что

- Отбор всегда идет в сторону увеличения ресурсного параметра K, если в популяции есть соответствующее генетическое разнообразие. При его отсутствии отбор, как таковой, в популяции не наблюдается, несмотря на наличие дисперсии по мальтузианскому параметру R.
- В отсутствие дисперсии по K и при наличии разнообразия по R в популяции наблюдается сосуществование всех генотипов. Их равновесное распределение устанавливается в течение первых трех-четырех поколений и далее не меняется.

• При одновременном наличии в популяции разнообразия по мальтузианскому и ресурсному параметрам течение отбора сопровождается последовательной сменой динамических режимов от стационарного состояния через предельные циклы к хаосу и наоборот, в зависимости от направления отбора по *К*. В популяции наблюдается последовательная замена одного доминирующего генотипа другим, а тип наблюдаемого при этом динамического режима определяется среднепопуляционным значением мальтузианского параметра.

Полученные в ходе аналитического исследования модели метапопуляции с неполовым размножением результаты подтверждены автором и экспериментально на популяциях микроорганизмов.

Детальное изучение последствий действия плотностно зависимого отбора в диплоидной популяции для ди- и полиаллельного локуса, а также выявление условий существования генетического полиморфизма является задачей настоящего исследования.

## §1.1 Модель плотностно зависимого отбора. Диаллельный локус

Рассмотрим эволюцию менделевской панмиктичной изолированной популяции диплоидных организмов (1.1), предполагая, что приспособленности генотипов экспоненциально зависят от численности и, таким образом учитывая действие плотностно-зависимого отбора (Евдокимов, 1999):

$$w_{ij} = \exp(R_{ij}(1 - x/K_{ij})) \tag{1.2}$$

где i, j - принимают значения:  $A, a; R_{ij}$  - мальтузианский параметр, а  $K_{ij}$  - ресурсный параметр соответствующего генотипа;  $R_{ij}$  характеризует репродуктивный потенциал генотипа, а  $K_{ij}$  - емкость экологической ниши: (если вся популяция будет состоять только из особей с ij-м генотипом, ее равновесная численность составит величину  $K_{ij}$ ).

Пусть приспособленности всех генотипов имеют общую точку, т.е. существует такое (равновесное) значение численности  $x^*$ , при котором приспособленности всех

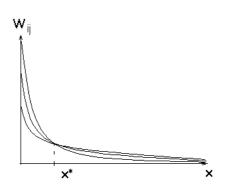


Рисунок 1.1 Зависимость приспособленностей генотипов  $w_{ij}$  от численности

генотипов равны:  $w_{AA}(x^*) = w_{Aa}(x^*) = w_{aa}(x^*)$ . Ограничение, наложенное на вид функций приспособленностей генотипов, несколько упрощает задачу исследования (поскольку уменьшает количество независимых параметров модели), однако при этом позволяет моделировать достаточно интересную качественно ситуацию, когда при больших и малых численностях преимущества оказываются у разных генотипов (рисунок 1.1).

Обозначим наиболее интересные вопросы, ответ на которые хотелось бы получить в процессе исследования приведенной модели:

- При каких условиях в популяции устанавливается полиморфизм, а при каких мономорфизм?
- Как влияет на динамику популяции преимущество по репродуктивному потенциалу гомозиготы, гетерозиготы?

# 1.1.1 Стационарные точки диаллельной модели; исследование их устойчивости

Система (1.1), кроме тривиальной (x = 0), имеет две мономорфные стационарные точки:

1. 
$$q = 0$$
,  $x = K_{aa}$ ; устойчива, если  $0 < R_{aa} < 2$  и  $K_{aa} > K_{Aa}$ ,

2. 
$$q = 1$$
,  $x = K_{AA}$ ; устойчива, если  $0 < R_{AA} < 2$  и  $K_{AA} > K_{Aa}$ ,

и может иметь одно полиморфное равновесие

$$\begin{cases} (w_{Aa} - 1)^2 = (w_{AA} - 1)(w_{aa} - 1) \\ q = \frac{1 - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \end{cases}$$
(1.3)

Из первого уравнения системы (1.3) находится численность полиморфного равновесия; затем во второе уравнение подставляются соответствующие этой численности значения приспособленностей, и находится равновесное значение частоты A-го аллеля.

Можно показать, что численность полиморфного равновесия может быть равна  $x^*$  только в том случае, когда все генотипы имеют одинаковые ресурсные параметры:  $K_{AA} = K_{Aa} = K_{aa}$  или если мальтузианские параметры всех генотипов тривиальные:  $R_{AA} = R_{Aa} = R_{aa} = 0$ ; тогда в равновесии генетический состав популяции может быть любым. Если же существует разнообразие по ресурсным параметрам и мальтузианские параметры генотипов не тривиальны, то третья – полиморфная стационарная точка – является решением системы уравнений (1.3), а ее устойчивость и местоположение равновесной численности относительно численностей

мономорфных стационарных точек определяется взаимным расположением ресурсных параметров генотипов.

# Утверждение 1.1:

- а) Если гетерозиготе Aa соответствует минимальный ресурсный параметр ( $K_{Aa} < K_{AA}$ ,  $K_{Aa} < K_{aa}$ ), то полиморфное равновесие существует и его численность меньше численностей каждого из мономорфных равновесий;
- б) если ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение (  $\min(K_{AA}, K_{aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$ ), то полиморфного равновесия нет;
- в) если гетерозиготе соответствует максимальный ресурсный параметр ( $K_{Aa} > K_{AA}$ ,  $K_{Aa} > K_{aa}$ ), то полиморфное равновесие существует и его численность больше численностей каждого из мономорфных равновесий.

<u>Доказательство</u>: Обозначим через  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  – левую и правую части первого уравнения системы (1.3):

$$\varphi(x) = (w_{Aa}(x)-1)^2, \ \psi(x) = (w_{AA}(x)-1)(w_{aa}(x)-1).$$

Задача отыскания полиморфной стационарной точки сводится к нахождению точки пересечения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  такой, что соответствующее значение генетического состава q корректно (т.е. 0 < q < 1).

- а) Ресурсный параметр гетерозиготы минимальный ( $K_{Aa} < K_{AA}$ ,  $K_{Aa} < K_{aa}$ ): на отрезке ( $K_{Aa}$ ,  $\min(K_{AA}, K_{aa})$ )  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  имеют точку пересечения  $x = \xi$ , причем только одну. Т.к.  $\varphi(K_{Aa}) = 0$ ,  $\psi(K_{Aa}) > 0$ ;  $\varphi(\min(K_{AA}, K_{aa})) > 0$ ,  $\psi(\min(K_{AA}, K_{aa})) < 0$ ; кроме того на отрезке ( $K_{Aa}$ ,  $\min(K_{AA}, K_{aa})$ ) функции  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  непрерывные и монотонные. Стационарной численности  $x = \xi$  соответствует корректное значение q. Можно показать, что любому значению  $x = \zeta$ , не лежащему на отрезке ( $K_{Aa}$ ,  $\min(K_{AA}, K_{aa})$ ), соответствует некорректный генетический состав q. Утверждение для случая (a) доказано.
- б) Ресурсный параметр гетерозиготы максимальный ( $K_{Aa} > K_{AA}$ ,  $K_{Aa} > K_{aa}$ ) утверждение доказывается аналогично.
- в) Ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное значение  $(K_{Aa} > K_{AA}, K_{Aa} > K_{aa})$ : T.к.  $\begin{cases} \varphi(x) \geq 0 \\ \psi(x) < 0, x \in (K_{aa}, K_{AA}) \end{cases}$ , то не существует решения первого уравнения системы (1.3)  $x = \xi$ ,

принадлежащего интервалу ( $K_{aa}$ ,  $K_{AA}$ ). Если и существуют пересечения графиков функций  $\phi(x)$ 

и  $\psi(x)$  вне этого интервала (несовпадающие с  $x^*$ ), то им соответствует некорректный генетический состав q.

Утверждение доказано.

Стационарная точка является устойчивой, если все ее собственные числа по модулю меньше 1, т.е. в нашем случае  $|\lambda_i| < 1, i = 1,2$  . Для нахождения собственных чисел системы

необходимо решить характеристическое уравнение: 
$$\begin{vmatrix} x_x' - \lambda & x_q' \\ q_x' & q_q' - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Для полиморфной стационарной точки системы (1.1) характеристическое уравнение примет вид:

$$\begin{vmatrix} 1 + \overline{x}\overline{w}_x - \lambda & \overline{x}\overline{w}_q' \\ \overline{q}F_x' & 1 + \overline{q}F_q' - \lambda \end{vmatrix} = 0 \; , \; \text{где} \; \; F_n = \frac{w_{AA}(x_n)q_n + w_{Aa}(x_n)(1-q_n)}{\overline{w}_n} \; .$$

Выполнив необходимое дифференцирование и учитывая, что в полиморфной стационарной точке  $\begin{cases} qw_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle A}} + (1-q)w_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle a}} = 1 \\ (1-q)w_{{\scriptscriptstyle a}{\scriptscriptstyle a}} + qw_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle a}} = 1 \end{cases},$  получим следующие условия устойчивости этой

$$\begin{cases} -2 < \overline{x}\overline{w}_x' < 0\\ 1 < w_{Aa} < 3 \end{cases} \tag{1.4}$$

<u>Утверждение 1.2:</u> Если ресурсный параметр гетерозиготы меньше соответствующих параметров гомозигот, то полиморфное равновесие не может быть устойчивым; если же гетерозигота имеет наибольший ресурсный параметр, то полиморфная стационарная точка может быть устойчивой.

#### Доказательство:

стационарной точки:

- а) Пусть ресурсный параметр гетерозиготы максимален  $K_{Aa} > \max(K_{AA}, K_{aa})$ : в этом случае стационарная численность  $\xi < K_{Aa} \Rightarrow w_{Aa}(x=\xi) > 1$ . Т.к.  $\xi > K_{AA}$  и  $\xi > K_{aa}$ , то  $w_{AA}(\xi) < 1$  и  $w_{aa}(\xi) < 1$ , следовательно  $\psi(\xi) = (1 w_{AA}(\xi))(1 w_{aa}(\xi)) < 1$ , но  $\varphi(\xi) = \psi(\xi) \Rightarrow \varphi(\xi) < 1$ . Т.к.  $\varphi(\xi) = (1 w_{Aa}(\xi))^2 \Rightarrow w_{Aa}(\xi) < 2$ . Следовательно, выполнено второе условие системы (1.4) и  $|\lambda_2| < 1$ .
- б) Ресурсный параметр гетерозиготы минимален:  $K_{Aa} < \min(K_{AA}, K_{aa})$ : известно (из утверждения 1.1), что в этом случае стационарная численность  $\xi > K_{Aa} \Rightarrow w_{Aa}(x=\xi) < 1$ . Т.е. второе неравенство системы (1.4) нарушено, следовательно,  $|\lambda_2| > 1$  и полиморфное стационарное состояние не может быть устойчивым.

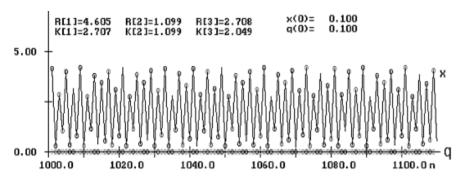
#### 1.1.2 Численное исследование динамического поведения диаллельной модели

Проведенное аналитическое исследование модели плотностно зависимого экспоненциального отбора в однолокусной диаллельной популяции позволяет заключить следующее. Мономорфизм или полиморфизм установится в популяции, во многом зависит от взаимного расположения ресурсных параметров генотипов, а также начальных условий. Параметрические области различного динамического поведения модели приведены в таблице 1; предполагается, что изначально популяция полиморфна, т.к. в случае изначально генетически однородной популяции отбора нет, а динамика численности полностью определяется величиной мальтузианского параметра представленного генотипа. Проведенное исследование показывает, что на динамику популяции влияет не столько преимущество по мальтузианскому параметру отдельного генотипа, сколько преимущество по ресурсному параметру. Этот результат согласуется с исследованиями Б. Чарлзуорса (Charlesworth, 1971) и Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999).

Возможен сбалансированный полиморфизм, а также вытеснение оптимального по ресурсному параметру генотипа (при неблагоприятных для него начальных условиях, например, рисунок 1.2), что не согласуется с результатами Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999), полученными для модели метапопуляции с неполовым размножением, и, по-видимому, является следствием диплоидности организмов.

Таблица 1.1 Параметрические области различного динамического поведения модели

I. $K_{aa} < K_{Aa}$	Мономорфизм, закрепляется аллель $A$ , численность стационарна ( $x = K_{AA}$ ), если $R_{AA} < 2$ , или флюктуирует, если $R_{AA} > 2$ . Если параметры генотипов $AA$ и
$K_{Aa} < K_{AA}$	$Aa$ близки ( $K_{Aa} \approx K_{AA}$ и $R_{Aa} \approx R_{AA}$ ), возможен полиморфизм, сопровождающийся колебаниями численности и генетического состава.
II. $K_{Aa} > K_{AA}$ , $K_{Aa} > K_{aa}$	Полиморфизм. Численность и генетический состав популяции находятся на стационарном уровне, если $-2 < \overline{x} \cdot \overline{w}_x$ '; иначе - флуктуируют.
III. $K_{Aa} < K_{AA}$ , $K_{Aa} < K_{aa}$	Мономорфизм. Если $K_{aa} = K_{AA}$ , то закрепится аллель $A$ , если $q_0 > 0,5$ ; иначе аллель $a$ . При $K_{aa} < K_{AA}$ фиксация аллеля $A$ происходит уже при $q_0 > (0,5 - \delta)$ ; величина $\delta$ тем больше, чем больше разность ( $K_{AA} - K_{aa}$ ). Численность популяции стационарна, если соответствующий мальтузианский параметр меньше двух, флюктуирует, если — больше двух.



В модели найдены колебания численности в отсутствие колебаний генетического состава (рисунок 1.2), этот факт является еще одним

**Рисунок 1.2.** Колебания численности при мономорфизме aa. Закрепление генотипа aa — неоптимального по ресурсному параметру, обусловлено его большим начальным преимуществом:  $q_0 = 0.1$ .

контрпримером гипотезы генетического контроля, которая колебания численности популяции

связывает с колебаниями ее генетической структуры (Chitty, 1960, 1967).

Найденные в модели колебания численности и генетической структуры популяции не являются экзотикой, присущей теоретическому моделированию. Подобное динамическое поведение встречается и в природных популяциях. В частности колебания численности и генетической структуры описаны Л.Берчем (Birch, 1955) для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофил.

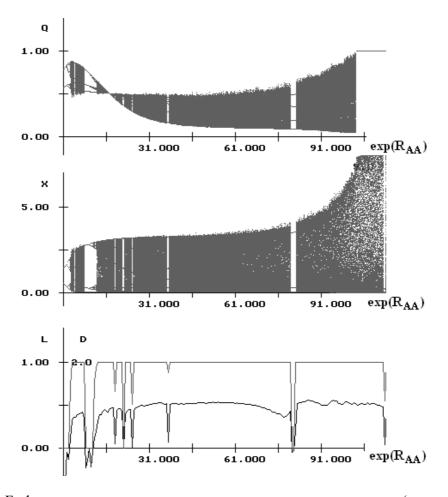
Кроме чисто аналитических методов и построения фазовых портретов, для исследования возможных динамических режимов используются бифуркационные диаграммы. Для более строгого определения типов динамического поведения используются их количественные характеристики - ляпуновские показатели  $\{\lambda_i\}_{i=1}^k$ , где k – размерность фазового пространства системы (в данном случае k=2) и D - размерность аттрактора.

Ляпуновские показатели описывают деформацию фазового пространства вдоль траектории системы. Если  $\lambda_i > 0$ , то фазовое пространство растягивается вдоль некоторого (i-го) направления, если  $\lambda_i < 0$ , то фазовое пространство сжимается. При  $\lambda_i = 0$  деформации фазового пространства не происходит. Сумма ляпуновских показателей описывает изменение объема фазового пространства. Наличие положительного ляпуновского показателя является одним из основных критериев стохастического движения. Вычисление ляпуновских показателей было выполнено по алгоритму Бенеттина (Неймарк, Ланда, 1987).

Размерность аттрактора D показывает, какую часть пространства в окрестности каждой точки занимает аттрактор. При D=1 аттрактор – одномерное многообразие, при D=2 – двумерное. Существует несколько математических определений размерности аттрактора

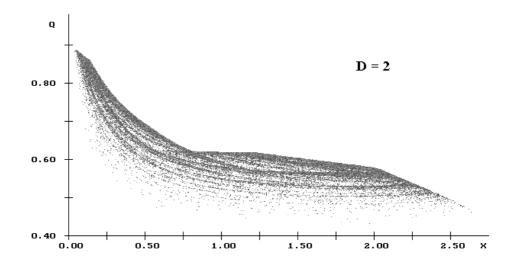
(Farmer et al., 1983). В работе вычислялась ляпуновская размерность аттракторов по формуле Каплана-Йорка:  $D = j + \sum_{i=1}^{j} \lambda_1 / \left| \lambda_{j+1} \right|$ , где  $j = \max \left( m : \sum_{i=1}^{m} \lambda_i \ge 0 \right)$ .

Проиллюстрируем полученные результаты на следующем примере. Зафиксируем следующие значения параметров:  $x^* = 1$ ,  $K_{Aa} = 0.95$ ,  $R_{Aa} = 3.8$ ,  $K_{aa} = 0.57$ ,  $R_{aa} = 2.8$ ,  $q_0 = 0.8$ ,  $x_0 = 0.1$ . Будем изменять репродуктивный потенциал гомозиготы AA ( $c_1$ =exp( $R_{AA}$ )) с шагом 0.3, начиная с  $c_1 = 1$  ( $R_{AA}$ =0). При этом будет изменяться и ресурсный параметр гомозиготы AA, поскольку его значение зависит от варьируемого мальтузианского параметра  $R_{AA}$  (т.к. приспособленности всех генотипов равны при значении численности  $x = x^*$ ). На рисунке 1.3 представлена бифуркационная диаграмма генетического состава Q, ниже — численности X, далее — изменение максимального ляпуновского показателя L (нижний график) и размерности аттрактора D (верхний график).

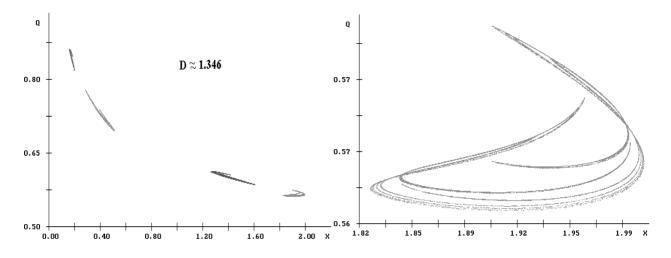


**Рисунок 1.3** Бифуркационная диаграмма генетического состава (верхний график) и численности (средний график), динамика большего ляпуновского показателя (нижняя кривая) и ляпуновской размерности аттрактора (верхняя кривая, нижний график) при изменении репродуктивного потенциала гомозиготы AA, сопровождающегося изменением ее ресурсного параметра.

На графиках видно, что при маленьких значениях варьируемого параметра имеется цикл длины два по обоим показателям. При увеличении репродуктивного потенциала гомозиготы AA рождается цикл длины четыре по Q и по X, далее — цикл длины 8, циклов следующей длины уже не видно, заметна хаотическая динамика, быстро достигающая размерности два (Рисунок 1.4), но можно найти аттракторы и меньшей размерности (Рисунок 1.5, 1.6).

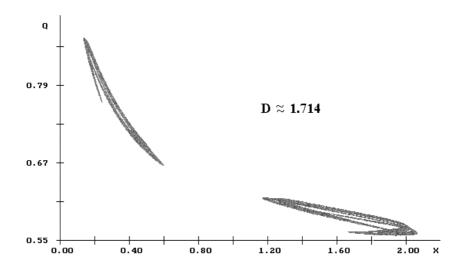


**Рисунок 1. 4.** Растягивающее отображение ( $c_1 = 3.79$ ,  $R_{AA} \approx 1.33$ ,  $K_{AA} \approx 0.87$ ).



**Рисунок 1.5** (а) Аттрактор дробной размерности ( $c_1 = 3.27$ ,  $R_{AA} \approx 1.18$ ,  $K_{AA} \approx 0.86$ ).

(б) Увеличенный фрагмент аттрактора



**Рисунок 1.6.** Аттрактор дробной размерности ( $c_1 = 3.55$ ,  $R_{AA} \approx 1.27$ ,  $K_{AA} \approx 0.87$ )

Далее можно различить цикл длины три, далее хаотическая динамика обоих показателей, и при  $R_{AA} = R_{aa}$  колеблется только численность, а генетический состав q выходит на стационарный уровень q = 0.5. Дальнейшее увеличение параметра  $c_1$  сопровождается появлением колебаний генетического состава. После того как  $c_1$  станет больше 45 ресурсный параметр гетерозиготы займет промежуточное положение и в системе уже не будет полиморфного стационара, однако полиморфизм еще некоторое время сохраняется. Это связано с тем, что при таком выборе параметров с ростом  $c_1$  ресурсный параметр гомозиготы AA растет небыстро, он уже больше ресурсного параметра гетерозиготы, но не на много и полиморфизм сохраняется. При  $c_1$  примерно равном 104 преимущества по ресурсному параметру генотипа AA ( $K_{Aa} \approx 0.95$ ,  $K_{AA} \approx 0.96$ ) становится достаточным для установления мономорфизма: генетический состав выходит на стационарный уровень q = 1, а колебания численности продолжаются.

# 1.1.3 Применение модели однолокусного r-K – отбора для объяснения существующего разнообразия по размеру приплода в популяциях песца (Alopex lagopus, Canidae, Carnivora)

Рассмотрим возможности применения результатов исследования модели однолокусного r-K – отбора к реальным популяциям.

В работе новосибирских ученых (Axenovich et al., 2007) исследован характер наследования малого и большого размера помета в популяциях фермерских песцов, а также условия поддержания полиморфизма по данному признаку.

Интересно, что различные естественные популяции песцов (*Alopex lagopus, Canidae, Carnivora*) радикально отличаются по своей репродуктивной стратегии. Прибрежные песцы, пищевые ресурсы которых постоянны, дают приплод небольшого размера. Континентальные песцы питаются в основном мелкими млекопитающими, и их кормовые ресурсы (популяции

мелких млекопитающих) характеризуются циклическими флюктуациями (Angerbjörn et al., 1999). В годы, когда пищи мало, популяции континентальных песцов имеют очень низкий репродуктивный уровень. В другие же годы, когда пища обильная, наблюдается вспышка размножения популяции. Для выявления генетической основы репродуктивной стратегии этих видов Т.И. Аксенович с коллегами (Axenovich et al., 2007) провели комплексный сегрегационный анализ размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов. Использовалось смешанное модельное предположение о том, что признак контролируется основным геном и большим количеством дополнительных генетических и случайных факторов. Проведенный анализ показал, что наследование этого признака можно описать в рамках модели с основным геном и контролем маленького размера приплода по рецессивному типу. Также предполагается, что система сбалансированного полиморфизма размера приплода в фермерской популяции могла быть установлена еще в естественных популяциях песцов в результате адаптации к резким колебаниям доступности пищевых ресурсов.

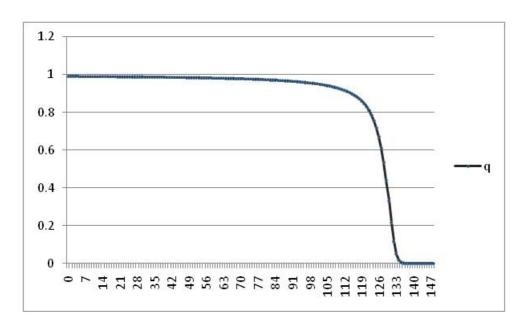
Результаты исследования (Axenovich et al., 2007) позволяют рассмотреть приблизительно (исключив из рассмотрения возрастную структуру) динамику частоты аллеля A в популяции песцов с помощью модели r-K-отбора (1.1, 1.2). Пусть признаком «большая плодовитость» обладает генотип AA, а также гетерозигота Aa, в следствие доминантности. «Малый размер помета» - рецессивный признак, его носитель - генотип aa.

Через  $q_n$  обозначим частоту аллеля A в n-ом поколении;  $x_n$  – численность популяции. Учитывая доминирование аллеля A, получим равенство приспособленностей:  $w_{AA} = w_{Aa}$  и условия на мальтузианские параметры: минимальная плодовитость у генотипа aa ( $R_{aa} < R_{AA}$ ,  $R_{AA} = R_{Aa}$ ). По ресурсным параметрам будем рассматривать следующие ситуации:

- 1. в условиях постоянного ограничения пищевых ресурсов (характерных для популяций прибрежных песцов) наибольший ресурсный параметр имеет генотип  $aa\ (K_{aa}>K_{AA},\ K_{aa}>K_{Aa})$
- 2. в условиях искусственного разведения, когда пищи достаточно, можно считать ресурсные параметры всех генотипов равными, т.е.  $K_{AA} = K_{aa} = K_{Aa}$ .

Используя результаты исследования модели популяции с одним диаллельным локусом, можно ожидать, что в случае ( $K_{aa} > K_{AA}$ ,  $K_{aa} > K_{Aa}$ ) произойдет фиксация гомозиготного генотипа с максимальным ресурсным параметром aa. На рисунке 1.7 приведен пример процесса вытеснения неоптимальных генотипов. Параметры модели выбраны так, чтобы учесть данные, приведенные в статье (Axenovich et al., 2007): по статистике среднее количество детенышей в помете самки с генотипом AA или Aa составляет 12.33, а самки с генотипом aa - 8.61.

Поскольку показано, что рассматриваемый признак наследуется по женской линии, то можно рассматривать динамику частоты гена в женской части популяции; полагая, что каждый помет, в среднем, состоит наполовину из самцов и наполовину из самок, тогда получим репродуктивные потенциалы генотипов:  $R_{AA} = R_{Aa} = \ln(12.33/2) = 1.82$  и  $R_{aa} = \ln(8.61/2) = 1.46$ . Соотношения ресурсных параметров 1:1.7 выбрано условно, т.к. убедительных данных о том, насколько больше выживаемость детенышей в маленьких пометах в условиях недостатка пищи, не приводится. Но ясно, что при большей разнице в ресурсных параметрах (1:2 и т.д.) вытеснение неоптимального аллеля будет происходить быстрее. Начальная частота аллеля a выбрана очень малой, т.к. рецессивные аллели часто появляются в результате мутаций и, соответственно, в небольших количествах. В результате, через несколько поколений, популяция оказывается мономорфной, все особи демонстрируют малую плодовитость, что и наблюдается в популяциях прибрежных песцов.

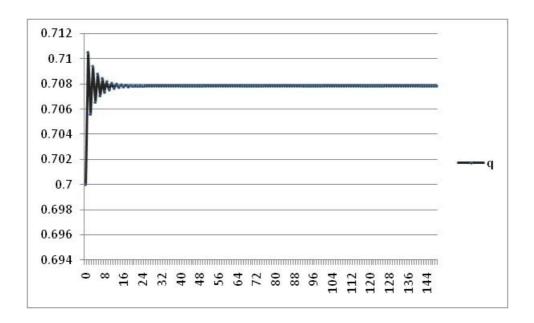


**Рисунок 1.7.** Установление мономорфизма *aa* (параметры модели:  $R_{AA} = R_{Aa} = 1.82$ ,  $R_{aa} = 1.46$ ,  $K_{AA} = K_{Aa} = 1$ ,  $K_{aa} = 1.7$ ,  $q_0 = 0.999$ ).

В условиях искусственного разведения пищи достаточно, в результате в больших и малых пометах выживаемость детенышей не отличается и, следовательно, нет оснований считать, что ресурсные параметры генотипов отличаются. В этом случае естественного отбора по рассматриваемому признаку в популяции нет, и исходный уровень полиморфизма сохраняется (рис. 1.8). Хотя некоторое снижение частоты рецессивного аллеля *а* и происходит в фермерских популяциях в результате отбора производителей с высокой плодовитостью.

C другой стороны, в естественных популяциях континентальных песцов в голодные годы отбор направлен против плодовитых генотипов AA и Aa; однако постепенному вытеснению аллеля A препятствуют регулярные вспышки популяции жертвы, во время которых за счет

успешной репродукции высоко-плодовитых генотипов популяционная частота аллеля A увеличивается. Можно предполагать, что эти флюктуации и поддерживают полиморфизм.



**Рисунок 1.8.** Сохранение полиморфизма при равенстве ресурсных парметров генотипов (параметры модели:  $R_{AA} = R_{Aa} = 1.82$ ,  $R_{aa} = 1.46$ ,  $K_{AA} = K_{Aa} = K_{aa} = 1$ ,  $q_0 = 0.7$ ).

Для более детального исследования феномена существования сбалансированного полиморфизма в континентальных популяциях исходная модель нуждается в модификации: например, введении в рассмотрение возрастной структуры, а также учете циклического изменения внутрипопуляционных параметров.

#### §1.2 Модель плотностно зависимого отбора. Полиаллельный локус

Среди реальных данных о природных популяциях, полученных, например, методом электрофоретического исследования (Lewontin, 1974), встречаются локусы, имеющие не только два, но и три, и более аллелей. В качестве примера можно привести кислую фосфатазу эритроцитов (человеческий фермент), имеющую три аллеля; в геноме Drosophila pseudoobscura выделены следующие высокополиморфные локусы: эстераза-5 имеет 6 аллелей, малатдегидрогеназа и лейцинаминопептидаза --- 4 аллеля, pt-7, pt-8, pt-10 --- 3 аллеля. Кроме того, наследование отдельного качественного признака может определяться аддитивным вкладом нескольких генетических локусов; причем характер отбора может быть таковым, что жизнеспособности отдельных генотипов нельзя считать постоянными, т.к. они функционально зависят от численности, генетической структуры или еще каких-то параметров популяции.

Следующая серия теоретических работ посвящена изучению различных обобщений и продолжений классической модели (1.1).

## Однолокусный полиаллельный отбор

Обобщение диаллельной модели (1.1) на полиаллельную популяцию с постоянными приспособленностями генотипов выполнено Свирежевым и Пасековым (Свирежев, Пасеков, 1982).

Самуэль Карлин (Karlin, 1981) рассмотрел три класса однолокусных полиаллельных моделей отбора: (1) отбор, выражающий частичное или полное доминирование классов аллелей и ассоциированных с ними гетерозигот; (2) когда отбор есть функция уровня активности аллеля; (3) отбор, индуцированный образцами мультиаллельных ассоциаций. Для каждой модели изучена возможность поддержания высокого уровня генетического полиморфизма за счет естественного структурированного отбора по приспособленностям. В следующей работе Карлин и Фельдман (Karlin, Feldman, 1981) приводят результаты численного исследования равновесного поведения предложенных моделей. При численном моделировании используется случайный выбор значений приспособленностей генотипов; рассмотрены случаи существования от 3 до 8 аллелей в одном локусе. Кларк и Фельдман (Clark, Feldman, 1986) сделали численную имитацию равновесного поведения однолокусной модели полиаллельного отбора по плодовитости. Они заложили серию образцов случайных матриц плодовитости для изучения вариантов существования в одном диплоидном локусе от 2 до 6 аллелей. Эти имитации позволили получить 19 различных статистик, описывающих в равновесии гетерозиготность, среднюю приспособленность и т.п.

#### Отбор по материнской линии

В работе (Gavrilets, 1998) предложена и исследована серия однолокусных диаллельных моделей с отбором по материнской линии, т.е. с таким отбором, когда приспособленность отдельной особи зависит (помимо других факторов) от фенотипа ее матери. Эта работа является продолжением серии теоретических исследований, в которых показано, что в результате отбора по материнской линии может возникать очень интересная и иногда противоречащая интуитивному пониманию эволюционная динамика (в том числе, Cheverud, 1984; Kirkpatrick, Lande, 1989; Lande, Kirkpatrick, 1990; Ginzburg, Taneyhill, 1994; Wade, Beeman, 1994). В последнее время появилось большое количество работ, подтверждающих существование отбора по материнской линии в реальных популяциях и доказывающих, что в ряде случаев такой тип отбора может играть действительно важную роль в эволюции (например работы Cheverud, Moore, 1994; Wade, Beeman, 1994; Wade, 1998; Wolf et al., 1994). Спенсер (Spencer, 2003) вывел

некоторые свойства модели Гаврилетса (Gavrilets, 1998) и сравнил их с результатами исследования других популяционно-генетических моделей однолокусного отбора: отбор с постоянными приспособленностями (Hadeler, Liberman, 1975; Doebeli, de Jong, 1998), частотно-зависимый отбор в диаллельном локусе (Мау, 1979; Altenberg, 1991), плотностно зависимый отбор в диаллельном локусе (Asmussen, 1979), отбор с постоянными приспособленностями в двух диаллельных локусах (Hastings, 1981; Akin, 1982), взаимодействие мутаций и отбора с постоянными приспособленностями (Hofbauer, 1985; Burger, 2000).

# Однолокусная диаллельная модель с мутациями

Спенсер Маркс (Spencer, Marks. 1988) изучили способность жизнеспособностям поддерживать однолокусный полиморфизм на примере двух моделей, в которых популяцию бомбардируют серии мутаций со случайными приспособленностями. В одной из моделей популяция достигает равновесия, после чего возникают серии мутаций; в другой модели мутации происходят параллельно с движением популяции по направлению к равновесию. Имитация динамического поведения модели производится с помощью метода результатов исследования Карло. Из авторы заключают, что жизнеспособностям легко позволяет получить 6- или 7-аллельный полиморфизм; в то время как мономорфизм и диаллельный полиморфизм редки. Обсуждается вопрос о том, как возникает мономорфизм. Следующая работа (Spencer, Marks, 1992) продолжает изучение вопроса о способности отбора по жизнеспособностям поддерживать однолокусный полиморфизм. В дополнение к ранее исследованным моделям сделано предположение, что популяцию атакуют серий мутаций, приспособленности которых зависят от приспособленности родительского аллеля (существующего в популяции, от которого произошла мутация). Рассчет аллельных частот и процесс мутаций производятся одновременно, что позволяет элиминировать мутации в процессе естественного отбора. Такие модели позволяют получить очень высокий уровень полиморфизма - вплоть до 38 аллелей в отдельном случае; частоты даже летальных в гомозиготном состоянии аллелей могут достигать удивительно высокого уровня. Проведено сравнение полученных результатов с теорией нейтральности, предполагается, что неотвержение нейтральности на основе теста Ивенса-Ваттерсона нельзя считать очевидным для теории нейтральности.

# Несколько локусов

С помощью метода возмущений Хастинг изучил структуру равновесий в двухлокусной диаллельной модели популяции с высоким уровнем самоопыления (Hastings, 1985a); определил равновесие в двухлокусной диаллельной модели со сверхдоминантностью и слабым

эпистазисом (Hastings, 19856); исследовал равновесие в детерминированной мультилокусной модели с дискретным временем и слабым эпистазисом (Hastings, 1986). Гимелфарб (Gimelfarb, 1989) рассматривет модель эпистазиса, т.е. ситуации, когда влияние нескольких генетических локусов аддитивно определяет некоторый количественный признак. Исследуется возможность поддержания генетического разнообразия при полилокусном стабилизирующем отборе без мутаций. Изучены модели с двумя, тремя и четырьмя диаллельными локусами. В работе (Zhivotovsky, Feldman, 1992) предложена модель стабилизирующего отбора по полилокусному признаку, с целью показать возможность поддержания устойчивого аллельного полиморфизма и неравновесия по сцеплению. Рассматривается признак, на который оказывают влияние несколько диаллельных аутосомных локусов. Отбор идет по генотипам в квадратичном стабилизирующем режиме:  $w(x) = 1 - s(x - \theta)^2$ , где x - это некоторое фенотипическое значение признака (учитывающее случайные изменения окружающей среды),  $\theta$  - оптимальный фенотип (в котором приспособленность максимальная), параметр  $s \ge 0$  - мера интенсивности отбора (чем больше s, тем сильнее отбор в направлении  $\theta$ ). Показана возможность существования устойчивого многолокусного полиморфизма при таком режиме отбора.

Таким образом, не смотря на существование большого количества работ в этой области; а так же несомненную реальность плотностно-зависимой составляющей естественного отбора; модель полиаллельной популяции с плотностно зависимым однолокусным отбором осталась неисследованной даже в простом детерминированном случае. Изучение последствий действия такого типа отбора в одном полиаллельном локусе, а также выявление условий существования генетического полиморфизма является задачей настоящего исследования.

Рассмотрим модель полиаллельной популяции с плотностно зависимым отбором. Предположим, было два аллеля: A и a, приспособленность гетерозиготы Aa находилась между приспособленностями гомозигот AA и aa, то есть  $\min(K_{AA}, K_{aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$ . Появился третий аллель (чтобы не запутаться в обозначениях, назовем его просто «3»), четвертый и т.д., m-ный. Пусть мальтузианский параметр гомозиготы, образованной вновь появившимся аллелем  $R_{ii}$ , больше мальтузианского параметра каждой из уже существующих гомозигот:  $R_{ii} > R_{jj}$ , если i > j. Параллельно рассматривается симметричный случай, когда  $R_{ii} < R_{jj}$ , если i > j. Кроме того, предполагаем, что все графики функций приспособленности пересекаются в одной точке  $-x^*$ , т.е.  $w_{ij}(x^*) = w_{kl}(x^*)$ ,  $\{i, j, k, l\} = 1...m$ . Сделаем еще одно сильное предположение — динамика приспособленности любой из гетерозигот такова, что ее описывает функция  $w_{Aa}(x)$ . Используя следующий вид соотношений Харди-Вайнберга:

$$q_{AA} = q_1^2, \ q_{ij} = 2q_i q_j, \ q_{ii} = q_i^2, \ q_{aa} = (1 - \sum_{i=1}^{m-1} q_i)^2,$$
 (1.5)

динамику популяции опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n x_n \\ q_{1,n+1} = q_{1,n} \left( w_{11} q_{1,n} + w_{Aa} (1 - q_{1,n}) \right) / \overline{w}_n \\ \vdots \\ q_{m-1,n+1} = q_{m-1,n} \left( w_{(m-1)(m-1)} q_{m-1,n} + w_{Aa} (1 - q_{m-1,n}) \right) / \overline{w}_n \\ q_{m,n} = 1 - \sum_{i=1}^{m-1} q_{i,n} \end{cases}$$

$$(1.6)$$

где n - номер поколения,  $x_n$  - численность популяции в n-ом поколении;

 $q_i$  —частота i —ого аллеля, где i принимает значения:  $\{1,2, \dots m\}$ , 1 соответствует аллелю «A», m — «a», следующие аллели будем обозначать просто цифрами — 2, 3 и т.д.;

 $\overline{w}_n = w_{11}q_{1,n}^2 + w_{22}q_{2,n}^2 + \ldots + w_{(m-1)(m-1)}q_{m-1,n}^2 + w_{Aa}\sum_{i=1}^m q_{i,n}(1-q_{i,n})$  - средняя приспособленность популяции в n-ом поколении.

Пусть приспособленности генотипов экспоненциально зависят от численности:

$$w_{ij} = \exp(R_{ij}(1 - x/K_{ij})), \tag{1.7}$$

где  $R_{ij}$  – мальтузианский, а  $K_{ij}$  – ресурсный параметр генотипа ij - соответственно.

#### 1.2.1 Стационарные точки полиаллельной модели и условия их устойчивости

Аналогично модели (1.1) для диаллельного случая система (1.6), описывающая динамику полиаллельной популяции, имеет m мономоморфных стационарных точек:  $q_i = 1$ , остальные  $q_j$  равны нулю,  $x = K_{ii}$ , где i принимает значения:  $\{1, ..., m\}$ .

Показажем, что мономорфное равновесие  $\{q_i = 1, x = K_{ii}\}$  устойчиво, если выполнены условия:  $\{0 < R_{ii} < 2, K_{ii} > K_{Aa}\}$ .

Запишем в общем виде условия устойчивости равновесий системы (1.6):  $|\lambda_i| < 1, i = 1,...,m$ . Собственные числа системы найдем, решив характеристическое уравнение:

$$\begin{vmatrix} \overline{w} + \overline{x} \overline{w}_{x}' - \lambda & \overline{x} \overline{w}_{q_{1}}' & \cdots & \overline{x} \overline{w}_{q_{m-1}}' \\ \overline{q}_{1} F_{1}' x & F + \overline{q}_{1} F_{1}' q_{1} - \lambda & \cdots & \overline{q}_{1} F_{1}' q_{m-1} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \overline{q}_{m-1} F_{m-1} x & \overline{q}_{m-1} F_{m-1} q_{1} & \cdots & F + \overline{q}_{m-1} F_{m-1} q_{m-1} - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$(1.8)$$

где 
$$F_{i,n} = \frac{w_{ii}q_{i,n} + w_{Aa}(1-q_{i,n})}{\overline{w}_n}$$
.

Для равновесия  $q_m = 1$ ,  $x = K_{mm}$ :  $\overline{w} = 1$ ;  $q_i = 0$  и  $F_i = w_{Aa}(x = K_{mm})$  для всех i от 1 до (m - 1); тогда характеристическое уравнение (1.8) можно упростить:

$$\begin{vmatrix} 1 + K_{mm} \overline{w}_{x}' - \lambda & K_{mm} \overline{w}_{q_{1}}' & \cdots & K_{mm} \overline{w}_{q_{m-1}}' \\ 0 & w_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & w_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\Rightarrow (1 + K_{mm} \overline{w}_{x}' - \lambda)(w_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) \cdots (w_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) = 0$$

$$\overline{w}_{x}' = -(\frac{R_{AA}}{K_{AA}} w_{AA} q_{1,n}^{2} + \frac{R_{aa}}{K_{aa}} w_{aa} q_{m,n}^{2} + \frac{R_{33}}{K_{33}} w_{33} q_{3,n}^{2} + \cdots + \frac{R_{m-1m-1}}{K_{m-1m-1}} w_{m-1m-1} q_{m-1,n}^{2} + \frac{R_{Aa}}{K_{Aa}} w_{Aa} \sum_{i=1}^{m} q_{i,n} (1 - q_{i,n}) w_{x}' \Big|_{q_{m}=1} = -\frac{R_{mm}}{K_{mm}}.$$

Окончательный вид характеристического уравнения мономорфного равновесия  $q_m = 1$ ,  $x = K_{mm}$  следующий:

$$(1 - R_{mm} - \lambda)(w_{4a}(x = K_{mm}) - \lambda) \cdots (w_{4a}(x = K_{mm}) - \lambda) = 0$$
.

Итак, стационарная точка  $q_m = 1$ ,  $x = K_{mm}$  устойчива, если выполнены условия:

$$0 < R_{mm} < 2, K_{mm} > K_{Aa}$$

Условия устойчивости для других мономорфных равновесий можно получить аналогично:

$$0 < R_{ii} < 2, K_{ii} > K_{Aa}$$

Кроме того, система (1.6) может иметь полиморфные стационарные точки размерности k: т.е. в этих равновесиях частоты ровно k аллелей нетривиальны:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^{k} q_{i_{j}} = 1, \\ q_{i_{j}} \neq 0, 1 \leq j \leq k \\ q_{i_{j}} = 0, k \leq j \leq m \end{cases}$$
 (1.9)

Численность полиморфного равновесия размерности k определяется из уравнения:

$$(1 - w_{Aa}) \sum_{j=1}^{k} \frac{\prod_{i=1}^{k} (w_{l_i l_i} - w_{Aa})}{w_{l_j l_j} - w_{Aa}} = \prod_{i=1}^{k} (w_{l_i l_i} - w_{Aa}),$$
 (\*\*)

а нетривиальные частоты аллелей из следующей системы уравнений:

$$\begin{cases}
q_{i_{k}} = \frac{1 - w_{Aa}}{w_{i_{k}} i_{k} - w_{Aa}} \\
q_{i_{1}} = \frac{1 - w_{Aa}}{w_{i_{1}} i_{1} - w_{Aa}} \\
\vdots \\
1 - w_{Aa} \\
\vdots \\
1 - w_{Aa}
\end{cases} (1.10)$$

Для каждого такого равновесия имеет место система уравнений, обеспечивающая стационарность значений.

$$\begin{cases} w = 1 \\ w_{i_1 i_1} q_{i_1} + w_{Aa} (1 - q_{i_1}) = 1 \\ \vdots \\ w_{i_{k-1} i_{k-1}} q_{i_{k-1}} + w_{Aa} (1 - q_{i_{k-1}}) = 1 \end{cases} \Rightarrow$$

Т.к.  $\sum_{j=1}^k q_{ij} = 1$ , аналог уравнения (\*) для определения стационарной численности можно получить, сложив правые части всех уравнений системы (1.10) и приравняв полученное выражение к единице:

$$\frac{1 - w_{Aa}}{w_{i_1 i_1} - w_{Aa}} + \frac{1 - w_{Aa}}{w_{i_2 i_2} - w_{Aa}} + \dots + \frac{1 - w_{Aa}}{w_{i_k i_k} - w_{Aa}} = 1.$$

Поскольку все  $w_{ij}$  пересекаются только в одной точке –  $x^*$  (а она, в общем случае, не является стационарной точкой модели (1.6)), то, исключив ее из рассмотрения, мы можем считать знаменатели этого уравнения не равными нулю. Тогда получим следующее уравнение (\*\*).

Докажем ряд утверждений, касающихся условий существования полиморфных равновесий размерности k и их устойчивости.

<u>Утверждение 1.3:</u> полиморфных стационарных точек размерности k, включающих аллель a, нет.

<u>Доказательство</u>: пусть  $x = \xi$  - корень уравнения (\*\*). Если  $w_{aa}(x = \xi) < w_{Aa}(x = \xi)$ , то для любого аллеля  $i \neq a$  и входящего в состав рассматриваемого полиморфизма выполняется:

 $w_{ii}(x=\xi) > w_{Aa}(x=\xi)$ , тогда согласно системе (1.10) либо  $q_a < 0$ , либо  $q_i < 0$ . Т.е. стационара нет. В случае, когда  $w_{aa}(x=\xi) > w_{Aa}(x=\xi)$ , тоже получим некорректную концентрацию хотя бы одного из аллелей, т.е. такого полиморфного равновесия нет. Утверждение доказано.

<u>Утверждение 1.4:</u> существует полиморфная стационарная точка размерности k, не включающая аллель a, причем ее численность принадлежит отрезку ( $K_{Aa}$ , min $K_{ii}$ ) – если  $K_{aa} < K_{Aa}$ , или (max $K_{ii}$ ,  $K_{Aa}$ ) – если  $K_{aa} > K_{Aa}$ .

<u>Доказательство:</u> в рамках нашей задачи всего возможно четыре различных варианта распределения ресурсных параметров генотипов:  $x^* < K_{aa} < K_{Aa} < K_{Aa} < K_{22} < ... < K_{(m-1)(m-1)}; K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < K_{22} < ... < K_{(m-1)(m-1)} < x^*; x^* < K_{22} < ... < K_{(m-1)(m-1)} < K_{AA} < K_{Aa} < K_{aa}; K_{22} < ... < K_{(m-1)(m-1)} < K_{AA} <$ 

- 1)  $\underline{x^* < K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < K_{22} < ... < K_{(m-1)(m-1)}}$  Пусть  $x = \xi$  корень уравнения (\*\*), i выбираем только из аллелей, входящих в рассматриваемый полиморфизм.
- Если  $\xi < x^*$ , то  $w_{Aa}(x=\xi) > 1$  и  $w_{ii}(x=\xi) < w_{Aa}(x=\xi)$  . Тогда из системы (1.10) следует, что  $q_i > 1$  , т.к.  $1 q_i = \frac{w_{ii} 1}{w_{ii} w_{Aa}} < 0$  .
- Если  $x^* < \xi < K_{Aa}$ , то  $w_{Aa}(x=\xi) > 1$  и  $w_{ii}(x=\xi) > w_{Aa}(x=\xi)$ . Тогда из системы (1.10) следует, что  $q_i < 0$
- Если  $K_{Aa}$ < $\xi$ <min $K_{ii}$ .(здесь минимум берется только по k аллелям, входящим в данный полиморфизм), то  $w_{Aa}(x=\xi)$ <1 и  $w_{ii}(x=\xi)$ >1. Тогда из системы (1.10) следует, что  $q_i>0$ , кроме того,  $q_i<1$ , т.к.  $1-q_i=\frac{w_{ii}-1}{w_{ii}-w_{Aa}}>0$ . Т.е. этому корню уравнения (\*\*) соответствует корректный набор генетических составов.
- Если  $\min K_i < \xi$  (т.е.  $\xi$  больше хотя бы одного из ресурсных параметров рассматриваемых k генотипов), то  $w_{Aa}(x=\xi)<1$  и существует такой аллель j, для которого  $w_{jj}(x=\xi)<1$ , а следовательно  $q_j>1$ . Т.е. стационара с такой численностью не может быть.

Аналогично можно доказать утверждение о расположении численности полиморфного равновесия относительно ресурсных параметров для трех оставшихся вариантов.

Докажем, что уравнение (\*\*) имеет корень на отрезке  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$  – если  $K_{aa} < K_{Aa}$  - или  $(\max K_{ii}, K_{Aa})$  – если  $K_{aa} > K_{Aa}$ .

Введем обозначения для левой и правой частей уравнения (\*\*):

$$\begin{cases}
\varphi(x) = (1 - w_{Aa}) \sum_{j=1}^{k} \frac{\prod_{i=1}^{k} (w_{ii} - w_{Aa})}{w_{jj} - w_{Aa}} \\
\psi(x) = \prod_{i=1}^{k} (w_{ii} - w_{Aa}).
\end{cases}$$
(1.11)

Тогда точка пересечения графиков функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  будет искомым корнем уравнения (\*\*).

Пусть  $\underline{K_{aa}} < \underline{K_{Aa}}$ . Оценим значения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  на концах интервала ( $K_{Aa}$ ,min $K_{ii}$ ):  $w_{Aa}(x=K_{Aa})=1, \ w_{ii}(x=K_{Aa})>1 \Rightarrow \{\varphi(x=K_{Aa})=0, \ \psi(x=K_{Aa})>0\} \Rightarrow \underline{\psi(x=K_{Aa})}>\varphi(x=K_{Aa}).$ 

Пусть min  $K_{i_j i_j} = K_{i_l i_l}$  , тогда

 $\psi\left(x=K_{i_1i_1}\right)=(1-w_{Aa})(w_{i_2i_2}-w_{Aa})\cdots(w_{i_ki_k}-w_{Aa})$  . Сравним значения функций  $\phi(x)$  и  $\psi(x)$  в этой точке:

$$\begin{split} & (\varphi - \psi)|_{K_{i_1 i_1}} = (1 - w_{Aa})((w_{i_2 i_2} - w_{Aa}) \cdots (w_{i_k i_k} - w_{Aa}) - (w_{i_2 i_2} - w_{Aa}) \cdots (w_{i_k i_k} - w_{Aa}) + \\ & + \sum_{j=2}^k \frac{\prod_{l=1}^k (w_{i_l i_l} - w_{Aa})}{w_{i_j i_j} - w_{Aa}}) = (1 - w_{Aa}) \sum_{j=2}^k \frac{\prod_{l=1}^k (w_{i_l i_l} - w_{Aa})}{w_{i_j i_j} - w_{Aa}}. \end{split}$$

Т.е.  $(\varphi - \psi)|_{K_{\dot{l}_1\dot{l}_1}} > 0 \Rightarrow \varphi(x = K_{\dot{l}_1\dot{l}_1}) > \psi(x = K_{\dot{l}_1\dot{l}_1})$ , а поскольку функции  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  непрерывные

на отрезке ( $K_{Aa}$ , min $K_{ii}$ ), то они имеют на нем точку пересечения.

Пусть  $K_{aa} > K_{Aa}$ . Оценим значения функций  $\phi(x)$  и  $\psi(x)$  на концах интервала ( $\max K_{ii}, K_{Aa}$ ).

Пусть тах 
$$K_{i_j i_j} = K_{i_k i_k}$$
,  $w_{i_j i_j} (x = K_{i_k i_k}) \le 1, w_{Aa} (x = K_{i_k i_k}) > 1$ ,

$$(\varphi - \psi)|_{K_{i_k i_k}} = (1 - w_{Aa})^{k-1} \sum_{j=1}^{\prod_{l=1}^{k} (w_{i_l i_l} - w_{Aa})} \frac{1}{w_{i_j i_j} - w_{Aa}}.$$

$$\begin{cases} \varphi, \psi > 0, (\varphi - \psi) \mid_{K_{i_k i_k}} > 0 \Rightarrow \varphi > \psi, \text{если k - четное} \\ \varphi, \psi < 0, (\varphi - \psi) \mid_{K_{i_k i_k}} < 0 \Rightarrow \varphi < \psi, \text{если k - нечетноe} \end{cases}$$
 (1.12)

На правом конце интервала  $w_{ij}{}^{i}{}_{j}$  ( $x=K_{Aa}$ ) < 1,  $w_{Aa}$  ( $x=K_{Aa}$ ) = 1  $\Rightarrow$   $\phi(x=K_{Aa})$ =0,

$$\begin{cases} \psi \ (x = K_{Aa} \ ) > 0, \Rightarrow \varphi < \psi \ , \text{если } k - \text{четное} \\ \psi \ (x = K_{Aa} \ ) < 0, \Rightarrow \varphi > \psi \ , \text{если } k - \text{нечетное} \end{cases}$$
 (1.13)

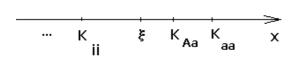


Рисунок 1.9. Взаимное расположение ресурсных параметров генотипов и численности полиморфного

 $\mathsf{K}$   $\mathsf{K}$   $\mathsf{K}$   $\mathsf{Aa}$   $\mathsf{Aa}$ Из (1.12) и (1.13) и непрерывности функций  $\varphi(x)$  и на нем точку пересечения.

Утверждение доказано.

Оценим количество полиморфных равновесий равновесия. размерности k. Будем выбирать k различных аллелей из (m-1), т.к. аллель a не участвует в полиморфизмах. Получим  $C_{m-1}^k$  равновесий. Т.е. модель (1.6) всего имеет  $\sum_{k=2}^{m-1} C_{m-1}^k$ полиморфных стационаров разного уровня.

Исследуем на устойчивость стационарную точку, в которой первые k частот аллелей нетривиальные, остальные – тривиальные:  $q_i \neq 0$  для i=0,...,k;  $q_i=0$  для i=k+1,...,m. Перепишем характеристическое уравнение (1.8) для этого равновесия:

$$\begin{vmatrix} 1 + \overline{x} \overline{w}_{x}' - \lambda & \overline{x} \overline{w}_{q_{1}}' & \cdots & \overline{x} \overline{w}_{q_{k}}' & 0 & \cdots & 0 \\ \overline{q}_{1} F_{1} \dot{x} & 1 + \overline{q}_{1} F_{1} \dot{q}_{1} - \lambda & \cdots & \overline{q}_{1} F_{1} \dot{q}_{k} & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \overline{q}_{k} F_{k} \dot{x} & \overline{q}_{k} F_{k} \dot{q}_{1} & \cdots & \overline{q}_{k} F_{k} \dot{q}_{k} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & F_{k+1} - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & F_{m-1} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

<u>Утверждение 1.5:</u> Если  $K_{aa} > K_{Aa}$ , и размерность полиморфного равновесия k < (m-1), то это равновесие неустойчиво.

<u>Доказательство:</u> из приведенного выше характеристического уравнения можно сразу определить (m-k-1) собственных чисел рассматриваемой стационарной точки:  $\lambda_i = F_i$ , i=k+1,...,m-1. В равновесии  $F_i = w_{Aa}(x=\xi) > 1$ , т.к.  $\xi < K_{Aa}$ . Т.е., существует хотя бы одно собственное число, модуль которого больше единицы, утверждение доказано.

<u>Утверждение 1.6:</u> Если  $K_{aa} > K_{Aa}$ , то хотя бы (m-1) собственное число полиморфного стационара размерности k = (m-1) по модулю меньше единицы.

<u>Доказательство</u>: в этом случае тривиальной оказывается только частота аллеля a, частоты других аллелей отличны от нуля. Посчитаем некоторые производные в этой стационарной точке:

$$\overline{w}'_{q_i} = 2w_{ii}q_i + 2w_{Aa}(1-2q_i) - 2w_{Aa} = 2q_i(w_{ii}-2w_{Aa}),$$

$$F_{i \ q_{i}}^{'} = w_{ii} - w_{Aa} - \overline{w}_{q_{i}}^{'}, \ F_{i \ q_{j}}^{'} = -\overline{w}_{q_{j}}^{'}$$

Т.е. для нахождения собственных чисел полиморфного равновесия в этом случае необходимо вычислить детерминант матрицы размерности mxm, все элементы которой ненулевые. Приведем матрицу к более простому виду, для этого умножим первую ее строку на  $q_i/x$  и сложим ее с i-ой строкой (i изменяется от 2 до m), получим:

$$|J| = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & \cdots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} & 0 & \cdots & 0 \\ a_{31} & 0 & a_{33} & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & 0 & \cdots & 0 & a_{mm} \end{vmatrix} = 0 \text{, $\Gamma$ADE} \begin{cases} a_{11} = 1 + \overline{x} \overline{w}_{x}' - \lambda, \\ a_{1i} = \overline{x} \overline{w}_{q_{i}}', \\ a_{i1} = \overline{q}_{i} F_{i}^{'} x + \frac{\overline{q}_{i}}{x} (1 + \overline{x} \overline{w}_{x}' - \lambda), \\ a_{ii} = 1 + \overline{q}_{i} F_{i}^{'} q_{i} + \overline{q}_{i} \overline{w}_{q_{i}}' - \lambda = 1 + \overline{q}_{i} (w_{ii} - w_{Aa}) - \lambda, \\ i = 2, \dots, (m-1), \end{cases}$$

Теперь если поочередно вычитать из первого столбца измененной матрицы 2-ой, 3-ий и т.д. столбцы, умноженные на коэффициент  $a_{i1}/a_{ii}$ , то в первом столбце все элементы, начиная со второго, станут нулевыми. Поэтому характеристическое уравнение можно записать так:

$$|J| = f(J)(1 + \overline{q}_1(w_{11} - w_{Aa}) - \lambda) \cdots (1 + \overline{q}_{m-1}(w_{m-1m-1} - w_{Aa}) - \lambda) = 0$$
(1.14)

Из уравнения (1.14) можно найти (m-1) собственное значение полиморфного равновесия. Поскольку  $K_{aa} > K_{Aa}$ , то в стационой точке  $w_{Aa} > w_{ii} \Rightarrow \lambda_i = 1 + q_i(w_{ii} - w_{Aa}) < 1$ , (i=1,...,(m-1)).

Докажем, что  $\lambda_i > -1$ . Для этого подставим в формулу выражение для  $q_i$  в стационарной точке:

$$\lambda_i = 1 + \frac{1 - w_{Aa}}{w_{ii} - w_{Aa}} (w_{ii} - w_{Aa}) = 2 - w_{Aa}, \ i = 1, ..., (m - 1).$$
 (1.15)

Найдем ограничения на значение  $w_{Aa}$  в стационарной точке из уравнения (\*\*).

$$(1 - w_{Aa}) \sum_{j=1}^{k} \frac{\prod_{i=1}^{k} (w_{ii} - w_{Aa})}{w_{jj} - w_{Aa}} = \prod_{i=1}^{k} (w_{ii} - w_{Aa})$$

Для этого выполним ряд преобразований:

$$(1-w_{Aa})\sum_{j=1}^{k} \frac{\prod_{i=1}^{k} (w_{ii}-w_{Aa})}{w_{jj}-w_{Aa}} = \prod_{i=1}^{k} ((w_{ii}-1)+(1-w_{Aa}))$$

$$(1-w_{Aa})((1-w_{Aa})\prod_{i=3}^{k} (w_{ii}-w_{Aa})+((w_{11}-w_{Aa})(w_{22}-w_{Aa})-(w_{11}-1)(w_{22}-1)).$$

$$\cdot \prod_{i=4}^{k} (w_{ii}-w_{Aa})+\ldots+(w_{kk}-w_{Aa})((w_{11}-w_{Aa})\cdots(w_{k-2k-2}-w_{Aa})-(w_{11}-1)\cdots$$

$$(w_{k-2k-2}-1))+((w_{11}-w_{Aa})\cdots(w_{k-lk-1}-w_{Aa})-(w_{11}-1)\cdots(w_{k-lk-1}-1))=\prod_{i=1}^{k} (w_{ii}-1)$$

(т.к.  $w_{ii}$ <1). Пусть  $w_{Aa}$  >2, тогда в левой части уравнения (1.16) в скобках первое слагаемое  $(1-w_{Aa})\prod_{i=3}^k(w_{ii}-w_{Aa})$  меньше минус единицы, следовательно, даже произведение  $(1-w_{Aa})^2\prod_{i=3}^k(w_{ii}-w_{Aa})$  >1, остальные члены суммы в скобках все меньше нуля, поэтому выражение, стоящее в левой части уравнения (1.16) больше, чем  $(1-w_{Aa})^2\prod_{i=3}^k(w_{ii}-w_{Aa})$ . Т.е. левая часть уравнения больше единицы, а правая — меньше. Пришли к противоречию. Следовательно, в равновесии должно быть  $w_{Aa}$ <2.

Пусть k — четное, тогда правая часть уравнения (1.16) больше нуля и меньше единицы

Пусть k — нечетное, тогда правая часть уравнения (1.16) меньше нуля и больше минус единицы (т.к.  $w_{ii}$ <1). Предположим, что  $w_{Aa}$ >2, тогда в левой части уравнения (1.16) в скобках первое слагаемое  $(1-w_{Aa})\prod_{i=3}^k (w_{ii}-w_{Aa})$  больше единицы, следовательно, их произведение  $(1-w_{Aa})^2\prod_{i=3}^k (w_{ii}-w_{Aa}) < -1$ , остальные члены суммы в скобках все больше нуля, поэтому

выражение, стоящее в левой части уравнения (1.16) меньше, чем  $(1-w_{Aa})^2 \prod_{i=3}^k (w_{ii}-w_{Aa})$ . Итак, левая часть уравнения меньше минус единицы, а правая – больше, пришли к противоречию. Следовательно, в равновесии должно быть  $w_{Aa} < 2$ .

Итак, доказано, что (m-1) собственное число полиморфного стационара по модулю меньше единицы, кроме того, они положительные.

<u>Утверждение 1.7:</u> Если  $K_{Aa} > K_{aa}$ , то полиморфные стационарные точки размерности k неустойчивы.

<u>Доказательство</u>: рассмотрим случай, когда размерность полиморфного равновесия равна (*m*-1); следовательно матрица в характеристическом уравнении не содержит нулевых элементов. Воспользуемся характеристическим уравнением вида (1.14), полученным в предыдущем доказательстве. Запишем выражение для (*m*-1) собственных чисел рассматриваемого равновесия:

**Рисунок. 1.10** Взаимное расположение ресурсных параметров генотипов и численности полиморфного равновесия.

$$\lambda_i = 1 + \overline{q}_i(w_{ii} - w_{Aa}) = 1 + \frac{1 - w_{Aa}}{w_{ii} - w_{Aa}}(w_{ii} - w_{Aa}) = 2 - w_{Aa}$$

$$, i = 1, ..., (m - 1).$$

В этом случае стационарная численность больше значения  $K_{Aa}$  и, следовательно,  $w_{Aa} < 1$  . Получаем, что  $\lambda_i > 1$  и стационарная точка неустойчива. Утверждение доказано.

Теперь пусть 1 < k < (m-1). Рассмотрим случай, когда полиморфизм составляют k первых аллелей (остальные варианты сводятся к этому простой перестановкой строк и столбцов в матрице J). Характеристическое уравнение в этом случае выглядит так:

$$f(\tilde{J})(1+\overline{q}_1(w_{11}-w_{4q})-\lambda)\cdots(1+\overline{q}_k(w_{kk}-w_{4q})-\lambda)(F_{k+1}-\lambda)\cdots(F_{m-1}-\lambda)=0$$
 (1.17)

Используя выражение (1.10) для  $\overline{q}_i$  в полиморфном равновесии, из (1.17) получаем:

$$\lambda_i = 1 + \overline{q}_i(w_{ii} - w_{Aa}) = 2 - w_{Aa} > 1, \ i = 1,...,k$$
.

Следовательно, стационарная точка неустойчива, что и требовалось доказать.

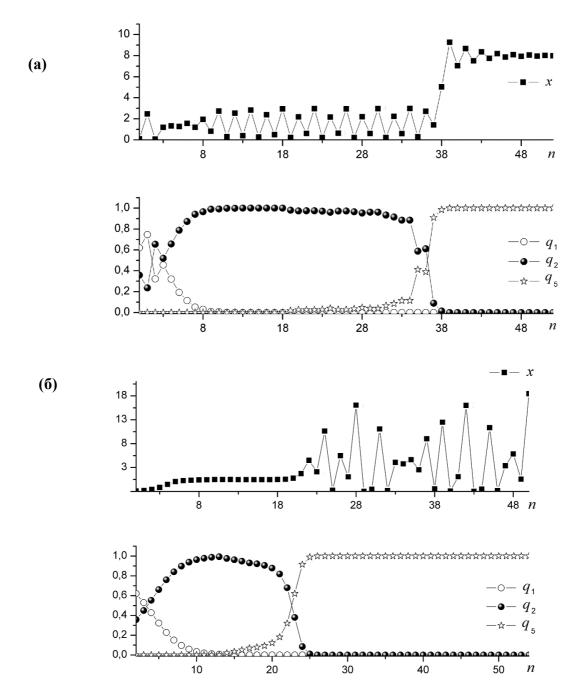
### 1.2.2 Основные результаты исследования полиаллельной модели

Основываясь на результатах поиска и исследования на устойчивость стационарных точек модели полиаллельной экспоненциально лимитированной популяции, можно ожидать следующую динамику. Если в процессе эволюции появляются новые аллели, имеющие наибольшую приспособленность в гомозиготном состоянии (Таблица 1.2, столбец 2), то в равновесии популяция однородна по генетическому составу (в зависимости от начальных условий, по-видимому, закрепится один из «новых» аллелей), ее численность может как находиться на стационарном уровне (рисунок 1.11 а) (определяемом значением ресурсного параметра закрепившегося генотипа), так и испытывать колебания (рисунок 1.11 б) — в зависимости от величины соответствующего мальтузианского параметра.

**Таблица 1.2** Стационарные точки модели полиаллельной популяции, оценки их значений и устойчивости.

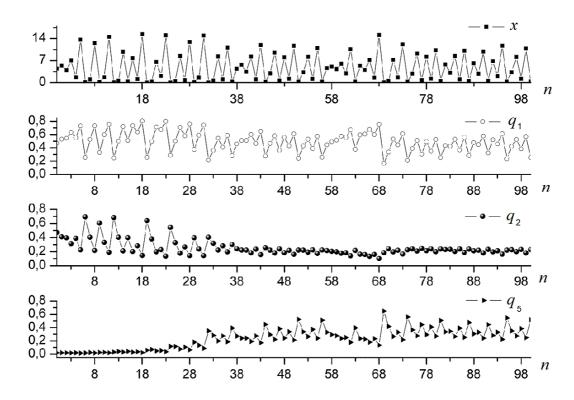
Стационарные точки	$K_{aa}>K_{Aa}>K_{AA}>\dots$ $\dots>K_{(m-1)(m-1)}$	$K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < \dots$ $\dots < K_{(m-1)(m-1)}$
1. $m$ мономорфных стационарных точек: $q_i$ =1, $x$ = $K_{ii}$ .	$q_m=1,  x=K_{aa}  - $ устойчива, если $R_{aa}<2$ ; $q_i=1,  x=K_{ii}  - $ неустойчивы, для любого $i=1(m-1)$ .	неустойчива.
2. Полиморфные стационарные точки размерности $k$ : численность определяется из уравнения (**), $k$ нетривиальных частот аллелей, образующих данный полиморфизм (аллель $a$ не входит ни в одно такое равновесие), определяются из (1.10). Таких равновесий всего $\sum_{k=2}^{m-1} C_{m-1}^k$ .	значением из $K_{ii}$ и $K_{Aa}$ . Неустойчивы все стационарные точки	Численность находится между $K_{Aa}$ и наименьшим значением из $K_{ii}$ . Все полиморфные стационарные точки неустойчивы.

Если же ресурсный параметр генотипа *аа* максимален (таблица 1.2, столбец 3), то в равновесии популяция может оказаться высокополиморфной (пример такой ситуации на рисунке 1.12).



**Рисунок 1.11.** Установление мономорфизма в изначально пяти-аллельной популяции. Динамика численности (x) и частот аллелей  $(q_i)$ . На рисунках не показана динамика частот 3-го и 4-го аллеля, т.к. они наиболее быстро эллиминируются из популяции. Параметры модели: (a)  $R_{11}$ =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; (б)  $R_{11}$ =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.

При этом, в гомозиготном состоянии аллели, образующие полиморфизм, могут быть даже летальными. Этот неожиданный результат, полученный в детерминированной модели, очень похож на ситуацию, описанную Спенсером и Марксом (Spencer, Marks, 1992), когда в имитационных моделях они получили очень высокий уровень полиморфизма - вплоть до 38 аллелей в отдельном случае; при этом частоты даже летальных в гомозиготном состоянии аллелей могли достигать удивительно высокого уровня.



**Рисунок 1.12.** Закрепление полиморфизма. Полиаллельная популяция: пять аллелей. Динамика численности (x) и частот аллелей  $(q_i)$ . На рисунках не показана динамика частот 3-го и 4-го аллеля, т.к. они наиболее быстро эллиминируются из популяции. 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.

#### Заключение

Проведенное исследование модели плотностно зависимого экспоненциального отбора в однолокусной диаллельной популяции позволяет ответить на вопросы, сформулированные при постановке задачи.

Мономорфизм или полиморфизм установится в популяции, во многом зависит от взаимного расположения ресурсных параметров генотипов и начальных условий. Параметрические области различного динамического поведения модели приведены в Таблице 1.1; предполагается, что изначально популяция полиморфна, т.к. очевидно, что в случае

изначально генетически однородной популяции отбора нет, а динамика численности полностью определяется величиной мальтузианского параметра представленного генотипа. Проведенное исследование показывает, что на динамику популяции влияет не столько преимущество по мальтузианскому параметру отдельного генотипа, сколько преимущество по ресурсному параметру. Этот результат согласуется с исследованиями Б. Чарлзуорса (Charlesworth, 1971) и Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999).

Возможен сбалансированный полиморфизм, а также вытеснение оптимального по ресурсному параметру генотипа (при неблагоприятных для него начальных условиях, например, рисунок 1.2), что не согласуется с результатами Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999), полученными для модели метапопуляции с неполовым размножением, и, по-видимому, является следствием диплоидности организмов.

Найденные в модели колебания численности в отсутствие колебаний генетического состава являются еще одним контрпримером гипотезы генетического контроля, которая колебания численности популяции связывает с колебаниями ее генетической структуры (Chitty, 1960, 1967).

Найденные в модели колебания численности и генетической структуры популяции не являются экзотикой, присущей теоретическому моделированию. Подобное динамическое поведение встречается и в природных популяциях. В частности колебания численности и генетической структуры описаны Л.Берчем (Birch, 1955) для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофилы.

Разработано и исследовано обобщение модели однородной популяции на полиаллельный случай. Показана возможность существования полиморфизма с большим числом аллелей, даже летальных в гомозиготном состоянии, что согласуется с результатами имитационного моделирования, выполненного в работе (Spencer, Marks, 1992).

# Глава 2. Интегральная модель эволюции менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов. Анализ процесса фиксации дискретных генетических структур.

Одна из центральных проблем теории эволюции – объяснение механизмов образования дискретных биологических таксонов. Несмотря на то, что основной труд Чарльза Дарвина называется «Происхождение видов», ни этот труд, ни основанная на нем и современной генетике синтетическая теория эволюции так до конца и не дают ответа на вопрос: почему все биологическое разнообразие, в конечном счете, оказывается дискретным, почему жизнь существует в виде отдельных генетически изолированных видов и почему, в большинстве своем, между этими видами не осталось переходных форм. Более того, оказывается, что генетическое разнообразие внутри вида тоже зачастую дискретно и весьма ограничено. Дело здесь не только и не столько в дискретности самого «носителя наследственности» - ДНК, состоящей из мономеров. Отдельный белок состоит из нескольких сотен аминокислот. Мутационная изменчивость может дать колоссальное разнообразие молекул данного белка, причем большинство этих молекул будет нормально функционировать (Алтухов, 2003). Однако в популяции закрепляется одна форма белка, реже две, еще реже три и т.д. Ситуации, когда мутации в одном локусе включают около десятка форм, редки, трудно выявляются и вызывают специальный интерес исследователей. Каков механизм фиксации одних аллелей и потери других? Две основные гипотезы, отвечающие на этот вопрос: случайная потеря аллелей в результате дрейфа генов и сбалансированный полиморфизм, вызванный преимуществом гетерозигот, имеют своих сторонников и противников (Алтухов, 2003; Левонтин, 1978; Стом, Kimura, 1971), но так и не дают окончательного решения. Данная работа является еще одной попыткой анализа этой проблемы.

### §2.1 Предлагаемый подход

В случае, когда в достаточно большой менделевской панмиктичной бесполой популяции наследование некоторого признака определяется одним *п*-аллельным геном, динамика генетической структуры и численности популяции может быть описана следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n x_n \\ q_{i,n+1} = q_{i,n} \left( \sum_{j=1}^m w_{ij} q_{j,n} \right) / \overline{w}_n, \\ \overline{w}_n = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m w_{ij} q_{i,n} q_{j,n} \end{cases}$$
(2.1)

где n - номер поколения,  $x_n$ - численность популяции,  $q_{i,n}$  - частота i -ого аллеля,  $w_{ij}$  - приспособленности соответствующих (ij)-генотипов, а  $\overline{w}_n$  - средняя приспособленность популяции в n-ом поколении (например, (Свирежев, Пасеков, 1982)).

Если предположить, что рассматриваемый локус имеет бесконечное число аллелей, то динамику популяции естественно будет описывать интегральными уравнениями с дискретным временем (Тузинкевич, 1989).

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n x_n \\ q_{n+1}(\tau) = q_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) d\xi \right) / \overline{w}_n , \\ \overline{w}_n = \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) q_n(\tau) d\xi d\tau \end{cases}$$

$$(2.2)$$

здесь функция  $q_n(\tau)$  — описывает плотность частоты аллеля  $\tau$  в популяции в n-ом поколении,  $\tau$  может принимать любые значения на отрезке [0,1] действительной числовой оси. Фактически, мы аппроксимируем конечномерную ситуацию бесконечномерной (Горбань, Хлебопрос, 1988), для того чтобы воспользоваться всеми возможностями анализа непрерывных функций.

Интегральная модель менделевской однолокусной популяции с плотностно зависимым отбором

Если предположить, что в популяции действует плотностно-зависимый отбор, то приспособленности являются убывающими функциями численности. Весьма удобен для исследования экспоненциальный вид зависимости приспособленности от численности:

$$w(\xi, \tau, x_n) = \exp(R(\xi, \tau)(1 - x_n/K(\xi, \tau))),$$
 (2.3)

при котором каждый генотип характеризуется двумя параметрами мальтузианским  $R(\xi, \tau)$  и ресурсным  $K(\xi, \tau)$  ( Евдокимов, 1999).

Наличие плотностно зависимой составляющей естественного отбора проиллюстрировано экспериментально и выявлено в природных популяциях. В одной из первых работ в этом направлении Л.К. Берч (Birch, 1955) экспериментально показал, что равновесное значение частот инверсий Standard и Chiricahua в III хромосоме *Drosophila* pseudoobscura существенно зависит от плотности личиночной стадии.

Распределения частот аллелей  $q_n(\tau)$  будем считать корректными, если они удовлетворяли следующим условиям

$$\begin{cases} \int_0^1 q_n(\tau) d\tau = 1\\ q_n(\tau) \ge 0, \forall \tau \in [0,1] \end{cases}$$
 (2.4)

Покажем, что эволюция, описываемая системой (2.2), корректные распределения генетического состава переводит в корректные.

Из корректности 
$$q_n(\tau)$$
 и  $x_n$  следует: 
$$\begin{cases} \int_0^1 q_n(\tau) d\tau = 1 \\ q_n(\tau) \geq 0, \, \forall \tau \in [0,1] \\ x_n \geq 0 \end{cases}$$
. Поскольку  $q_n(\tau) \geq 0, \, \forall \tau \in [0,1]$  -

очевидно следует из неотрицательности численности и приспособленностей, достаточно доказать, что  $\int_0^1 q_{n+1}(\varsigma) d\varsigma = 1$ . Подставим выражение для  $q_{n+1}(\varsigma)$  из системы (2.2), и проинтегрировав на отрезке [0, 1], получим:  $\int_0^1 q_{n+1}(\varsigma) d\varsigma = \int_0^1 (q_n(\varsigma) \left(\int_0^1 w(\xi,\varsigma,x_n) q_n(\xi) d\xi\right)/\overline{w}_n) d\varsigma$ .

Заметим, что средняя приспособленность популяции в n-ом поколении  $\overline{w}_n = \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) q_n(\xi) q_n(\tau) d\xi d\tau$  от параметра интегрирования  $\zeta$  не зависит, вынесем его за знак интеграла и поменяв порядок интегрирования, получим:

$$\int_0^1 q_{n+1}(\varsigma) d\varsigma = \int_0^1 \int_0^1 w(\xi,\varsigma,x_n) q_n(\xi) q_n(\varsigma) d\xi d\varsigma \, / \, \overline{w}_n = \overline{w}_n \, / \, \overline{w}_n = 1 \, , \, \text{утверждение доказано}.$$

Целью данного исследования является отыскание стационарных решений системы (2.2) и исследование их устойчивости. Искомое решение представляет собой пару  $q(\tau)$  и x, где  $q(\tau)$  — функция (распределение аллельных частот), а x — неотрицательное число — (численность популяции). Оказалось, что если существует неоднородность приспособленностей в пространстве генотипических классов (математически это значит, что  $\int_0^1 w(\xi,\tau,x_n)d\xi = \Psi(\tau,x_n) \neq f(x_n) \ , \ \text{где } f(x_n) \ - \$ функция только численности, не зависящая от параметра  $\tau$ ), то предложенная модель не имеет непрерывных стационарных распределений аллельных частот (утверждение 2.1). А, следовательно, можно ожидать появления в процессе эволюции (2.2) дискретных распределений плотности частот аллелей из непрерывных в случае наличия разнообразия по приспособленностям.

<u>Утверждение 2.1</u> Если функция  $w(\xi, \tau, x_n)$  действительно является функцией относительно  $\xi$  и  $\tau$  (т.е.  $\int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) d\xi = \Psi(\tau, x_n) \neq f(x_n)$ ), то система интегральных уравнений с дискретным временем вида (2.2) не имеет непрерывных на отрезке [0,1] стационарных решений  $q(\tau)$ .

Доказательство: стационарные решения модели (2.2) являются решениями системы (2.5).

$$\begin{cases} \int_{0}^{1} q_{n}(\tau) d\tau = 1\\ \int_{0}^{1} w(\xi, \tau, x_{n}) q_{n}(\xi) d\xi = 1 \end{cases}$$
 (2.5)

Первое уравнение системы представляет собой уравнение Фредгольма первого рода и имеет множество непрерывных на отрезке [0,1] решений; найдем стационарное значение x.

 $\int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) q(\xi) d\xi = 1$ , подставив под знак интеграла любое корректное распределение  $q(\xi)$ , любую, зависящую от  $\xi$  и  $\tau$ , функцию w и вычислив интеграл, получим уравнение:

$$f(\tau, x) = 1 \tag{2.6}$$

Разрешив (2.6) относительно x, мы получим функцию  $x(\tau)$ , что противоречит условию нашей задачи. Т.е. не существует непрерывной функции  $q(\tau)$ , удовлетворяющей уравнению (2.6). Утверждение доказано.

Генетически  $\int_0^1 w(\xi,\tau,x_n)d\xi$  представляет собой интегральную сумму приспособленностей всех генотипов, включающих аллель  $\tau$ . Логично было бы предположить, что рассматриваемый интеграл при фиксированной численности является функцией от  $\tau$ , поскольку в природе действительно существуют как полезные аллели, так и вредные. Пусть, например, некоторый аллель  $\tau_1$  — вредная доминантная мутация, тогда при фиксированной численности x должно выполняться неравенство  $\int_0^1 w(\xi,\tau_1,x)d\xi < \int_0^1 w(\xi,\tau_2,x)d\xi$ , где  $\tau_2$  — один из нормальных аллелей. Если же предположить, что  $\int_0^1 w(\xi,\tau,x_n)d\xi = f(x_n)$ , то подобное суммированное равенство вкладов в приспособленность всех аллелей пришлось бы объяснять отсутствием доминантных вредных мутаций, либо повальное их проявление только в пострепродуктивном периоде (что-то похожее на хорею Гентингтона у человека), а также моногенным гетерозисом для всех рецессивных леталей. Однако перечисленные допущения плохо согласуются с известными фактами, например, о том, что моногенный гетерозис не такое уж частое явление в природных популяциях (Алтухов, 2003; Левонтин, 1978), а часть мутаций по некоторым локусам элиминируется из популяций очень быстро (Алтухов, 2003) — что соответсвует направленному

отбору, при котором приспособленность гетерозиготы находится между приспособленностями гомозигот. Исходя из приведенных доводов, дальнейшее исследование динамики модели (2.2) было проведено для случая, когда приспособленности генотипов удовлетворяли условию  $\int_0^1 w(\xi,\tau,x_n) d\xi = \Psi(\tau,x_n) \neq f(x_n).$ 

Динамика системы (2.2) изучалась численно. Проведено исследование динамики численности и генетической структуры популяции при различном выборе начальных распределений «частот» аллелей и функций приспособленностей.

### §2.2 Интегральная модель менделевской однолокусной популяции без плотностного лимитирования

Отдельный интерес представляет изучение частного случая интегральной модели динамики однолокусной диаллельной популяции, когда приспособленности не зависят от численности, т.е. в отсутствие плотностного регулирования. Такая модель является естественным обобщением классической модели динамики однолокусной диаллельной популяции с постоянными приспособленностями генотипов (Ратнер, 1977; Фрисман, 1986) на случай, когда имеется континуальное число аллелей одного локуса.

В отсутствие плотностного лимитирования динамика численности популяции не представляет интереса, т.к. она будет либо бесконечно расти (если  $\overline{w} > 1$ ), либо убывать (если  $\overline{w} < 1$ ). Поэтому можно рассматривать отдельно динамику плотностей аллельных частот:

$$q_{n+1}(\tau) = q_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) d\xi \right) / \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) q_n(\tau) d\xi d\tau .$$
 (2.7)

Как и в предыдущем случае, нетрудно показать что эволюция, описываемая уравнением (2.7), корректные распределения генетической плотности переводит в корректные (доказательство полностью аналогично предыдущему). Докажем следующее утверждение.

<u>Утверждение 2.2</u>: Рекуррентное уравнение вида (2.7) имеет непрерывное на отрезке [0,1] стационарное решение  $q(\tau)$  тогда и только тогда, когда функция  $w(\xi,\tau)$  — такова, что  $\int_0^1 w(\xi,\tau) d\xi = const \, .$ 

Доказательство: стационарные решения уравнения (1.24) находятся из следующего уравнения:

$$\int_{0}^{1} w(\xi, \tau) q_{n}(\xi) d\xi = \int_{0}^{1} \int_{0}^{1} w(\xi, \tau) q_{n}(\xi) q_{n}(\tau) d\xi d\tau$$
 (2.8)

 $\Rightarrow$ ) Покажем, что существует хотя бы одно непрерывное стационарное решение  $q(\tau)$ , если  $\int_0^1 w(\xi,\tau) d\xi = \mathrm{const}$ . Выберем равномерное распределение  $q(\tau)=1$ , подставим его в (2.7), получим следующее тождество:

$$\int_{0}^{1} w(\xi, \tau) q_{n}(\xi) d\xi = \int_{0}^{1} w(\xi, \tau) d\xi = \widetilde{w}$$

$$\int_{0}^{1} \int_{0}^{1} w(\xi, \tau) q_{n}(\xi) q_{n}(\tau) d\xi d\tau = \int_{0}^{1} (\int_{0}^{1} w(\xi, \tau) d\xi) d\tau = \int_{0}^{1} \widetilde{w} d\tau = \widetilde{w} \int_{0}^{1} d\tau = \widetilde{w}$$

$$(2.9)$$

Следовательно, равномерное распределение аллельных «частот»  $q(\tau)=1$  является стационарным.

 $\Leftarrow$ ) Покажем, что если  $\int_0^1 w(\xi,\tau) d\xi \neq \text{const}$ , то не существует непрерывного на [0,1] стационарного решения  $q(\tau)$  для уравнения (2.7).

Предположим обратное: существует непрерывная на [0,1] функция  $q(\tau)$ , являющаяся решением уравнения (2.7). Произведя вычисление интегралов в (2.7), получим:  $f(\tau) = \overline{w}$  - в левой части функция от  $\tau$ , в правой – константа. Следовательно, пришли к противоречию.

Т.е., если генетическое пространство неоднородно по приспособленностям (  $\int_0^1 w(\xi,\tau) d\xi \neq const$  ), то любое непрерывное распределение плотностей аллельных частот не является стационарным.

Таким образом, на основе проведенного аналитического исследования можно ожидать появления в процессе эволюции (2.7) дискретных распределений плотности частот аллелей из непрерывных в случае наличия разнообразия по приспособленностям ( $\int_0^1 w(\xi, \tau) d\xi \neq const$ ). Далее поведение модели (2.7) было исследовано численно.

### 2.2.1 Влияние мутаций на динамику интегральной модели нелимитированной популяции

Наряду с естественным отбором мутационный процесс является важнейшим фактором эволюции, поставщиком ее элементарного материала. Поэтому любая эволюционная модель, не учитывающая мутации, кажется несколько искусственной. И хотя учет мутаций при моделировании зачастую приводит к возникновению математических трудностей, добавим в модель (2.7) небольшие равновероятные мутации.

Пусть мутации происходят до отбора, тогда плотность частот аллелей п-ого поколения после мутирования имеет следующий вид:

$$\widetilde{q}_n(\tau) = \int_0^1 q_n(\xi) \mu(\xi, \tau) d\xi, \tag{2.10}$$

где  $\mu(\xi, \tau)$  - плотность вероятности мутации из  $\xi$  в  $\tau$ . Далее происходит отбор:

$$q_{n+1}(\tau) = \widetilde{q}_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau) \widetilde{q}_n(\xi) d\xi \right) / \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau) \widetilde{q}_n(\xi) \widetilde{q}_n(\tau) d\xi d\tau$$
 (2.11)

Стационарными решениями уравнения (2.11) являются непрерывные функции, явно зависящие от вида мутаций, описываемых функцией  $\mu(\xi,\tau)$ . Можно ожидать, что если отбор «стремится» создать в популяции дискретное распределение «частот» аллелей, то мутации несколько «размажут» дискретные пики.

Предположили, что мутации равномерные и равновероятные:

$$\mu(\xi,\tau) = \begin{cases} \delta, \forall \xi \neq \tau \\ 1 - \delta, \forall \xi = \tau \end{cases}, \ \xi,\tau \in [0,1].$$
 (2.12)

Тогда уравнение (2.10) можно переписать в виде:

$$\widetilde{q}_n(\tau) = (1 - \delta)q_n(\tau) + \delta. \tag{2.13}$$

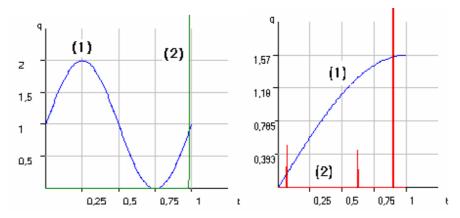
Было проведено численное исследование динамического поведения системы уравнений (2.11, 2.13) при фиксированном значении  $\delta$ =0.1.

### §2.3 Результаты численного моделирования

#### 2.3.1 Устойчивые стационарные распределения в случае плотностно-зависимого отбора

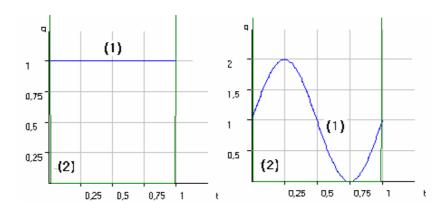
Проведено исследование модели (2.2) динамики численности и генетической структуры популяции при различном выборе начальных распределений «частот» аллелей и функций приспособленностей, выбранных в виде (2.3). Если приспособленности  $w(\xi, \tau, x_n)$  зависели от обоих генетических переменных  $\xi$  и  $\tau$ , то стационарные распределения генетического состава действительно оказывались дискретными. Причем из всего бесконечного разнообразия аллелей

в процессе эволюции может сохраниться, например, только один (Рисунок 2.1, слева).



**Рисунок 2.1** Кривые (1) — начальные распределения аллельных «частот». Слева мономорфизм,  $w(\xi,\tau,x_n)=\exp(1+\xi+\tau-x_n)$ , кривая (2) — распределение после 550 поколений. Справа распределение аллельных «частот» после 30050 поколений (кривая (2),  $w(\xi,\tau,x_n)=\exp(1,5+1,5\sin(8\pi\xi\tau)-x_n)$ ). Похоже на устойчивый полиморфизм из трех аллелей, но два из них встречаются крайне редко.

Найдены распределения, имеющие два и три пика (Рисунок 2.2 справа). При этом численность популяции может, как испытывать колебания, так и находиться на стационарном уровне.



**Рисунок 2.2** Устойчивый полиморфизм из двух аллелей: «0» и «1».  $w(\xi,\tau,x_n)=\exp(0.5+(\tau-\xi)^2-x_n)$ . На левом и правом графиках — распределение аллельных «частот» в 550 поколении (кривые (2)) при различных начальных распределениях (кривые (1)).

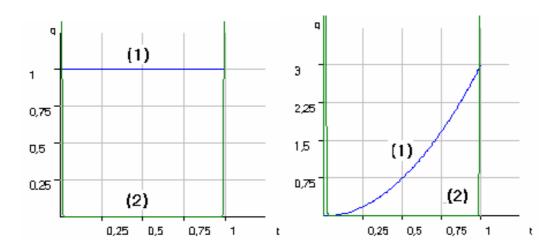
### 2.3.2 Устойчивые стационарные распределения в случае отсутствия плотностного лимитирования

Как и в классической модели популяционной генетики (однолокусной диаллельной популяции с постоянными приспособленностями генотипов) в интегральной модели при

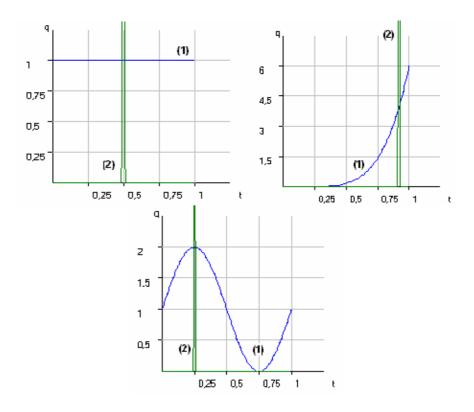
соответствующем выборе вида функции приспособленности можно выделить аналоги трех известных типов отбора, соответствующих максимальной, минимальной и промежуточной приспособленности гетерозигот (Фрисман, 1986).

На рисунке 2.3 пример отбора с функцией приспособленности  $w(\xi,\tau)=0,1+(\xi-\tau)^2$ . В этом примере наибольшую приспособленность имеет гетерозигота, образованная аллелями 0 и 1; независимо от выбора начального распределения популяция стремится закрепить только эти два аллеля. Уже через 300 поколений можно видеть картину, сильно похожую на диаллельный полиморфизм (Рисунок 2.3).

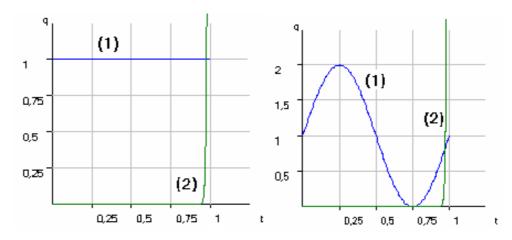
При пониженной приспособленности гетерозигот оказываются устойчивыми несколько мономорфных равновесий. Конечный результат отбора в этом случае определяется не только значениями приспособленностей, но и начальным состоянием генетической структуры популяции. Такой тип отбора, по-видимому, может обуславливать устойчивую первичную генетическую дивергенцию природных популяций даже на однородном ареале (Фрисман, 1986). На рисунке 2.4 пример отбора с функцией приспособленности  $w(\xi,\tau)=1,6-(\xi-\tau)^2$ . В этом



**Рисунок 2.3** Двухаллельный полиморфизм.  $w(\xi,\tau)=0,1+(\xi-\tau)^2$ . Распределения плотности частот аллелей после 300 поколений (кривые 2) при различных начальных распределениях (кривые 1). примере наибольшую приспособленность имеет любая гомозигота; популяция стремится закрепить только один аллель, какой именно — зависит от выбора начального распределения. Через 2000 поколений можно видеть картину, сильно похожую на мономорфизм (Рисунок 2.5).



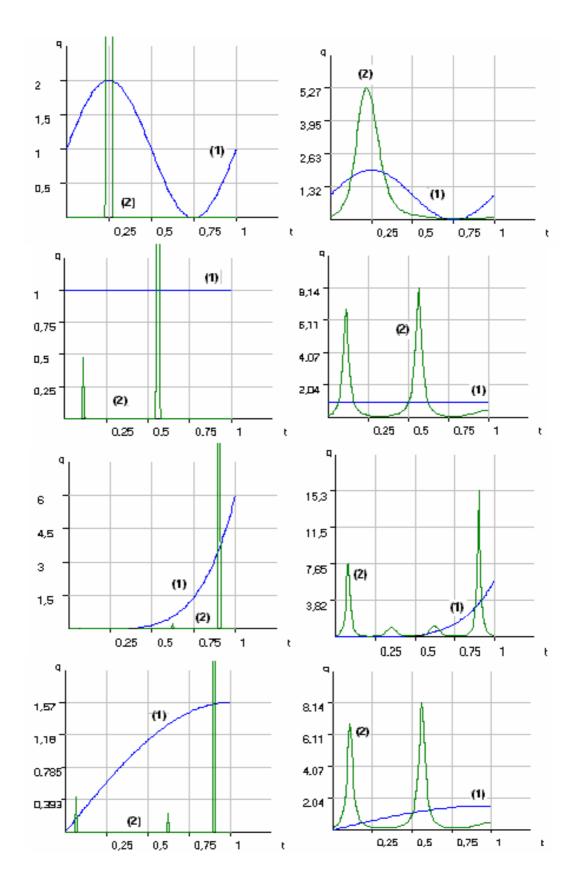
**Рисунок 2.4** Мономорфизм.  $w(\xi,\tau)=1,6-(\xi-\tau)^2$ . Распределения плотности частот аллелей после 2000 поколений (кривые 2) при различных начальных распределениях (кривые 1).



**Рисунок 2.5** Мономорфизм.  $w(\xi,\tau)=\xi+\tau$ . Распределения плотности частот аллелей после 300 поколений (кривые 2) при различных начальных распределениях (кривые 1).

Движущий тип отбора характеризуется промежуточным доминированием приспособленностям, т.е. приспособленность гетерозиготы занимает промежуточное положение. Такое действие отбора приводит к фиксации одного аллеля и вытеснению другого. Именно этот тип отбора, по-видимому, ответственен за элиминацию из популяции вредных наследственных нарушений и фиксацию селективно полезных новообразований, т.е. непосредственно приводит к развитию адаптации и направленно-прогрессивной эволюции (Фрисман, 1986). На рисунке 2.5 аналог движущего отбора, возникающего в интегральной модели динамики, если функция приспособленности имеет вид  $w(\xi,\tau)=\xi+\tau$ . Здесь максимальную приспособленность имеет аллель «1». Вне зависимости от начального распределения плотностей частот аллелей (если только «1» присутствует в популяции), отбор идет в сторону вытеснения всех аллелей, кроме «1». Т.е. популяция стремится к мономорфизму (Рисунок 2.6).

Поведение интегральной модели может заметно отличаться от поведения классической. Например, если задать функцию приспособленности следующего вида  $w(\xi,\tau)=1.5+1.5\sin(8\pi\xi\tau)$ , то в популяции может установиться трехаллельный или двухаллельный полиморфизм и даже мономорфизм, в зависимости от начального распределения плотности частот аллелей (Рисунок 2.6, левые графики). При таком выборе функции приспособленности динамику генетической структуры нельзя отнести ни к одному из описанных выше типов отбора, т.к. здесь повышенные приспособленности имеют четыре гомозиготы (образованные аллелями 1/4,  $\sqrt{5}/4$ , 3/4 и  $\sqrt{13}/4$ ), кроме того, множество гетерозигот имеет такие же повышенные приспособленности (это гетерозиготы, образованные такими  $\xi$  и  $\tau$ , что  $8\xi\tau=\pi/2+2n\pi$ , где n-1 любое целое число).



**Рисунок 2.6**  $w(\tau,\xi)=1.5+1.5\sin(8\pi\tau\xi)$ , кривые (1) — начальное распределение «частот» аллелей, (2) — после 1500 поколений. На графиках слева — мутаций нет, на графиках справа — действуют мутации вида (2.12) и сделано масштабирование (с целью увидеть наибольшую точку  $q(\tau)$ ). В первом ряду начальное распределение  $q_0(\tau)=1+\sin(2\pi\tau)$ , во втором -  $q_0(\tau)=1$ , в третьем -  $q_0(\tau)=6\tau^5$ , в четвертом -  $q_0(\tau)=\pi\sin(\pi\tau/2)/2$ .

## 2.3.3 Влияние мутаций на стационарные распределения в случае отсутствия плотностного лимитирования

После введения мутаций в случаях, когда функция приспособленности имела вид  $w(\xi,\tau)=0,1+(\xi-\tau)^2$ ,  $w(\xi,\tau)=1,6-(\xi-\tau)^2$  или  $w(\xi,\tau)=\xi+\tau$ , вид распределений (рисунки 2.3, 2.4, 2.5 соответственно) почти не изменился, мутации лишь слегка «размазывали» почти дискретное распределение. На рисунке 2.6 приведен отбор с видом функции приспособленности  $w(\tau,\xi)=1.5+1.5\sin(8\pi\tau\xi)$ , система здесь и без мутаций довольно чувствительна к выбору начальных условий. Мутации могут слегка размазать «дискретное» распределение (Рисунок 2.6, первый ряд), при этом еще увеличить размер пика (Рисунок 2.6, второй ряд), сильно изменить вид распределения (в третьем и четвертом ряду, Рисунок 2.6). Но можно отметить, что попрежнему наблюдаются сильно неоднородные распределения с небольшим количеством пиков. Если учесть, что выбранная здесь частота мутации  $\delta=0.1$  утрировано завышена по сравнению с естественной ( $\sim10^{-5}$ ), то видимые на графиках пики можно считать почти дискретными. Нельзя не отметить, что благодаря мутациям генетическое разнообразие там, где это возможно (Рисунок 2.6: 2,3 и 4 ряд) увеличилось.

### Обсуждение

Сопоставим результаты проведенного в работе численного эксперимента с существующими эволюционными теориями и некоторыми данными о частотах аллелей, известными для природных популяций.

Так, вид функции приспособленности  $w(\xi,\tau)=0,1+(\xi-\tau)^2$ ,  $w(\xi,\tau)=1,6-(\xi-\tau)^2$  или  $w(\xi,\tau)=\xi+\tau$ , соответствует так называемой «классической» модели популяционно-генетической структуры вида (Алтухов, 2003). Действительно, в каждом из трех случаев только один генотип оптимальный, любое отклонение от этого генотипа сопровождается снижением приспособленности. Полученные в результате однопиковые распределения (рисунки 2.4, 2.5) могут адекватно описывать мономорфные локусы, которые более типичны для генома, чем полиморфные (Алтухов, 2003). Диаллельный полиморфизм, полученный в рамках классической модели, (Рисунок 2.3) выглядит как-то специфически, поскольку оба аллеля присутствуют в равных количествах, что нехарактерно для экспериментальных данных.

Вид функции приспособленности  $w(\tau,\xi)=1.5+1.5\sin(8\pi\tau\xi)$  соответствует так называемой «балансовой» модели популяционно-генетической структуры вида (Алтухов, 2003). В этом

случае «оптимальным» является бесконечно большое число генотипов, из них небольшая часть гомозиготные, а остальные гетерозиготные. Примечательно, что и в этом случае, несмотря на бесконечное число оптимальных генотипов, в результате эволюции в популяции остается очень небольшое число аллелей. Полученные генетические распределения качественно похожи на распределения аллельных частот некоторых локусов отдельных популяций Drosophila pseudoobscura (по данным Пракаша, Левонтина и Хэбби, 1969; Пракаша, Левонтина и Крумпейкера, 1973; (Левонтин, 1978, с.140-142)). Например, по локусу Малатдегидрогеназа (IV хромосома) 2 из 12 изученных популяций оказались мономорфны (рисунок 2.6, верхний левый график), в 8 популяциях диаллельный полиморфизм (рисунок 2.6, второй ряд, левый график), и в 2 – триаллельный полиморфизм (рисунок 2.6, третий и четвертый ряд, левый график). Для локуса Малатдегидрогеназы (IV хромосома) характерен небогатый полиморфизм, когда концентрация наиболее часто встречающегося аллеля составляет более 90%. В распределениях аллельных частот, полученных для интегральной модели без мутаций (рисунок 2.6, левый ряд), полиморфизм еще беднее, частоты редких аллелей составляют десятые доли процента. Введение в интегральную модель мутаций позволило получить более существенный полиморфизм из трех и четырех аллелей (рисунок 2.6, второй, третий и четвертый ряд, графики справа). Качественно похожий трех- и четырехаллельный полиморфизм наблюдается в некоторых популяциях d. pseudoobscura по локусу pt-8 (хромосома II).

Дальнейшая модификация синусоидальной функции приспособленности, соответствующей балансовой модели, и подбор более адекватной частоты мутаций, вероятно, позволит получить совпадение величин модельных аллельных частот и полученных экспериментально, а также описать более чем четырех аллельный полиморфизм, характерный для локусов Эстераза-5 (X-хромосома) и Ксантиндегидрогеназа (хромосома II) d. pseudoobscura.

Таким образом, проведенное исследование показывает, что в «случае общего положения» даже из бесконечно (континуально) большого разнообразия аллелей, в эволюции популяции в детерминированной ситуации остается небольшой набор дискретных аллелей. Даже введение в модель больших равновероятных мутаций не приводит к появлению устойчивых равномерных распределений. Мутационный процесс несколько «размазывает» полученные распределения, но остаются немногочисленные почти дискретные пики, хотя количество и величина пиков за счет мутаций может возрасти. По-видимому эта ситуация не изменится и для конечного, но очень большого числа начальных аллелей. Уравнения динамики таковы, что не приводят к равномерным распределениям большого числа аллелей. Типичными оказываются распределения с малым числом форм. Именно этим может определяться

	существенная ограниченность аллельного разнообразия по большему числу генов, наблюдаемая						
в природных популяциях.							

### Глава 3. Возрастная структура и естественный отбор: на примере популяции, состоящей из двух возрастных классов

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

В начале 70-х прошлого столетия появились достаточно глубокие исследования моделей динамики таких популяций (например, (Шапиро, 1972; May, 1974; Hassel et al., 1976; Шапиро, Луппов, 1983)). Результаты этих исследований сильно изменили представления о роли плотностно-зависимых лимитирующих факторов в поддержании устойчивых одновидовых сообществ. Оказалось, что наличие таких факторов для популяции с неперекрывающимися поколениями далеко не всегда приводит к устойчивым стационарным значениям численности. Более того, именно плотностно-зависимые факторы оказываются в этом случае ответственными за возникновение колебательных режимов динамики популяции и могут привести даже к хаотическому (псевдослучайному) изменению ее численности (Getz, 2003; Reluga, 2004; Lebreton, 2006), причем все это проявляется уже простейших одномерных детерминистических моделях.

В простейших моделях популяционной динамики рассматривают лишь изменения общей численности популяции в предположении, что различные ее поколения не перекрываются. Это положение справедливо для некоторых природных популяций (например, для отдельных видов насекомых, горбуши, кальмаров), однако такая ситуация является скорее исключением, чем правилом. Если же продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, то каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам (Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi, Kooijman, 1999). В этом случае численности каждой выделяемой возрастной группы естественно рассматривать в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы обычно определяется биологическими особенностями рассматриваемого вида.

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

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

При предположении, что все плотностное лимитирование осуществляется на стадии выживаемости младшего возрастного класса, уравнения динамики, связывающие численности выделенных возрастных групп в смежных поколениях имеют вид:

$$\begin{cases} X_{n+1} = aY_n \\ Y_{n+1} = X_n f(X_n) + cY_n, \end{cases}$$

где a — это репродуктивный потенциал старшего возрастного класса, c — его выживаемость, f(X) — функция, характеризующая уменьшение выживаемости с ростом численности.

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. Вместе с тем, сравнительный модельный анализ (Фрисман и др., 2010) показал, что падение выживаемости приплода с увеличением его численности является одним из самых эффективных механизмов регуляции размера популяции.

Ограничимся рассмотрением линейного вида функции лимитирования: f(X) = 1 - X/K, где K — максимально возможная численность младшего возрастного класса. В этом случае естественно перейти к относительным значениям численностей

$$x_n = X_n/K$$
,  $y_n = Y_n/K$ ,

и рассматривать уравнения динамики

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + cy_n \end{cases}$$
 (3.1)

В работе (Фрисман, Скалецкая, 1994) проведено детальное исследование динамики численности двухвозрастной популяции, описываемой моделью (3.1). Показано, как с ростом параметров репродуктивного потенциала (а) и выживаемости (с) происходит усложнение динамики численности: при небольших значениях этих параметров численность постоянна, потом появляются колебания — сначала регулярные, а далее — и хаотические. В свою очередь естественно предположить, что рост плодовитости особей и их выживаемости в природных популяциях происходит в процессе их эволюции под действием естественного отбора. Это означает, что в процессе естественной эволюции природной популяции с выраженной сезонностью жизненного цикла должен происходить закономерный переход от устойчивых режимов динамики численности к колебаниям и хаосу (псевдостохастическому поведению), т.е. переход от равновесных режимов динамики к неравновесным. Этот результат находится в явном противоречии с интуитивным представлением об увеличении стабильности популяции с ростом ее средней приспособленности.

Механизм закономерного эволюционного усложнения динамики структурированной популяции можно проиллюстрировать, рассмотрев эффект действия естественного отбора на примере простых модельных ситуаций, когда адаптивный признак a или c (или даже они оба) кодируется одним диаллельным локусом.

Исследование изменений в генетической структуре и поведении численности структурированной популяции, связанных с действием эволюционных факторов (в первую очередь, естественным отбором), на данный момент остается слабо проработанным. Рассмотрение даже достаточно простой модельной ситуации, когда популяцию составляют две возрастные группы и один или оба ее экологических параметров определяется генетически с учетом Менделевских законов наследования, позволяет заглянуть внутрь эволюционных процессов и выявить ряд неочевидных внутренних свойств, присущих эволюции

структурированной популяции, которые остаются неосвещенными в рамках сугубо экологического моделирования.

### § 3.1 Вывод уравнений динамики

Обозначения численностей сразу после процесса размножения (зачатия)

	генотипы			аллели				
	AA	Aa	aa	A	a			
	<i>п</i> -ый год (сезон)*							
Дети (годовики)	$X_{AA}(n)$	$X_{Aa}(n)$	$X_{aa}(n)$	$L_A(n)$	$L_a(n)$			
Размножающиеся	$Y_{AA}(n)$	$Y_{Aa}(n)$	$Y_{aa}(n)$	$M_A(n)$	$M_a(n)$			
Новые зиготы	$Z_{AA}(n)$	$Z_{Aa}(n)$	$Z_{aa}(n)$	$N_A(n)$	$N_a(n)$			
	(n + 1)-ый год (сезон)							
Дети (годовики)	$X_{AA}(n+1)$	$X_{Aa}(n+1)$	$X_{aa}(n+1)$	$L_A(n+1)$	$L_a(n+1)$			
Размножающиеся	$Y_{AA}(n+1)$	$Y_{Aa}(n+1)$	$Y_{aa}(n+1)$	$M_A(n+1)$	$M_a(n+1)$			
Новые зиготы	$Z_{AA}(n+1)$	$Z_{Aa}(n+1)$	$Z_{aa}(n+1)$	$N_A(n+1)$	$N_a(n+1)$			

<sup>\*</sup>Все относится к n-ому году (сезону размножения), а не к поколению, поскольку Z(n) это уже следующее поколение, а X(n), по-видимому, еще предыдущее.

$$L_A(n) = 2X_{AA}(n) + X_{Aa}(n), \quad L_a(n) = 2X_{aa}(n) + X_{Aa}(n),$$
 (3.2)

$$M_A(n) = 2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n), \quad M_a(n) = 2Y_{aa}(n) + Y_{Aa}(n),$$
 (3.3)

$$N_A(n) = 2Z_{AA}(n) + Z_{Aa}(n), \quad N_a(n) = 2Z_{aa}(n) + Z_{Aa}(n).$$
 (3.4)

$$X(n) = X_{AA}(n) + X_{Aa}(n) + X_{aa}(n), \quad L(n) = L_A(n) + L_a(n), \quad L(n) = 2X(n),$$
(3.5)

$$Y(n) = Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n) + Y_{aa}(n), \quad M(n) = M_A(n) + M_a(n), \quad M(n) = 2Y(n), \tag{3.6}$$

$$Z(n) = Z_{AA}(n) + Z_{Aa}(n) + Z_{aa}(n), \quad N(n) = N_A(n) + N_a(n), \quad N(n) = 2Z(n).$$
(3.7)

### 3.1.1 Описание процесса размножения

### А) Панмиксия гамет

1. Производство гамет с учетом их выживаемости

$$N_A(n) = 2g_{AA}Y_{AA}(n) + g_{Aa}Y_{Aa}(n), \quad N_a(n) = 2g_{aa}Y_{aa}(n) + g_{Aa}Y_{Aa}(n),$$

где  $g_{ij}$  — гаметопродукция, среднее число новых гамет (аллелей) на единицу старых, учтена выживаемость гамет, причем гетерозиготы производят оба типа гамет поровну ( $g_{Aa}=g_{aA}$ )

2. Соединение гамет (Панмиксия гамет):

$$Z_{AA}(n) = \frac{N_A^2(n)}{2N(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = \frac{N_A(n)N_a(n)}{N(n)}; \quad Z_{aa}(n) = \frac{N_a^2(n)}{2N(n)},$$

или

$$Z_{AA}(n) = \frac{(2g_{AA}Y_{AA}(n) + g_{Aa}Y_{Aa}(n))^{2}}{2N(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = \frac{(2g_{AA}Y_{AA}(n) + g_{Aa}Y_{Aa}(n))(2g_{aa}Y_{aa}(n) + g_{Aa}Y_{Aa}(n))}{N(n)},$$

Отсюда видно, что при произвольных  $g_{ij}$  не удается выразить  $Z_{AA}(n)$  и  $Z_{Aa}(n)$  через  $M_A(n)$  и  $M_a(n)$ .

Пусть все  $g_{ij}$  равны:  $g_{ij} = g$ , тогда

$$Z_{AA}(n) = g \frac{(2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n))^{2}}{2N(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = g \frac{(2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n))(2Y_{aa}(n) + Y_{Aa}(n))}{N(n)};$$

или

$$Z_{AA}(n) = \frac{g^2 M_A^2(n)}{2N(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = \frac{g^2 M_A(n) M_a(n)}{N(n)}; \quad Z_{aa}(n) = \frac{g^2 M_a^2(n)}{2N(n)}.$$

Суммируя и учитывая (6), получаем

$$Z(n) = \frac{g^2 M^2(n)}{2N(n)} = \frac{g^2 M^2(n)}{4Z(n)}; \quad 2Z(n) = N(n) = gM_A(n),$$

и окончательно

$$Z_{AA}(n) = \frac{gM_A^2(n)}{2M(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = \frac{gM_A(n)M_a(n)}{M(n)}; \quad Z_{aa}(n) = \frac{gM_a^2(n)}{2M(n)}.$$

#### Б) Панмиксия зигот

Образование пар и рождение (зачатие) потомства (Z – могут быть личинки или эмбрионы, в общем, новые зиготы). Учитывая законы Менделя, получаем

$$Z_{AA}(n) = \frac{2r_{AA/AA}(Y_{AA}(n))^{2}}{2Y(n)} + \frac{2r_{AA/AA}Y_{AA}(n)Y_{AA}(n)}{2Y(n)} + \frac{2r_{AA/AA}(Y_{AA}(n))^{2}}{8Y(n)};$$

$$Z_{Aa}(n) = \frac{2r_{AA/Aa}Y_{AA}(n)Y_{Aa}(n)}{2Y(n)} + \frac{2r_{AA/Aa}(Y_{Aa}(n))^{2}}{4Y(n)} + \frac{2r_{aA/Aa}Y_{aa}(n)Y_{Aa}(n)}{2Y(n)} + \frac{2r_{AA/Aa}Y_{AA}(n)Y_{aa}(n)}{Y(n)}.$$

Здесь  $r_{i/j}$  – коэффициент рождаемости, среднее число потомков на одного родителя, а  $2r_{i/j}$  – на пару, имеющую соответствующие генотипы. Очевидно, что при произвольных  $r_{i/j}$  не удается выразить  $Z_{AA}(n)$  и  $Z_{Aa}(n)$  через  $M_A(n)$  и  $M_a(n)$ .

Пусть все  $r_{i/j}$  равны:  $r_{i/j} = r$ , тогда нетрудно получить

$$Z_{AA}(n) = r \frac{(2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n))^{2}}{4Y(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = r \frac{(2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n))(2Y_{aa}(n) + Y_{Aa}(n))}{2Y(n)},$$

откуда, учитывая (2) и (5), окончательно имеем:

$$Z_{AA}(n) = \frac{rM_A^2(n)}{2M(n)}; \quad Z_{Aa}(n) = \frac{rM_A(n)M_a(n)}{M(n)}; \quad Z_{aa}(n) = \frac{rM_a^2(n)}{2M(n)}.$$

### 3.1.2 Описание процесса выживания

$$X_{ii}(n+1) = u_{ii} Z_{ii}(n)$$

$$Y_{ii}(n+1) = v_{ii} X_{ii}(n) + c_{ii} Y_{ij}(n),$$

где  $u_{ij}$ ,  $v_{ij}$  и  $c_{ij}$  - коэффициенты выживаемости (доли выживших за сезон) для ij – го генотипа зародышей, неполовозрелых и размножающихся особей, соответственно.

### 3.1.3 Вывод уравнений динамики частот аллелей и численностей возрастных классов

Обозначения: 
$$q_A(n) = \frac{L_A(n)}{L(n)}; \quad q_a(n) = \frac{L_a(n)}{L(n)}; \quad p_A(n) = \frac{M_A(n)}{M(n)}; \quad p_a(n) = \frac{M_a(n)}{M(n)}.$$

Имеем

$$q_{A}(n+1) = \frac{L_{A}(n+1)}{L(n+1)} = \frac{2X_{AA}(n+1) + X_{Aa}(n+1)}{L(n+1)} = \frac{2u_{AA}Z_{AA}(n) + u_{Aa}Z_{Aa}(n)}{L(n+1)} = \frac{2u_{AA}Z_{AA}(n) + u_{Aa}Z_{Aa}(n)}{L(n+1)} = \frac{2u_{AA}M_{A}^{2}(n) + ru_{Aa}M_{A}(n)M_{a}(n)}{L(n+1)M(n)} = \frac{M(n)}{L(n+1)} \cdot \frac{ru_{AA}M_{A}^{2}(n) + ru_{Aa}M_{A}(n)M_{a}(n)}{M^{2}(n)},$$

откуда

$$q_{A}(n+1) = \frac{M(n)}{L(n+1)} \cdot p_{A}(n) (ru_{AA}p_{A}(n) + ru_{Aa}p_{a}(n)).$$

Аналогично,

$$q_a(n+1) = \frac{M(n)}{L(n+1)} \cdot p_a(n) (ru_{aa}p_a(n) + ru_{Aa}p_A(n)),$$

поэтому

$$\frac{L(n+1)}{M(n)} = \frac{X(n+1)}{Y(n)} = ru_{AA}p_{A}^{2}(n) + 2ru_{Aa}p_{A}(n)p_{a}(n) + ru_{aa}p_{a}^{2}(n) = r\overline{u}(n),$$

следовательно

$$q_{A}(n+1) = \frac{p_{A}(n)(u_{AA}p_{A}(n) + u_{Aa}p_{a}(n))}{\overline{u}(n)},$$

$$X(n+1) = r\overline{u}(n)Y(n).$$
(3.8)

Далее

$$p_{A}(n+1) = \frac{M_{A}(n+1)}{M(n+1)} = \frac{2Y_{AA}(n+1) + Y_{Aa}(n+1)}{M(n+1)} = \frac{2V_{AA}X_{AA}(n) + 2C_{AA}Y_{AA}(n) + V_{Aa}X_{Aa}(n) + C_{Aa}Y_{Aa}(n)}{M(n+1)} \Rightarrow$$

$$p_{A}(n+1) = \frac{2v_{AA}X_{AA}(n) + v_{Aa}X_{Aa}(n) + 2c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)}{M(n+1)}.$$
(3.9)

Отсюда видно, что при произвольных  $v_{ij}$  и (или)  $c_{ij}$  не удается выразить  $p_i(n+1)$  через  $p_i(n)$  и  $q_i(n)$ .

1. Пусть все  $v_{ij}$  равны:  $v_{ij} = v$ , и все  $c_{ij}$  также равны между собой  $c_{ij} = c$ . Т.е. рассматриваем отбор по приспособленностям зародышей

$$p_{A}(n+1) = \frac{v(2X_{AA}(n) + X_{Aa}(n)) + c(2Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n))}{M(n+1)} = \frac{vL_{A}(n) + cM_{A}(n)}{M(n+1)},$$

или

$$p_A(n+1) = \frac{M(n)L(n)}{M(n+1)} \cdot \frac{vL_A(n) + cM_A(n)}{M(n)L(n)},$$

следовательно,

$$p_{A}(n+1) = \frac{M(n)}{M(n+1)} \cdot \left( vq_{A}(n) \cdot \frac{L(n)}{M(n)} + cp_{A}(n) \right) = \frac{M(n)}{M(n+1)} \cdot \left( vq_{A}(n) \cdot \frac{X(n)}{Y(n)} + cp_{A}(n) \right)$$

Аналогично,

$$p_a(n+1) = \frac{M(n)}{M(n+1)} \cdot \left( vq_a(n) \cdot \frac{L(n)}{M(n)} + cp_a(n) \right) = \frac{M(n)}{M(n+1)} \cdot \left( vq_a(n) \cdot \frac{X(n)}{Y(n)} + cp_a(n) \right) ,$$

поэтому

$$\frac{M(n+1)}{M(n)} = \frac{Y(n+1)}{Y(n)} = v \frac{X(n)}{Y(n)} + c = \frac{vX(n) + cY(n)}{Y(n)}.$$

Отсюда получаем уравнения динамики

$$p_{A}(n+1) = \frac{vq_{A}(n)X(n) + cp_{A}(n)Y(n)}{vX(n) + cY(n)},$$
  

$$Y(n+1) = vX(n) + cY(n).$$

Введем теперь плотностное регулирование роста численности. Будем считать, что выживаемость младшего возрастного класса линейно зависит от его численности.

$$v = v(X(n)) = 1 - \frac{X(n)}{K},$$

где K – максимально возможная численность популяции. Имеем

$$p_{A}(n+1) = \frac{q_{A}(n)X(n)\left(1 - \frac{X(n)}{K}\right) + cp_{A}(n)Y(n)}{X(n)\left(1 - \frac{X(n)}{K}\right) + cY(n)},$$
$$Y(n+1) = X(n)\left(1 - \frac{X(n)}{K}\right) + cY(n).$$

Перейдем к относительным (относительно K!) значениям численности

$$x(n) = \frac{X(n)}{K}, \quad y(n) = \frac{Y(n)}{K},$$

и получим окончательный вид уравнений динамики:

$$q_{A}(n+1) = \frac{p_{A}(n)(u_{AA}p_{A}(n) + u_{Aa}p_{a}(n))}{\overline{u}(n)}$$

$$p_{A}(n+1) = \frac{q_{A}(n)x(n)(1-x(n)) + cp_{A}(n)y(n)}{x(n)(1-x(n)) + cy(n)}$$

$$x(n+1) = r\overline{u}(n)y(n)$$

$$y(n+1) = x(1-x(n)) + cy(n)$$

Далее введем новые переменные  $w_{ij} = ru_{ij}$ , назвав их «приспособленности» и будем рассматривать систему

$$q_{A}(n+1) = \frac{p_{A}(n)(w_{AA}p_{A}(n) + w_{Aa}p_{a}(n))}{\overline{w}(n)}$$

$$p_{A}(n+1) = \frac{q_{A}(n)x(n)(1-x(n)) + cp_{A}(n)y(n)}{x(n)(1-x(n)) + cy(n)}$$

$$x(n+1) = \overline{w}(n)y(n)$$

$$y(n+1) = x(1-x(n)) + cy(n),$$
(3.10)

где  $\overline{w} = w_{AA} p_A^2(n) + 2w_{Aa} p_A(n) p_a(n) + w_{aa} p_a^2(n)$ .

2. Пусть все  $v_{ij}$  равны:  $v_{ij} = v$ , и все  $u_{ij}$  также равны между собой  $u_{ij} = u$ . Т.е. рассматриваем отбор по выживаемостям в репродуктивной группе на последующих годах жизни

Уравнения (3.8), характеризующие динамику численности и частоты аллелеля A в дорепродуктивной части популяции можно переписать в виде:

$$q_A(n+1) = p_A(n),$$
  
 $X(n+1) = ruY(n).$  (3.11)

Далее

$$\frac{M(n+1)}{M(n)} = \frac{Y(n+1)}{Y(n)} = v \frac{X(n)}{Y(n)} + \frac{c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) + c_{aa}Y_{aa}(n)}{Y(n)} = \frac{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)}{Y(n)},$$

где  $\overline{c}(n) = c_{AA}p_{AA}(n) + c_{Aa}p_{Aa}(n) + c_{aa}p_{aa}(n)$  - средняя выживаемость половозрелых особей *п*ого сезона размножения при переходе к следующему сезону,

 $p_{ij}(n) = Yij(n)/Y(n)$  - частота генотипа ij в репродуктивной группе n-ого сезона размножения,  $p_{AA}(n) + p_{Aa}(n) + p_{aa}(n) = 1$ .

Вернемся к уравнению (3.9):

$$\begin{split} p_{A}(n+1) &= \frac{2v_{AA}X_{AA}(n) + v_{Aa}X_{Aa}(n) + 2c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)}{M(n+1)} = \\ &= \frac{v(2X_{AA}(n) + X_{Aa}(n)) + 2c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)}{M(n+1)} = \frac{M(n)}{M(n+1)} \left( \frac{vL_{A}(n)L(n)}{L(n)M(n)} + \frac{2c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)}{2Y(n)} \right) \\ &= \frac{Y(n)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \left( \frac{vq_{A}(n)X(n)}{Y(n)} + \frac{c_{AA}p_{AA}(n) + \frac{1}{2}c_{Aa}p_{Aa}(n)}{1} \right) \\ &= \frac{vq_{A}(n)X(n) + Y(n)\left(c_{AA}p_{AA}(n) + \frac{1}{2}c_{Aa}p_{Aa}(n)\right)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \end{split}$$

Поскольку действие естественного отбора приводит к нарушению равновесия Харди-Вайнберга, определяющего соотношения частот аллелей и генотипов в репродуктивной части популяции, полученное уравнение динамики частоты аллеля A не полностью описывает динамику генетического состава этой части популяции, поэтому необходимо вывести уравнения для частот генотипов  $p_{ij}(n)$  или численностей генотипов репродуктивной группы  $Y_{ij}(n)$ .

$$Y_{AA}(n+1) = vX_{AA}(n) + c_{AA}Y_{AA}(n),$$

Выразим 
$$X_{AA}(n) = X(n)p_A^2(n-1) = X(n)q_A^2(n)$$
.

$$Y_{AA}(n+1) = vX(n)q_A^2(n) + c_{AA}Y_{AA}(n)$$

По аналогии получаем численности репродуктивных особей с другими генотипами:

$$Y_{Aa}(n+1) = 2vX(n)q_A(n)q_a(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)$$

$$Y_{aa}(n+1) = vX(n)q_a^2(n) + c_{aa}Y_{aa}(n)$$

В результате получаем 5 уравнений динамики

$$\begin{cases} X(n+1) = ruY(n) \\ q_{A}(n+1) = p_{A}(n) = \left(Y_{AA}(n) + \frac{1}{2}Y_{Aa}(n)\right) / Y(n) \\ Y_{AA}(n+1) = vX(n)q_{A}^{2}(n) + c_{AA}Y_{AA}(n) \\ Y_{Aa}(n+1) = 2vX(n)q_{A}(n)q_{a}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) \\ Y_{aa}(n+1) = vX(n)q_{a}^{2}(n) + c_{aa}Y_{aa}(n) \end{cases}$$
(3.12)

или в частотах

$$\begin{cases} X(n+1) = ruY(n) \\ Y(n+1) = vX(n) + \overline{c}(n)Y(n) \\ q_{A}(n+1) = p_{A}(n) = p_{AA}(n) + \frac{1}{2} p_{Aa}(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{vX(n)q_{A}(n)^{2} + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{2vX(n)q_{A}(n)q_{a}(n) + Y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \end{cases}$$
(3.13)

где  $Y(n) = Y_{AA}(n) + Y_{Aa}(n) + Y_{aa}(n)$  общая численность репродуктивной группы;  $q_a(n) = 1 - q_A(n)$ ;  $p_{aa}(n) = 1 - p_{AA}(n) - p_{Aa}(n)$ .

Можно описать динамику такой популяции системой из 4-х уравнений с запаздыванием:

$$\begin{cases}
X(n+1) = ruY(n) \\
Y_{AA}(n+1) = vX(n)p_A^2(n-1) + c_{AA}Y_{AA}(n) \\
Y_{Aa}(n+1) = 2vX(n)p_A(n-1)p_a(n-1) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) \\
Y_{aa}(n+1) = vX(n)p_a^2(n-1) + c_{aa}Y_{aa}(n)
\end{cases} (3.14)$$

ИЛИ

$$\begin{cases} X(n+1) = ruY(n) \\ Y(n+1) = vX(n) + \overline{c}(n)Y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{vX(n)p_{A}(n-1)^{2} + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{2vX(n)p_{A}(n-1)p_{A}(n-1) + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}(n)Y(n)} \end{cases}$$
(3.15)

вычисляя частоту аллеля A в родительской популяции по формуле:  $p_{A}\big(n-1\big) = \left(Y_{AA}(n-1) + \frac{1}{2}Y_{Aa}(n-1)\right)/Y(n-1) \qquad \text{или} \qquad p_{A}\big(n-1\big) = p_{AA}(n-1) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n-1)$ 

соответственно.

3. Пусть все vij равны: vij = v, a uij и сij различны. Т.е. рассматриваем один плейотропный локус с отбором по выживаемостям в репродуктивной группе на последующих годах жизни и по приспособленностям зародышей

Полученные в предыдущем пункте 5 уравнений динамики (3.12) оказываются уравнениями с запаздыванием:

$$\begin{cases} X(n+1) = r\overline{u}(n)Y(n) \\ q_{A}(n+1) = \frac{p_{A}(n)(u_{AA}p_{A}(n) + u_{Aa}p_{a}(n))}{\overline{u}(n)} \\ Y_{AA}(n+1) = vX_{AA}(n) + c_{AA}Y_{AA}(n) \\ Y_{Aa}(n+1) = vX_{Aa}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) \\ Y_{aa}(n+1) = vX_{aa}(n) + c_{aa}Y_{aa}(n) \end{cases}$$
(3.16)

Т.к. 
$$X_{AA}(n) = ru_{AA}p_A(n-1)^2Y(n-1)$$
 ,  $X_{Aa}(n) = 2ru_{Aa}p_A(n-1)p_a(n-1)Y(n-1)$  ,  $X_{aa}(n) = ru_{aa}p_a(n-1)^2Y(n-1)$ .

Поэтому перепишем систему (3.16) в виде 6 уравнений без запаздывания:

$$\begin{cases} X_{AA}(n+1) = ru_{AA}p_{A}(n)^{2}Y(n) \\ X_{Aa}(n+1) = 2ru_{Aa}p_{A}(n)p_{a}(n)Y(n) \\ X_{aa}(n+1) = ru_{aa}p_{a}(n)^{2}Y(n) \\ Y_{AA}(n+1) = vX_{AA}(n) + c_{AA}Y_{AA}(n) \\ Y_{Aa}(n+1) = vX_{Aa}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) \\ Y_{aa}(n+1) = vX_{aa}(n) + c_{aa}Y_{aa}(n) \end{cases}$$
(3.17)

Или в частотах

$$\begin{cases} X(n+1) = r\overline{u}Y(n) \\ q_{AA}(n+1) = u_{AA}p_{A}(n)^{2}/\overline{u} \\ q_{Aa}(n+1) = 2u_{Aa}p_{A}(n)p_{a}(n)/\overline{u} \\ Y(n+1) = vX(n) + \overline{c}Y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{vX(n)q_{AA}(n) + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}Y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{vX(n)q_{Aa}(n) + Y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{vX(n) + \overline{c}Y(n)} \end{cases}$$
(3.18)

Или

$$\begin{cases} X(n+1) = r\overline{u}Y(n) \\ q_{AA}(n+1) = u_{AA}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))^{2} / \overline{u} \\ q_{Aa}(n+1) = 2u_{Aa}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))(1 - p_{AA}(n) - \frac{1}{2}p_{Aa}(n)) / \overline{u} \\ Y(n+1) = vX(n) + \overline{c}Y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{vX(n)q_{AA}(n) + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}Y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{vX(n)q_{AA}(n) + Y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{vX(n) + \overline{c}Y(n)} \end{cases}$$
(3.19)

где  $\overline{c}(n)=c_{AA}p_{AA}(n)+c_{Aa}p_{Aa}(n)+c_{aa}p_{aa}(n)$  - средняя выживаемость половозрелых особей n-ого сезона размножения при переходе к следующему сезону,  $r\overline{u}(n)=ru_{AA}p_A^2(n)+2ru_{Aa}p_A(n)p_a(n)+ru_{aa}p_a^2(n)$  - средняя приспособленность зародышей,  $p_A=p_{AA}+\frac{1}{2}p_{Aa}$ ,  $p_a=1-p_{AA}-\frac{1}{2}p_{Aa}$ ,  $q_A=q_{AA}+\frac{1}{2}q_{Aa}$ ,  $q_a=1-q_{AA}-\frac{1}{2}q_{Aa}$ .

Введем теперь плотностное регулирование роста численности. Будем считать, что выживаемость младшего возрастного класса линейно зависит от его численности.

$$v = v(X(n)) = 1 - \frac{X(n)}{K},$$

где K — максимально возможная численность популяции. Перейдем к относительным (относительно K!) значениям численности

$$x(n) = \frac{X(n)}{K}, \quad y(n) = \frac{Y(n)}{K},$$

и введем новые переменные  $w_{ij} = ru_{ij}$ , назвав их «приспособленности»; будем рассматривать системы:

$$\begin{cases} x(n+1) = wy(n) \\ y(n+1) = (1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n) \\ q_A(n+1) = p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1-x(n))x(n)q_A(n)^2 + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{2(1-x(n))x(n)q_A(n)q_a(n) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n)} \end{cases}$$
(3.20)

для популяции с одним адаптивным признаком — выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни  $(c_{ij})$ ,

$$\begin{cases} x(n+1) = \overline{w}y(n) \\ q_{AA}(n+1) = w_{AA}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))^{2} / \overline{w} \\ q_{Aa}(n+1) = 2w_{Aa}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))(1 - p_{AA}(n) - \frac{1}{2}p_{Aa}(n)) / \overline{w} \\ y(n+1) = (1 - x(n))x(n) + \overline{c}y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{AA}(n) + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \overline{c}Y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{Aa}(n) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \overline{c}Y(n)} \end{cases}$$
(3.21)

для популяции с плейотропным геном, кодирующим два адаптивных признака: выживаемость зигот  $(w_{ij})$  и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни  $(c_{ij})$ .

### § 3.2 Эволюция двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям зародышей

Проиллюстрируем механизм закономерного эволюционного усложнения динамики численности структурированной популяции, рассмотрев действие естественного отбора на примере одной из самых простых модельных ситуаций. Рассмотрим адаптивный признак, кодирующийся одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a. Сделаем ряд предположений, касающихся процесса размножения и выживания. Пусть в рассматриваемой популяции имеет место панмиксия гамет (с равной гаметопродукцией всех генотипов) или панмиксия зигот. Естественный отбор действует на стадии зигот, причем на стадии выживания от оплодотворенных яйцеклеток до младшего возрастного класса. Поставим каждому генотипу (AA, Aa или aa) в соответствие коэффициент  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$ , или  $w_{aa}$ , характеризующий пополнение

соответствующего генотипа в младшем возрастном классе, и будем называть его приспособленностью зародышей данного генотипа. Выжившие в результате естественного отбора зародыши к следующему (n+1) сезону размножения составят младший возрастной класс  $(x_{n+1})$  неполовозрелых особей. Выживаемость неполовозрелых особей (до половозрелости) является линейной убывающей функцией их численности и не зависит от генотипов. Выживаемость старшего возрастного класса  $(y_n)$  или половозрелых особей постоянна и также не зависит от их генотипов. В этом случае динамику популяции можно описать системой уравнений (3.10), полученной в предыдущем параграфе:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_{n} y_{n} \\ y_{n+1} = x_{n} (1 - x_{n}) + c y_{n} \\ q_{n+1} = \frac{p_{n} (w_{AA} p_{n} + w_{Aa} (1 - p_{n}))}{\overline{w}_{n}} \\ p_{n+1} = \frac{x_{n} (1 - x_{n}) q_{n} + c y_{n} p_{n}}{x_{n} (1 - x_{n}) + c y_{n}} \end{cases}$$
(3.22)

где  $p_n$  - частота аллеля A в старшем возрастном классе;  $q_n$  - частота аллеля A в младшем возрастном классе;  $\overline{w}_n = w_{AA} p_n^2 + 2 w_{Aa} p_n (1-p_n) + w_{aa} (1-p_n)^2$  - репродуктивный потенциал старшего возрастного класса (или средняя приспособленность зародышей).

# 3.2.1 Стационарные точки модели; характер их устойчивости

Кроме тривиальной (x = 0, y = 0), модель (3.22) имеет две мономорфные стационарные точки:

1. 
$$\overline{q} = 0$$
,  $\overline{p} = 0$ ,  $\overline{x} = \frac{w_{aa} + c - 1}{w_{aa}}$ ,  $\overline{y} = \frac{w_{aa} + c - 1}{w_{aa}^2}$  (существует при  $w_{aa} > 1 - c$ ),

2. 
$$\overline{q} = 1, \overline{p} = 1, \overline{x} = \frac{w_{AA} + c - 1}{w_{AA}}, \overline{y} = \frac{w_{AA} + c - 1}{w_{AA}^2}$$
 (существует при  $w_{AA} > 1 - c$ )

и одну полиморфную:

$$\overline{q} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}, \overline{p} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}},$$

$$\overline{x} = 1 + \frac{(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})(c - 1)}{w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa}},$$

$$\overline{y} = \frac{(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})}{w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa}} \frac{(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})^2(c - 1)}{(w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa})^2}$$

которая существует, если выполнено два следующих условия:

$$\{w_{Aa} > \max(w_{AA}, w_{aa}) \text{ или } w_{Aa} < \min(w_{AA}, w_{aa})\} \text{ и } c > 1 + \frac{w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}.$$

Собственные числа  $(\lambda_i)$  для каждой стационарной точки модели (3.10) определяются из следующего уравнения:

$$V = \begin{vmatrix} X'_{x} - \lambda & X'_{y} & X'_{q} & X'_{p} \\ Y'_{x} & Y'_{y} - \lambda & Y'_{q} & Y'_{p} \\ Q'_{x} & Q'_{y} & Q'_{q} - \lambda & Q'_{p} \\ P'_{x} & P'_{y} & P'_{q} & P'_{p} - \lambda \end{vmatrix} = 0, \text{ ГДе} \begin{cases} X = ay \\ Y = x(1-x) + cy \\ Q = \frac{p(w_{AA}p + w_{Aa}(1-p))}{a} \\ P = \frac{x(1-x)q + cyp}{x(1-x) + cy} \end{cases}$$
(3.23)

Далее учитывая, что стационарная точка является устойчивой, если все ее собственные числа по модулю меньше единицы:  $|\lambda_i| < 1$ , i=1,...,4; определяются условия устойчивости стационарных точек модели (3.22).

В таблицах 3.1, 3.2 приведены собственные числа и условия устойчивости мономорфных стационарных точек.

Полученные условия существования и устойчивости стационарных точек модели (3.22) позволяют в общих чертах охарактеризовать ее динамическое поведение в зависимости от значений популяционных параметров: c,  $w_{aa}$ ,  $w_{Aa}$ ,  $w_{AA}$ .

Далее, чтобы не загромождать описание динамического поведения модели (3.22), будем рассматривать ситуацию, когда  $w_{aa} < w_{AA}$ , поскольку симметричная ей ситуация  $w_{aa} > w_{AA}$  полностью аналогична рассматриваемой и ее изучение не добавляет качественно новых результатов.

### 3.2.2 Динамика популяции

I.  $w_{aa}, w_{AA} < 1-c$  - здесь мономорфных равновесий не существует. В том случае если приспособленность гетерозиготы больше приспособленностей гомозигот (  $w_{Aa} > w_{aa}, w_{AA}$  ) настолько, что выполняется соотношение  $c > 1 + \frac{w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}$  - существует нетривиальная полиморфное равновесие, и популяция его достигает; т.е. популяция выживает, и она оказывается генетически полиморфной. Если же приспособленность гетерозиготы не больше приспособленностей обоих гомозигот, либо больше, но не на столько, чтобы выполнялось

Таблица 3.1. Собственные числа мономорфных стационарных точек

$$\lambda_{1} = \frac{c}{2} + \frac{\sqrt{c^{2} - 4w_{aa} - 8c + 8}}{2}$$

$$\lambda_{2} = \frac{c}{2} - \frac{\sqrt{c^{2} - 4w_{aa} - 8c + 8}}{2}$$

$$\lambda_{3} = \frac{w_{aa}c + \sqrt{w_{aa}^{2}c^{2} + 4w_{aa}w_{Aa} - 4w_{aa}w_{Aa}c}}{2w_{aa}}$$

$$\lambda_{4} = \frac{w_{aa}c - \sqrt{w_{aa}^{2}c^{2} + 4w_{aa}w_{Aa} - 4w_{aa}w_{Aa}c}}{2w_{aa}}$$

$$\lambda_{1} = \frac{c}{2} + \frac{\sqrt{c^{2} - 4w_{AA} - 8c + 8}}{2}$$

$$\lambda_{2} = \frac{c}{2} - \frac{\sqrt{c^{2} - 4w_{AA} - 8c + 8}}{2}$$

$$\lambda_{3} = \frac{w_{AA}c + \sqrt{w_{AA}^{2}c^{2} + 4w_{AA}w_{Aa} - 4w_{AA}w_{Aa}c}}{2w_{AA}}$$

$$\lambda_{4} = \frac{w_{AA}c - \sqrt{w_{AA}^{2}c^{2} + 4w_{AA}w_{Aa} - 4w_{AA}w_{Aa}c}}{2w_{AA}}$$

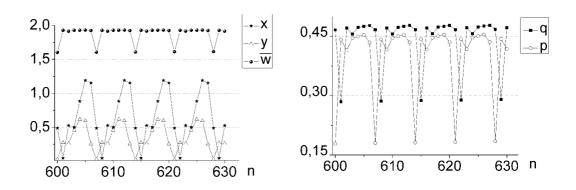
Таблица 3.2. Условия устойчивости мономорфных стационарных точек

	$1 - c < w_{aa} < 3 - 2c$
$\overline{q}=0$ , $\overline{p}=0$	
	$W_{aa} > W_{Aa}$
	$1-c < w_{AA} < 3-2c$
$\overline{q}=1$ , $\overline{p}=1$	
	$W_{AA} > W_{Aa}$

приведенное выше условие, то в системе (3.22) существует единственное равновесие, тривиальное, и такая популяция вымирает.

II.  $w_{aa} < 1-c < w_{AA} < 3-2c$  - здесь существует мономорфное равновесие (  $\overline{q}=1$  ,  $\overline{p}=1$  ); при  $w_{Aa} < w_{AA}$  оно устойчиво, популяция достигает его и теряет свое генетическое разнообразие. Если же  $w_{Aa} > w_{AA}$  , то мономорфное равновесие неустойчиво, а система (3.22) имеет еще полиморфное равновесие; при небольших значениях приспособленности гетерозиготы  $w_{Aa}$  это равновесие устойчиво, а при больших значениях  $w_{Aa}$  около него возникают колебания (возможны флуктуации как численности, так и генетического состава (рисунок 3.1) - в обоих случаях популяция оказывается полиморфной. Если в начальном состоянии частота аллеля А очень маленькая, то «притягивает» мономорфное равновесие (  $\overline{q}=0$  ,  $\overline{p}=0$  ) и популяция вымирает.

III.  $1-c < w_{aa} < 3-2c < w_{AA}$  - здесь существуют оба мономорфных равновесия:  $(\overline{q}=1,\overline{p}=1)$  и (  $\overline{q}=0$ ,  $\overline{p}=0$ ); если  $w_{Aa} < w_{AA}$ , то в зависимости от начальных условий либо численность популяции флюктуирует около равновесия  $(\overline{q}=1,\overline{p}=1)$ , и происходит вытеснение аллеля a, либо достигается другое мономорфное равновесие  $(\overline{q}=0,\overline{p}=0)$ ; т.е. популяция теряет свое генетическое разнообразие; область притяжения стационарной точки  $(\overline{q}=1,\overline{p}=1)$  здесь больше, чем у  $(\overline{q}=0,\overline{p}=0)$ . Если же  $w_{Aa}>w_{AA}$ , то система (3.22) имеет еще полиморфное равновесие, около него возникают колебания (возможны флуктуации как численности, так и генетического состава), популяция оказывается генетически полиморфной.



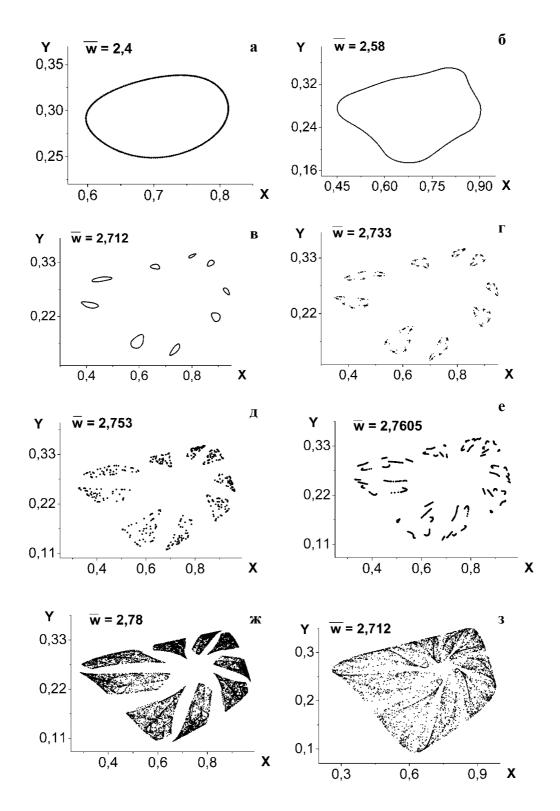
**Рисунок 3.1.** Колебания численности возрастных групп и генетического состава. Слева: динамика численностей возрастных групп (x, y) и средней приспособленности зародышей  $\overline{w}$  в череде поколений. Справа: динамика частоты аллеля A в череде поколений для младшего (q) и старшего (p) возрастного класса. Популяционные параметры: c = 0.8,  $w_{AA} = 1.1$ ,  $w_{Aa} = 2.8$ ,  $w_{aa} = 1.05$ ,  $x_0 = 0.2$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_0 = 0.002$ ,  $p_0 = 0.001$ .

IV.  $3-2c < w_{aa}, w_{AA}$  - здесь тоже существуют оба мономорфных равновесия:  $(\overline{q}=1, \overline{p}=1)$  и (  $\overline{q}=0$  ,  $\overline{p}=0$  ); если  $w_{Aa} < w_{AA}$  , то в зависимости от начальных условий либо численность

популяции флюктуирует около равновесия ( $\overline{q}=1$ ,  $\overline{p}=1$ ), и происходит вытеснение аллеля a, либо численность популяции флюктуирует около другого мономорфного равновесия ( $\overline{q}=0$ ,  $\overline{p}=0$ ); т.е. популяция теряет свое генетическое разнообразие; если же  $w_{Aa}>w_{AA}$ , то система (3.22) имеет еще полиморфное равновесие, около него возникают колебания (возможны флюктуации как численности, так и генетического состава), популяция оказывается генетически полиморфной.

Приведем пример того, как появление аллелей, обладающих большей приспособленностью (в результате мутаций, например) может привести к росту средней приспособленности зародышей  $\overline{w}$  с последующим усложнением и хаотизацией динамики численности возрастных классов.

Зафиксируем значение выживаемости старшего возрастного класса c=0.326, и приспособленность генотипа AA  $W_{AA} = 0.5$ . Пусть приспособленность другой гомозиготы aa $w_{aa}=1$ , а приспособленность гетерозиготы определяется средним арифметическим значений  $w_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle A}}$  и  $w_{{\scriptscriptstyle a}{\scriptscriptstyle a}}$ . При таких значениях параметров аллель A будет вытеснен и популяция окажется мономорфной (аа), установится стационарное значение относительной численности старшего возрастного класса y = 0.326 и младшего – x = 0.326. Заметим, что в этом случае, поскольку в популяция мономорфна, приспособленность приспособленностью гомозиготы aa:  $\overline{w} = w_{aa}$ . Пусть в результате мутаций появился более приспособленный аллель A ( $w_{AA} = 1,1$ ), в этом случае произойдет вытеснение из популяции уже аллеля а, и установится стационарное значение относительной численности старшего возрастного класса y = 0.341 и младшего – x = 0.358. Дальнейшее увеличение параметра  $w_{AA}$ приводит к росту средней приспособленности зародышей (здесь уже в равновесии  $\overline{w} = w_{AA}$ ) и сначала к простому увеличению численностей возрастных групп; затем при переходе  $w_{{\scriptscriptstyle AA}}$  через значение 2,348 генетически мономорфное равновесие ( $\bar{q}=1,\bar{p}=1$ ) теряет устойчивость, при этом по-прежнему происходит вытеснение наименее приспособленного аллеля а, но стационарные значения численности возрастных групп уже не достигаются, а около них возникают колебания этих показателей; сначала амплитуда колебаний очень небольшая, но с ростом  $w_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle A}}$  она увеличивается. При  $w_{{\scriptscriptstyle A}{\scriptscriptstyle A}}$  = 2,4 в фазовом пространстве XY уже хорошо видна инвариантная кривая, напоминающая окружность (рисунок 3.2a). Дальнейшее увеличение  $W_{\scriptscriptstyle AA}$ приводит к искривлению окружности (рисунок 3.26,  $W_{44} = 2,58$ ); затем ( $W_{44} = 2,64$ ) появляется



**Рисунок 3.2** Изменение фазового портрета системы (3.22) с ростом средней приспособленности зародышей ( $\overline{w}$ ) при фиксированной выживаемости старшего возрастного класса c = 0.326.

цикл длины 9, далее около каждой точки цикла образуются окружности (рисунок 3.2в,  $w_{AA} = 2,712$ : девять окружностей), затем каждая окружность распадается еще на 9 частей (рисунок 3.2г). Дальнейшее увеличение параметра приводит к образованию девяти структур, по форме напоминающих пирамиды (рисунки 3.2д, 3.2е, 3.2ж), затем они расплываются и

образуют «растягивающее отображение», более или менее плотно заполняющее фазовое пространство (рисунок 3.23,  $w_{44} = 2,795$ ).

## 3.2.3 Результаты исследования

Проведено аналитическое и численное исследование эволюционной модели плотностнозависимого отбора в двухвозрастной популяции. Найдены генетически мономорфные и полиморфная стационарные точки, определены условия их существования. Для генетически мономорфных стационарных точек найдены условия их устойчивости. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы проведено численное исследование модели в различных параметрических областях. Проведена классификация областей различного динамического поведения численности и генетического состава популяции.

Проведенное исследование показало, что генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, во многом определяется взаимным расположением приспособленностей гетерозиготы и В гомозигот. свою очередь приспособленности присутствующих в популяции генотипов определяют величину приспособленности зародышей  $\overline{w}$  , и уже эта величина ( $\overline{w}$ ) в паре с коэффициентом смертности старшего возрастного класса (с) определяет характер динамики численности возрастных групп популяции. Рост средней приспособленности зародышей  $\overline{w}$  приводит к дестабилизации сначала численности, а затем (если популяция полиморфна) и генетического состава возрастных групп популяции. Стоит отметить, что в аналогичной модели однолокусного F-отбора в одновозрастной популяции не наблюдалось устойчивых колебаний ее генетического состава ни при каких значениях популяционных параметров; и, следовательно, именно введение в модель F-отбора возрастной структуры позволило наблюдать нестабильной динамику генетического состава возрастных групп популяции.

# 3.2.4 Применение модели эволюции двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям на ранней стадии жизненного цикла к популяциям песца (Alopex lagopus, Canidae, Carnivora)

Продолжим моделирование эволюции генетической структуры различных популяций песцов (начатое в главе 1, п. 1.1.3) с помощью модели двухвозрастной популяции.

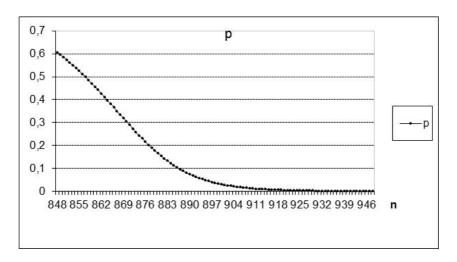
Жизненный цикл песца больше соответствует модели двухвозрастной популяции (3.1), т.к. продолжительность жизни половозрелых особей составляет несколько лет, а детеныши, как правило, вступают в процесс размножения на втором году жизни (и лишь очень редко на первом).

Используя данные (Axenovich et al., 2007) при изучении условий существования полиморфизма по признаку различной величины размера помета у песцов, можно предполагать различную выживаемость генотипов на ранней стадии жизненного цикла в естественных условиях (модель 3.22). Так

- для прибрежных песцов, в условиях постоянного ограничения пищевых ресурсов, репродуктивный потенциал (являющийся произведением рождаемости и выживаемости детенышей на первом году жизни) генотипа aa максимален:  $w_{aa} > w_{AA}, w_{AA} = w_{Aa}$ ;
- в условиях искусственного разведения, когда пищи достаточно, количество детенышей, выживших на первом году жизни, стремится к количеству рожденных, т.е. здесь уже наиболее плодовитые генотипы (AA и Aa) имеют и наибольший репродуктивный потенциал:  $w_{aa} < w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ ;
- в популяциях континентальных песцов голодные годы, когда верно условие {  $w_{aa}>w_{AA}$ ,  $w_{AA}=w_{Aa}$  }, периодически сменяются годами с обильной пищей и тогда преимущество по репродуктивным параметрам меняет знак { $w_{aa}< w_{AA}$ ,  $w_{AA}=w_{Aa}$  }.

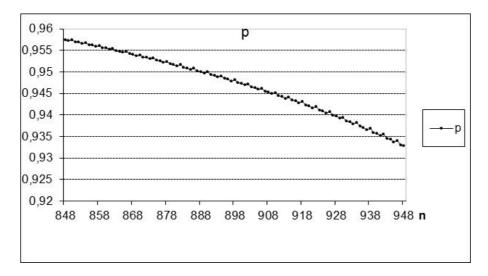
Рассмотрим, какие перспективы обещает такое соотношение репродуктивных потенциалов разнообразию по размеру пометов в различных популяциях песцов. Будем считать, что аллель *а*, дающий в гомозиготном состоянии небольшой размер помета с хорошей выживаемостью, мутантным, а, следовательно, его частота в начальный момент времени в естественных популяциях будет небольшой.

1. При  $\{w_{aa}>w_{AA}, w_{AA}=w_{Aa}\}$  отбор направлен в сторону вытеснения аллеля A. Популяция становится мономорфной (рис. 3.3), а насколько быстро это происходит - зависит от соотношения параметров  $w_{ij}$ , c и началной частоты аллеля A. Т.е. небольшие размеры пометов в популяциях прибрежных песцов выглядят вполне закономерно.



**Рисунок 3.3** Установление мономорфизма *aa* (параметры модели:  $w_{AA} = w_{Aa} = 1.1$ ,  $w_{aa} = 1.5$ ,  $q_0 = 0.99$ ).

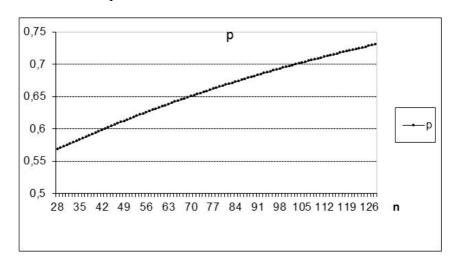
2. Моделируя динамику континентальных популяций, учтем циклы кормовой базы, поэтому каждые 4 года (с такой частотой наблюдаются всплески пищи) будем приписывать больший репродуктивный успех плодовитым генотипам: AA и Aa. На рисунке 3.4 видно, что снижение частоты аллеля A происходит крайне медленно, т.е. полиморфизм будет поддерживаться в течение длительного периода времени.



**Рисунок 3.4** Полиморфизм (параметры модели:  $w_{aa} = 1.5$ ,  $q_0 = 0.99$ ;  $w_{AA} = w_{Aa} = 1.1$  – в обычные годы,  $w_{AA} = w_{Aa} = 1.6$  каждый 4-й год).

3. Далее рассмотрим популяции песца в условиях искусственного разведения; начальная частота аллея A может сильно варьировать, в зависимости от того, из каких популяций — прибрежных или континентальных были набраны производители во время формирования фермерских хозяйств. Поскольку достаток пищи распределяет параметры  $w_{ij}$  следующим образом:  $\{w_{aa} < w_{AA}, w_{AA} = w_{Aa}\}$ , отбор идет в сторону вытеснения наименее плодовитого генотипа aa, что отличается от естественных ситуаций, рассмотренных ранее. Пример динамики генетического состава популяции приведен на рисунке 3.5. В выборке (Ахепоvich et al., 2007) частота рецессивного аллеля a, контролирующего малый размер помета, составляет 0.27, т.е. для нашей модели p=1-0.27=0.73. Даже при небольшом преимуществе в рождаемости генотипов AA, Aa и начальной частоте p=0.5 за 120 поколений модельная

популяция достигает расчетного значения p=0.73. Поскольку процессу вытеснения аллеля a способствует и искусственный отбор в хозяйствах в пользу производителей с большей плодовитостью; по-видимому, разрушение полиморфизма в популяциях фермерских песцов происходит еще быстрее.



**Рисунок 3.5** Вытеснение аллеля a (параметры модели:  $w_{AA} = w_{Aa} = 1.6$ ,  $w_{aa} = 1.5$ ,  $q_0 = 0.5$ ).

В результате применения модели двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям на ранней стадии жизненного цикла к популяциям песцов удается объяснить сложившиеся на данный момент ситуации с генетическим разнообразием по рассматриваемому признаку. Для более детального описания перспектив развития рассматриваемых популяций необходимы дополнительные данные о жизненных циклах песцов, об особенностях изъятия, а также количественные характеристики генетического полиморфизма континентальных популяций.

# § 3.3 Эволюция двухвозрастной популяции с отбором по выживаемости половозрелых особей на последующих годах жизни

Рассмотрим ситуацию, когда другой коэффициент (c), описывающий выживаемость особей репродуктивной группы, определяется генетически. Как и в предыдущем случае, предположим, что адаптивный параметр (c) кодируется одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a; в популяции наблюдается панмиксия гамет (c равной гаметопродукцией для всех генотипов). Но естественный отбор действует на половозрелых особей, а именно дифференцирует выживаемость особей репродуктивного возраста при переходе к следующему сезону размножения. Поставим в соответствие каждому генотипу (AA, Aa и aa) по коэффициенту  $c_{AA}$ ,  $c_{Aa}$  и  $c_{aa}$ , характеризующему выживаемость половозрелых особей соответствующего генотипа при переходе к следующему сезону размножения, и будем называть эти коэффициенты приспособленностью соответствующего генотипа (или выживаемостью этого генотипа репродуктивной группы). Этих предположений достаточно, чтобы получить следующую систему уравнений, связывающих численности возрастных классов и генетический состав популяции в последовательных поколениях (подробный вывод модели в § 3.1):

$$\begin{cases} x(n+1) = wy(n) \\ y(n+1) = (1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n) \\ q(n+1) = p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1-x(n))x(n)q(n)^2 + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{2(1-x(n))x(n)q(n)(1-q(n)) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1-x(n))x(n) + \overline{c}(n)y(n)} \end{cases}$$
(3.24)

где q — это частота аллеля A в младшей возрастной группе,  $p_{AA}$  и  $p_{Aa}$  - частоты генотипов AA и Aa в репродуктивной части популяции,  $\overline{c}$  - средняя выживаемость репродуктивной группы при переходе к следующим сезонам размножения:  $\overline{c}(n) = (c_{AA} - c_{aa})p_{AA}(n) + (c_{Aa} - c_{aa})p_{Aa}(n) + c_{aa}$ ).

Заметим, что введение естественного отбора на более поздней стадии жизненного цикла приводит к усложнению модели, т.е. к добавлению еще одного уравнения (относительно модели (3.22)). Поскольку естественный отбор нарушает равновесие Харди-Вайнберга в репродуктивной части популяции, полное описание эволюции генетической структуры популяции в одних только частотах аллелей становится невозможным и возникает необходимость вводить уравнения, описывающие динамику уже генотипических частот в старшей возрастной группе.

Аналогично предыдущей модели модель (3.24) в общем случае имеет одну генетически полиморфную и две мономорфные стационарные точки, а их устойчивость определяется набором популяционных параметров  $c_{ij}$  и w.

Мономорфные равновесия:

1. 
$$\{p_{AA} = 0, p_{Aa} = 0, q_A = 0\}, \begin{cases} x = (w + c_{aa} - 1)/w \\ y = (w + c_{aa} - 1)/w^2 \end{cases}$$

2.  $\{p_{AA} = 1, p_{Aa} = 0, q_A = 1\}, \begin{cases} x = (w + c_{AA} - 1)/w \\ y = (w + c_{AA} - 1)/w^2 \end{cases}$ 

(3.25)

Полиморфное:

$$\begin{cases} x = (w + \overline{c} - 1)/w \\ y = (w + \overline{c} - 1)/w^{2} \\ q_{A} = p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa} \end{cases}$$

$$\begin{cases} p_{AA} = \frac{(c_{Aa} - c_{aa})^{2}(1 - c_{Aa})(1 - c_{AA})}{(c_{aa}(1 + c_{Aa} - 2c_{AA}) - c_{Aa}(2 - c_{AA}) + c_{AA})(c_{aa} - c_{Aa}(2 - c_{Aa}) + c_{AA} - c_{aa}c_{AA})} \\ p_{Aa} = \frac{2(1 - c_{aa})(c_{Aa} - c_{aa})(c_{Aa} - c_{AA})(1 - c_{AA})}{(c_{aa}(1 + c_{Aa} - 2c_{AA}) - c_{Aa}(2 - c_{AA}) + c_{AA})(c_{aa} - c_{Aa}(2 - c_{Aa}) + c_{AA} - c_{aa}c_{AA})} \end{cases}$$

$$(3.26)$$

Значение средней выживаемости особей репродуктивного возраста при переходе к следующему сезону размножения в полиморфном равновесии определяется так:

$$\overline{c} = \frac{c_{aa}c_{AA} - 2c_{aa}c_{Aa}c_{AA} + c_{Aa}^{2}(c_{aa} + c_{AA} - 1)}{c_{aa} + c_{AA} - 2c_{Aa} + c_{Aa}^{2} - c_{aa}c_{AA}}$$

Исследуем на устойчивость стационарные точки системы (3.24). Якобиан преобразования выглядит следующим образом:

$$\begin{vmatrix}
0 & w & 0 & 0 & 0 \\
1-2x & \overline{c} & 0 & y(c_{AA}-c_{aa}) & y(c_{Aa}-c_{aa}) \\
0 & 0 & 0 & 1 & 1/2 \\
\frac{(q_A^2-p_{AA})(1-2x)}{y} & \frac{p_{AA}(c_{AA}-\overline{c})}{y} & 2wq_A(1-x) & j_{44} & p_{AA}(c_{aa}-c_{AA}) \\
j_{51} & \frac{p_{Aa}(c_{Aa}-\overline{c})}{y} & 2w(1-2q_A)(1-x) & p_{Aa}(c_{aa}-c_{AA}) & j_{55}
\end{vmatrix}$$

$$j_{44} = c_{AA}(1 - p_{Aa}) + c_{Aa}p_{Aa}$$

$$j_{51} = \frac{2(1 - 2x)(q_A(1 - q_A) - p_{Aa})}{y}$$

$$j_{55} = c_{Aa}(1 - p_{Aa}) + c_{aa}p_{Aa}$$

Для мономорфного равновесия 
$$\{p_{AA}=0,p_{Aa}=0,q_{A}=0\}$$
 , 
$$\begin{cases} x=(w+c_{aa}-1)/w \\ y=(w+c_{aa}-1)/w^2 \end{cases}$$
 из (3.27)

получим:

$$\begin{vmatrix} 0 & w & 0 & 0 & 0 \\ \frac{2-2c_{aa}-w}{w} & c_{aa} & 0 & \frac{w+c_{aa}-1}{w^2}(c_{AA}-c_{aa}) & \frac{w+c_{aa}-1}{w^2}(c_{Aa}-c_{aa}) \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1/2 \\ 0 & 0 & 0 & c_{AA} & 0 \\ 0 & 0 & 2-2c_{aa} & 0 & c_{Aa} \end{vmatrix}$$

И собственные значения:

$$\begin{split} \lambda_1 &= \frac{1}{2} \bigg( c_{Aa} - \sqrt{4 - 4c_{aa} + c_{Aa}^2} \bigg), \lambda_2 = \frac{1}{2} \bigg( c_{Aa} + \sqrt{4 - 4c_{aa} + c_{Aa}^2} \bigg), \lambda_3 = c_{AA}, \\ \lambda_4 &= \frac{1}{2} \bigg( c_{aa} - \sqrt{8 - 8c_{aa} + c_{aa}^2 - 4w} \bigg), \lambda_5 = \frac{1}{2} \bigg( c_{aa} + \sqrt{8 - 8c_{aa} + c_{aa}^2 - 4w} \bigg) \end{split}$$

Рассмотрим выполнение условия  $\left|\lambda_i\right|<1$  :

$$0 < \lambda_3 < 1$$

 $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  всегда вещественные,  $\lambda_2 > 0$ 

$$\lambda_2 < 1$$
 если  $c_{aa} > c_{Aa}$ 

 $\lambda_1$  не может быть больше единицы, найдем условия, при которых  $\lambda_1 > -1$  .

 $4c_{Aa} > -4c_{aa}$  т.е.  $\left| \lambda_1 \right| < 1$  при любых допустимых значениях параметров.

Перейдем к рассмотрению собственных значений  $\lambda_4$  ,  $\lambda_5$  которые могут быть как действительными, так и комплексными.

$$\{\lambda_4,\lambda_5\}\in\Re$$
 при  $8-8c_{aa}+{c_{aa}}^2-4w>0$  или  $w<2(1-c_{aa})+{c_{aa}}^2/2$ 

$$\lambda_5 > 0$$
,  $\lambda_5 < 1$  если  $w > 1 - c_{aa}$ 

$$\lambda_4 < 1$$
,  $\lambda_4 > -1$  если  $w > 1 - 3c_{aa}$ 

$$\{\lambda_4,\lambda_5\} 
ot\in \mathfrak{R}$$
 при  $8-8c_{aa}+{c_{aa}}^2-4w<0$  или  $w>2(1-c_{aa})+{c_{aa}}^2/2$ 

$$|\lambda_4| = |\lambda_5| = \frac{1}{4} (c_{aa}^2 - (8 - 8c_{aa} + c_{aa}^2 - 4w)) = w - 2(1 - c_{aa})$$

$$|\lambda_4|, |\lambda_5| < 1$$
 если  $w < 3 - 2c_{aa}$ 

Таким образом, условия устойчивости мономорфной стационарной точки выглядят следующим образом:

$$c_{aa} > c_{Aa} \text{ M } 1 - c_{aa} < w < 3 - 2c_{aa}$$
 (3.28)

Аналогично, для другого моноформного равновесия  $\{p_{AA}=1,p_{Aa}=0,q_{A}=1\}$  получим условия устойчивости:

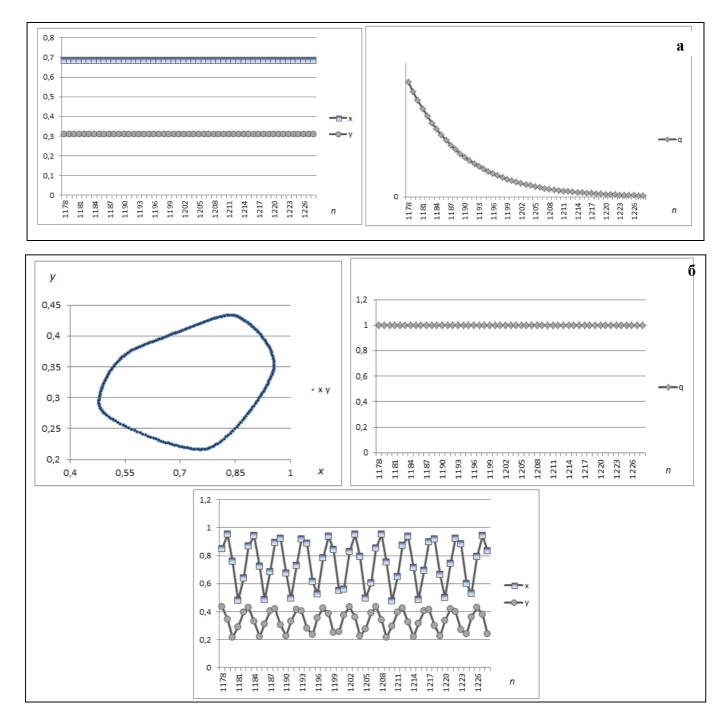
$$c_{AA} > c_{AA} \text{ if } 1 - c_{AA} < w < 3 - 2c_{AA}$$
 (3.29)

# 3.3.1 Динамика модели

Проведенное исследование устойчивости стационарных точек модели (3.24) позволяет заключить, что генетический состав популяции определяется взаимным расположением выживаемостей половозрелых особей  $c_{ij}$ , а динамический режим величиной репродуктивного потенциала w вместе с коэффициентом ( $\overline{c}$ ).

Так при пониженной приспособленности гетерозигот  $c_{Aa} < \min\{c_{AA},c_{aa}\}$  генетический состав популяции достигает одного из мономорфных равновесий  $\{p_{AA}=0,p_{Aa}=0,q_{A}=0\}$  или  $\{p_{AA}=1,p_{Aa}=0,q_{A}=1\}$  в зависимости от начальных условий и величины преимущества по выживаемости одной гомозиготы относительно другой. Динамика же численностей возрастных групп определяется величиной репродуктивного потенциала w. Если выполнено условие  $1-c_{ii} < w < 3-2c_{ii}$  (где  $c_{ii}$  - это выживаемость половозрелых особей генотипа закрепившегося в популяции), то численности возрастных групп стабилизируются на равновесном уровне; при недостаточной величине рождаемости ( $w < 1-c_{ii}$ ) популяция вымирает, а при высоком  $w > 3-2c_{ii}$  - наблюдаются незатухающие колебания численностей возрастных групп. Причем в отдельных случаях начальные условия могут влиять на динамику численности популяции: так

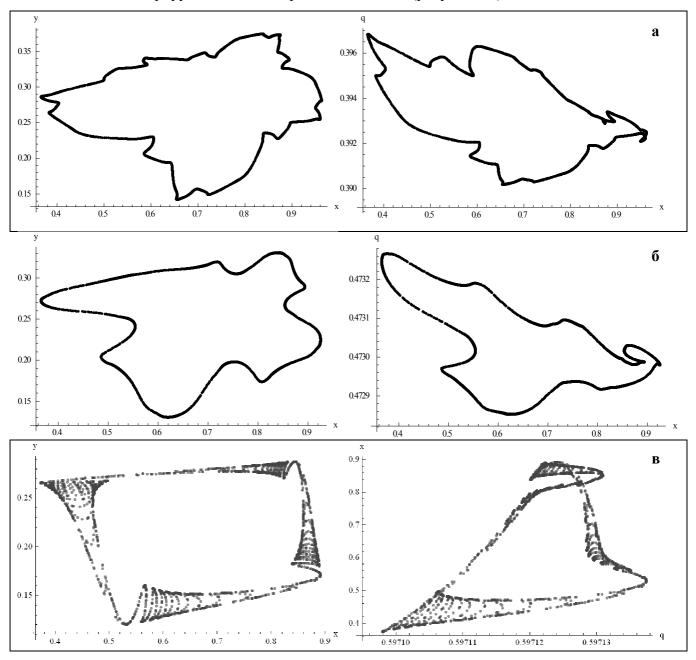
при закреплении одного аллеля происходит стабилизация динамики численности (рисунок 3.6a), а при закреплении другого могут наблюдаться незатухающие колебания (рисунок 3.6б).



**Рисунок 3.6** Стабильная динамика численности популяции при закреплении аллеля a (**a**) и незатухающие колебания численностей возрастных групп при закреплении другого аллеля A (**6**). Параметры модели  $c_{aa} = 0.3$ ;  $c_{AA} = 0.5$ ;  $c_{Aa} = 0.15$ ; w = 2.2;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_0 = 0.25$ ;  $p_{AA0} = 0.1$ ; (**a**)  $p_{Aa0} = 0.15$ ; (**б**)  $p_{Aa0} = 0.25$ ;

Повышенная приспособленность гетерозигот  $c_{Aa} > \max\{c_{AA}, c_{aa}\}$  позволяет популяции оставаться полиморфной, при этом уже возможны как колебания численности, так и генетического состава. Здесь также можно обнаружить знакомые по работе (Фрисман,

Скалецкая, 1994) аттракторы: «кленовый лист» (рисунок 3.7а), «голубь» (рисунок 3.7б), «свиток» (рисунок 3.7в) и др. Узнаваемые в фазовой плоскости *ху* фигуры в других фазовых плоскостях демонстрируют свои «альтернативные лица» (рисунок 3.7).



**Рисунок 3.7** Фазовые портреты системы (2.24) в плоскости xy (слева) и xq (справа). Параметры модели: (а)  $c_{aa} = 0.3$ ;  $c_{AA} = 0.1$ ;  $c_{Aa} = 0.5$ ; w = 2.57;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_0 = 0.1$ ;  $p_{AA0} = 0.1$ ;  $p_{Aa0} = 0.8$  – «кленовый лист»; (б)  $c_{aa} = 0.2$ ;  $c_{AA} = 0.18$ ;  $c_{Aa} = 0.34$ ; w = 2.798;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_0 = 0.995$ ;  $p_{AA0} = 0.99$ ;  $p_{Aa0} = 0.003$  – «голубь»; (в)  $c_{aa} = 0.12$ ;  $c_{AA} = 0.13$ ;  $c_{Aa} = 0.15$ ; w = 3.10;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_0 = 0.995$ ;  $p_{AA0} = 0.99$ ;  $p_{Aa0} = 0.003$  – «свиток».

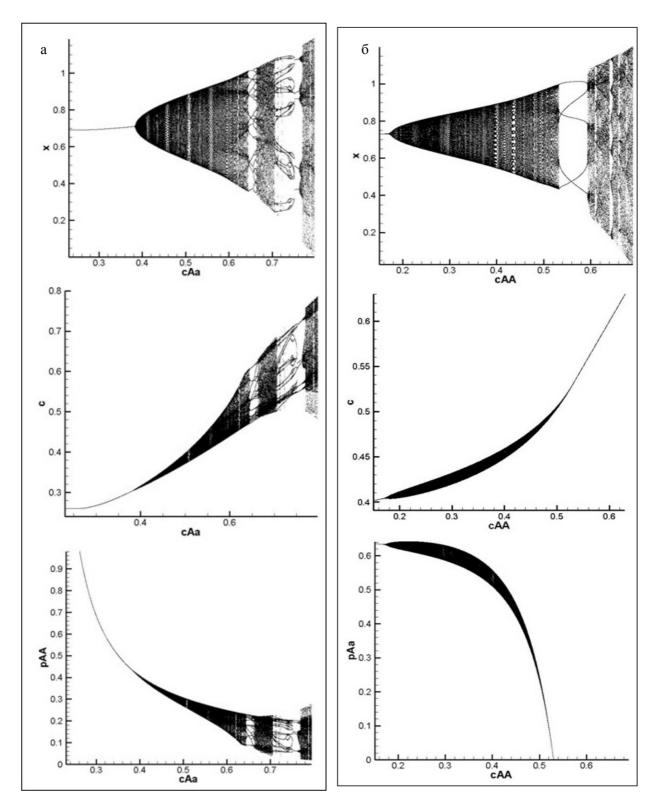
Генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, в большей степени зависит от соотношения выживаемостей гетерозиготы ( $c_{Aa}$ ) и гомозигот ( $c_{AA}$ ,  $c_{aa}$ ). Также выживаемости генотипов, присутствующих в популяции,

определяют среднюю выживаемость репродуктивной группы  $\overline{c}$ , а эта величина вместе с репродуктивным потенциалом (w) определяет тип режима динамики численности популяции. Можно ожидать, что как и в предыдущем случае (модель 3.22), при достаточной величине репродуктивного потенциала (w) рост средней выживаемости репродуктивной группы ( $\overline{c}$ ) приведет к возникновению колебаний численности и (если популяция полиморфна) генетического состава популяции. Вопрос о том, как именно происходит увеличение  $\overline{c}$ , не является тривиальным. Поэтому рассмотрим процесс эволюционного роста средней выживаемости репродуктивной части популяции  $\overline{c}$  более детально с помощью рассматриваемой модели (3.24), например, за счет возникновения более приспособленных аллелей (в результате мутаций).

Начнем с рассмотрения ситуации, когда гетерозигота (Aa) становится все более и более приспособленной, т.е. параметр  $c_{Aa}$  увеличивается (рисунок 3.8a). Сначала выживаемость гетерозигот в репродуктивной группе ниже выживаемостей гомозигот ( $c_{Aa} < c_{aa} < c_{AA}$ ), и популяция достигает генетически мономорфного равновесия ( $p_{AA} = 1$ ), ее численность стабильна. Увеличение параметра  $c_{Aa}$  (до тех пор, пока сохраняется неравенство  $c_{Aa} < c_{aa}$ ) не приводит ни к каким изменениям, т.к. мономорфное равновесие остается устойчивым и средняя выживаемость репродуктивной группы ( $\overline{c} = c_{AA}$ ) не меняется. Дальнейший рост  $c_{Aa}$  (такой, что  $c_{Aa} > c_{AA} > c_{aa}$ ) делает популяцию полиморфной и уже теперь начинается монотонный рост  $\overline{c}$ . Большие значения параметра  $c_{Aa}$  приводят к установлению флуктуаций численности, генетического состава популяции, а также средней выживаемости репродуктивной группы  $\overline{c}$ . Хотя в среднем величина  $\overline{c}$  растет, но этот рост сопровождается колебаниями сложной формы с нарастающей амплитудой.

Следующий пример отличается от предыдущего тем, что теперь более и более приспособленной становится гомозигота (AA), т.е. наблюдается рост параметра  $c_{AA}$  (рисунок 3.8б). Пусть сначала гетерозигота более приспособлена, чем гомозиготы ( $c_{Aa} > c_{aa} > c_{AA}$ ), тогда популяция будет полиморфной и ее динамика стабильна. Рост  $c_{AA}$  сначала просто увеличивает среднюю выживаемость репродуктивной группы (т.к. является функцией от выживаемостей всех имеющихся генотипов:  $\overline{c} = F(c_{AA}, c_{Aa}, c_{aa})$ ), а также закономерно изменяет равновесные значения численности и генетического соства. Дальнейший рост  $c_{AA}$  сохраняет популяцию полиморфной, но дестабилизирует динамику: заметны колебания численности, генетического состава и средней выживаемости репродуктивной группы  $\overline{c}$ . Когда растущий параметр  $c_{AA}$  приближается к  $c_{Aa}$  амплитуда колебаний генетического состава и средней выживаемости  $\overline{c}$  резко уменьшается. Далее (при  $c_{AA} > c_{Aa} > c_{aa}$ ) в популяции остаются лишь колебания

численности при устойчивом генетическом мономорфизме (AA). Продолжение роста  $c_{AA}$  сопровождается уже монотонным ростом  $\overline{c}$  .



**Рисунок 3.8** Распределение численности младшего возрастного класса (x), средней выживаемости  $(\overline{c})$  и частоты генотипа  $(AA - (\mathbf{a}) \text{ и } Aa - (\mathbf{б}))$  репродуктивной группы в предельных траекториях системы (3.24) с изменением бифуркационного параметра  $c_{Aa}$  (**a**) и  $c_{AA}$  (**б**). При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_0 = 0.1$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.1$  и параметрах: (**a**) - w = 2.4,  $c_{AA} = 0.26$ ,  $c_{aa} = 0.05$ ; (**б**) - w = 2.22,  $c_{Aa} = 0.53$ ,  $c_{aa} = 0.2$ .

Рассматриваемая модель демонстрирует как минимум два различных эволюционных сценария изменения динамики популяции, обусловленных ростом выживаемости генотипов. Так рост средней выживаемости репродуктивной группы  $\sigma$  дестабилизирует динамику численности популяции, при этом генетический состав может флуктуировать или наоборот стабилизироваться.

### 3.3.2 Результаты исследования

В работе рассматривается эволюция двухвозрастной популяции, при этом большее внимание уделяется моделированию механизмов наследования адаптивных популяционных характеристик. Разработана модель динамики генетической структуры и численности для популяции с отбором по выживаемостям в репродуктивной группе. Эта модель вместе с аналогом, где моделируется отбор по приспособленностям зародышей, позволяет глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции. Проведенное исследование в целом подтверждает результаты предыдущих исследований, которые изучали только динамику численности двухвозрастной популяции. Действительно, увеличение репродуктивного потенциала w и выживаемости c сопровождается усложнением динамики численности популяции. Однако эволюционный рост самих этих параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями. Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамики генетической структуры двухвозрастной популяции. При этом увеличение средней выживаемости репродуктивной группы может как дестабилизировать, так и привести к стабилизации динамики генетического состава популяции.

## § 3.4 Эволюция двухвозрастной популяции с плейотропным геном

Свойство одного генного локуса определять несколько фенотипических признаков, называется плейотропией (Plate, 1910; Stearns, 2010). Задолго до того, как в генетическом словаре появился термин «плейотропия», был известен ряд признаков, которые считались наследуемыми вместе. Еще в классической работе Грегора Менделя (Mendel, 1866) упоминается признак цветного горошка номер три, который характеризуется коричневой оболочкой семян, фиолетовыми цветками и осевыми пятнами. Одним из наиболее известных примеров плейотропии является альбинизм — врожденное заболевание, характеризующееся полным или частичным отсутствием пигмента в коже, волосах и глазах из-за отсутствия или блокады тирозиназы, медьсодержащего фермента, участвующего в синтезе меланина.

Генетически это нарушение обусловлено рецессивным мутантным аллелем одного генного локуса; причем локализация мутации определяет форму альбинизма (Tietz, 1963). Альбинизм встречается у ряда позвоночных и беспозвоночных животных, а также у человека. Другой известный пример плейотропии представляют собой глухие кошки с белым цветом шерсти и голубыми глазами; здесь проявляется действие плейотропного гена, мутация которого приводит не только к нарушению миграции меланобластов (предшественников клеток, вырабатывающих пигмент меланин) от нервной трубки, где они образуются, к шерсти и глазам (что обуславливает примечательную внешность таких кошек), но и к другим повреждениям производных нервной трубки, приводящим к глухоте (Бородин «Этюды о мутантах»). В качестве примера можно упомянуть и недавно обнаруженный у лабораторных домашних мышей ген «мини-мышца», основной эффект которого проявляется в 50%-м уменьшении мышечной массы задних конечностей (фенотипическое проявление, благодаря которому этот ген и был обнаружен (Garland et al., 2002)); кроме того он влияет на поведение особей, морфологию скелета, относительные размеры внутренних органов и метаболизм; и наследуется как менделевский рецессивный (Hannon et al., 2008).

Механизм действия плейотропии связан с тем, что продукты многих генов зачастую используются в нескольких переплетающихся друг с другом процессах роста и развития организма. Особенно характерна плейотропия для генов, кодирующих сигнальные белки (Пасеков, 2010).

Предположение о том, что существуют плейотропные гены, оказывающие неодинаковые - вплоть до антагонистических - эффекты на выживание особей в разные периоды их развития (например, позитивное влияние на размножение в молодом возрасте, но негативное воздействие на организм в позднем возрасте) легло в основу эволюционной теории старения, предложенной Вильямсом (Williams, 1957). Например, можно предположить существование гена, который увеличивает фиксацию кальция в костях, что имеет положительный эффект в молодом возрасте, т.к. уменьшается риск переломов костей; но на более поздних стадиях жизненного цикла возникают негативные последствия из-за повышенного риска остеопороза, связанного с чрезмерной кальцификацией. Или мутации, вызывающие перепроизводство половых гормонов, увеличивающие половое влечение, либидо, а, следовательно, и репродуктивный успех, значительно повышают вероятность рака органов репродуктивной системы на более поздних стадиях жизни. Современные исследования подтверждают существование таких генов, например, замена аденина на гуанин в интроне 12 12/15-lipoxygenase (Alox15-ген) уменьшает риск низкой минеральной плотности костной ткани в шейке бедра в пременопаузе, но повышенный этот риск у женщин в постменопаузе (Cheung et al., 2008); установлена связь

длины САG-повторов гена AR с увеличением плодовитости в фертильном возрасте и частотой развития рака репродуктивных органов (Preston-Martin et al., 1993; Giovannucci et al., 1997; Rebbeck et al., 1999; Dowsing et al., 1999; Modugno, 2004; Giwercman et al., 2004; Chatterjee et al., 2009). Обнаружен и ряд других генов, демонстрирующих антагонистически-плейотропные свойства (например, Rodier et al., 2007; Carter, Nguyen, 2011).

Неоднозначно влияние плейотропных генов на эволюцию популяций (Stearns, 2010). Считается, что антагонистическая плейотропия зачастую ограничивает скорость адаптации, в то время как синергетическая позволяет популяции ускорить развитие новых фенотипических признаков, которые делают ее более приспособленной к меняющимся условиям окружающей среды (Knight et al., 2006; Reusch, Wood, 2007). Детальное исследование эволюционных последствий действия отбора по плейотропному локусу в популяции с возрастной структурой даже на простом модельном примере способно дополнить существующие представления о роли плейотропных генов и спектре их влияния на эволюцию популяций.

Исследуем динамику эволюционной модели двухвозрастной популяции с одним плейотропным локусом, описываемую системой уравнений (3.21), полученной в § 3.1:

$$\begin{cases} x(n+1) = \overline{w}y(n) \\ q_{AA}(n+1) = w_{AA}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))^{2} / \overline{w} \\ q_{Aa}(n+1) = 2w_{Aa}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))(1 - p_{AA}(n) - \frac{1}{2}p_{Aa}(n)) / \overline{w} \\ y(n+1) = (1 - x(n))x(n) + \overline{c}y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{AA}(n) + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \overline{c}y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{Aa}(n) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \overline{c}y(n)} \end{cases}$$
(3.30)

где  $\overline{c}(n)=c_{AA}p_{AA}(n)+c_{Aa}p_{Aa}(n)+c_{aa}p_{aa}(n)$  - средняя выживаемость половозрелых особей nого сезона размножения при переходе к следующему сезону,  $\overline{w}(n)=w_{AA}p_A^2(n)+2w_{Aa}p_A(n)p_a(n)+w_{aa}p_a^2(n)$  - средняя приспособленность зародышей,  $p_A=p_{AA}+\frac{1}{2}p_{Aa},\;p_a=1-p_{AA}-\frac{1}{2}p_{Aa},\;q_A=q_{AA}+\frac{1}{2}q_{Aa},\;q_a=1-q_{AA}-\frac{1}{2}q_{Aa}\,.$ 

Для отыскания стационарных точек модели (3.30) будем решать следующую систему уравнений:

$$\begin{cases}
 x = \overline{w}y \\
 y = (1 - x)x + \overline{c}y \\
 q_{Aa} = 2w_{Aa}(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})(1 - p_{AA} - \frac{1}{2}p_{Aa})/\overline{w} \\
 q_{AA} = w_{AA}(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})^2/\overline{w} \\
 p_{AA} = \frac{(1 - x)xq_{AA} + yc_{AA}p_{AA}}{y} \\
 p_{Aa} = \frac{(1 - x)xq_{Aa} + yc_{Aa}p_{Aa}}{y}
\end{cases}$$
(3.31)

Начнем с решения системы двух уравнений, определяющих стационарные численности возрастных групп:

$$\begin{cases} x = \overline{w}y \\ y = (1 - \overline{w}y)\overline{w}y + \overline{c}y \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} x = 0 & \text{if } x = (\overline{w} + \overline{c} - 1)/\overline{w} \\ y = (\overline{w} + \overline{c} - 1)/\overline{w}^2 \end{cases}, \text{ T.K. } \begin{cases} x = \overline{w}y \\ 1 = \overline{w}(1 - \overline{w}y) + \overline{c} \end{cases}$$

$$\overline{c}(n) = c_{AA}p_{AA} + c_{Aa}p_{Aa} + c_{aa}p_{aa}$$

$$\overline{w}(n) = w_{AA}p_A^2(n) + 2w_{Aa}p_A(n)p_a(n) + w_{aa}p_a^2(n)$$
, где  $p_A(n) = p_{AA}(n) + p_{Aa}(n)/2$  и  $p_a(n) = 1 - p_{AA}(n) - p_{Aa}(n)/2$ .

Модель (3.30) имеет два мономорфных равновесия:

1. 
$$\{p_{AA} = 0, p_{Aa} = 0, q_{AA} = 0, q_{Aa} = 0\}, \begin{cases} x = (w_{aa} + c_{aa} - 1)/w_{aa} \\ y = (w_{aa} + c_{aa} - 1)/w_{aa} \end{cases}$$
  
2.  $\{p_{AA} = 1, p_{Aa} = 0, q_{AA} = 1, q_{Aa} = 0\}, \begin{cases} x = (w_{AA} + c_{AA} - 1)/w_{AA} \\ y = (w_{AA} + c_{AA} - 1)/w_{AA} \end{cases}$  (3.32)

Для отыскания полиморфных равновесий необходимо решить следующую систему из двух уравнений третьей степени относительно переменных  $p_{AA}$  и  $p_{Aa}$ :

$$\begin{cases}
\overline{w}p_{AA}(1-c_{AA}) = w_{AA}(1-\overline{c})(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})^2, \\
\overline{w}p_{Aa}(1-c_{Aa}) = 2w_{Aa}(1-\overline{c})(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})(1-p_{AA} - \frac{1}{2}p_{Aa}),
\end{cases} (3.33)$$

далее можно найти оставшиеся четыре переменные, подставив найденные значения генотипических частот в половозрелой части популяции:

$$\begin{cases} x = (\overline{w} + \overline{c} - 1) / \overline{w} \\ y = (\overline{w} + \overline{c} - 1) / \overline{w}^2 \\ q_{Aa} = 2w_{Aa} (p_{AA} + \frac{1}{2} p_{Aa}) (1 - p_{AA} - \frac{1}{2} p_{Aa}) / \overline{w} \\ q_{AA} = w_{AA} (p_{AA} + \frac{1}{2} p_{Aa})^2 / \overline{w} \end{cases}$$

Исследуем на устойчивость найденные мономорфные стационарные точки. Для этого составим характеристическое уравнение в равновесии:

$$\begin{vmatrix} -\lambda & \overline{w} & 0 & 0 & y \cdot \overline{w}_{p_{AA}}' & y \cdot \overline{w}_{p_{Aa}}' \\ 1-2x & \overline{c}-\lambda & 0 & 0 & y \cdot \overline{c}_{p_{AA}}' & y \cdot \overline{c}_{p_{Aa}}' \\ 0 & 0 & -\lambda & 0 & (Q_{AA})' p_{AA} & (Q_{AA})' p_{Aa} \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda & (Q_{Aa})' p_{AA} & (Q_{Aa})' p_{Aa} \\ (P_{AA})'_x & (P_{AA})'_y & \frac{(1-x)x}{y} & 0 & c_{AA}-\lambda & 0 \\ (P_{Aa})'_x & (P_{Aa})'_y & 0 & \frac{(1-x)x}{y} & 0 & c_{Aa}-\lambda \end{vmatrix} = 0$$
При стационарных значениях  $\{p_{AA}=0, p_{Aa}=0, q_{AA}=0, q_{Aa}=0\}$  ,  $\begin{cases} x=(w_{aa}+c_{aa}-1)/w_{aa} \\ y=(w_{aa}+c_{aa}-1)/w_{aa} \end{cases}$ 

уравнение (3.34) примет вид:

$$\begin{vmatrix} -\lambda & w_{aa} & 0 & 0 & y \cdot \overline{w}'_{p_{AA}} & y \cdot \overline{w}'_{p_{Aa}} \\ 1 - 2x & c_{aa} - \lambda & 0 & 0 & y \cdot \overline{c}'_{p_{AA}} & y \cdot \overline{c}'_{p_{Aa}} \\ 0 & 0 & -\lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda & 2w_{Aa} / w_{aa} & w_{Aa} / w_{aa} \\ 0 & 0 & 1 - c_{aa} & 0 & c_{AA} - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 - c_{aa} & 0 & c_{Aa} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$y \cdot \overline{w}'_{p_{AA}} = 2(w_{Aa} - w_{aa})(w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa}^{2}; \ y \cdot \overline{w}'_{p_{Aa}} = (w_{Aa} - w_{aa})(w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa}^{2};$$

$$y \cdot \overline{c}'_{p_{AA}} = (c_{AA} - c_{aa})(w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa}^{2}; \ y \cdot \overline{c}'_{p_{Aa}} = (c_{Aa} - c_{aa})(w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa}^{2};$$

$$(Q_{AA})'_{p_{AA}} = 0; (Q_{AA})'_{p_{Aa}} = 0; (Q_{Aa})'_{p_{AA}} = 2w_{Aa} / w_{aa}; (Q_{Aa})'_{p_{Aa}} = w_{Aa} / w_{aa}.$$

$$(3.35)$$

97

Из (2.35) получим собственные значения:

$$\lambda_{1} = 0, \lambda_{2} = c_{AA},$$

$$\lambda_{3,4} = \frac{1}{2} \left( c_{aa} \pm \sqrt{8 - 8c_{aa} + c_{aa}^{2} - 4w_{aa}} \right),$$

$$\lambda_{5,6} = \frac{1}{2} \left( c_{Aa} \pm \sqrt{c_{Aa}^{2} + (1 - c_{aa}) \frac{4w_{Aa}}{w_{aa}}} \right).$$
(3.36)

Найдем условия на параметры модели, при которых рассматриваемая мономорфная стационарная точка устойчива, т.е.  $|\lambda_i| < 1$ .

Из (3.36) очевидно, что  $|\lambda_1| < 1$  и  $|\lambda_2| < 1$ .

Рассмотрим, какие значения может принимать пара собственных чисел  $\lambda_3$  и  $\lambda_4$  в зависимости от значений параметров.

Подкоренное выражение  $8-8c_{aa}+{c_{aa}}^2-4w_{aa}\geq 0$ , если  $2-2c_{aa}+\frac{{c_{aa}}^2}{4}\geq w_{aa}$ . В этом случае  $\lambda_3$  и  $\lambda_4$  принимают действительные значения и не превосходят единицы по модулю при выполнении условий:

$$c_{aa} + \sqrt{8 - 8c_{aa} + c_{aa}^2 - 4w_{aa}} < 2 \Rightarrow w_{aa} > 1 - c_{aa}$$

$$c_{aa} - \sqrt{8 - 8c_{aa} + c_{aa}^2 - 4w_{aa}} > -2 \Rightarrow w_{aa} > 1 - 3c_{aa}$$

T.e.  $w_{aa} > 1 - c_{aa}$ .

При больших значения приспособленности зародышей генотипа aa:  $w_{aa} > 2 - 2c_{aa} + \frac{{c_{aa}}^2}{4}$  значения  $\lambda_{3,4}$  станут комплексными и условие  $\left|\lambda_{3,4}\right| < 1$  выглядит так:

$$-8 + 8c_{aa} - c_{aa}^{2} + 4w_{aa} + c_{aa}^{2} < 4 \Rightarrow w_{aa} < 3 - 2c_{aa}$$

Итак,  $\left| \lambda_{3,4} \right| < 1$  если  $1 - c_{aa} < w_{aa} < 3 - 2c_{aa}$  .

Рассмотрим следующую пару собственных чисел  $\lambda_5$  и  $\lambda_6$ : подкоренное выражение здесь всегда неотрицательное:  $c_{Aa}^{\ 2} + (1-c_{aa})\frac{4w_{Aa}}{w_{aa}^{\ 3}} > 0$  , т.е. эта пара собственных чисел всегда действительная.

$$c_{Aa} + \sqrt{c_{Aa}^2 + (1 - c_{aa}) \frac{4w_{Aa}}{w_{aa}}} < 2 \Rightarrow w_{Aa} \frac{1 - c_{aa}}{1 - c_{Aa}} < w_{aa}$$

$$c_{Aa} - \sqrt{c_{Aa}^2 + (1 - c_{aa}) \frac{4w_{Aa}}{w_{aa}}} > -2 \Rightarrow w_{aa} > w_{Aa} \frac{(1 - c_{aa})}{c_{Aa} + 1},$$

Итак, 
$$\left|\lambda_{5,6}\right| < 1$$
 если  $\frac{w_{Aa}}{1-c_{Aa}} < \frac{w_{aa}}{1-c_{aa}}$ .

Мономорфная стационарная точка  $\{p_{AA}=0, p_{Aa}=0, q_{AA}=0, q_{Aa}=0\}$ 

 $\begin{cases} x = (w_{aa} + c_{aa} - 1)/w_{aa} \\ y = (w_{aa} + c_{aa} - 1)/w_{aa} \end{cases}$  устойчива, если выполнены следующие условия:

$$1 - c_{aa} < w_{aa} < 3 - 2c_{aa}, \tag{3.37}$$

$$\frac{w_{Aa}}{1 - c_{Aa}} < \frac{w_{aa}}{1 - c_{aa}}. (3.38)$$

Аналогично можно получить условия устойчивости другой мономорфной стационарной

точки 
$$\{p_{AA}=1,p_{Aa}=0,q_{AA}=1,q_{Aa}=0\}$$
 ,  $\begin{cases} x=(w_{AA}+c_{AA}-1)/w_{AA} \\ y=(w_{AA}+c_{AA}-1)/w_{AA} \end{cases}$  :

$$1 - c_{AA} < w_{AA} < 3 - 2c_{AA}, \tag{3.39}$$

$$\frac{w_{Aa}}{1 - c_{Aa}} < \frac{w_{AA}}{1 - c_{AA}}.\tag{3.40}$$

# 3.4.1 Динамика модели.

Проведенное исследование устойчивости стационарных точек модели (3.30) позволяет заключить, что генетический состав популяции определяется взаимным расположением выживаемостей как половозрелых, так и неполовозрелых особей  $c_{ij}$  и  $w_{ij}$ , а динамический режим величиной репродуктивного потенциала  $\overline{w}$  вместе с коэффициентом ( $\overline{c}$ ).

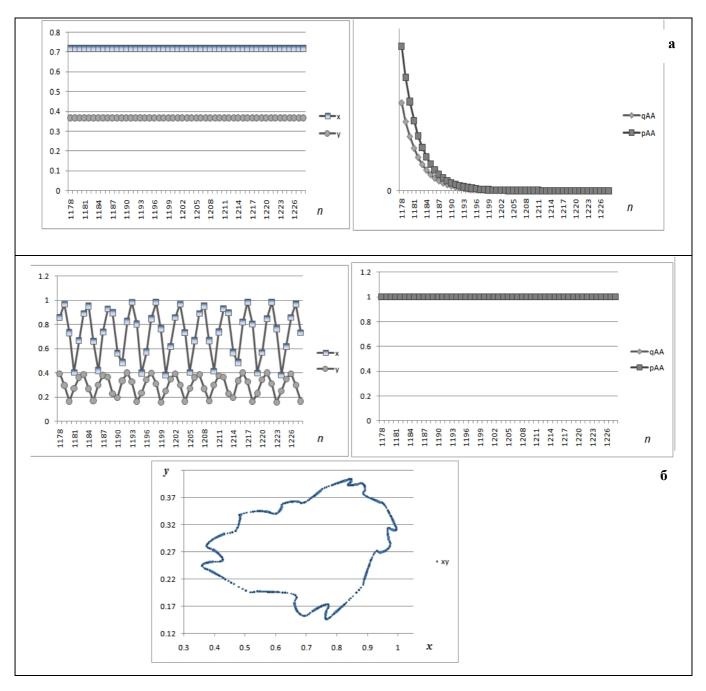
Как и в моделях, рассмотренных ранее, при пониженной приспособленности гетерозигот генетический состав популяции достигает одного из мономорфных равновесий  $\{p_{AA}=0,p_{Aa}=0,q_{AA}=0,q_{Aa}=0\}$  или  $\{p_{AA}=1,p_{Aa}=0,q_{AA}=1,q_{Aa}=0\}$  в зависимости от начальных условий и величины преимущества по выживаемости одной гомозиготы относительно другой. Поскольку в этом случае каждый генотип характеризуется двумя коэффициентами (выживаемостью на ранней стадии жизни  $w_{ij}$  и на последующих  $c_{ij}$ ), то кроме

очевидного преимущества гомозигот по приспособленности (когда  $w_{Aa} < \min\{w_{AA}, w_{aa}\}$  и  $c_{Aa} < \min\{c_{AA}, c_{aa}\}$ ), существует еще и другое условие  $\frac{w_{Aa}}{1-c_{Aa}} < \frac{w_{ii}}{1-c_{ii}}$ ; т.е. гомозиготы могут быть более приспособлены на ранней стадии жизненного цикла ( $w_{Aa} < \min\{w_{AA}, w_{aa}\}$ ) и менее — на поздней ( $c_{Aa} < \min\{c_{AA}, c_{aa}\}$ ). Если хотя бы одно из условий (3.38 или 3.40) выполнено, то популяция будет мономорфной. Динамика численностей возрастных групп в мономорфной популяции определяется величиной репродуктивного потенциала  $w_{ii}$ . Если выполнено условие  $1-c_{ii} < w_{ii} < 3-2c_{ii}$  (где  $c_{ii}$ - это выживаемость половозрелых особей генотипа закрепившегося в популяции), то численности возрастных групп стабилизируются на равновесном уровне; при недостаточной величине рождаемости ( $w_{ii} < 1-c_{ii}$ ) популяция вымирает, а при высоком  $w_{ii} > 3-2c_{ii}$ - наблюдаются незатухающие колебания численностей возрастных групп. Также в отдельных случаях начальные условия могут влиять на динамику численности популяции: так при закреплении одного аллеля происходит стабилизация динамики численности (рисунок 3.9а), а при закреплении другого могут наблюдаться незатухающие колебания (рисунок 3.96).

Повышенная приспособленность гетерозигот  $\left(\frac{w_{Aa}}{1-c_{Aa}}>\frac{w_{ii}}{1-c_{ii}}\right)$  позволяет популяции оставаться полиморфной, при этом уже возможны как колебания численности возрастных групп, так и генетического состава. И здесь можно обнаружить знакомые аттракторы: «кленовый лист» (рисунок 3.10), «голубь» (рисунок 3.11), «свиток» (рисунок 3.12) и др.

Узнаваемые в фазовой плоскости *ху* фигуры в других фазовых плоскостях демонстрируют свои «альтернативные лица».

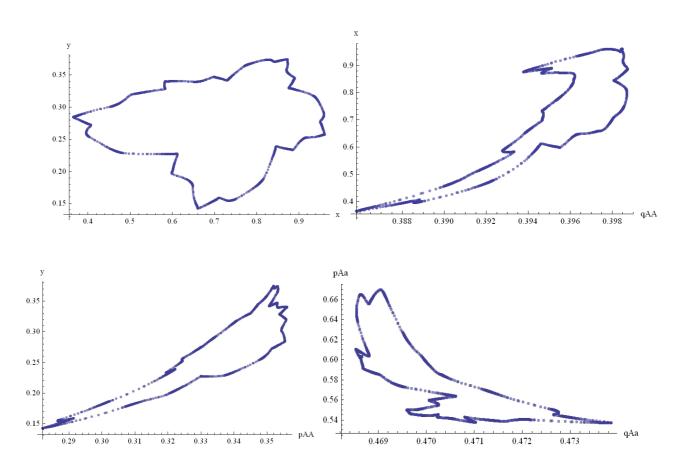
Выживаемости и приспособленности генотипов, присутствующих в популяции, определяют среднюю выживаемость ( $\varepsilon$ ) и репродуктивный потенциал (w) старшей возрастной группы, а уже эти величины влияют на тип режима динамики численности и генетического состава популяции. Можно ожидать, что как и в предыдущих случаях, рост репродуктивного потенциала (w) или средней выживаемости репродуктивной группы ( $\varepsilon$ ) приведет к возникновению колебаний численности и (если популяция полиморфна) ее генетического состава. Динамика изменения параметров  $\varepsilon$  и w может быть весьма разнообразной и неочевидной, поэтому рассмотрим процесс эволюционного роста средней выживаемости репродуктивной части популяции или репродуктивного потенциала более детально с помощью рассматриваемой модели (3.30), на примере возникновения все более и более приспособленных аллелей (как результат мутаций).



**Рисунок 3.9** Стабильная динамика численности популяции при закреплении аллеля a (**a**) и незатухающие колебания численностей возрастных групп при закреплении другого аллеля A (**6**). Параметры модели  $c_{aa} = 0.45$ ;  $c_{AA} = 0.45$ ;  $c_{Aa} = 0.25$ ;  $w_{aa} = 1.95$ ;  $w_{AA} = 2.46$ ;  $w_{Aa} = 2$ ;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_{AA0} = 0.3$ ;  $q_{Aa0} = 0.2$ ;  $p_{AA0} = 0.1$ ; (**a**)  $p_{Aa0} = 0.2$ ; (**b**)  $p_{Aa0} = 0.45$ .

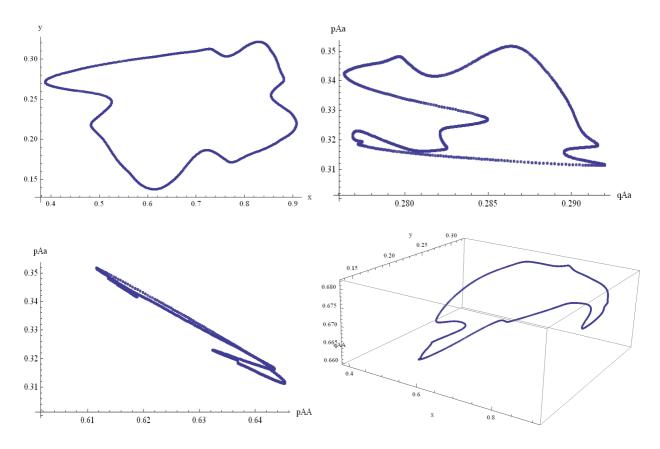
Начнем с ситуации, когда гетерозигота наименее приспособлена (т.е.  $c_{Aa} < \min\{c_{AA}, c_{aa}\}; w_{Aa}$  может быть больше  $\max\{w_{AA}, w_{aa}\}$ , но  $\frac{w_{Aa}}{1-c_{Aa}} < \frac{w_{ii}}{1-c_{ii}}$  ); будем увеличивать параметр  $w_{Aa}$  (рисунок 3.13). Сначала рост выживаемости зародышей гетерозигот никак не влияет на динамику популяции (до тех пор пока мономорфное равновесие ( $p_{AA} = 1, q_{AA} = 1$ ) остается устойчивым). Дальнейший рост параметра  $w_{Aa}$  приводит к нарушению условия (3.40), в результате популяция оказывается полиморфной, что сопровождается увеличением средней

приспособленности зародышей ( $\overline{w}$ ) и вместе с тем снижением средней выживаемости репродуктивной группы на последующих годах жизни ( $\overline{c}$ ), а также закономерным уменьшением численности репродуктивной группы (y). Последующий рост величины  $w_{Aa}$  приводит к возникновению колебаний численности и генетического состава уже полиморфной популяции; репродуктивный потенциал ( $\overline{w}$ ) и выживаемость старшей возрастной группы ( $\overline{c}$ ) также флуктуируют, причем в среднем  $\overline{w}$  растет, а  $\overline{c}$  снижается



**Рисунок 3.10** Фазовые портреты системы (3.30) в плоскости xy (слева вверху) - «кленовый лист» и в других фазовых плоскостях. Параметры модели  $c_{aa} = 0.1$ ;  $c_{AA} = 0.3$ ;  $c_{Aa} = 0.5$ ;  $w_{aa} = 2.45$ ;  $w_{AA} = 2.6$ ;  $w_{Aa} = 2.57$ ;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_{AA0} = 0.9$ ;  $q_{Aa0} = 0.9$ ;  $p_{Aa0} = 0.9$ ;  $p_{Aa0} = 0.003$ .

Следующий пример (рисунок 3.14) похож на предыдущий, здесь также гетерозиготы имеют наименьшую выживаемость в репродуктивном возрасте; он иллюстрирует смену генетического состава популяции — от мономорфизма к полиморфизму благодаря росту приспособленности зародышей гетерозигот  $w_{Aa}$ , на фоне нестационарной динамики численностей возрастных классов.

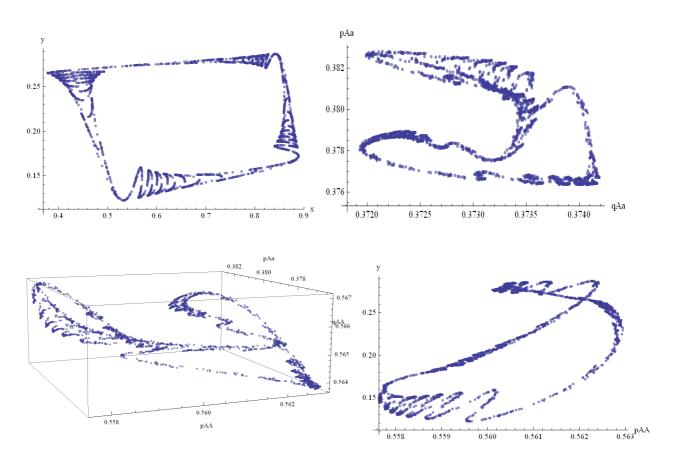


**Рисунок 3.11** Фазовые портреты системы (3.30) в плоскости xy (слева вверху) - «голубь» и в других фазовых плоскостях. Параметры модели  $c_{aa} = 0.18$ ;  $c_{AA} = 0.2$ ;  $c_{Aa} = 0.34$ ;  $w_{aa} = 2.995$ ;  $w_{AA} = 2.998$ ;  $w_{Aa} = 2.456$ ;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_{AA0} = 0.9$ ;  $q_{Aa0} = 0$ ;  $p_{AA0} = 0.9$ ;  $p_{Aa0} = 0.003$ .

На рисунке 3.15 пример изначально мономорфной популяции; хотя гетерозиготы здесь более приспособлены в половозрелом возрасте ( $c_{Aa} > c_{AA} > c_{aa}$ ), но этого преимущества недостаточно, чтобы нарушить условие  $\frac{w_{Aa}}{1-c_{Aa}} < \frac{w_{ii}}{1-c_{ii}}$ . Здесь рост выживаемости зигот генотипа Aa после нарушения условия (3.40) приводит сначала к монотонному росту  $\overline{c}$ , а затем к выраженным флуктуациям; при этом  $\overline{w}$  сначала чуть падает, а потом тоже монотонно растет и далее флуктуирует с небольшой амплитудой.

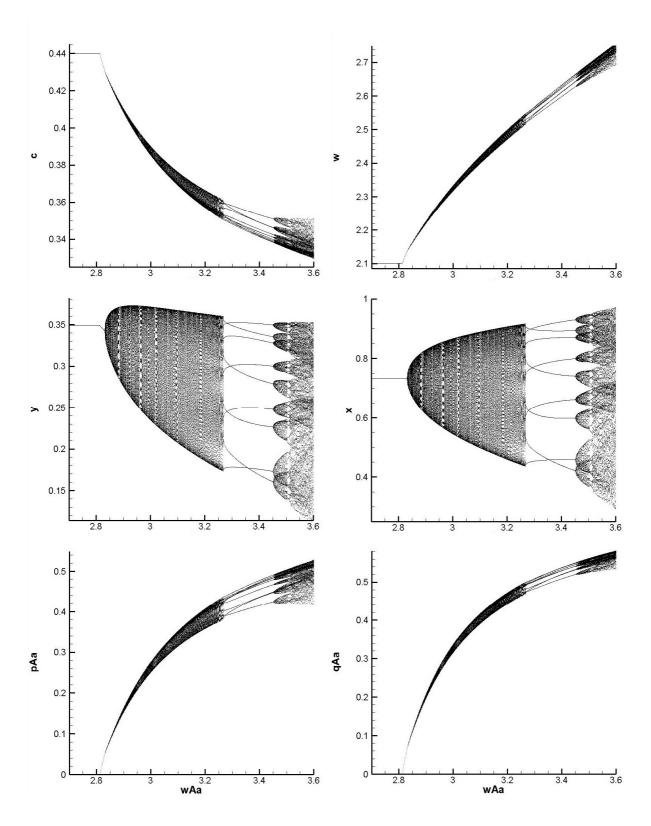
Далее рассмотрим эволюцию популяцию, в которой растет приспособленность гетерозигот репродуктивного возраста  $c_{Aa}$  (рисунок 3.16). Сначала в популяции наиболее приспособлены гетерозиготы aa ( $w_{aa} > w_{AA} > w_{Aa}$  и  $c_{aa} > c_{AA} > c_{Aa}$ ), но условие устойчивости мономорфного равновесия (3.37) нарушено и в популяции при мономорфизме aa наблюдаются колебания численностей возрастных классов. Рост параметра  $c_{Aa}$  не меняет динамику популяции до тех пора, пока выполнено условие (3.38). Далее популяция становится полиморфной, что приводит сначала к небольшому росту  $\overline{c}$  и резкому падению  $\overline{w}$ ; при этом колебания численностей возрастных групп сохраняются. Дальнейшее увеличение  $c_{Aa}$  делает

полиморфное равновесие динамически устойчивым и на небольшом участке значений  $c_{Aa}$  можно наблюдать стабильную динамику всех популяционных показателей  $(x, y, \overline{w}, \overline{c}, p_{ij}, q_{ij})$ . Далее рост  $c_{Aa}$  сопровождается флуктуациями всех переменных полиморфной популяции.

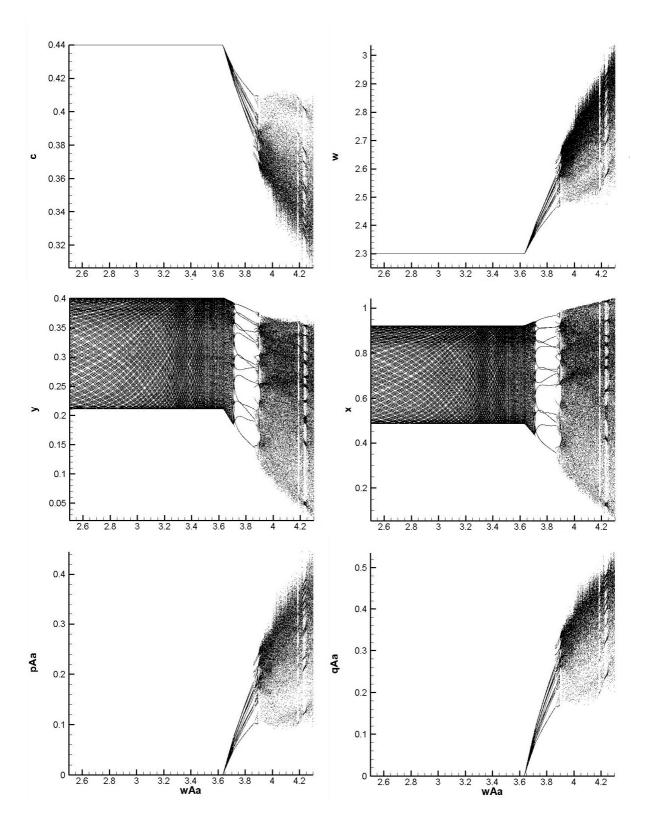


**Рисунок 3.12** Фазовые портреты системы (3.30) в плоскости xy (слева вверху) - «свиток» и в других фазовых плоскостях. Параметры модели  $c_{aa} = 0.12$ ;  $c_{AA} = 0.13$ ;  $c_{Aa} = 0.15$ ;  $w_{aa} = 3.05$ ;  $w_{AA} = 3.11$ ;  $w_{Aa} = 3.08$ ;  $x_0 = 0.1$ ;  $y_0 = 0.1$ ;  $q_{AA0} = 0.9$ ;  $q_{Aa0} = 0.9$ ;  $p_{Aa0} = 0.9$ 3.

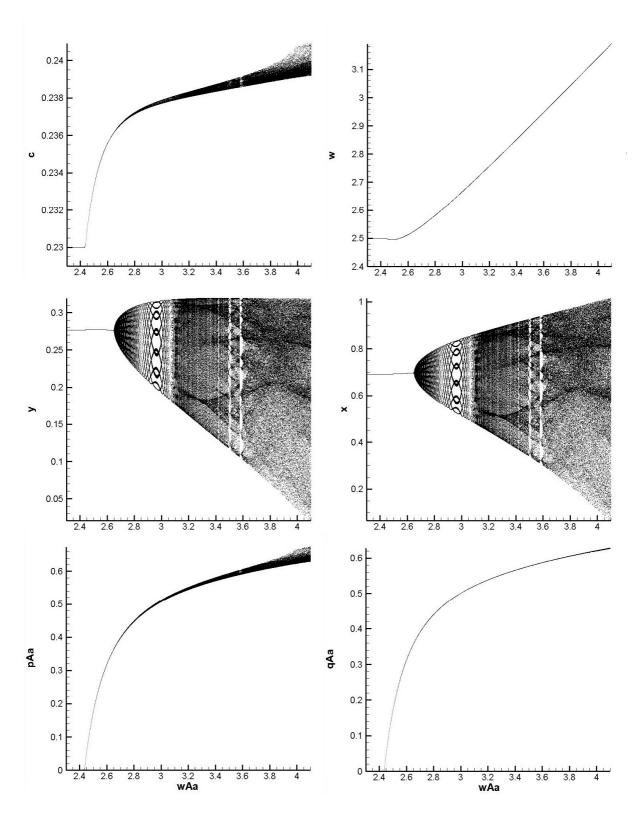
На рисунке 3.17 пример популяции, в которой рост параметра  $c_{Aa}$  сопровождается сначала переходом от мономорфизма aa к мономорфизму AA и далее к полиморфному состоянию при стабильной динамике численности; хотя при больших значениях  $c_{Aa}$  происходит закономерная дестабилизация динамики полиморфной популяции. Переход от одного мономорфного равновесия к другому в рассматриваемой популяции происходит за счет расширения зоны устойчивости мономорфного равновесия AA с ростом приспособленности гетерозигот репродуктивного возраста  $(c_{Aa})$ ; т.е. сначала оба мономрфных равновесия устойчивы (выполнены условия 3.37-3.40), но начальные значения находятся в области притяжения равновесия  $\{p_{aa}=1,q_{aa}=1\}$ ; рост  $c_{Aa}$  расширяет область притяжения другого мономорфного равновесия  $\{p_{AA}=1,q_{AA}=1\}$  и начальные значения оказываются уже в зоне его притяжения.



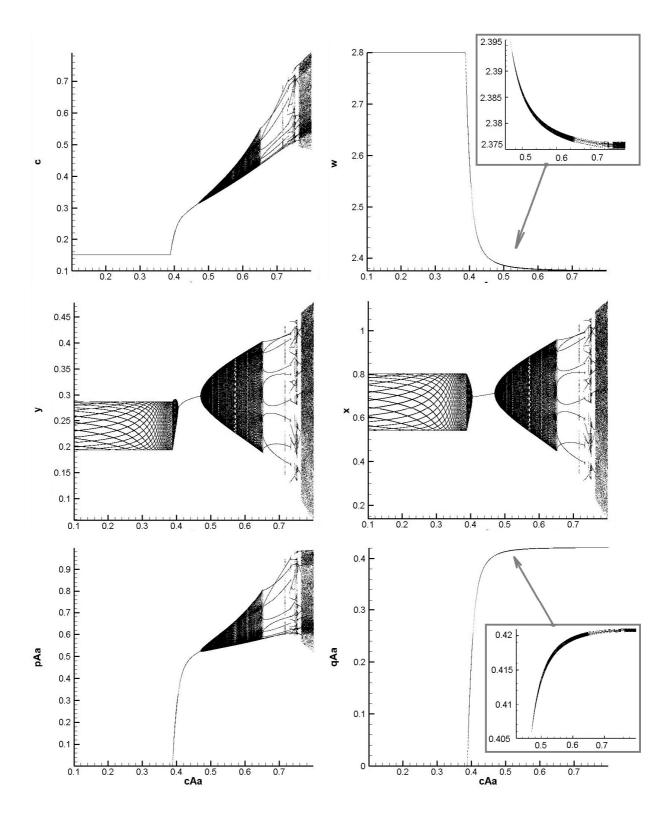
**Рисунок 3.13.** Распределение средней выживаемости ( $\overline{c}$ ) старшей возрастной группы и репродуктивного потенциала популяции ( $\overline{w}$ ), численности младшего (x) и старшего (y) возрастного класса, а также частоты генотипа Aa в старшей и младшей возрастной группе в предельных траекториях системы (3.30) с изменением бифуркационного параметра  $w_{Aa}$ . При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_{AA0} = 0.3$ ,  $q_{Aa0} = 0.2$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.45$  и параметрах:  $w_{AA} = 2.1$ ,  $w_{aa} = 2$ ,  $c_{AA} = 0.45$ ,  $c_{aa} = 0.3$ ,  $c_{Aa} = 0.25$ .



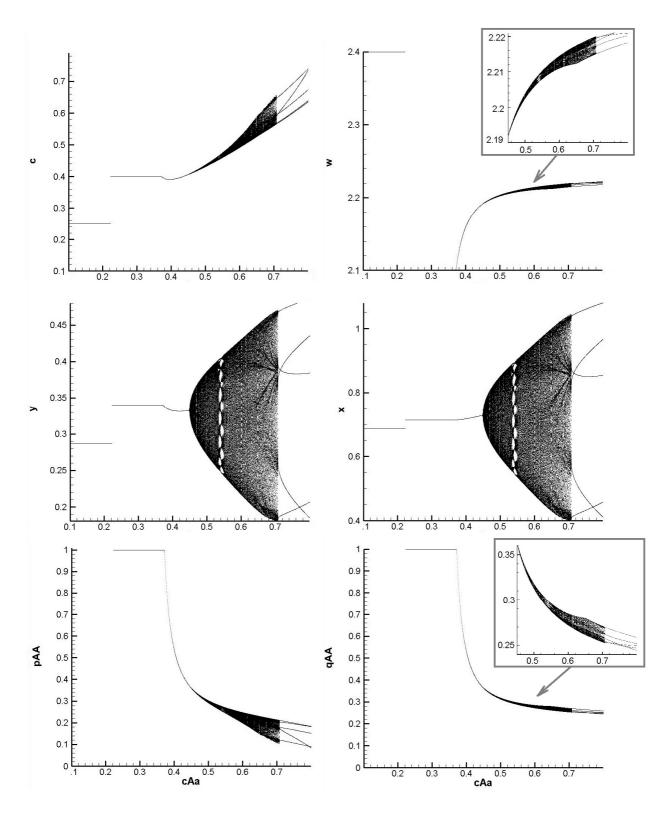
**Рисунок 3.14.** Распределение средней выживаемости ( $\overline{c}$ ) старшей возрастной группы и репродуктивного потенциала популяции ( $\overline{w}$ ), численности младшего (x) и старшего (y) возрастного класса, а также частоты генотипа Aa в старшей и младшей возрастной группе в предельных траекториях системы (3.30) с изменением бифуркационного параметра  $w_{Aa}$ . При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_{AA0} = 0.3$ ,  $q_{Aa0} = 0.2$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.45$  и параметрах:  $w_{AA} = 2.3$ ,  $w_{aa} = 2$ ,  $c_{AA} = 0.44$ ,  $c_{aa} = 0.3$ ,  $c_{Aa} = 0.15$ .



**Рисунок 3.15** Распределение средней выживаемости ( $\overline{c}$ ) старшей возрастной группы и репродуктивного потенциала популяции ( $\overline{w}$ ), численности младшего (x) и старшего (y) возрастного класса, а также частоты генотипа Aa в старшей и младшей возрастной группе в предельных траекториях системы (3.30) с изменением бифуркационного параметра  $w_{Aa}$ . При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_{AA0} = 0.3$ ,  $q_{Aa0} = 0.2$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.45$  и параметрах:  $w_{AA} = 2.5$ ,  $w_{aa} = 2$ ,  $c_{AA} = 0.23$ ,  $c_{Aa} = 0.25$ ,  $c_{aa} = 0.20$ .



**Рисунок 3.16** Распределение средней выживаемости ( $\overline{c}$ ) старшей возрастной группы и репродуктивного потенциала популяции ( $\overline{w}$ ), численности младшего (x) и старшего (y) возрастного класса, а также частоты генотипа Aa в старшей и младшей возрастной группе в предельных траекториях системы (3.30) с изменением бифуркационного параметра  $c_{Aa}$ . При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_{AA0} = 0.3$ ,  $q_{Aa0} = 0.2$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.45$  и параметрах:  $w_{AA} = 2.7$ ,  $w_{Aa} = 2$ ,  $w_{aa} = 2.8$ ,  $v_{AA} = 0.13$ ,  $v_{Aa} = 0.15$ .



**Рисунок 3.17** Распределение средней выживаемости ( $\bar{c}$ ) старшей возрастной группы и репродуктивного потенциала популяции ( $\bar{w}$ ), численности младшего (x) и старшего (y) возрастного класса, а также частоты генотипа AA в старшей и младшей возрастной группе в предельных траекториях системы (3.30) с изменением бифуркационного параметра  $c_{Aa}$ . При фиксированных начальных значениях:  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $q_{AA0} = 0.3$ ,  $q_{Aa0} = 0.2$ ,  $p_{AA0} = 0.1$ ,  $p_{Aa0} = 0.45$  и параметрах:  $w_{AA} = 2.1$ ,  $w_{Aa} = 2.2$ ,  $w_{aa} = 2.4$ ,  $v_{AA} = 0.4$ ,  $v_{Aa} = 0.4$ 

Стоит отметить, что все рассмотренные выше примеры эволюционных сценариев изменения динамики двухвозрастной популяции с плейотропным локусом связаны с ростом лишь одного параметра — выживаемости гетерозиготы на ранних или поздних стадиях жизни, при этом большее внимание уделяется случаю так называемой антагонистической плейотропии, когда один и тот же генотип наиболее приспособлен на одной стадии жизненного цикла, но наименее приспособлен на другой. Даже при таких ограничениях рассматриваемая модель демонстрирует широкий спектр различных эволюционных сценариев изменения динамики популяции, обусловленных ростом выживаемости гетерозиготы.

### 3.4.2 Результаты

В данном параграфе исследована модель динамики генетической структуры и численности двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям как в репродуктивной, так и дорепродуктивной группе. Эта модель вместе с аналогами, рассмотренными ранее, где моделируется отдельно отбор по приспособленностям зародышей и репродуктивной группы, позволяет глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции.

Показано, что действие отбора на более поздней стадии жизненного цикла сопровождается нарушением равновесий Харди-Вайнберга, связывающих частоты аллелей и генотипов; поэтому при моделировании эволюции популяции необходимо отслеживать изменение частот генотипов в череде поколений.

Исследование равновесий модели двухвозрастной популяции с плейотропным локусом позволило классифицировать области различного динамического поведения численности и генетического состава двухвозрастной популяции в зависимости от величин популяционных параметров. Показано, что как и в однородной популяции с отбором по приспособленностям, отбор идет в сторону вытеснения наименее приспособленных генотипов. Однако при антагонистической плейотропии, когда один и тот же генотип может быть наиболее приспособленным на одной стадии жизненного цикла и наименее приспособленным на другой, встает проблема определения - является данный генотип более или менее приспособленным относительно других. В результате исследования на устойчивость мономорфных равновесий балансовое модели получено соотношение, позволяющее сравнивать совокупные приспособленности генотипов, учитывая их приспособленность, как на ранних, так и на поздних стадиях жизненного цикла, и, следовательно, определять направление отбора. При этом возможно закрепление в популяции не самого приспособленного генотипа при благоприятных для него начальных условиях; причем, если при одном из мономорфных

состояний численность популяции может быть стабильной, то при другом она может испытывать колебания.

Проведенное исследование в целом подтверждает результаты предыдущих, в которых рассматривалась только динамика численности двухвозрастной популяции. Действительно, увеличение популяционных параметров: репродуктивного потенциала и выживаемости сопровождается переходом от равновесных режимов динамики численности популяции к колебаниям различной степени сложности. При этом в полиморфной популяции возникают устойчивые колебания и генетической структуры. В результате популяционные параметры, такие как репродуктивный потенциал и выживаемость половозрелых особей, перестают быть постоянными, они изменяются от поколения к поколению; нарушаются условия теоремы Фишера, согласно которой приспособленность (или репродуктивный потенциал) популяции в череде поколений не убывает. Эволюционный рост популяционных параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями; причем в случае антагонистической плейотропии рост одного из этих параметров, как правило, сопровождается закономерным уменьшением другого, что может привести даже к стабилизации популяционных показателей (таких как численность и генетический состав возрастных классов).

Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамики генетической структуры и численности двухвозрастной популяции. При этом начальные условия в отдельных случаях могут определять как генетический состав популяции, так и характер динамики ее численности.

#### Обсуждение

В данной главе проведено модельное исследование эволюции популяции, состоящей из двух возрастных классов; при этом большее внимание уделено механизмам наследования адаптивных популяционных параметров. Разработан набор моделей динамики генетической структуры и численности популяции для достижения более глубокого понимания эволюционных процессов, протекающих в структурированной популяции.

Ранее (Шапиро, 1972; Мау, 1975) на примере простейших детерминистических моделей популяций с неперекрывающимися поколениями показано, что плотностно-зависимые факторы ответственны за возникновение колебаний численности и даже способны привести к хаотической динамике. При этом динамика генетической структуры однородной популяции стабильна (Frisman, Shapiro, 1982) в случае, если отбор не зависит от численности популяции (F-отбор). Более того, в этом случае выполняется теорема Фишера (Kingman, 1961), а следовательно, репродуктивный потенциал популяции может только расти или оставаться

неизменным. Т.е. переход от устойчивой динамики численности популяции к флюктуирующей происходит в процессе эволюции под действием естественного отбора.

Введение возрастной структуры в модель однолокусного F-отбора позволяет наблюдать колебания не только численности, но уже и генетического состава популяции; причем теорема Фишера здесь не выполняется. Кроме того, действие отбора на более поздних стадиях жизненного цикла нарушает соотношения Харди-Вайнберга, связывающие частоты генов и генотипов, что приводит к усложнению модели. Также в процессе естественного отбора происходит вытеснение наименее приспособленных генотипов. случае антагонистической плейотропии, когда один и тот же генотип может быть более приспособленным на одной стадии жизненного цикла и менее – на другой, возникает проблема с определением наименее и наиболее приспособленных генотипов. В результате исследования модели отбора по плейотропному гену получено балансовое соотношение, которое дает решение этой проблемы.

Рост репродуктивного потенциала $(\overline{\mathbf{w}})$  и выживаемости  $(\overline{\mathbf{c}})$  в среднем сопровождается усложнением динамики популяции. Однако эволюционный рост этих параметров может быть немонотонным со значительными флюктуациями, а в случае антагонистической плейотропии рост одного из этих параметров сопровождается закономерным падением другого. При этом возможна даже стабилизация популяционных характеристик, таких как генетический состав и численность популяции, в отдельных параметрических областях. Здесь мы приближаемся к другой проблеме – анализу чувствительности, который стал популярен в области экологии (Benton and Grant, 1999; Heppell et al., 2000 и др.) и используется для управления и сохранения естественных популяций (Fujiwara and Caswell, 2001 и др.). Здесь, как правило, предполагается, что состояние популяции (напр., распределение возрастов, стадий, численности) остается стабильным или почти неизменным на протяжении некоторого времени и популяционный рост тоже постоянен; а изменение популяционных параметров, таких как скорость роста, выживаемость индивидуумов, происходит за счет внешних изменений (Koons et al., 2005; Yearsley, 2004 и др.). Наши исследования показывают, что изменения (рост и снижение) популяционных характеристик возможны даже в условиях постоянной внешней среды в процессе естественной эволюции структурированной популяции.

Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамики генетической структуры и численности двухвозрастной популяции. При этом начальные условия в отдельных случаях могут определять как генетический состав популяции, так и характер динамики ее численности.

# Глава 4. Усложнение возрастной структуры и динамика численности популяции

Особенностями возрастной структуры определяются многие свойства популяции. Популяция, состоящая из нескольких возрастных групп, в меньшей степени подвержена влиянию факторов внешней среды, например, таких, которые определяют успешность размножения в конкретном году. Даже крайне неблагоприятные условия размножения, способные приводить к полной гибели приплода того или иного года, не являются катастрофическими для популяции сложной структуры, так как одни и те же родительские пары участвуют в воспроизводстве не один раз. Одна и та же самка трески, например, может нереститься ежегодно в течение девяти лет, начиная с шестилетнего и до пятнадцатилетнего возраста (Kurlansky, 1997; Сергеева и др., 2008). Самка горбуши нерестится в возрасте примерно двух лет и сразу же после нереста погибает (Карпенко, 1998). Возникновение неблагоприятных условий для нереста горбуши вызовет значительное сокращение численности всей популяции, поскольку большая часть популяции представлена сеголетками. Поэтому многовозрастные популяции гораздо менее чувствительны к кратковременным изменениям таких факторов, которые способны оказывать воздействия на отдельные популяционные подгруппы. Однако воздействия, приводящие к значительному изменению численности отдельного возрастного класса, остаются заметными и влияют на состав многовозрастной популяции в течение длительного времени.

Условия окружающей среды влияют на естественный режим флуктуаций природных популяций; как за счет периодичности (или сезонности), так и за счет случайных изменений они способны возбуждать или усиливать колебания (Nisbet, Gurney, 1976; Greenman, Benton, 2003, 2005; Криксунов, Бобырев, 2006). Кроме того, способствовать периодичности в динамике популяций, по мнению многих исследователей (Khlebopros et al., 2007; Isaev et al., 2009), может взаимодействие между трофическими уровнями. Известные примеры включают 10-летний цикл временных рядов популяции американского беляка в Северной Канаде с рысью в качестве хищника (Elton, Nicholson, 1942; Stenseth et al., 1997; King, Schaffer, 2001), 3-5-летний цикл мелких грызунов Северной Фенноскандии (Hansen et al., 1999; Stenseth, 1999; Schaffer et al., 2001). Паразитизм как особый тип трофических отношений тоже служит возможным объяснением периодичности. Известен пример (Hudson et al., 1998), когда разрушение циклов в популяциях красных шотландских куропаток (одной из местностей на севере Англии) происходило в результате вакцинации против паразитов *Trichostrongylus tenuis*.

Но не всегда наблюдаемые циклы обязаны своим существованием имеющимся межпопуляционным отношениям. Например, 8-9-летний цикл серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera diniana Gn.*) в Швейцарских Альпах (Auer, 1977; Baltensweiler, Fischlin, 1988) некоторые авторы (Turchin et al., 2003) объясняют в основном воздействием паразитоидов и качеством ресурсов. Однако другие исследователи (Baltensweiler, Fischlin, 1988; Недорезов, 2007; Isaev et al., 2009) полагают, что основная регуляторная роль принадлежит иным факторам (запаздыванию в действии регуляторных механизмов, генетической структуре субпопуляций и т.п.).

Таким образом, влияние внешних факторов на динамику численности популяции может быть сопоставимо или даже уступать другому фактору – внутрипопуляционным механизмам регуляции численности (Шапиро, 1972; Мау, 1974; Шапиро, Луппов, 1983). Несмотря на то, что в естественных условиях популяция является частью какой-либо трофической сети, первостепенный источник ее периодичной динамики является скорее внутренним, чем обусловленным взаимодействием с другими компонентами сети. Этот вывод имеет подтверждение и в экспериментальных работах. Например, к подобному заключению пришли Инчаусти и Гинзбург (Inchausti, Ginzburg, 1998) в их обсуждении 3-летнего цикла полевки Северной Фенноскандии. Они сконцентрировались на «качестве потомства» (т.е. на материнском эффекте) как движущей силе наблюдаемых флуктуаций. Позже, в статье Murdoch et al. (2002) было показано, что эффект потребителя-универсала в пищевой сети можно воспроизвести и в одновидовой модели (когда ресурсы доступны в изобилии).

Понимание результатов действия внутрипопуляционных механизмов необходимо для дальнейшего исследования того, что происходит с популяцией при изменении факторов внешней среды. С середины прошлого века активно развиваются и используются матричные модели популяций (Leslie, 1945, 1948; Lefkovitch, 1965; Свирежев, Логофет, 1978; Логофет, 1991, 2002; Caswell, 1989, 2001; Логофет, Белова, 2007, и др.), позволяющие подробно описывать и изучать роль и значение возрастной структуры, а также стадийности развития для поддержания и эволюции популяционных циклов (Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi, Кооіјтап, 1999). К настоящему времени проведено много модельных исследований, учитывающих различные особенности жизненного цикла организмов в популяциях с возрастной структурой (например, Schaffer, 1974; Недорезов, Неклюдова, 1999; Уланова и др., 2002; Cushing, 2003; Grant, Benton, 2003; Toth, Kot, 2006; Engen et al., 2009., и др.). В данной работе проводится модельный анализ связи между продолжительностью и сложностью онтогенеза характером динамического поведения популяции учетом только внутрипопуляционных механизмов регуляции численности.

#### §4.1 Характер динамики численности популяций с неперекрывающимися поколениями

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

В начале 70-х гг. математические исследования моделей динамики численности однородных популяций дальневосточного проводили А.П. Шапиро (1972) и Р.М. Мэй (Мау, 1974). Исследование хаотических режимов в динамическом поведении моделей Мэя, Риккера, Хасселла и др. (Ricker, 1954; Hassell et al., 1976), позволяет выявить некоторые общие закономерности, проявляющиеся при достаточно больших значениях репродуктивного потенциала и силы экологического лимитирования.

Если в начале хаотического поведения значение численности невелико, то в течение довольно длинного ряда последовательных поколений будет наблюдаться медленный рост (который в отдельных поколениях может сопровождаться даже небольшими спадами), после чего происходит резкое увеличение численности (скачок вверх), которое в следующей генерации сменяется значительно большим падением ее до значения, близкого к начальному уровню. Эти периодические «переломы» не будут, однако, возвращать популяцию точно в начальное значение. Поэтому, несмотря на явный периодический характер изменения численности, среди «циклов» не происходит полного совпадения ни по значениям численности, ни по числу генераций в фазе возрастания. Подобное не строго периодическое поведение численности характерно для некоторых природных популяций высших организмов, особенно насекомых (например, саранчи, кузнечиков, ночных мотыльков).

#### §4.2 Странные аттракторы в модели популяции с двумя возрастными классами

В простейших моделях динамики популяции рассматривают лишь изменения общей численности популяции в предположении, что ее смежные поколения не перекрываются. Если же продолжительность жизни каждого поколения существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, то на момент размножения такая популяция состоит из особей, принадлежащих к разным группам биологического возраста. В этом случае численности каждой выделяемой возрастной группы рассматриваются в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы обычно определяется биологией рассматриваемого вида.

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

Обозначим  $x_n$  численность младшего возрастного класса в n-ый 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-, трехлетних растений и др.

Обозначим через a(y) — произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости приплода на первом году жизни (penpodykmuвный nomenuuan), а через f(x) и g(y) — выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей соответственно. Здесь мы ограничимся рассмотрением ситуации, когда действие лимитирующих факторов сосредоточено только в дожитии младшего возрастного класса до следующего биологического возраста, т.е.  $a(y) \equiv a$ ,  $g(y) \equiv c$ . Константы a и c положительны, причем c < 1.

Поскольку плотностно-зависимые факторы обычно лимитируют развитие популяции, будем считать выживаемость младшей возрастной группы f(x) убывающей функцией (т.е. f(x)<0), стремящейся к нулю при бесконечном возрастании аргумента. 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 развиватся 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. Вместе с тем, сравнительный модельный анализ (Фрисман и др., 2010) показал, что падение выживаемости приплода с увеличением его численности является одним из самых эффективных механизмов регуляции размера популяции.

При сделанных допущениях уравнения динамики, связывающие численности выделенных возрастных классов в смежных поколениях, принимают вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + cy_n. \end{cases}$$
 (4.1)

Поскольку f'(x) < 0 система (4.1) может иметь единственное ненулевое стационарное решение (*равновесие*), определяемое равенствами:

$$f(\overline{x}) = (1 - c)/a, \ \overline{y} = \overline{x}/a. \tag{4.2}$$

Достаточное условие существования этого решения: af(0) > 1-c. Устойчивость равновесия (по Ляпунову) определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению:  $\lambda^2 - c\lambda - aF'(\bar{x}) = 0$ , где F(x) = xf(x).

Покажем, что потеря устойчивости решения (4.2) может произойти только при комплексных значениях собственных чисел при переходе  $|\lambda|$  через 1.

Если в двухвозрастной модели (4.1) нетривиальная стационарная точка (4.2) имеет действительное собственное число L>1, то характеристический многочлен делится на  $(\lambda-L)$  без остатка:

$$\lambda^2 - c\lambda - aF'(\overline{x}) = (\lambda - L)(\lambda + L - c) + (L(L - c) - aF'(\overline{x})),$$
 где  $L(L - c) - aF'(\overline{x}) = 0$ .

Отсюда следует, что 
$$L(L-c) = a \left( \frac{1-c}{a} + \overline{x} \cdot f'(\overline{x}) \right) \Rightarrow L(L-c) - (1-c) = a \overline{x} \cdot f'(\overline{x})$$
.

Поскольку L(L-c)-(1-c)>0, а  $a\overline{x}\cdot f'(\overline{x})<0$ , равенство невозможно и, следовательно, действительных собственных чисел L>1 в двухвозрастной модели нет.

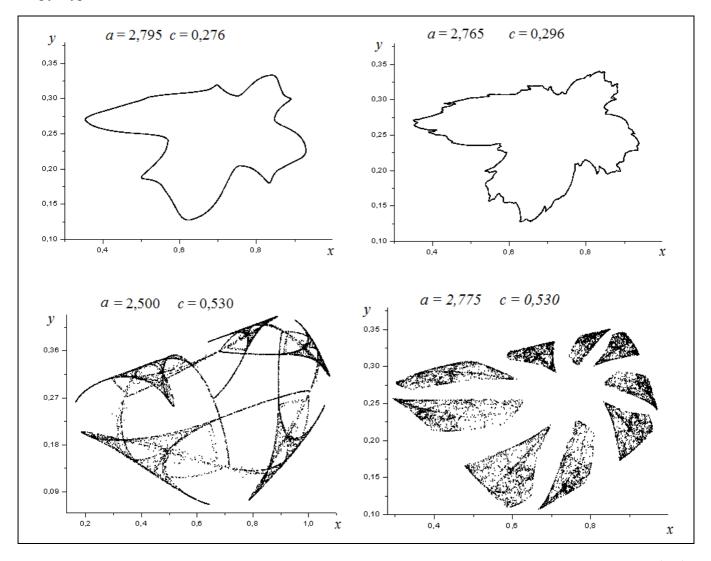
Пусть теперь одно из действительных собственных чисел  $\lambda_1 < -1$ . По теореме Виета  $\lambda_1 + \lambda_2 = c > 0$ . Отсюда  $\lambda_2 > 1$ , что невозможно по доказанному выше. Следовательно, предположение  $\lambda_1 < -1$  неверно, и значит, вещественные  $\lambda_1, \lambda_2$  не могут выходить из единичного круга.

В этом случае потеря устойчивости сопровождается появлением на фазовой плоскости (*x*, *y*) предельных инвариантных кривых, которые при дальнейшем изменении параметров могут разрушаться с образованием весьма сложных структур, называемых *странными* аттракторами (Хенон, 1981).

Предположим, что лимитирование роста численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному закону f(x) = 1 - x, тогда система (4.1) принимает вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n. \end{cases}$$
 (4.3)

Подробный анализ закономерностей возникновения и эволюции сложных предельных множеств в модели (4.3) показал, что для большой области допустимых (биологически содержательных) значений параметров такими предельными множествами являются странные аттракторы весьма разнообразной и причудливой формы (Фрисман, 1994; Frisman, Zdanova, 2008, 2009). Здесь приведем лишь несколько примеров оригинальных предельных траекторий (рисунок 4.1) и продолжим рассмотрение более сложных моделей популяций с дискретной структурой.



**Рисунок 4.1** Предельные инвариантные структуры в модели двухвозрастной популяции (4.3) оригинальной формы: «голубь», «кленовый лист», «ласточки», «пирамиды».

#### §4.3 Особенности динамического поведения сложно структурированной популяции

Предположение о том, что времени, протекающего между двумя последовательными актами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) – до состояния младшего возраста, неверно для

многих биологических видов. Поэтому и возрастная структура их популяций сложнее, чем рассмотренная в модели предыдущего раздела. В более общем случае возрастную структуру популяции можно описать, выделив три группы биологического возраста: новорожденные особи (x), предрепродуктивная, или *ювенильная* группа особей (z), которые не достигли возраста репродукции, и *репродуктивная* группа особей, участвующих в размножении (y). Длительность этих возрастов по отношению к общей продолжительности жизни может сильно варьировать у разных видов.

Начнем с наиболее простого случая, когда времени между двумя последовательными актами размножения (например, одного года) достаточно для перехода особей ювенильного возраста в следующий возрастной класс. Поскольку у многих видов наблюдается высокая смертность на ранних стадиях онтогенеза, а особи, пережившие "критический" возраст, демонстрируют низкую смертность и доживают до зрелого возраста, будем считать, что плотностно-зависимая регуляция численности осуществляется только на ранней стадии – при взрослении младшей группы – и описывается убывающей функцией f(x) (т.е. f'(x) < 0), стремящейся к нулю при бесконечном возрастании аргумента. В следующие годы жизни выживаемость особей остается постоянной и описывается константой  $c_2$ ; а  $(1-c_1)$  – естественная смертность представителей репродуктивной группы. Тогда

$$\begin{cases}
 x_{n+1} = ay_n, \\
 z_{n+1} = x_n f(x_n), \\
 y_{n+1} = c_1 y_n + c_2 z_n.
\end{cases}$$
(4.4)

При f'(x) < 0 система (4.4) может иметь единственное равновесие, определяемое уравнениями:

$$f(\bar{x}) = (1 - c_1)/c_2 a, \ \bar{y} = \bar{x}/a, \ \bar{z} = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/c_2 a.$$
 (4.5)

Достаточное условие существования этого равновесия:  $c_2af(0) > 1 - c_1$ . Его устойчивость определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению:  $\lambda^3 - c_1\lambda^2 - c_2aF'(\bar{x}) = 0$ , где F(x) = xf(x). Сравнение стационарных решений (4.2) и (4.5) показывает, что введение дополнительного возрастного класса приводит к усилению лимитирования младшего возрастного класса в равновесии обратно пропорционально выживаемости молоди на следующем году жизни; соответственно происходит уменьшение равновесной численности как младшего, так и старшего возрастного класса.

В более общем случае, когда созревание молоди до половозрелого состояния длится более одного сезона (k периодов размножения), можно обобщить модель (4.4) следующим образом:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ z_{1,n+1} = x_n f(x_n), \\ z_{2,n+1} = c_2 z_{1,n}, \dots, z_{k,n+1} = c_2 z_{k-1,n}, \\ y_{n+1} = c_1 y_n + c_2 z_{k,n}. \end{cases}$$

$$(4.6)$$

Система (4.6) также имеет единственное ненулевое равновесие:

$$f(\bar{x}) = (1 - c_1)/(c_2)^k a , \ \bar{y} = \bar{x}/a ,$$

$$\bar{z}_1 = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/(c_2)^k a ,$$

$$\bar{z}_2 = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/(c_2)^{k-1} a , \dots , \ \bar{z}_k = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/c_2 a .$$
(4.7)

Достаточное условие существования этого равновесия:  $(c_2)^k af(0) > 1 - c_1$ . Его устойчивость определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению:

$$\lambda^{2+k} - c_1 \lambda^{1+k} - (c_2)^k a F'(\bar{x}) = 0$$
(4.8)

где F(x) = xf(x).

Численное исследование модели многовозрастной популяции показывает, что, как и в модели двухвозрастной популяции, с увеличением репродуктивного потенциала и коэффициентов выживаемости  $c_i$  динамика модели усложняется и в фазовом пространстве модельных переменных появляются аттракторы весьма разнообразной и причудливой формы (рисунок 4.2, пример предельных множеств в модели трехвозрастной популяции при линейном лимитировании численности младшего возрастного класса).

Покажем, что потеря устойчивости решения (4.7) для чётного количества возрастных классов происходит только при комплексных значениях собственных чисел при переходе  $|\lambda|$  через 1.

В модели n-возрастной популяции (при n=k+2, k- целое число) характеристическое уравнение имеет вид:

$$\lambda^{2+k} - c_1 \lambda^{1+k} - (c_2)^k a F'(\bar{x}) = 0,$$

где 
$$F'(\overline{x}) = f(\overline{x}) + \overline{x} \cdot f'(\overline{x}) = (1 - c_1)/(a(c_2)^k) + \overline{x} \cdot f'(\overline{x})$$
.

Предположим, что нетривиальное равновесие (4.7) n-возрастной модели (4.6) может иметь действительное собственное число L > 1. Тогда характеристический многочлен делится на  $(\lambda - L)$  без остатка:

$$\lambda^{2+k} - c_1 \lambda^{1+k} - (c_2)^k a F'(\overline{x}) = (\lambda - L) (\lambda^{1+k} + (L - c_1) \lambda^{1+k} + L(L - c_1) \lambda^k + L^k (L - c_1)) + (L^{k+1} (L - c_1) - a(c_2)^k F'(\overline{x})),$$

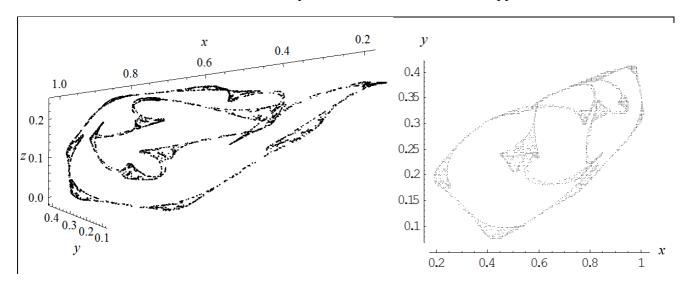
$$L^{k+1}(L-c_1) - a(c_2)^k F'(\bar{x}) = 0 \Rightarrow L^{k+1}(L-c_1) - (1-c_1) = a(c_2)^k \cdot \bar{x} \cdot f'(\bar{x}).$$

Поскольку  $L^{k+1}(L-c_1)-(1-c_1)>0$  , а  $a(c_2)^k\cdot \overline{x}\cdot f'(\overline{x})<0$  , равенство невозможно и, следовательно, действительных собственных чисел L>1 в n-возрастной модели нет.

Для чётного количества возрастов n (т.е. k=0,2,...,2m) можно показать аналогично, что нет и действительных собственных чисел L < -1. Деление характеристического многочлена на  $(\lambda - L)$  без остатка приводит к равеству:

$$L^{k+1}(L-c_1) - a(c_2)^k F'(\bar{x}) = 0 \Rightarrow L^{k+1}(L-c_1) - (1-c_1) = a(c_2)^k \cdot \bar{x} \cdot f'(\bar{x}).$$

Правая часть равенства меньше нуля, а левая больше при чётных k, и значит, действительных собственных чисел L < -1 нет. В модели с чётным количеством возрастов вещественные собственные числа не могут выходить из единичного круга.



**Рисунок 4.2** Предельные инвариантные структуры в модели трёхвозрастной популяции (4.4). Слева – трехмерное фазовое пространство (x, y, z), справа – двухмерное (x, y).

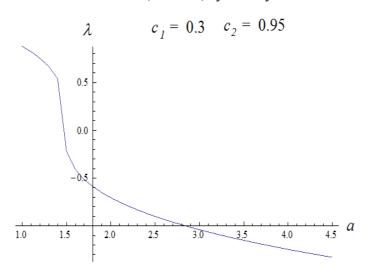
Если же количество возрастных классов нечётное, то модель уже может иметь действительные значения  $\lambda$  меньше -1. Тем не менее, например, в трёхвозрастной модели с линейным лимитированием численности младшего возрастного класса потеря устойчивости решения (4.7) также происходит при комплексных значениях собственных чисел с переходом  $|\lambda|$  через 1.

Наиболее простой пример неоднородной популяции с нечётным количеством возрастных групп реализуется при n=3.

B случае f(x) = 1 - x имеем

$$f(\bar{x}) = (1 - c_1)/c_2 a \implies \bar{x} = 1 - \frac{1 - c_1}{ac_2}, f'(\bar{x}) = -1,$$

и характеристическое уравнение принимает вид  $\lambda^3 - c_1 \lambda^2 + c_2 a - 2(1 - c_1) = 0$ . На рисунке 4.3 – пример изменения его действительного корня с увеличением параметра a. Видно, что действительное собственное число меньшее, чем -1, существует.



**Рисунок 4.3.** Пример изменения вещественного собственного значения в линейной модели с тремя возрастными группами.

Возможен ли в данной модели цикл длины 2 в случае  $\lambda_1 = -1$ ? Разделим характеристический многочлен на  $\lambda + 1$  :

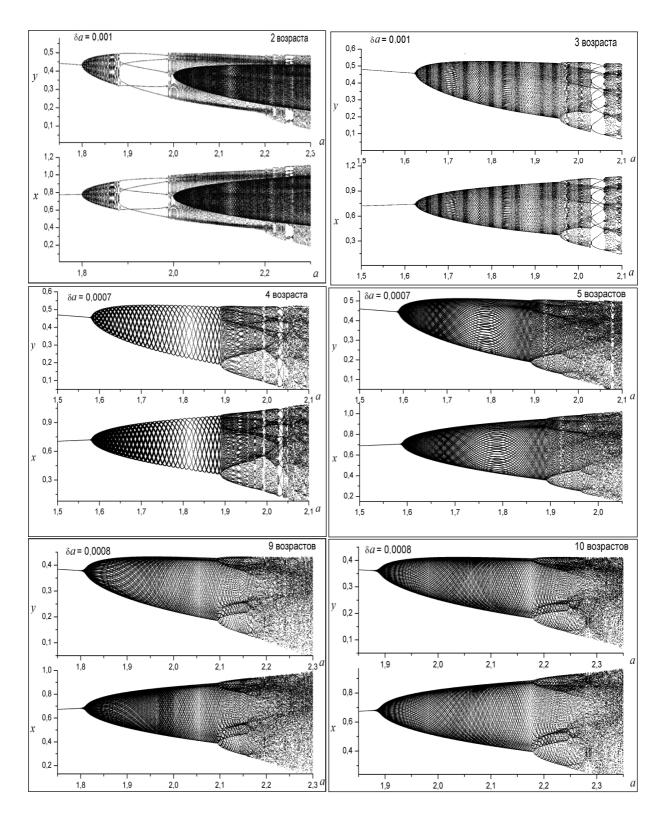
$$\lambda^{3} - c_{1}\lambda^{2} + c_{2}a - 2(1 - c_{1}) = (\lambda + 1)(\lambda^{2} - (c_{1} + 1)\lambda + (c_{1} + 1)).$$

Деление без остатка требует выполнения равенства  $c_2a-2(1-c_1)-(c_1+1)=0$  , следовательно,  $a=(3-c_1)/c_2$ . В этом случае корни  $\lambda_2$ ,  $\lambda_3$  квадратного трёхчлена комплексно-сопряженные и их произведение дает  $|\lambda_2|^2=c_1+1>1$ .

Таким образом, при любых допустимых параметрах модели комплексные собственные числа по модулю уже больше единицы, а значит, потеря устойчивости нетривиального равновесия происходит при комплексных значениях собственных чисел с переходом  $|\lambda|$  через 1.

Рассмотрим некоторые сценарии потери устойчивости нетривиального равновесия модели много-возрастной популяции в случае, когда выживаемость младшего возрастного класса лимитируется линейно: f(x) = 1 - x.

На рисунке 4.4 приведены примеры распределения численности младшей (x) и старшей (y) возрастной группы в предельных траекториях моделей популяций с различной глубиной



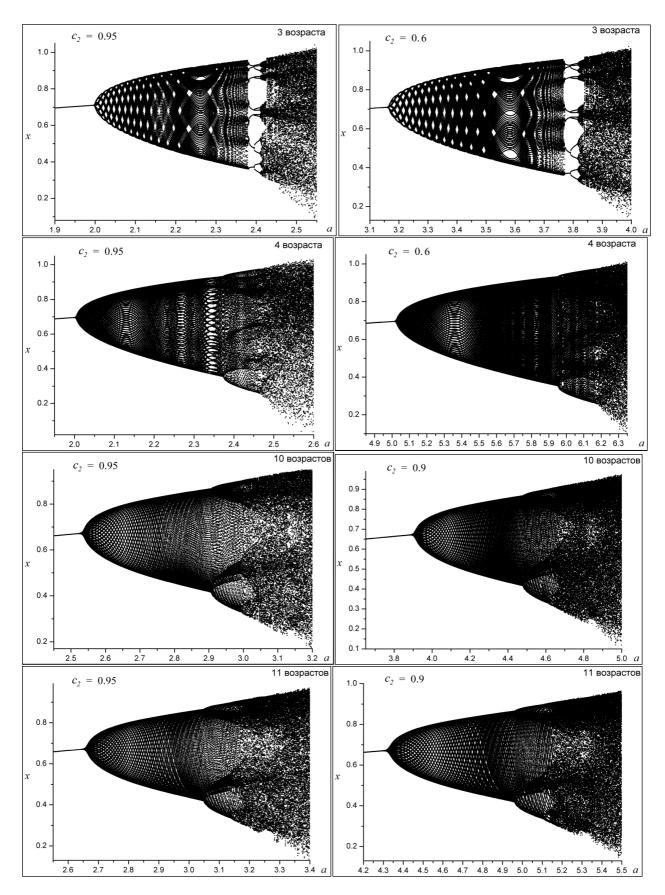
**Рисунок 4.4** Распределение численности младшей (x) и старшей (y) возрастной группы в предельных траекториях (аттракторах) моделей с различным числом возрастных классов при разных значениях параметров модели и шага  $\delta a$  изменения бифуркационного параметра a. Отрисованы точки с 2500 по 2600 поколения; c = 0.6 для двухвозрастной популяции;  $c_1 = 0.6$  и  $c_2 = 0.95$  - для 3-х и более возрастов.

возрастной структуры в зависимости от величины репродуктивного потенциала a. Несмотря на то, что зафиксирована довольно высокая выживаемость дополнительных возрастных классов  $z_i$ 

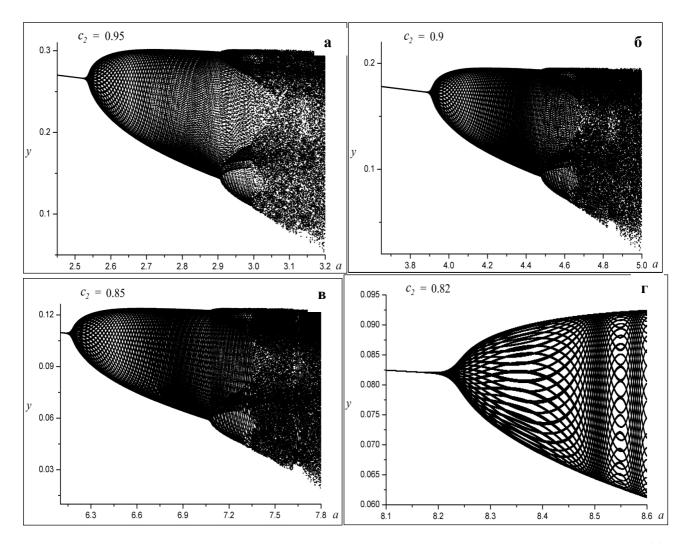
 $(c_2 = 0.95)$ , эффект усложнения возрастной структуры популяции отчетливо заметен: на рисунках видно, что сначала увеличение длительности полового созревания молоди сопровождается сокращением области значений репродуктивного потенциала a, при которых равновесие остается устойчивым и, соответственно, динамика системы в пределе стационарна; далее (при 4-5 возрастных группах) эта область начинает увеличиваться и уже 9-10-возрастная популяция имеет более протяженную область значения репродуктивного потенциала со стационарной динамикой, чем двухвозрастная. Кроме того, верхняя граница численности как старшего (y), так и самого младшего возрастного класса (x) смещается вниз. Каких-либо выраженных закономерностей, связанных с наличием четного либо нечетного числа возрастных групп в модельной популяции, не просматривается.

Рассмотрим, как влияет на характер динамики численностей возрастных групп снижение выживаемости ювенильной части популяции  $(z_i)$ , определяемое величиной  $c_2$ . Численные расчеты показали, что с уменьшением параметра  $c_2$  качественного изменения вида бифуркационных диаграмм не происходит, наблюдается лишь интуитивно понятное удлинение области значений репродуктивного потенциала a, при которых нетривиальное равновесие остается устойчивым и, соответственно, динамика системы в переделе стационарна; наблюдается и расширение всего допустимого интервала значений а, при которых линейная модель остается корректной (т.е. численности возрастных групп не принимают отрицательных значений, рисунок 4.5). При этом верхняя и нижняя границы значений численности репродуктивной части популяции (у) заметно снижаются (рисунок 4.6). По мере усложнения возрастной структуры, как и следовало ожидать, допустимый диапазон снижения параметра  $c_2$ уменьшается, поскольку для поддержания численности репродуктивной части популяции нужен достаточный приток молоди. При этом критически низкие значения  $c_2$  приводят к возникновению неожиданного динамического эффекта - область допустимых значений репродуктивного потенциала а заканчивается раньше, чем популяция окажется в области наибольшей динамической неопределенности (рисунок 4.6г).

Дополним феноменологическую картину, полученную в ходе численного исследования динамических режимов, более строгими характеристиками: динамикой ляпуновских показателей  $\{\lambda_i\}_{i=1}^n$  (где n количество возрастных групп в популяции); а также размерностью D возникающих в системе аттракторов.



**Рисунок 4.5** Эволюция распределения численности младшей возрастной группы с уменьшением доли выживших особей ювенильной группы на последующих годах жизни  $(c_2)$ . Сверху вниз идет усложнение возрастной структуры популяции от трёх возрастов до одиннадцати;  $c_1 = 0.45$ .

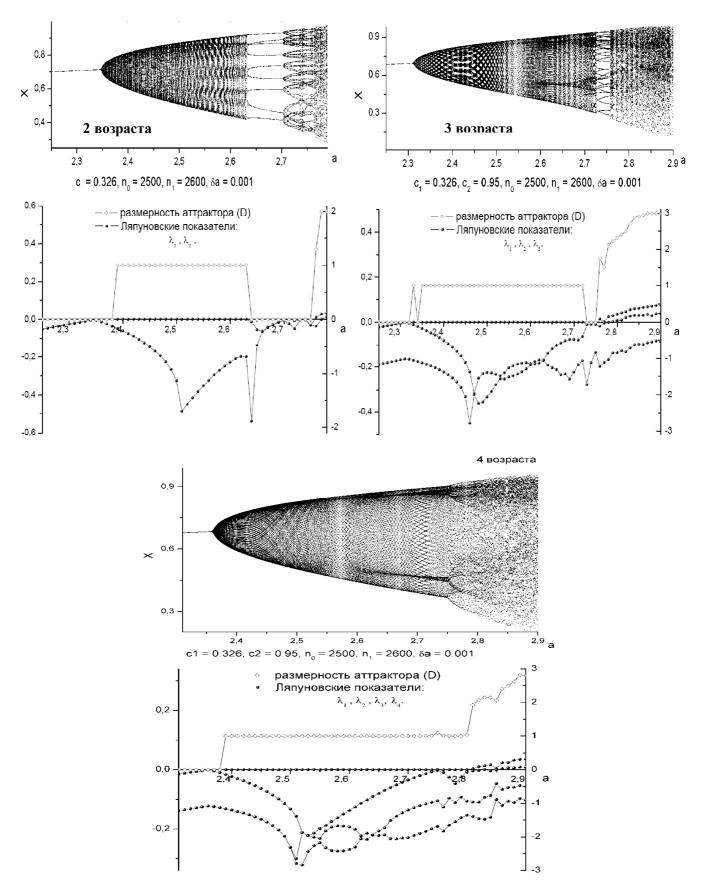


**Рисунок 4.6.** Эволюция распределения численности старшей возрастной группы (y) с уменьшением доли выживших особей ювенильной группы на последующих годах жизни  $(c_2)$ ; популяция включает 10 возрастных групп;  $c_1 = 0.45$ .

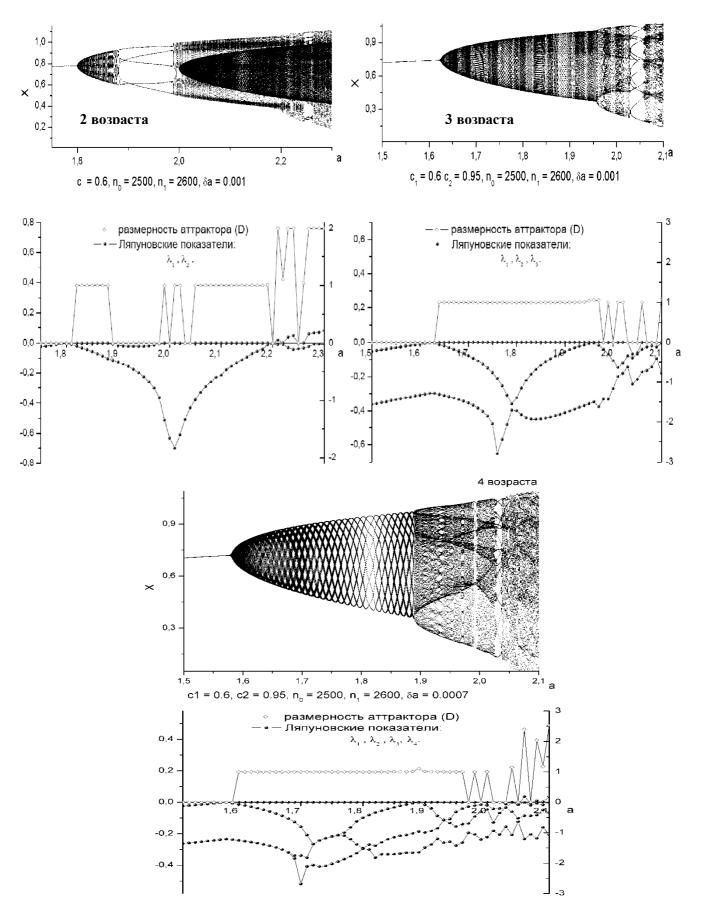
При вычислении ляпуновских показателей использовался алгоритм Бенеттина (Неймарк, Ланда, 1987), а в качестве оценки размерности аттракторов была выбрана ляпуновская размерность, рассчитываемая по формуле Каплана–Йорке:

$$D = j + \sum_{i=1}^{j} \lambda_1 / |\lambda_{j+1}|$$
, где  $j = \max\{m : \sum_{i=1}^{m} \lambda_i \ge 0\}$ .

На рисунках 4.7 и 4.8 приведены пары графиков: сверху бифуркационные диаграммы, ниже динамика ляпуновских показателей и размерности аттракторов для 2-, 3- и 4-возрастной популяции соответственно. Из результатов проведенного численного исследования следует, что в большей области допустимых значений репродуктивного потенциала a преобладают аттракторы значительно меньшей размерности, чем позволяет размерность модели. Кроме того, если в модели двухвозрастной популяции еще встречаются аттракторы размерности 2 при критически больших значениях a, то в трёхвозрастной модели аттракторы достигают размерности 3 уже не при любых значениях параметра  $c_1$ ; удлинение же периода созревания



**Рисунок 4.7.** Распределение численности младшей (x) возрастной группы в предельных траекториях (аттракторах) моделей; ниже приведена динамика ляпуновских показателей и размерности аттрактора в зависимости от величины коэффициента a.



**Рисунок 4.8.** Распределение численности младшей (x) возрастной группы в предельных траекториях (аттракторах) моделей; ниже приведена динамика ляпуновских показателей и размерности аттрактора в зависимости от величины коэффициента a.

еще на единицу не приводит к появлению аттракторов размерности 4 – более того, не возникает даже аттрактор размерности 3.

Результаты проведенных численных экспериментов показывают, что хотя увеличение длительности онтогенеза и сопровождается ростом потенциальных возможностей для усиления хаотизации динамического поведения системы, ожидаемого роста хаотизации на самом деле не происходит, и в среднем динамика более сложно структурированных популяций выглядит менее «богатой», чем динамика популяций с коротким онтогенезом. Биологически же этот факт означает, что популяция с длительным онтогенезом в среднем обладает более упорядоченной динамикой и потому оказывается более жизнеспособной.

#### Обсуждение

Проведен модельный анализ связи между продолжительностью онтогенеза и характером динамического поведения изолированной популяции (структурой И размерностью возникающих хаотических аттракторов). В однородной популяции возрастание скорости ее прироста сопровождается закономерным переходом от устойчивых режимов динамики численности к колебаниям и хаосу (псевдостохастическому поведению), т.е. переходом от равновесных режимов динамики к неравновесным; для более сложных нелинейных моделей динамики популяций с возрастной структурой (продолжительным онтогенезом) увеличение репродуктивного потенциала (а) также приводит к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели. Однако увеличение продолжительности и сложности онтогенеза «в среднем» не увеличивает степень хаотизации аттракторов. В частности, в пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, отвечающих равновесной динамике, сужение флуктуаций численностей возрастных групп, а также скудное разнообразие аттракторов большой размерности и преобладание областей, где хаотизация аттракторов выражена слабо.

Усложнение онтогенеза через возрастание числа ювенильных возрастных групп, создавая потенциальные возможности для увеличения «в среднем» хаотизации, в итоге оказывается способным обеспечить переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам. Этот результат дает модельное объяснение тому факту, что при достаточно широком спектре периодических режимов, теоретически возможных для изолированных популяций со структурой (Greenman and Benton, 2004), реально найденные периоды исключительно узкие и многие полевые популяции демонстрируют очевидно стабильную либо псевдоциклическую динамику (Бобырев, Криксунов, 1996; Clutton-Brock et al.,

1997; Sæther, 1997; Wickens and York, 1997; Kendall et al., 1998; Siriwardena et al., 1998; Bjørnstad et al., 1999; Fewster et al., 2000; Freckleton, Watkinson, 2002).

# Глава 5. Влияние антропогенного воздействия на естественную эволюцию однородной популяции: оптимальный стационарный промысел с постоянной долей изъятия

Динамическая теория популяций традиционно рассматривается как смежный раздел теоретической популяционной экологии (Федоров, Гильманов, 1980) и популяционной биофизики (Базыкин, 1985; Волькенштейн, 1988; Романовский и др., 2004; Чернавский, 2004). Основная проблема, вокруг которой формируется динамическая теория — это описание характера и объяснение механизмов флюктуирующего (квазипериодического и хаотического) поведения численности популяций. К этой проблеме примыкает важная прикладная задача разработки оптимальной стратегии эксплуатации промысловых видов (оптимизация процесса «сбора урожая»). По смыслу рассматриваемых задач ясно, что в теоретической популяционной экологии проводятся исследования динамики лимитированных популяций, развивающихся в условиях ограниченности ресурсов жизнедеятельности.

С 30-х годов XX-го века бурно развивается другая ветвь динамической популяционной теории – математическая популяционная генетика, в рамках которой строятся и исследуются модели эволюционного преобразования генетической структуры популяции. Особенности динамики численности при этом обычно не анализировались. Численность считалась либо «достаточно» (фактически неограниченно) большой (в детерминированных моделях) либо неизменной (модели, используемые для анализа последствий генетического дрейфа).

Попытки объединить популяционно-экологические и популяционно-генетические подходы высветили два типа проблем, которые могут быть рассмотрены в рамках этой теории. Во-первых, здесь получило естественное развитие исследование действия эволюционных факторов, в первую очередь, естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно и изменений характера динамики популяций, развивающихся в условиях ограниченности экологических ресурсов (т.е. находящихся под действием лимитирующих факторов окружающей среды) (напр., Hanski, 1999). Интересные частные результаты были получены Райгарденом (Rougharden, 1971) и Чарлзуорсом (Charlesworth, 1971). Первый из этих исследователей численно проанализировал дискретную математическую модель динамики частот аллелей в менделевской однолокусной диаллельной популяции (с линейным видом зависимости приспособленности от численности) для случаев стационарной и флюктуирующей среды обитания. Чарлзуорс исследовал аналитически более общую дискретную модель эволюции однолокусной менделевской популяции, развивающуюся в стационарной среде.

Мощное развитие этих и других результатов (MacArthur and Wilson, 1967) было получено во многих работах и сформулировано в виде концепции К и г-отбора (Pianka, 1978). В частности для метапопуляции с неполовым размножением оно было выполнено в работе Евдокимова (1999).

Во-вторых, в рамках эволюционно-экологических моделей оказался возможен подробный анализ эволюционно-генетических последствий промысла. Господствующая в теории оптимальной эксплуатации концепция максимального уравновешенного изъятия предполагает поддержание численности промысловой популяции на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Таким образом, популяции, подверженные промыслу, оказываются в других экологических условиях, чем неэксплуатируемые популяции, имеющие численность, определяемую балансами естественных процессов. В результате в промысловых популяциях могут изменяться условия отбора, а соответственно и приспособленности генотипических групп особей.

В большой серии современных исследований отмечено почти катастрофическое снижение эффективной численности популяций и потеря генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия. Причем эти негативные для биологических видов тенденции наблюдаются не только в промышляемых популяциях (например, изменение генетической структуры породообразующих деревьев при восстановлении лесов после вырубки (Norton, 1996; Lee et al., 2002; Finkeldey, Ziehe, 2004), промысловых видов рыб (Hindar et al., 2004), но и в популяциях, которые явно не эксплуатируются, а испытывают на себе влияние антропогенного воздействия за счет фрагментации и сокращения среды обитания (например, генетические изменения в популяции саламандры (Curtis, Taylor, 2004)). Окончательное решение вопроса, что происходит с адаптивной изменчивостью видов на фоне антропогенного воздействия, не является очевидным и тоже привлекает интерес исследователей (например, (Singh, 1978; Martínez-Garmendia, 1998)).

Подробного исчерпывающего анализа описанных выше проблем до последнего времени не проводилось. Данная работа призвана заполнить некоторые пробелы в этой области.

# § 5.1 Моделирование воздействия оптимального стационарного промысла с постоянной долей изъятия на однородную популяцию

#### 5.1.1 Математическая модель эксплуатируемой однородной популяции

Рассмотрим наиболее простую модельную ситуацию, в которой проявляются закономерности взаимосвязанных изменений динамики генетической структуры и численности популяции, вызванные взаимодействием эволюционных (в основном селективных) и экологических (ограничивающих популяционный рост) факторов. Примером такой модельной системы может быть диплоидная менделевская панмиктичная популяция, генетическое разнообразие в которой контролируется одним диалелльным локусом (с аллеломорфами A и a), а экологическое лимитирование сводится к убывающей зависимости приспособленности от численности.

Введем обозначения:  $x_n$  - численность популяции в n-ом поколении,  $q_n$  — частота аллеля A в n-ом поколении (следовательно,  $(1 - q_n)$  — частота аллеля a),  $w_{AA}(n)$ ,  $w_{Aa}(n)$ ,  $w_{aa}(n)$  — приспособленности генотипов AA, Aa, aa — соответстевенно в n-ом поколении. Изменение численности и генетической структуры популяции описывается следующей системой рекуррентных уравнений (Ратнер, 1977):

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n(x_n) x_n \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA}(x_n) q_n + w_{Aa}(x_n) (1 - q_n)) / \overline{w}_n(x_n), \end{cases}$$
 (5.1)

где  $\overline{w}_n = w_{AA}(x_n)q_n^2 + 2w_{Aa}(x_n)q_n(1-q_n) + w_{aa}(x_n)(1-q_n)^2$  - средняя приспособленность популяции в n-ом поколении. Будем полагать, что приспособленности зависят от численности экспоненциально:  $w_{ij} = \exp\left(R_{ij}\left(1-\frac{x_n}{K_{ij}}\right)\right)$ .

Соответственно каждый генотип характеризует его ресурсный  $(K_{ij})$  и мальтузианский  $(R_{ij})$  параметры. Для упрощения выкладок, введем дополнительное предположение, что все генотипы имеют одинаковую приспособленность при некотором значении численности популяции (равном  $x^*$ ).

Условия существования и разрушения генетического полиморфизма модели (5.1), а так же результаты исследования ее динамического поведения приведены в работах (Жданова и др., 2003; Жданова, Фрисман, 2005), §1.1.

Введем в модель (5.1) промысел с постоянной долей изъятия u:

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \overline{w}_n (1 - u) \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + w_{Aa} (1 - q_n)) / \overline{w}_n, \end{cases}$$
 (5.2)

Предполагается, что изъятию подвержены взрослые особи, и величина изъятия («урожай») в n-ом поколении равна  $x_n w_n u$ . При достаточно малой доле изъятия — урожай небольшой и промысел не оказывает существенного влияния на динамику популяции. Увеличение доли изъятия приводит к снижению численности популяции, но на начальном этапе это сопровождается соответствующим увеличением урожая, и, возможно, стабилизацией процесса динамики. Дальнейшее увеличение доли изъятия настолько снижает уровень численности, что объем урожая падает. Соответственно, необходимо определить такой уровень изъятия из популяции, при котором режим ее эксплуатации окажется оптимальным. К настоящему времени сложилась концепция, в которой под оптимальным промыслом (Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Srinivasu, Ismail, 2001; Braumann, 2002; и др.) понимается такая доля изъятия из популяции, которая обеспечивает стабильный максимальный равновесный уровень промыслового «урожая» при условии невырождения популяции. Рассмотрим влияние оптимального промысла на генетическую структуру популяции.

#### 5.1.2 Стационарные точки модели эксплуатируемой популяции

Поскольку модель эксплуатируемой популяции (5.2), может иметь три положения равновесия: два мономорфных, соответствующих фиксации генотипов AA или aa, и одно полиморфное, в котором присутствуют все три генотипа, то, в общем случае, существует три доли изъятия:  $u_{AA}$ ,  $u_{aa}$  и  $u_{Aa}$ , - оптимизирующие промысел в каждом равновесии соответственно.

В равновесии система (5.2) примет вид

$$\begin{cases} x = x\overline{w}(1-u) \\ q = q(w_{AA}q + w_{Aa}(1-q))/\overline{w} \end{cases}$$
 (5.3)

Система (5.3) имеет три решения: два мономорфных ( $\{q=0,\,x=x_1\}$  и  $\{q=1,\,x=x_2\}$ ) одно полиморфное  $\{q=q_3,\,x=x_3\}$ .

Из первого уравнения системы (5.3) выразим долю изъятия u:

$$\overline{w}(1-u)=1$$
, следовательно

$$u = 1 - 1/\overline{w}. \tag{5.4}$$

Учитывая (5.4), перепишем выражение, определяющее объем изъятия в виде:  $R = x\overline{w}u = x\overline{w} - x$  .

Для того чтобы промысел с постоянной долей изъятия был оптимальным, необходимо выполнение условия:  $\frac{\partial R}{\partial x}\bigg|_{x=\overline{x}}=0$  . Следовательно,

$$\overline{w} + x \overline{w}_x' - 1 = 0. \tag{5.5}$$

Запишем также выражение для производной  $\overline{w}'_{r}$ :

$$\overline{w}_x' = q^2 (w_{AA})_x' + 2q(1-q)(w_{Aa})_x' + (1-q)^2 (w_{aa})_x'$$
, где  $(w_{ij})_x' = -\frac{R_{ij}}{K_{ii}} w_{ij}$ 

• Определим значения численности и оптимальную долю изъятия в мономорфных равновесиях.

 $\Pi$ ри q = 0

$$\overline{w} = w_{aa}(x_1) = \exp(R_{aa}(1 - \frac{x_1}{K_{aa}})), \ \overline{w}'_x = (w_{aa})'_x = -\frac{R_{aa}}{K_{aa}}w_{aa}(x_1).$$

Из (4.5) получаем  $w_{aa}(x_1) - \frac{R_{aa}}{K_{aa}} x_1 w_{aa}(x_1) = 1$ , следовательно

$$\left(1 - \frac{R_{aa}}{K_{aa}} x_1\right) w_{aa}(x_1) = 1$$
(5.6)

и 
$$u_{aa} = 1 - 1/w_{aa}(x_1)$$
.

Уравнение (5.6) аналитически не решается, поэтому равновесное значение численности можно определить численно. Покажем, что верно следующее утверждение.

# Утверждение 5.1:

Уравнение (5.6) имеет единственное решение; причем это решение лежит внутри интервала  $(0, K_{aa}/R_{aa})$ .

### Доказательство:

- 1) Покажем, что  $\min\{K_{aa},K_{aa}/R_{aa}\}=K_{aa}/R_{aa}$ . Т.к. в модели неэксплуатируемой популяции (5.1) мономорфная стационарная точка  $\{q=0,\ x=x_1\}$  существует, если  $R_{aa}>1$ ; то выполнение этого условия необходимо и в рассматриваемом случае. Следовательно,  $\min\{K_{aa},K_{aa}/R_{aa}\}=K_{aa}/R_{aa}$ .
- 2) Перепишем уравнение (4.6) в виде:  $\left(1 \frac{R_{aa}}{K_{aa}} x_1\right) = 1/w_{aa} (x_1)$  или

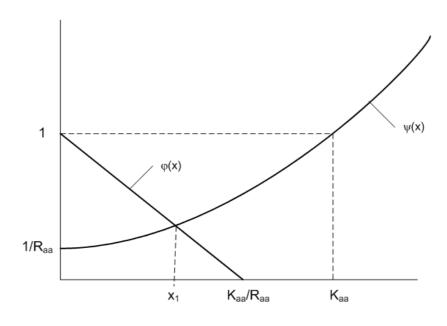
$$\left(1 - \frac{R_{aa}}{K_{aa}} x_1\right) = \exp\left(R_{aa} \left(\frac{x_1}{K_{aa}} - 1\right)\right). \tag{5.7}$$

Введем обозначения:

$$\varphi(x) = \left(1 - \frac{R_{aa}}{K_{aa}}x\right) \text{ if } \psi(x) = \exp\left(R_{aa}\left(\frac{x}{K_{aa}} - 1\right)\right). \tag{5.8}$$

Тогда искомое решение уравнения (5.6) является точкой пересечения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  .

Рассмотрим поведение функций (5.8) на интервале (0,  $K_{aa}/R_{aa}$ ). На этом отрезке  $\varphi(x)$  монотонно убывает от 1 до 0;  $\psi(x)$  монотонно возрастает от  $1/R_{aa}$  до  $\exp(1-R_{aa})$  (рисунок 5.1).



**Рисунок 5.1** Графики функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  уравнения (4.8) на интервале (0,  $K_{aa}$ ).

На левом конце рассматриваемого интервала (при  $\mathbf{x}=0$ )  $\varphi(x)>\psi(x)$ , на правом конце (при  $x=K_{aa}/R_{aa}$ )  $\varphi(x)<\psi(x)$ , следовательно, существует единственная точка  $x_1\in(0,K_{aa}/R_{aa})$ , в которой  $\varphi(x_1)=\psi(x_1)$ . Т.е.  $x_1\in(0,K_{aa}/R_{aa})$  является решением уравнения (5.6). Утверждение доказано.

Аналогично для симметричной мономорфной стационарной точки q = 1 получим:

$$\left(1 - \frac{R_{AA}}{K_{AA}} x_2\right) w_{AA}(x_2) = 1$$
(5.9)

и  $u_{AA} = 1 - 1/w_{AA}(x_2)$ .

Верно следующее утверждение.

#### Утверждение 5.2:

Уравнение (5.9) имеет единственное решение; причем это решение лежит внугри интервала  $(0, K_{AA}/R_{AA})$ .

Доказательство аналогично предыдущему.

# Утверждение 5.3:

Мономорфное равновесие системы (5.2) устойчиво, если в данном равновесии приспособленность соответствующей гомозиготы больше приспособленности гетерозиготы.

#### Доказательство:

Найдем собственные значения  $\lambda_i$  мономорфного равновесия  $\{q=0, x=x_1\}$ :

$$\begin{vmatrix} (1-u)(\overline{w}+x_1\cdot\overline{w}_x')-\lambda & (1-u)x_1\cdot\overline{w}_q'\\ q\cdot F_x' & F+q\cdot F_q'-\lambda \end{vmatrix} = 0, \text{ где } F = \left(w_{AA}q+w_{Aa}(1-q)\right)/\overline{w} \,.$$

Используя (5.5):  $\overline{w} + x_1 \cdot \overline{w}'_x = 1$  и q = 0, получим:

$$\begin{vmatrix} (1-u)-\lambda & (1-u)x_1 \cdot \overline{w}_q' \\ 0 & F-\lambda \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow ((1-u)-\lambda)(F-\lambda) = 0 \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = 1-u \\ \lambda_2 = w_{Aa}(x_1)/w_{aa}(x_1) \end{cases}$$

Т.е.  $|\lambda_2| < 1$ , если  $w_{Aa}(x_1) < w_{aa}(x_1)$ .

Аналогичное верно и для симметричной мономорфной стационарной точки: равновесие  $\{q=1, x=x_2\}$  устойчиво, если  $w_{Aa}(x_2) < w_{AA}(x_2)$ .

Утверждение доказано.

• Определим условия существования полиморфного равновесия.

# Утверждение 5.4:

Полиморфное равновесие  $\{q_3, x_3\}$  существует, если ресурсный параметр гетерозиготы либо больше ресурсных параметров обеих гомозигот (  $K_{Aa} > \max\{K_{AA}, K_{aa}\}$  ), либо - меньше  $(K_{Aa} < \min\{K_{AA}, K_{aa}\})$ :

Доказательство: запишем систему уравнений, определяющих полиморфное равновесие

$$\begin{cases}
\left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{Aa}(x_3)\right)^2 = \left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{AA}(x_3)\right) \left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{aa}(x_3)\right) (*) \\
q_3 = \frac{1/(1-u_{Aa}) - w_{Aa}(x_3)}{w_{AA}(x_3) - w_{Aa}(x_3)}
\end{cases} (5.10)$$

1) Покажем, что если ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение ( $\min\{K_{AA}, K_{aa}\} < K_{Aa} < \max\{K_{AA}, K_{aa}\}$ ), то любое значение численности  $x_3$  при подстановке во второе уравнение системы (5.10) даст  $q_3$ , не принадлежащее интервалу (0,1); а, следовательно, полиморфного равновесия не существует.

В полиморфной стационарной точке частота аллеля A определяется из 2-го уравнения системы (5.10). Частоту аллеля a (1-q) можно определить по следующей формуле:

$$(1-q_3) = \frac{1/(1-u_{Aa}) - w_{Aa}(x_3)}{w_{aa}(x_3) - w_{Aa}(x_3)}.$$
(5.11)

Пусть в точке  $x_3 1/(1-u_{Aa}) < w_{Aa}(x_3)$  и  $w_{AA}(x_3) < w_{Aa}(x_3)$ ,

тогда  $q_3 > 0$ , но  $(1 - q_3) < 0$ , т.к. при таком расположении ресурсных параметров приспособленность гетерозиготы всегда находится между приспособленностями гомозигот и в результате знаменатель выражения (5.11) оказывается отрицательным.

Аналогично можно показать, что все возможные сочетания значений (  $1/(1-u_{Aa}) < w_{Aa}(x_3)$  и  $w_{AA}(x_3) > w_{Aa}(x_3)$  ,  $1/(1-u_{Aa}) > w_{Aa}(x_3)$  и  $w_{AA}(x_3) < w_{Aa}(x_3)$  ,  $1/(1-u_{Aa}) > w_{Aa}(x_3)$  и  $w_{AA}(x_3) > w_{Aa}(x_3)$  ) не дают корректных значений генетического состава, т.к. либо  $q_3 < 0$ , либо  $(1-q_3) < 0$ .

2) Покажем, что если ресурсный параметр гетерозиготы либо больше ресурсных параметров обеих гомозигот (  $K_{Aa}$ >max{ $K_{AA}$ ,  $K_{aa}$ } ), либо - меньше (  $K_{Aa}$ <min{ $K_{AA}$ ,  $K_{aa}$ } ), то существует такое значение  $x_3$  (не обязательно являющееся решением уравнения (\*) системы (5.10)), при котором  $a_3$  принадлежит интервалу (0,1).

Пусть репродуктивные потенциалы генотипов расположены следующим образом:  $R_{Aa} > R_{Aa} > R_{aa}$ . Тогда верно следующее:

$$\begin{cases}
w_{Aa}(x_3) > w_{AA}(x_3) > w_{aa}(x_3), x_3 < x^* \\
w_{Aa}(x_3) < w_{AA}(x_3) < w_{aa}(x_3), x_3 > x^*
\end{cases}$$
(5.12)

Если  $R_{Aa} > 1/(1-u_{Aa})$ , то можно выбрать такую точку  $x_3 < x^*$ , в которой  $w_{Aa}(x_3) > 1/(1-u_{Aa})$ . Учитывая (5.12), из второго уравнения системы (5.10) и из уравнения (5.11) следует, что  $q_3 > 0$  и  $(1-q_3) > 0$ . Т.е.  $q_3$  принадлежит интервалу (0,1).

Если  $R_{Aa} < 1/(1-u_{Aa})$ , то при любых  $x_3$ :  $w_{Aa}(x_3) < 1/(1-u_{Aa})$ ; в этом случае возьмем  $x_3 > x^*$ . Учитывая (5.12), из второго уравнения системы (5.10) и из уравнения (5.11) следует, что  $q_3 > 0$  и  $(1-q_3) > 0$ . Т.е.  $q_3$  принадлежит интервалу (0,1).

Аналогичное можно показать и для симметричных случаев ( $R_{Aa} < R_{AA} < R_{aa}$ ,  $R_{Aa} < R_{aa} < R_{AA}$ ,  $R_{Aa} > R_{AA} > R_{aa}$ ). Учитывая что рассмотренные варианты взаимного расположения репродуктивных потенциалов генотипов ( $R_{ij}$ ) возможны в том и только том случае, если ресурсный параметр гетерозиготы либо больше ресурсных параметров обеих гомозигот ( $K_{Aa} > \max\{K_{AA}, K_{aa}\}$ ), либо - меньше ( $K_{Aa} < \min\{K_{AA}, K_{aa}\}$ ), 2-ой пункт утверждения доказан.

3) Покажем, что существует значение  $x_3$ , удовлетворяющее уравнению (\*) системы (5.10), такое, что  $q_3 \in (0,1)$ .

Перепишем уравнение (\*) в виде:

$$\varphi(x) = \psi(x)$$

где

$$\varphi(x) = \left(\frac{1}{1 - u_{Aa}} - w_{Aa}(x)\right)^{2}, \ \psi(x) = \left(\frac{1}{1 - u_{Aa}} - w_{AA}(x)\right)\left(\frac{1}{1 - u_{Aa}} - w_{aa}(x)\right).$$

Обозначим через  $K_{ij}^u$  такие значения x, в которых  $w_{ij}(K_{ij}^u) = \frac{1}{1 - u_{Aa}}$ . Эти параметры характеризуют емкость экологической ниши для ії-ого генотипа в эксплуатируемой популяции;

они являются аналогами ресурсных параметров генотипов в свободной от промысла популяции. Вообще говоря,  $K_{ii}^{u}$  может быть отрицательным.

Очевидно, что из 
$$\begin{bmatrix} K_{{\scriptscriptstyle A}a} > \max\{K_{{\scriptscriptstyle A}A},\,K_{{\scriptscriptstyle a}a}\} \\ K_{{\scriptscriptstyle A}a} < \min\{K_{{\scriptscriptstyle A}A},\,K_{{\scriptscriptstyle a}a}\} \end{bmatrix} \text{ следует } \begin{bmatrix} K_{{\scriptscriptstyle A}a}^u > \max\{K_{{\scriptscriptstyle A}A}^u,\,K_{{\scriptscriptstyle a}a}^u\} \\ K_{{\scriptscriptstyle A}a}^u < \min\{K_{{\scriptscriptstyle A}A}^u,\,K_{{\scriptscriptstyle a}a}^u\} \end{bmatrix}.$$

а) Рассмотрим ситуацию, когда

$$w_{Aa}(0) = R_{Aa} > \frac{1}{1 - u_{Aa}}$$
 и  $\left(\frac{1}{1 - u_{Aa}} - R_{aa}\right) \left(\frac{1}{1 - u_{Aa}} - R_{AA}\right) > 0$  . В этом случае все  $K^u_{ij}$ 

положительные. Эта ситуация схематично представлена на рисунке 5.2а. Кроме отмеченной на рисунке точки пересечения графиков функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)-x_3$ , существует еще их пересечение  $-x^*$ :  $x^* \in (0, \min K_{ii}^u)$  либо  $x^* \in (\max K_{ii}^u, +\infty)$ .

Нетрудно показать, что  $x_3 \in (K_{Aa}^u, \min(K_{AA}^u, K_{aa}^u))$  либо  $x_3 \in (\max(K_{AA}^u, K_{aa}^u), K_{Aa}^u)$ ; причем этому решению уравнения (\*) соответствует корректное значение  $q_3 \in (0,1)$ .

- b) При достаточно большой доле изъятия возможны ситуации, когда не все  $K^u_{ij}$  положительные (рисунки 5.26, 5.2в). И в этих случаях можно показать, что существует значение  $x_3$ , являющееся пересечением графиков функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  (отличное от  $x^*$ ); причем  $x_3 > 0$  и  $q_3 \in (0,1)$ .
- с) Ситуация, когда все  $K_{ij}^u$  отрицательны (рис. 5.2г), не возможна, т.к. в полиморфном равновесии выполняются условия:

$$\begin{cases}
w_{AA}q + w_{Aa}(1-q) = 1/(1-u_{Aa}) \\
w_{Aa}q + w_{aa}(1-q) = 1/(1-u_{Aa})
\end{cases}$$
(5.13)

Из (5.13) видно, что если  $K^u_{{\scriptscriptstyle A}a}>0$  , то допустимо:  $K^u_{{\scriptscriptstyle A}A}<0$  и  $K^u_{{\scriptscriptstyle a}a}<0$  .

Если  $K_{Aa}^u < 0$ , то необходимо:  $K_{AA}^u > 0$  и  $K_{aa}^u > 0$ . Т.е. все возможные ситуации сводятся к рассмотренным в предыдущих двух пунктах.

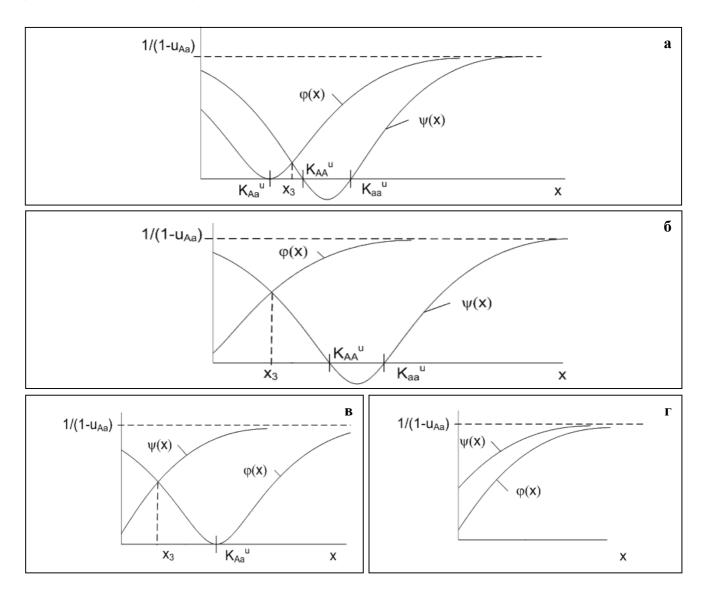
Утверждение доказано.

Далее исследуем на устойчивость полиморфное равновесие  $\{q_3, x_3\}$ ; найдем собственные значения  $\lambda_i$ :

$$\begin{vmatrix} (1-u)(\overline{w} + x_3 \cdot \overline{w}_x') - \lambda & (1-u)x_1 \cdot \overline{w}_q' \\ q_3 \cdot F_x' & F + q_3 \cdot F_q' - \lambda \end{vmatrix} = 0, \text{ где } F = \left(w_{AA}q_3 + w_{Aa}(1-q_3)\right)/\overline{w} \; .$$

Используя (5.5):  $\overline{w} + x_3 \cdot \overline{w}_x' = 1$  и F = 1, получим:

$$\begin{vmatrix} (1-u) - \lambda & (1-u)x_1 \cdot \overline{w}'_q \\ q_3 \cdot F'_x & 1 + q_3 \cdot F'_q - \lambda \end{vmatrix} = 0$$



**Рисунок 5.2** Схематичное изображение графиков функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$ , стоящих в левой и правой части уравнения (\*) системы (5.10), соответственно.

$$\overline{w}_q' \mid_{x=x_3} = 2((qw_{AA} + (1-q)w_{Aa}) - ((1-q)w_{aa} + qw_{Aa})) = 2(1/(1-u) - 1/(1-u)) = 0$$

$$F'_q = \frac{(w_{AA} - w_{Aa})}{\overline{w}} = (1 - u)(w_{AA} - w_{Aa}),$$

$$q_3 \cdot F_q' = (1 - u)(w_{AA} - w_{Aa}) \frac{1/(1 - u) - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} = 1 - w_{Aa}(1 - u)$$

$$\begin{vmatrix} (1-u)-\lambda & 0 \\ q_3 \cdot F_x' & 2-w_{Aa}(1-u)-\lambda \end{vmatrix} = 0$$
 
$$\Rightarrow ((1-u)-\lambda)(2-w_{Aa}(1-u)-\lambda) = 0 \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = 1-u \\ \lambda_2 = 2-w_{Aa}(x_3)(1-u_{Aa}) \end{cases}$$
 T.e.  $|\lambda_2| < 1$  , если  $1 < w_{Aa}(x_3)(1-u_{Aa}) < 3$ .

# 5.1.3 Основные результаты аналитического исследования модели эксплуатируемой популяции

Проведенное в предыдущем пункте исследование модели эксплуатируемой популяции (5.3) позволяет заключить.

Модель (5.3) имеет

Два мономорфных равновесия:  $\{q = 0, x = x_1\}$  и  $\{q = 1, x = x_2\}$ .

- стационарные значения  $x_1$  и  $x_2$  определяются из уравнений  $\left(1-\frac{R_{aa}}{K_{aa}}x_1\right)w_{aa}(x_1)=1$  и  $\left(1-\frac{R_{AA}}{K_{AA}}x_2\right)w_{AA}(x_2)=1$  соответственно. Каждое из уравнений, имеет единственное решение, лежащее внутри интервала  $(0,\ K_{aa}/R_{aa})$  и  $(0,\ K_{AA}/R_{AA})$  соответственно. Оптимальные доли изъятия для этих равновесий составляют:  $u_{aa}=1-1/w_{aa}(x_1)$  и  $u_{AA}=1-1/w_{AA}(x_2)$  соответственно.
- мономорфная стационарная точка оказывается устойчивой, если в данном равновесии приспособленность соответствующей гомозиготы больше приспособленности гетерозиготы.
- 2. Полиморфное равновесие  $\{q_3, x_3\}$  существует, если ресурсный параметр гетерозиготы либо больше ресурсных параметров обеих гомозигот  $(K_{Aa}>\max\{K_{AA}, K_{aa}\})$ , либо меньше  $(K_{Aa}<\min\{K_{AA}, K_{aa}\})$ :
  - равновесные значения  $x_3$  и  $q_3$  удовлетворяют следующей системе уравнений:

$$\begin{cases} \left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{Aa}(x_3)\right)^2 = \left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{AA}(x_3)\right) \left(\frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{aa}(x_3)\right) (*) \\ q_3 = \frac{1/(1-u_{Aa}) - w_{Aa}(x_3)}{w_{AA}(x_3) - w_{Aa}(x_3)} \end{cases}.$$

Из уравнения (\*) выражается доля изъятия  $u_{Aa} = \frac{w_{AA}(x_3)w_{aa}(x_3) - w_{Aa}^2(x_3)}{w_{AA}(x_3) + w_{aa}(x_3) - 2w_{Aa}(x_3)}$ , далее, подставляя  $q_3$  в выражение для  $\overline{w}$  и дифференцируя по x, определяем стационарное значение численности из условия  $\frac{\partial}{\partial x} \left( \overline{xwu} \right) = 0$ , определяющего максимум равновесного урожая.

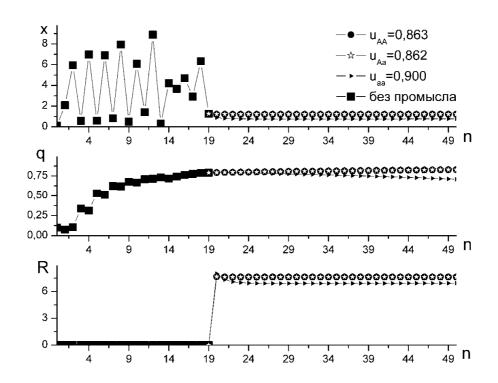
• полиморфное равновесие оказывается устойчивым, если в нем выполнено условие  $1 < w_{4a}(x_3)(1-u_{4a}) < 3$ .

Результаты аналитического исследования модели эксплуатируемой популяции (5.2) позволяют предположить, что промысел с оптимальной долей изъятия способен изменить характер устойчивости равновесных состояний, по сравнению с устойчивостью аналогичных равновесий свободной (неэксплуатируемой) популяции, т.е. может привести не только к смене характера динамического режима системы, но и к существенному изменению генетического состава популяции. Причем, если в одних случаях (при небольших репродуктивных потенциалах) оптимальный промысел лишь несколько уменьшает размер популяции, не изменяя ее динамического режима и генетического состава; то в других (когда присутствуют генотипы с большим репродуктивным потенциалом) последствия промысла могут быть весьма неожиданны, и решающим может оказаться не только выбор доли изъятия, но и начальное состояние популяции. Проиллюстрируем вышесказанное несколькими примерами численного моделирования.

#### 5.1.4 Результаты численного эксперимента

В результате оптимального промысла полиморфная популяция может полностью утратить генетическое разнообразие; при этом ее численность и генетический состав стабилизируются (рисунок 5.3). В этом примере, при выборе максимальной доли изъятия из трех возможных ( $u_{AA}$ =0.863,  $u_{Aa}$ =0.862,  $u_{aa}$ =0.900), происходит вытеснение аллеля A примерно к 210-му поколению, достигается мономорфное равновесие q=0, x=0.84 со стабильным уловом

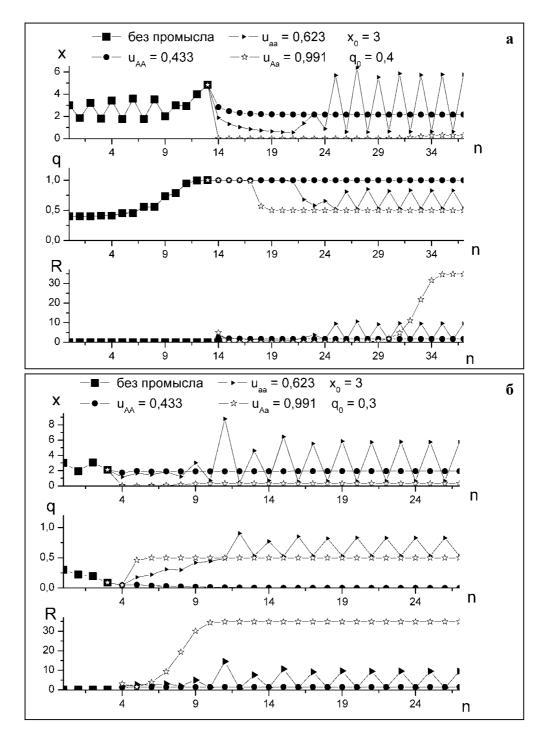
R=7.61. Эксплуатация популяции с меньшей интенсивностью ( $u_{AA}$ =0.863 или  $u_{Aa}$ =0.862) позволяет сохранить генетическое разнообразие и даже немного увеличить улов R=7.63; в этом случае достигается устойчивое полиморфное равновесие q=0.896, x=1.22.



**Рисунок 5.3** Динамика численности (x), частоты аллеля A (q) и уровня изъятия (R) при постоянной долях, соответствующих полиморфному и двум мономорфным стационарным состояниям. Эксплуатация начинается после 19-ти поколений свободного развития. В отсутствие промысла — хаотическая динамика численности и генетического состава. Популяционные параметры:  $K_{AA}$ =4,  $K_{Aa}$ =4,  $K_{Aa}$ =3,  $K_{AA}$ =2.85,  $K_{Aa}$ =2.81,  $K_{Aa}$ =3.21.

На рисунке 5.4 пример динамики популяции, которая теряет генетическое разнообразие, если ее не эксплуатировать, в зависимости от начальных условий достигается одно из мономорфных равновесий: q=1 (рисунок 5.4a) или q=0 (рисунок 5.4б). В случае эксплуатации этой популяции с наибольшей «оптимальной» интенсивностью  $u_{Aa}=0.991$  генетическое разнообразие сохранится: достигается устойчивое полиморфное равновесие q=0.498, x=0.31; и максимальный равновесный улов R=34.81. Выбор минимальной «оптимальной» доли изъятия  $u_{AA}=0.433$  приводит к вытеснению одного из аллелей и стабилизации изъятия на уровне R=1.48 (при мономорфизме aa) или R=1.65 (при мономорфизме AA). Эксплуатация популяции с интенсивностью  $u_{aa}=0.623$  приводит к дестбилизации динамики численности, генетического

состава и, как следствие, величины изъятия; при этом полиморфизм сохраняется, а средний улов достигает уровня R=5.29.



**Рисунок 5.4** Популяция, достигающая мономорфные равновесия в отсутствие промысла. Популяционные параметры:  $K_{AA}$ =5,  $K_{Aa}$ =2,  $K_{aa}$ =3,  $R_{AA}$ =1,  $R_{Aa}$ =6.4,  $R_{aa}$ =1.6. (a) и (б) отличаются только величной ( $q_0$ ): а) при  $q_0$ =0.4 неэксплуатируемая популяция достигает мономорфного равновесия {q=1, x=5}; здесь эксплуатация началась после 13 поколения, когда популяционные показатели уже почти достигли стационарного уровня:  $q_{13}$ =0.99999,  $x_{13}$ =4.85; б) при  $q_0$ =0.3 в отсутствие промысла достигается другое мономорфное равновесие {q=0, x=3}; в этом случае эксплуатация началась уже после 3-го поколения:  $q_3$ =0.088,  $x_3$ =2.11.

#### Заключение

Проведенное исследование показывает, что в свободной от эксплуатации популяции за счет ограниченности жизненных ресурсов происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру, т.е. выживают генотипы, наиболее приспособленные к условиям ограниченности жизненных ресурсов. В эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость ее прироста, и уже в этих условиях фактор ограниченности жизненных ресурсов отступает на второй план, а наиболее приспособленными оказываются генотипы, дающие большее потомство, т.е. обладающие большим репродуктивным потенциалом. Следовательно, оптимальный промысел способен изменить условия естественного отбора и привести не только к изменению динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции.

# Глава 6. Влияние антропогенного воздействия на естественную эволюцию структурированной популяции: оптимальный стационарный промысел с постоянной долей изъятия

Если продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, тогда каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам и описать их динамику уже нельзя моделями, разработанными для однородных популяций. Наличие сложной возрастной структуры характерно для большинства промысловых видов, поэтому задача исследования эколого-генетических последствий оптимального промысла в структурированных популяциях остается актуальной.

Данная работа продолжает серию исследований (Скалецкая и др., 1979; Фрисман, Скалецкая, 1994; Жданова, Фрисман, 2005; Фрисман, Жданова, 2009; Фрисман и др., 2010а, 2010б), посвященных изучению естественной эволюции природной популяции с выраженной сезонностью жизненного цикла.

Рассмотрим достаточно простую модельную ситуацию, когда популяция состоит из двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении, причем за время, протекающее между двумя последовательными периодами размножения, выжившие особи младшего возраста достигают половозрелого состояния и переходят в старший возрастной класс.

Предполагается, что промыслу может быть подвержен либо младший, либо старший возрастной класс, либо оба класса одновременно.

Такой способ промысла, когда производится изъятие особей отдельных возрастных категорий, часто применяется на практике. Здесь можно отметить промысел проходных рыб, когда изъятие из определенной возрастной группы определяется местом лова; кроме того, размер ячейки сети способен регулировать геометрические размеры вылавливаемых особей, что, как правило, определяет и их принадлежность к некоторой возрастной категории. Однако наиболее ярким примером промысла из разных возрастных классов является коммерческая добыча морского зверя. Наряду с летним промыслом «холостяков», трех-четырех летних самцов северного морского котика (Callorhinus ursinus L., 1758), занимающих отдельные изолированные места на лежбищах, идет коммерческий промысел «серебристых» котиков (перелинявших к осени щенков летнего помета), находящихся на других участках лежбища. Стоит упомянуть и печально известный промысел детенышей (бельков и серок) гренландского тюленя (Pagophilus groenlandicus Erxleben, 1777).

Многие промысловые виды имеют сложную возрастную структуру, характеризуются долгим периодом созревания. Рассматриваемая здесь модель не может в чистом виде описать динамику таких биологических видов; необходимо вводить запаздывание или дополнительные уравнения в предложенную модель и исследовать возникающие в связи с этим дополнительные эффекты (Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi and Kooijman, 1999). Настоящее исследование является лишь первым шагом на пути изучения влияния оптимального промысла и различных стратегий эксплуатации сложно-структурированых популяций на их эволюцию.

# § 6.1 Оптимизация промысла в популяции, состоящей из двух возрастных классов

Рассмотрим наиболее простую модельную ситуацию: популяцию с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении.

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

Обозначим через a(y) — произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости приплода на первом году жизни (penpodykmuвный nomenuuan), а через f(x) и g(y) — выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей соответственно. Здесь мы ограничимся рассмотрением ситуации, когда действие лимитирующих факторов сосредоточено только в доживании младшего возрастного класса до следующего биологического возраста, т.е.  $a(y) \equiv a$ ,  $g(y) \equiv c$ . Константы a и c положительны, причем c < 1.

Поскольку плотностно-зависимые факторы обычно лимитируют развитие популяции, будем считать выживаемость младшей возрастной группы f(x) убывающей функцией (т.е. f'(x) < 0), стремящейся к нулю при бесконечном возрастании аргумента. 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 развиваться 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. Вместе с тем, сравнительный модельный анализ (Фрисман и др., 2010b) показал, что падение выживаемости приплода с увеличением его численности является одним из самых эффективных механизмов регуляции размера популяции.

При сделанных допущениях уравнения динамики, связывающие численности выделенных возрастных классов в смежных поколениях, принимают вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + cy_n. \end{cases}$$
 (6.1)

Предположим, что лимитирование роста численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному закону f(x) = 1 - x, тогда система (6.1) принимает вид:

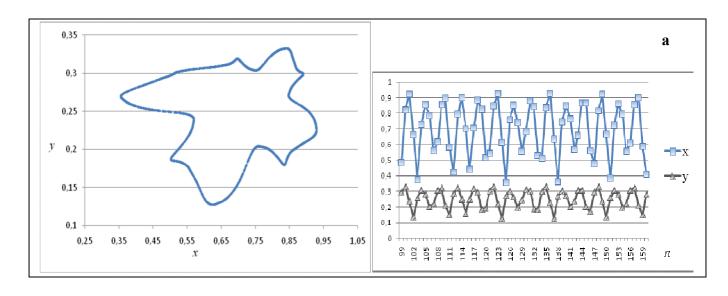
$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + cy_n. \end{cases}$$
 (6.2)

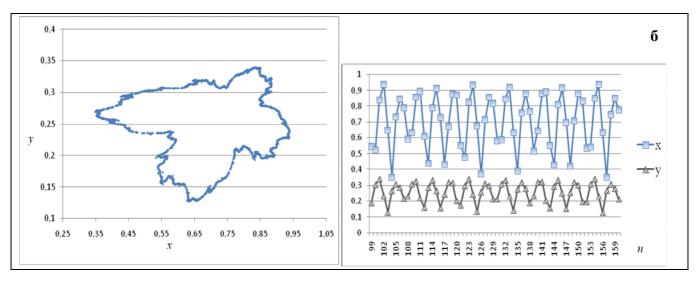
В работе (Фрисман, Скалецкая, 1994) проведено детальное исследование динамики численности двухвозрастной популяции (6.1). Показано, как с ростом параметров репродуктивного потенциала a и выживаемости c происходит усложнение динамики численностей возрастных групп: при небольших значениях этих параметров численности возрастных групп постоянны; далее нетривиальное равновесие теряет устойчивость и в фазовом пространстве (x, y) появляются предельные инвариантные кривые, а далее и странные аттракторы (рисунок 6.1).

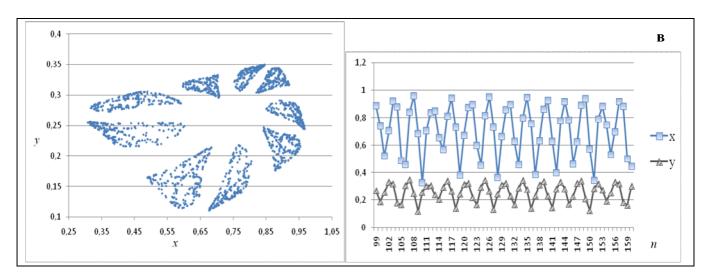
Рассмотрим влияние оптимального стационарного промысла на динамику двухвозрастной популяции. Пусть из каждой возрастной группы изымается некоторая фиксированная доля особей до периода размножения. Из младшей возрастной группы доля вылова составит  $u_1$ , из старшей —  $u_2$ . Тогда, к очередному сезону размножения численности возрастных групп будут следующими:

$$\begin{cases}
 x_{n+1} = ay_n(1 - u_2), \\
 y_{n+1} = x_n(1 - u_1)(1 - x_n(1 - u_1)) + cy_n(1 - u_2).
\end{cases}$$
(6.3)

При этом доход от изъятия составит:  $R(u_1,u_2) = \gamma_1 u_1 x_n + \gamma_2 u_2 y_n$ , где  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  — стоимости условной единицы особей дорепродуктивного и репродуктивного возраста, соответственно.







**Рисунок 6.1** Динамика неэксплуатируемой двухвозрастной популяции (6.2). На рисунках слева аттракторы в фазовом пространстве переменных  $\{x, y\}$ , справа — динамика численности старшей (y) и младшей (x) возрастных групп в череде поколений (n). Фиксированы следующие значения внутрипопуляционных параметров: а - a = 2.794, c = 0.276; б - a = 2.765, c = 0.296; в - a = 2.769, c = 0.326.

Необходимо определить такой уровень изъятия из популяции, при котором режим ее эксплуатации окажется оптимальным. К настоящему времени сложилась концепция, в которой под оптимальным промыслом (Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Srinivasu, Ismail, 2001; Вгаитапп, 2002 и др.) понимается такая доля изъятия из популяции, которая обеспечивает стабильный максимальный равновесный уровень промыслового «урожая» при условии невырождения популяции. Для популяции с возрастной структурой необходимо определить набор значений  $u_i$ , соответсвующих долям изъятия из i-й возрастной группы. Рассмотрим влияние оптимального промысла на динамику численностей возрастных групп двухвозрастной популяции.

Будем рассматривать стационарный промысел, тогда величину дохода от промысла перепишем в виде:

$$R(u_1, u_2) = \gamma_1 u_1 \overline{x} + \gamma_2 u_2 \overline{y}. \tag{6.4}$$

Стационарные численности в эксплуатируемой популяции определяются следующим образом:

$$\begin{cases}
\overline{y} = \overline{x} / (a(1 - u_2)), \\
\overline{x} = \frac{a(1 - u_1)(1 - u_2) + c(1 - u_2) - 1}{a(1 - u_1)^2 (1 - u_2)}.
\end{cases} (6.5)$$

Будем рассматривать только такие значения параметров, при которых равновесие (6.5) существует, т.е.  $\{\bar{x}>0, \bar{y}>0\}$ : a+c>1.

Далее необходимо определить оптимальные доли изъятия из возрастных классов  $\{u_1, u_2\}$ , в которых функция дохода R достигает своего локального максимума.

Несложно показать, что *максимум функции дохода R не достигается внутри области*  $\{u_1 \in (0,1), u_2 \in (0,1)\}$  . Следовательно, стратегия промысла, при которой из популяции изымаются особи обоих возрастов сразу (репродуктивного и дорепродуктивного), не является оптимальной.

Найдем критические точки функции R, а далее определим, являются ли они искомым экстремумом. Подставив (6.5) в (6.4), получим:

$$R(u_1, u_2) = (a(1 - u_1)(1 - u_2) + c(1 - u_2) - 1)(\gamma_2 u_2 + a\gamma_1(1 - u_2)u_1)/(a^2(1 - u_1)^2(1 - u_2)^2).$$

Далее, вычислив частные производные функции R по переменным  $u_1$  и  $u_2$  и приравняв их к нулю, получаем систему уравнений для отыскания критических точек:

$$\begin{cases} (a+c-1)\gamma_2 - (a+c+1)\gamma_2 u_2 - a(\gamma_1 + \gamma_2)(1-u_2)u_1 = 0 \\ a(1-u_2)(\gamma_1(1+(a-c)(1-u_2)) + \gamma_2 u_2)u_1 = \\ = a^2\gamma_1(1-u_2)^2 - 2\gamma_2 u_2(1-c(1-u_2)) - a\gamma_1(1-u_2)(1-c(1-u_2) - \gamma_2 u_2). \end{cases}$$

Откуда:

$$\overline{u}_1 = (a+c-1)\gamma_1/(a(\gamma_2-\gamma_1)), \overline{u}_2 = (a+c-1)\gamma_1/(\gamma_1(a+c)-\gamma_2)$$
(6.6)

Покажем, что критические точки функции R, определяемые соотношениями (6.6), лежат вне интервала (0,1):

- если  $\gamma_2 < \gamma_1$ , то  $\overline{u}_1 < 0$ ;
- $\gamma_2=\gamma_1$ , тогда  $\overline{u}_2=1$ ,  $\overline{u}_1=\infty$ ;
- $\gamma_2 > \gamma_1$ , перепишем условия  $\{u_1 \in (0,1), u_2 \in (0,1)\}$  в виде:

$$\begin{cases} 0 < (a+c-1)\gamma_{2} < a(\gamma_{2} - \gamma_{1}) \\ \gamma_{2} < \gamma_{1}(a+c), 0 < (a+c)\gamma_{1} - \gamma_{1} < \gamma_{1}(a+c) - \gamma_{2} \Rightarrow \gamma_{1} > \gamma_{2} \end{cases}$$

Таким образом, максимум изъятия R нужно искать на границах области:  $\{u_1 \in (0,1), u_2 = 0\}$  и  $\{u_2 \in (0,1), u_1 = 0\}$ . Покажем, что на каждой из этих границ существует локальный максимум функции дохода R.

# • Оптимальный стационарный промысел из младшей возрастной группы

Найдем экстремум функции дохода R на границе  $\{u_1 \in (0,1), u_2 = 0\}$ . Поскольку промыслу подвержена только младшая возрастная группа, то систему (6.3) и нетривиальное равновесие (6.5) можно переписать в виде:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, & \{ \overline{y} = \overline{x} / a, \\ y_{n+1} = x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) + cy_n, \\ \overline{x} = (a(1 - u_1) + c - 1) / (a(1 - u_1)^2). \end{cases}$$

При этом доход от промысла составит:  $R = \gamma_1 u_1 \overline{x} = \gamma_1 u_1 (a(1-u_1)+c-1)/(a(1-u_1)^2)$  .

В точке  $\overline{u}_1 = (a+c-1)/(1+a-c)$  функция R достигает локального максимума, т.к.

$$\left. \frac{dR}{du_1} = \gamma_1 \frac{a + c - 1 - u_1(1 + a - c)}{a(1 - u_1)^3} \right|_{u_1 = \overline{u}_1} = 0 \quad \text{if} \quad \frac{d^2R}{du_1^2} \right|_{u_1 = \overline{u}_1} = \gamma_1 \frac{(1 + a - c)^4}{8a(c - 1)^3} < 0.$$

Отметим, что при a+c>1 оптимальная доля изъятия  $\overline{u}_1$  принимает корректное значение:  $0<\overline{u}_1<1$  .

# • Оптимальный стационарный промысел из старшей возрастной группы

Найдем экстремум функции дохода R на границе  $\{u_2 \in (0,1), u_1 = 0\}$ . В этом случае промыслу подвергается только старшая возрастная группа и система (6.3) вместе с нетривиальным равновесием (6.5) принимает вид:

При этом доход от промысла составит:

$$R(u_1, u_2) = \gamma_2 u_2 \overline{y} = \gamma_2 u_2 (a(1 - u_2) + c(1 - u_2) - 1)/(a(1 - u_2))^2$$
.

В точке  $\overline{u}_2 = (a+c-1)/(1+a+c)$  функция R достигает локального максимума, т.к.

$$\left. \frac{dR}{du_2} = \gamma_2 \left. \frac{a + c - 1 - u_2(1 + a + c)}{a^2(1 - u_2)^3} \right|_{u_2 = \overline{u}_2} = 0 \text{ m } \left. \frac{d^2R}{du_2^2} \right|_{u_2 = \overline{u}_2} = -\gamma_2 \frac{(1 + a + c)^4}{8a^2} < 0.$$

Отметим, что при a+c>1 оптимальная доля изъятия  $\overline{u}_2$  принимает корректное значение:  $0<\overline{u}_2<1$ .

Доказанное выше позволяет сделать следующие оценки:

- изъятие фиксированной доли особей из младшей возрастной группы позволяет достичь локального максимума дохода  $R_1 = \frac{\gamma_1(a+c-1)^2}{4a(1-c)}$  при  $\overline{u} = \frac{a+c-1}{1+a-c}$ ;
- изъятие фиксированной доли особей из старшей возрастной группы позволяет достичь локального максимума  $R_2 = \frac{\gamma_2(a+c-1)^2}{4a^2}$  при:  $\overline{u} = \frac{a+c-1}{1+a+c}$ .

Промысел особей старшего или младшего возраста принесет больший доход, зависит от соотношения цен  $\gamma_1/\gamma_2$ , а также от внутрипопуляционных параметров, характеризующих репродуктивный потенциал и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни (a и c):

- при  $\gamma_2 < \gamma_1 a/(1-c)$ :  $R_1 > R_2$ , т.е. изъятие особей дорепродуктивного возраста приносит больший доход;
- при  $\gamma_2 > \gamma_1 a / (1-c)$  больший доход приносит эксплуатация репродуктивной части популяции, т.к. в этом случае  $R_1 < R_2$  .

Изменение соотношения цен на особей различных возрастов приведет к изменению величины дохода и может быть основанием для принятия решения о выборе соответствующей возрастной группы, из которой будет осуществляться промысел; при этом соотношение цен не может влиять на динамику популяции.

Далее покажем, что *оптимальный промысел стабилизирует динамику численностей* возрастных групп, т.к. нетривиальная стационарная точка (6.5) оказывается устойчивой при любых значения внутрипопуляционных параметров a+c>1.

Для определения типа устойчивости нетривиальной стационарной точки найдем собственные значения Якобиана преобразования:

Оптимальный стационарный промысел из младшей возрастной группы

$$\begin{cases} X = ay \\ Y = x(1 - u_1)(1 - x(1 - u_1)) + cy \end{cases} \Rightarrow \begin{vmatrix} X_x' - \lambda & X_y' \\ Y_x' & Y_y' - \lambda \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} -\lambda & a \\ (1 - u_1) - 2x(1 - u_1)^2 & c - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Подставив  $u_1 = \overline{u}_1$  и  $\overline{x} = (a^2 - (1-c)^2)/(4a(1-c))$ , получим собственные значения:

$$\lambda_{1,2} = \frac{c(a+1-c) \pm \sqrt{c^2(a+1-c)^2 + 8(a+1-c)(c-1)^2}}{2(a+1-c)}.$$
(6.7)

### Оптимальный стационарный промысел из старшей возрастной группы

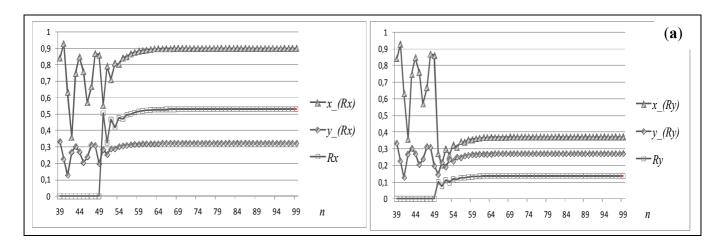
$$\begin{cases} X = ay(1-u_2), \\ Y = x(1-x) + cy(1-u_2) \end{cases} \Rightarrow \begin{vmatrix} X_x' - \lambda & X_y' \\ Y_x' & Y_y' - \lambda \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} -\lambda & a(1-u_2) \\ 1 - 2x & c(1-u_2) - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

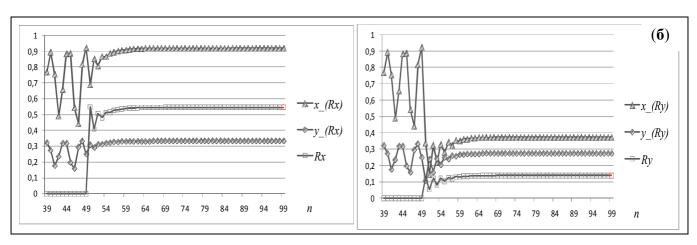
Подставив  $u_2 = \overline{u}_2$  и  $\overline{x} = (a+c-1)/2a$ , получим собственные значения:

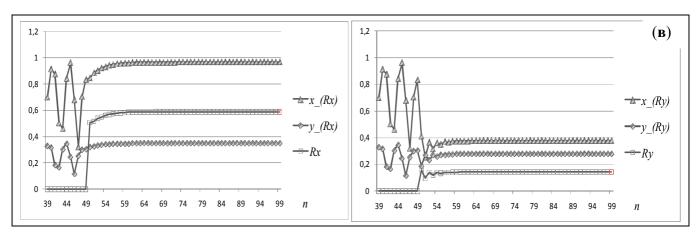
$$\lambda_{1,2} = \frac{c \pm \sqrt{2 + 2a - 2ac - c^2}}{a + c + 1} \,. \tag{6.8}$$

Собственные значения, определяемые соотношениями (6.7) и (6.8) не превосходят единицу по модулю ввиду ограничений на параметры модели: a + c > 1 и 0 < c < 1.

Рисунок 6.2 иллюстрирует процесс стабилизации динамики численностей возрастных групп популяции при оптимальном стационарном промысле с постоянной долей изъятия. Значения внутрипопуляционных параметров (репродуктивный потенциал а и выживаемость старшего возрастного класса на последующих годах жизни с) выбраны совпадающими со значениями параметров на рисунке 6.1 (а, б и в соответственно), т.е. в неэксплуатируемой популяции во всех трех случаях наблюдаются незатухающие колебания численностей старшего и младшего возрастов (рисунок 6.1). Эксплуатация популяции начинается после 49 поколений свободного развития; к этому моменту наблюдаются вполне установившиеся флуктуации численностей возрастных групп. Изъятие постоянной доли от численности младшей (рисунок 6.2, слева) либо старшей (рисунок 6.2, справа) возрастной группы приводит к стабилизации динамики возрастных групп и достижению в каждом из случаев локального максимума функции дохода. При проведении расчетов зафиксированы значения стоимостей условной единицы особей дорепродуктивного и репродуктивного возраста  $\gamma_1 = 1$  и  $\gamma_2 = 1$ , т.е.  $Rx_n = u_l x_n$  и  $Ry_n = u_2 y_n$ . Изменение соотношения цен на особей различных возрастов приведет к изменению величины дохода и может быть основанием для принятия решения о выборе соответствующей возрастной группы, из которой будет осуществляться промысел; при этом соотношение цен не может влиять на динамику популяции.







**Рисунок 6.2** Стабилизация динамики численности двухвозрастной популяции при оптимальном стационарном промысле. Эксплуатация начинается на 50-м поколении. Производится изъятие фиксированной оптимальной доли от общей численности одной из возрастных групп:  $u_1$  – из младшей (графики слева),  $u_2$  – из старшей (графики справа). Внутрипопуляционные параметры выбраны такие же как на рисунке 4.5: а - a = 2.794, c = 0.276; б - a = 2.765, c = 0.296; в - a = 2.769, c = 0.326. Цены на единицу особей старшей и младшей возрастной группы приняты равными единице ( $\gamma_1 = \gamma_2 = 1$ ):  $Rx_n = u_1x_n$  и  $Ry_n = u_2y_n$ .

# § 6.2 Влияние оптимального промысла на эволюцию двухвозрастной популяции

Естественно предположить, что величина плодовитости особей или репродуктивный потенциал (a) в природных популяциях определяется в процессе эволюции под действием естественного отбора.

Действие естественного отбора на динамику двухвозрастной популяции на примере одной из самых простых модельных ситуаций, когда адаптивный признак кодируется одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a, было изучено в §3.2:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_{n} y_{n} \\ y_{n+1} = x_{n} (1 - x_{n}) + c y_{n} \\ q_{n+1} = \frac{p_{n} (w_{AA} p_{n} + w_{Aa} (1 - p_{n}))}{\overline{w}_{n}}, \\ p_{n+1} = \frac{x_{n} (1 - x_{n}) q_{n} + c y_{n} p_{n}}{x_{n} (1 - x_{n}) + c y_{n}} \end{cases}$$

$$(6.9)$$

где  $p_n$  - частота аллеля A в старшем возрастном классе;  $q_n$  - частота аллеля A в младшем возрастном классе;  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$ , и  $w_{aa}$  - приспособленности зародышей соответствующего генотипа,  $\overline{w}_n = w_{AA} p_n^2 + 2 w_{Aa} p_n (1-p_n) + w_{aa} (1-p_n)^2 - \text{репродуктивный потенциал старшего возрастного класса (или средняя приспособленность зародышей).}$ 

Рассмотрим влияние оптимального стационарного промысла на эволюцию двухвозрастной популяции. Пусть по-прежнему из каждой возрастной группы изымается некоторая фиксированная доля особей до периода размножения. Из младшей возрастной группы доля изъятия составит  $u_1$ , из старшей —  $u_2$ . Тогда, к очередному сезону размножения численности возрастных групп и частоты аллеля A в этих группах будут следующими:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \overline{w}_n y_n (1 - u_2) \\ y_{n+1} = x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) + c y_n (1 - u_2) \\ q_{n+1} = \frac{p_n (w_{AA} p_n + w_{Aa} (1 - p_n))}{\overline{w}_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) q_n + c y_n (1 - u_2) p_n}{x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) + c y_n (1 - u_2)} \end{cases}$$
(6.10)

При этом доход от изъятия также составит:  $R(u_1, u_2) = \gamma_1 u_1 x_n + \gamma_2 u_2 y_n$ , где  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  – стоимости условной единицы особей дорепродуктивного и репродуктивного возраста, соответственно.

Модель (6.10), кроме тривиальной  $\{\bar{x}=0, \bar{y}=0\}$ , имеет три стационарные точки:

1. 
$$\overline{p} = 0, \overline{q} = 0, \overline{y} = \overline{x}/(w_{aa}(1-u_2)), \overline{x} = \frac{w_{aa}(1-u_1)(1-u_2) + c(1-u_2) - 1}{w_{aa}(1-u_1)^2(1-u_2)};$$

2. 
$$\overline{p} = 1, \overline{q} = 1, \overline{y} = \overline{x}/(w_{AA}(1-u_2)), \overline{x} = \frac{w_{AA}(1-u_1)(1-u_2) + c(1-u_2) - 1}{w_{AA}(1-u_1)^2(1-u_2)};$$

3. 
$$\overline{p} = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{aa} - 2w_{Aa} + w_{AA}}, \overline{q} = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{aa} - 2w_{Aa} + w_{AA}}, \overline{y} = \overline{x} / (\overline{w}(1 - u_2)),$$
$$\overline{x} = \frac{\overline{w}(1 - u_1)(1 - u_2) + c(1 - u_2) - 1}{\overline{w}(1 - u_1)^2(1 - u_2)}, \overline{w} = w_{AA}\overline{p} + w_{Aa}(1 - \overline{p}).$$

Первые две стационарные точки мономорфные, т.е. в этих равновесиях популяция генетически однородна: при  $\{\overline{p}=0,\overline{q}=0\}$  все особи имеют генотип aa, при  $\{\overline{p}=1,\overline{q}=1\}$  - генотип AA. Существование мономорфных стационарных точек обеспечивается выполнением условия:  $w_{aa}+c>1$  - в первом и  $w_{AA}+c>1$  - во втором случае, соответственно.

Третья стационарная точка полиморфная, т.е. в этом равновесии в популяции возможно сосуществование особей с генотипами: *АА*, *Аа* и *аа*. Для существования этого равновесия необходимо выполнение двух условий:

$$\begin{cases}
\overline{w} + c > 1 \\
\{w_{Aa} > \max(w_{aa}, w_{AA})\} \lor \{w_{Aa} < \min(w_{aa}, w_{AA})\}
\end{cases}$$
(6.11)

Для определения оптимальных долей изъятия  $\{u_1,\ u_2\}$  необходимо найти максимум функции дохода R в каждой из стационарных точек. Значения стационарных численностей  $\{\overline{x},\overline{y}\}$  в моделях (6.3) и (6.10) совпадают с точностью до обозначения параметра, характеризующего репродуктивный потенциал популяции. Поэтому результаты, полученные для модели (6.3), можно применить к модели (6.10), заменив репродуктивный потенциал a на соответствующее значение  $w_{aa}$ ,  $w_{AA}$  или  $\overline{w}$  для мономорфных и полиморфной стационарной точки, соответственно. Т.е. и для модели (6.10) верно утверждение, что максимум функции дохода a не достигается внутри области a a0 достигается на границах: a1 соответственно области a2 уществующих равновесий. В общем случае для модели (6.10) имеется шесть оптимальных долей изъятия: a1 соответствующих равновесиям a2 области в каждом из a3 мономорфным равновесиям a4 границах обрастного класса, соответствующие двум мономорфным равновесиям a5 границам (a6 границам), a8 и аналогичные три доли изъятия из старшего возрастного класса - a6 границам (a8 границам), a8 и аналогичные три доли изъятия из старшего возрастного класса - a8 границам (a8 границам).

Покажем, что в данном случае неселективный промысел не меняет направление естественного отбора.

# 6.2.1 Оптимальный стационарный промысел из старшей возрастной группы

При  $u_1 = 0$  модель (6.10) можно привести к виду (6.9), введя новые обозначения:

$$\overline{w}^* = \overline{w}(1-u_2), w_{ij}^* = w_{ij}(1-u_2), c^* = c(1-u_2).$$

Т.е. изъятие фиксированной доли особей из старшей возрастной группы фактически приводит к пропорциональному уменьшению приспособленностей всех генотипов и выживаемости старшей возрастной группы на последующих годах жизни.

Условия устойчивости мономорфных стационарных точек модели (6.9) §3.2:

- $\{\overline{q} = 0, \overline{p} = 0\}$  устойчива, если  $1 c < w_{aa} < 3 2c$  и  $w_{aa} > w_{Aa}$ ;
- $\{ \overline{q} = 1, \overline{p} = 1 \}$  устойчива, если  $1 c < w_{AA} < 3 2c$  и  $w_{AA} > w_{Aa};$

применимы для эксплуатируемой популяции (4.23) после замены c и  $w_{ij}$  на  $c^*$  и  $w_{ij}^*$  - соответственно.

В данном случае промысел не может повлиять на выполнение либо невыполнение условий:  $w_{AA} > w_{Aa}$  и  $w_{aa} > w_{Aa}$  . Т.е. направление естественного отбора не изменится.

Покажем также, что в результате промысла происходит стабилизация динамики численности возрастных групп генетически мономорфной популяции.

В отсутствие промысла флуктуации численности в мономорфных равновесиях возникают при нарушении условия  $w_{AA} < 3 - 2c$  (либо  $w_{aa} < 3 - 2c$ ).

Запишем первое из этих условий для эксплуатируемой популяции (второе полностью аналогично):  $w_{AA}^* < 3 - 2c^* \Rightarrow w_{AA} + 2c < 3/(1 - u_2)$  . Подставив оптимальную долю изъятия  $\overline{u}_2 = (w_{AA} + c - 1)/(1 + w_{AA} + c)$  , получаем условие:  $w_{AA} + 2c < 3(1 + c + w_{AA})/2 \Rightarrow c < 3 + w_{AA}$  , которое всегда выполнено, т.к. c < 1.

#### 6.2.2 Оптимальный стационарный промысел из младшей возрастной группы

При  $u_2=0$  модель (6.10) в стационарной точке  $\{\overline{q}=0,\overline{p}=0\}$  имеет два собственных значения, совпадающих с собственными значениями модели неэксплуатируемой популяции (6.9):  $\lambda_{1,2}=(c\pm\sqrt{c^2+4w_{Aa}(1-c)/w_{aa}})/2$ . Эта пара собственных чисел по модулю не превосходит единицу, если  $w_{aa}>w_{Aa}$ . Т.е. и в этом случае промысел не изменяет условий естественного отбора.

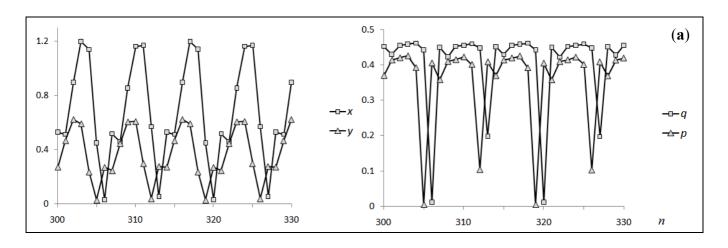
Вторая пара собственных чисел вычисляется по формуле:  $\lambda_{3,4} = (c \pm \sqrt{((2-c)^2(1-c) + w_{aa}(8-c(8-c)) - 4w_{aa}^2)/(1-c+w_{aa})})/2 \text{ . Аналитически не удалось}$  доказать, что при любых c и  $w_{aa}$   $\left|\lambda_{3,4}\right| < 1$  . Но численное моделирование показало, что при небольших значениях параметров c и  $w_{aa}$  собственные числа  $\lambda_{3,4}$  вещественные и по модулю не

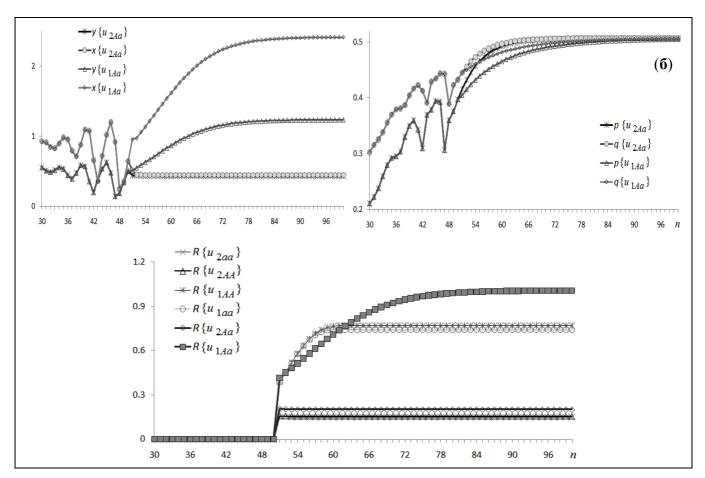
превосходят единицу. Рост приспособленности гомозиготы  $w_{aa}$  сначала приводит к появлению комплексных значений  $\lambda_{3,4}$  с модулем, не превосходящим единицу; далее модуль  $\lambda_{3,4}$  становится большим единицы, но при этом значения c и  $w_{aa}$  оказываются уже большими, чем допустимо ограничениями модели с линейным лимитированием численности младшего возрастного класса.

#### 6.2.3 Результаты численного исследования

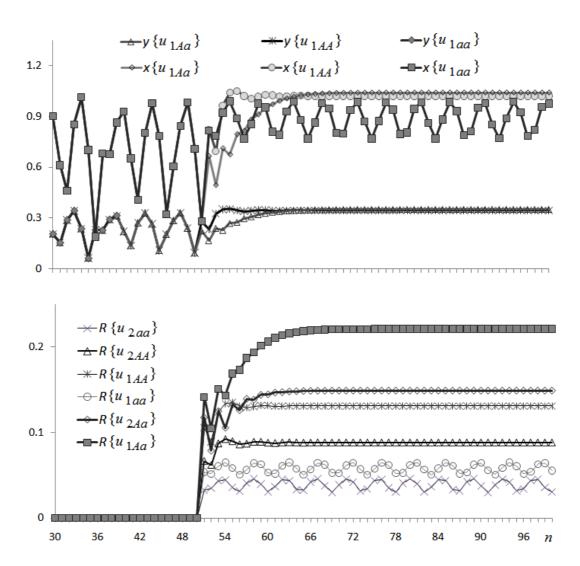
Численное исследование динамики модели (6.10) также показало, что оптимальный стационарный промысел с постоянной долей изъятия из одной возрастной группы стабилизирует как динамику численности возрастных групп, так и динамику генетического состава популяции.

На рисунке 6.3 пример популяции, в которой гетерозиготы имеют существенное преимущество по приспособленности относительно обеих гомозигот ( $w_{AA} = 1.1$ ,  $w_{Aa} = 2.8234$ ,  $w_{aa} =$ 1.05). Неэксплуатируемая популяция генетически полиморфна, хотя полиморфное равновесие не достигается, а вблизи него наблюдаются выраженные колебания генетического состава и численностей возрастных групп (рисунок 6.3 а). Вполне ожидаемо, что в этой ситуации для отдельной возрастной группы оптимальная доля изъятия, соответствующая полиморфному равновесию, больше оптимальных долей изъятия в мономорфных равновесиях:  $u_{1Aa} > \max\{u_{1AA}, u_{1AA}\}$  $u_{1aa}$ } и  $u_{2Aa} > \max\{u_{2AA}, u_{2aa}\}$ . Изъятие из младшей возрастной группы доли их численности  $u_{1Aa} =$ 0.8139 или из старшей -  $u_{2Aa}$ =0.4666 позволяет максимизировать доход (рисунок 6.3 б, нижний ряд), при этом численность возрастных групп и генетический состав популяции стабилизируются. Изъятие меньших долей численности, соответствующих мономорфным равновесиям (  $u_{1aa} =$ 0.68,  $u_{1AA}=0.6923;$   $u_{2aa}=0.2982,$   $u_{1AA}=0.3103),$  дает меньший доход, но численности возрастных групп и генетический состав также стабилизируются. Однако изъятие меньшей доли, чем максимально возможная для конкретной возрастной группы, может оказаться недостаточным для стабилизации динамики популяции. На рисунке 6.4 пример популяции, в которой на фоне промысла сохраняются колебания численности. Хотя изъятие большей доли, соответствующей полиморфному равновесию приводит к ее стабилизации.



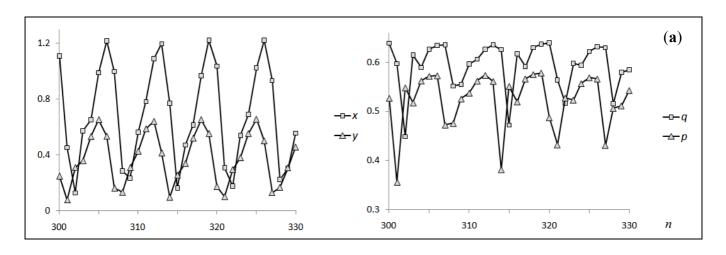


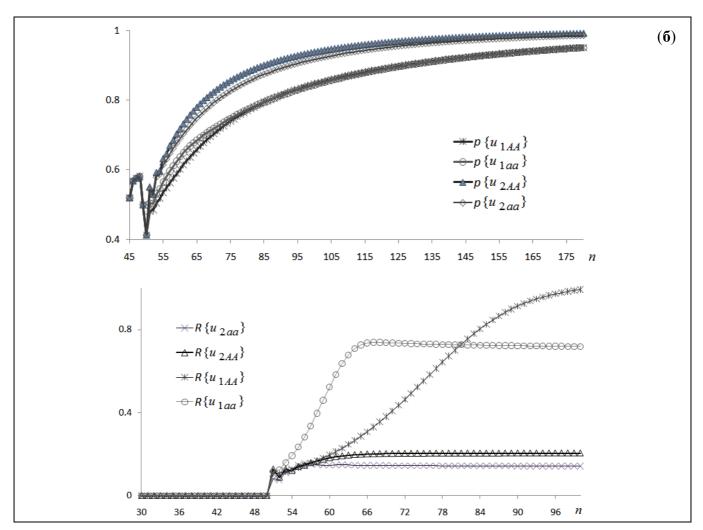
**Рисунок 6.3** Стабилизация динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции при оптимальном стационарном промысле. Параметры модели:  $w_{AA} = 1.1$ ,  $w_{Aa} = 2.8234$ ,  $w_{aa} = 1.05$ , c = 0.8,  $x_0 = 0.2$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $p_0 = 0.001$ ,  $q_0 = 0.001$ . а – динамика численности возрастных групп (x, y) и генетического состава (p, q) неэксплуатируемой популяции. б – динамика численности и генетического состава популяции (верхний ряд) при оптимальном стационарном промысле с долями изъятия, соответствующими полиморфному равновесию. Эксплуатация начинается после 50-го поколения. Цены за единицу особей старшей и младшей возрастной групп приняты равными единице  $(\gamma_1 = \gamma_2 = 1)$ :  $R\{u_{1ij}\} = u_{1ij} \cdot x_n$  и  $R\{u_{2ij}\} = u_{2ij} \cdot x_n$ . Внизу приведены графики дохода от промысла, соответствующего всем возможным долям изъятия.



**Рисунок 6.4** Сохранение колебаний численностей возрастных групп при недостаточном уровне изъятия, соответствующем мономорфному равновесию  $\{u_{1aa}, u_{2aa}\}$ . Стабилизация динамики численности двухвозрастной популяции при промысле с большими долями изъятия, соответствующими полиморфному  $\{u_{1Aa}, u_{2Aa}\}$  и мономорфному  $\{u_{1AA}, u_{2AA}\}$  равновесиям. Параметры модели:  $w_{AA} = 1.5, w_{Aa} = 4.65, w_{aa} = 1, c = 0.326, x_0 = 0.2, y_0 = 0.1, p_0 = 0.65, q_0 = 0.1.$ 

Несмотря на то, что промысел с постоянной долей изъятия не меняет взаимного расположения приспособленностей генотипов, т.е. не приводит к изменению направления естественного отбора; генетически полиморфная популяция может потерять свое генетическое разнообразие в результате промысла. На рисунке 6.5 популяция, в которой приспособленность гетерозиготы находится между приспособленностями гомозигот ( $w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa}$ ), т.е. не выполнены условия (6.11) и полиморфного равновесия не существует; однако приспособленность гетерозиготы достаточно высока и популяция оказывается полиморфной, в ней наблюдаются выраженные колебания как численности, так и генетического состава (рисунок 6.5 а) Эксплуатация популяции приводит к стабилизации динамики ее численности и генетического состава, при этом происходит полное вытеснение аллеля a, т.е. устанавливается генетически мономорфное равновесие {p=1, q=1} (рисунок 6.5 б).

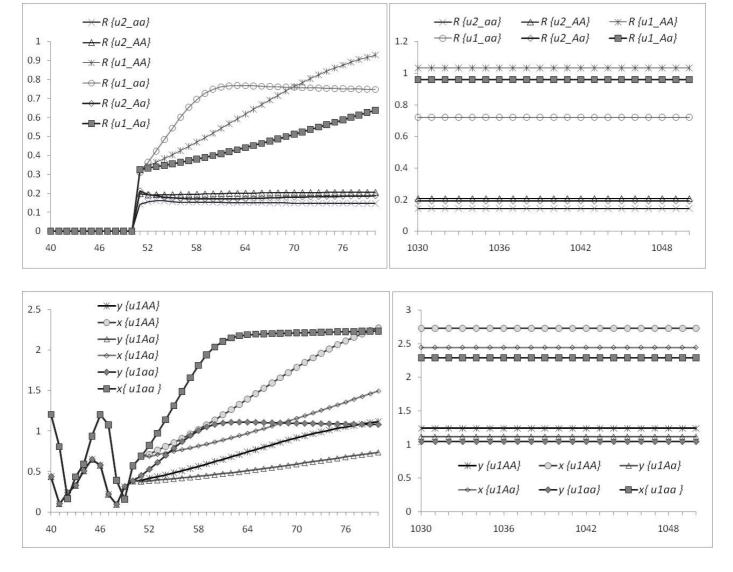




**Рисунок 6.5** Потеря генетического разнообразия популяции в результате оптимального промысла. Динамика численности и генетического состава возрастных групп популяции в отсутствие промысла (а). Динамика частоты аллеля A в старшей возрастной группе в эксплуатируемой популяции, а также доход от промысла (б). Эксплуатация начинается после 50 поколения. Параметры модели:  $w_{AA} = 2.12$ ,  $w_{Aa} = 2$ ,  $w_{aa} = 1.05$ , c = 0.8,  $x_0 = 0.2$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $p_0 = 0.91$ ,  $q_0 = 0.5$ .

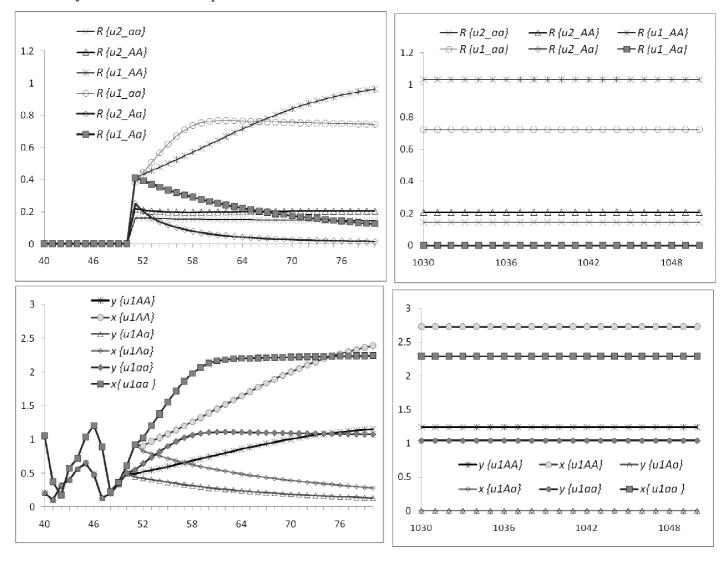
Такие ситуации, когда популяция полиморфна, несмотря на отсутствие полиморфного равновесия в системе (т.к. приспособленность гетерозиготы находится между

приспособленностями гомозигот ( $w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa}$ )) опасны тем, что при неправильной классификации могут быть распознаны как полиморфная популяция, имеющая больший репродуктивный потенциал, чем в действительности. В результате эксплуатация с выбором большей доли изъятия может привести к перелову. Хотя полиморфное равновесие отсутствует (т.е. имеет некорректные значения численностей возрастных групп или генетического состава), соответствующую долю изъятия можно рассчитать и она оказывается большей, чем доли изъятия для мономорфных равновесий. Небольшой перелов при выборе доли изъятия  $u_{Aa}$  (как на рисунке 6.6;  $u_{2AA} = 0.83$ ,  $u_{2Aa} = 0.86$ ,  $u_{2aa} = 0.69$ ) не приводит к катастрофическим последствиям, а лишь несколько снижает численность популяции и, соответственно, снижается объем вылова относительно максимально возможного (при изъятии  $u_{AA}$ ).



**Рисунок 6.6** Небольшой перелов (при изъятии доли  $u_{Aa}$ ) без катастрофических последствий для популяции. Вверху - доход от промысла, внизу - динамика численности возрастных групп в эксплуатируемой популяции. Эксплуатация начинается после 50 поколения. Параметры модели:  $w_{AA} = 2.2$ ,  $w_{Aa} = 1.8$ ,  $w_{aa} = 1.1$ , c = 0.8,  $x_0 = 0.2$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $p_0 = 0.91$ ,  $q_0 = 0.5$ .

На рисунке 6.7 пример ситуации, когда выбор максимальной доли изъятия  $u_{Aa}$  ( $u_{2AA} = 0.83$ ,  $u_{2Aa} = 0.92$ ,  $u_{2aa} = 0.69$ ) приводит к вырождению популяции; в то время как при эксплуатации популяции с меньшей интенсивностью (с долей изъятия  $u_{AA}$ ) можно не допустить вырождения популяции и максимизировать вылов.



**Рисунок 6.7** Перелов (при изъятии доли  $u_{Aa}$ ) с катастрофическими последствиями для популяции. Вверху - доход от промысла, внизу - динамика численности возрастных групп в эксплуатируемой популяции. Эксплуатация начинается после 50 поколения. Параметры модели:  $w_{AA} = 2.2$ ,  $w_{Aa} = 1.7$ ,  $w_{aa} = 1.1$ , c = 0.8,  $x_0 = 0.2$ ,  $y_0 = 0.1$ ,  $p_0 = 0.91$ ,  $q_0 = 0.5$ .

#### Заключение

При оптимизации стратегии промысла из популяции с возрастной структурой возникает вопрос о количественном соотношении долей изъятия из разных возрастных групп. Проведенное исследование на примере двухвозрастной популяции показывает, что оптимальным является изъятие фиксированной доли численности особей только одной из

возрастных групп, поскольку при одновременной эксплуатации обоих возрастов максимум функции дохода не достигается. Вылов же фиксированной доли особей из отдельной возрастной группы позволяет достичь локального максимума функции дохода, при этом динамика численности популяции стабилизируется. Выбор конкретной возрастной группы, из которой стоит производить изъятие, определяется соотношением цен на особей старшего и младшего возрастов, а также значениями внутрипопуляционных параметров, таких как репродуктивный потенциал популяции и выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни.

Рассмотрение динамики генетической структуры эксплуатируемой двухвозрастной популяции, даже на примере простейшего модельного варианта, когда адаптивный признак кодируется одним диаллельным геном, а приспособленности генотипов постоянны, приводит к появлению значительной вариабельности в стратегии промысла. При этом модель позволяет выявить достаточно неожиданные скрытые эффекты, наблюдающиеся в той же самой двухвозрастной популяции, но не проявляющиеся при моделировании, не учитывающем явно генетическую составляющую. Очевидно, и в этой модели оптимальной остается стратегия промысла с изъятием фиксированной доли особей только из одного возрастного класса. Проведенное исследование также показывает, что оптимальный промысел стабилизирует динамику численности и генетического состава популяции. Хотя направление естественного отбора явно не изменяется при неселективном изъятии особей, адаптивное генетическое разнообразие, имеющееся в неэксплуатируемой популяции, может быть утрачено именно в результате промысла. Этот эффект возможен за счет того, что промысловое воздействие снижает совокупную репродуктивную способность популяции (и/или выживаемость ее половозрелых особей), в результате мономорфное равновесие может оказаться устойчивым и эксплуатируемая популяция достигнет его; в то время как в неэксплуатируемой популяции не было ни одного устойчивого равновесия из-за ее слишком большой плодовитости и выживаемости, в результате ее численность и генетический состав не выходят на стационарный уровень; а флуктуации генетического состава поддерживают полиморфизм.

# Глава 7. Изучение нейтральной генетической изменчивости для выявления высокопродуктивных видов с низкой численностью производителей

Эффективная численность популяции  $N_e$  является ключевым параметром в сохранении видов, находящихся под угрозой исчезновения; этот параметр позволяет предсказать пагубные последствия генетического дрейфа или инбридинга, связанные с резким сокращением численности популяции. Также важен в некоторых ситуация другой параметр — эффективная численность производителей  $N_b$ , которые произвели определенную когорту потомства или выборку молоди; для дальнейшего использования ее в разведении, создании новых популяции или просто для исследования репродуктивного успеха дикой популяции.

В настоящее время для косвенной оценки  $N_e$  или  $N_b$  по генетическим данным имеется четыре различных метода: «временной» (temporal), «неравновесие сцепления» (linkage-disequilibrium), «разрежение аллелей» (allele rarefaction) и «избыток гетерозигот» (heterozygote-excess) (Waples 1991; Pudovkin et al. 1996; Hedgecock et al. 2007; Tallmon et al. 2008; Waples, Do 2008). Все эти методы дают очень грубую оценку эффективной численности, если ее значение велико; однако из самого смысла задач сохранения следует, что здесь рассматриваются маленькие популяции и поэтому косвенные методы оценки эффективной численности приобретают все большую популярность в данной области. Методы оценки эффективной численности «неравновесие сцепления» и «избыток гетерозигот» выгодно отличаются от двух других тем, что требуют всего одну выборку из популяции; в то время как для работы методов «временной» и «разрежения аллелей» необходимо иметь хотя бы две, разделенные во времени с тем, чтобы исследованы были представители разных поколений. Поэтому вероятно стоит ожидать увеличения популярности первых двух методов в генетике сохранения.

Основа метода определение численности производителей по «избытку гетерозигот» состоит в том, что когда число производителей очень мало за счет ошибки выборочности возникает разница между частотами аллелей в мужской и женской части популяции. В результате, потомство этого небольшого числа родителей будет иметь избыток гетерозигот относительно предписываемого равновесием Харди-Вайнберга (Falconer 1989; Rasmussen 1979; Pudovkin et al. 1996). Чем меньше число производителей, тем больше оказывается разница в частотах аллелей мужской и женской части популяции, а, следовательно, и больше избыток гетерозигот в популяции потомства. Так по избытку гетерозигот потомства можно оценить количество родителей следующим образом:

$$N_b = 1/(2D) + 1/(2(D+1)), (7.1)$$

где D – это Селандеровское стандартизованное отклонение доли гетерозигот от ожидаемой при случайном скрещивании (Selander, 1970),  $D = (H_o - H_e)/H_e$ ,  $H_o$  и  $H_e$  – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности, соответственно (Pudovkin et al. 1996).

Метод определения численности  $N_b$  по избытку гетерозигот (или D-оценка) был внимательно изучен и критически оценен в работах (Luikart, Cornuet, 1999; Balloux, 2004).

Луикарт и Корнуэт (Luikart, Cornuet, 1999) исследовали статистические свойства этой оценки (точность и мощность метода), используя компьютерное моделирование. Их симуляции включали небольшое число исследуемых аллелей (от 2 до 5) и локусов (от 10 до 20) при весьма небольшом размере выборки (30-120 особей). При этом столь ограниченное пространство параметров может просто не захватывать ту область, в которой D-оценка будет работать эффективно.

В работе Баллу (Balloux, 2004) представлено более общее и глубокое теоретическое обоснование данной оценки, но никак не обсуждается статистическая сторона проблемы оценивания. Более того, здесь рассматриваются маленькие родительские популяции, производящие также небольшое потомство — ситуация, которая может встречаться при сохранении наземных позвоночных, например. Однако в данной работе рассматривается другая ситуация - когда популяция очень велика, но в размножении на самом деле участвует лишь очень небольшая часть популяции, производя весьма многочисленное потомство; метод воспроизводства, который упоминается в литературе как «лотерея успешного размножения» (Hedgecock, 1994).

# §7.1 Исследование статистических свойств метода оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот

В данной работе проведем исследование некоторых выборочных свойств D-оценки эффективной численности производителей  $N_b$ , предложенной Пудовкиным и др. (Pudovkin et al., 1996); а также продолжим компьютерное моделирование, начатое в работе (Luikart, Cornuet, 1999), но уже при больших размерах выборки и для более полиаллельных локусов (с варьируемым числом аллелей в каждом локусе).

Для изучения эффекта воздействия различных факторов на точность и достоверность Dоценки разработан набор компьютерных моделей; учтены такие факторы как: размер выборки,
количество исследованных локусов, количество аллелей в каждом исследованном локусе,

форма профиля аллельных частот (одинаковые и неодинаковые частоты встречаемости аллелей в локусе, включая ситуацию, когда присутствуют редкие аллели), а также система скрещивания характерная для популяции. Большее внимание уделим системе скрещивания со случайным объединением гамет; но поскольку такая система размножения встречается не часто; проведем компьютерное моделирование и для других типов скрещивания: моногамное и полигамное попарное скрещивание, а также полигиния, при которой один или несколько самцов самок. В процессе компьютерного моделирования оплодотворяют несколько будем использовать большее количество итераций для достижения более надежных результатов (10000 против 500 в (Luikart, Cornuet, 1999)). Так же используем большие размеры выборок, чтобы смоделировать морские виды, которые производят очень многочисленное потомство (миллионы особей), при этом размер выборки может быть очень большим, ограниченным лишь практическими соображениями. Кроме того, в современных исследованиях с использованием микросателлитных маркеров ДНК число аллелей сегрегации в локусе зачастую может составлять 20 и более (например, (Launey et al., 2001)); значительно и число локусов, доступных для исследователей, и оно тоже растет с каждым годом. Поэтому выборки, включающие несколько сотен особей с двадцатью и более исследованными высокополиморфными локусами, не являются нереальными. Количество маркеров, вероятно, вырастет еще больше, так как использование методов высокопроизводительного генотипирования одиночных нуклеотидных полиморфизмов (SNP) разрастается (Morin et al., 2004).

#### 7.1.1 Имитационная модель

Разработанная компьютерная модель имитирует следующую естественную ситуацию: процесс размножения в очень большой (бесконечной) популяции высокопроизводительного вида (например, мидии, устрицы, морской еж, или морская рыба). Из-за каких-либо экологических ограничений, например, отсутствие пищи в слое воды, гнет хищников или перенос течением большинства личинок в места непригодные для жизни, лишь крайне малая часть нерестовой популяции выигрывает в этой «лотерее самовоспроизводства» и успешно вкладывает в исследуемое поколение молоди (Hedgecock, 1994; Hedrick, 2005). Таким образом, все потомство (личинки или молодь) производится ограниченным числом родителей, случайным образом выбранных из большой родительской популяции. Исследователь пытается оценить количество родителей, которые произвели конкретную популяцию потомства, по выборке из этой популяции молоди. Проводится исследование большого количество локусов каждого индивидуума выборки и строится *D*-оценка (7.1) количества производителей.

Рассмотрим основные шаги имитационного моделирования:

- 1. Ввод исходных параметров модели:
  - а. количество исследуемых локусов;
  - b. количество аллелей в каждом исследуемом локусе;
  - с. частоты аллелей в родительской популяции;
  - d. количество производителей (модельное или **истинное**  $N_b$ );
  - е. размер выборки из популяции потомства;
  - f. количество повторных прогонов программы, *K*.
- 2. Генерация большой Харди-Вайнбергской популяции по заданным аллельным частотам;
- 3. Выбор M самцов и N самок с присвоением им случайных генотипов из общей базы доступных генотипов;
- 4. Объединение родительских гамет и генерация бесконечной популяции потомства (при различных схемах размножения);
- 5. Получение выборки из потомства; вычисление ее генетических параметров; сравнение выборочных оценок с модельными (реальными популяционными) значениями и сохранение результатов сравнения;
- 6. Повторение шагов 3 5 K раз (в нашем исследовании K = 10000);
- 7. Получение общих статистик и выдача результатов.

#### Входные параметры

Для стандартизации входных параметров по генетической изменчивости и классификации различных промоделированных ситуаций были использованы следующие выборочные характеристики:

- количество аллелей в локусе (n);
- общее число аллелей (суммированное по всем локусам)  $(n_c)$ ;
- общее число независимых аллелей во всех локусах  $(n_{ci})$ .

Использовались два вида профилей аллельных частот: однородный (все аллели имели одинаковую частоту) и «треугольный» (частоты аллелей убывали по порядку; например, для пяти-аллельного локуса частоты были следующими: 0.60, 0.20, 0.10, 0.08 и 0.02)

#### 7.1.2 Расчет выборочных статистик

Для каждой отдельной выборки производилось вычисление Селандеровского индекса избытка (или дефицита) гетерозигот (Selander's, 1970) по формуле (7.2). Здесь D представляет собой взвешенное среднее от  $d_{ij}$  по всем  $n_i$  аллелям и k локусам.

$$D = \frac{\sum w_{ij} \cdot d_{ij}}{\sum w_{ij}},\tag{7.2}$$

где суммирование производится по всем аллелям и локусам,  $d_{ij} = (H_{o_{ij}} - H_{e_{ij}}) / H_{e_{ij}}$  и  $w_{ij}$  – вес i-го аллеля в j-м локусе;  $w_{ij} = \sqrt{N_j} \cdot [(n_j$ -1)/ $n_j$ ],  $n_j$  – это количество аллелей в j-м локусе, ,  $N_j$  - количество индивидуумов, исследованных по j-му локусу.

Было проведено предварительное исследование (прогон программ) эффекта использования взвешенных средних  $d_{ij}$  для получения D-оценки  $N_b$  относительно простого усреднения  $d_{ij}$  по всем локусам.

 $H_{o_{ij}}$  и  $H_{e_{ij}}$  - наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, соответственно, для i-го аллеля в j-м локусе. Для полиаллельного локуса рассматриваемые гетерозиготности вычисляются следующим образом по каждому аллелю:

 $H_{o_{ij}} = \frac{h_{i,-i}}{N_j}$ , где  $h_{i,-i}$  — это количество всех гетерозигот по i-му аллелю (т.е. все гетерозиготы, включающие аллель i и любой другой аллель (не i ), j-ого локуса). Фактически, полиаллельный случай сводится к n диаллельным (где n — количество аллелей в локусе).

 $H_{e_{ij}}$  —несмещенная оценка ожидаемой гетерозиготности по i-му аллелю j-го локуса:  $H_{e_{ij}} = 2p_{ij}(1-p_{ij})\cdot\frac{2N_j}{(2N_j-1)}\,,$  где  $p_{ij}$  — выборочная оценка частоты i-го аллеля j-го локуса.

Для сравнения эффекта использования смещенной (без гауссовской поправки) и несмещенной (с поправкой) оценки  $H_{e_{ij}}$  при расчете D-оценки  $N_b$  также было проведено предварительное исследование с помощью имитационной модели.

Расчет 95%-х доверительных интервалов (CI) оценки  $N_b$  производился следующим образом. Сначала рассчитывалась стандартная ошибка (SE) оценки D:

$$SE = \sqrt{\frac{\sum_{i} \sum_{j} w_{ij} d_{ij}^{2} - \left(\sum_{i} \sum_{j} w_{ij} d_{ij}\right)^{2} / \sum_{i} \sum_{j} w_{ij}}{\sum_{i} \sum_{j} w_{ij} \sum_{j} \left(n_{j} - 1\right)} \cdot \frac{\left(\sum_{i} \sum_{j} w_{ij}\right)^{2}}{\left(\sum_{i} \sum_{j} w_{ij}\right)^{2} - \sum_{i} \sum_{j} w_{ij}^{2}}}$$
(7.3)

Покажем, что (7.3) дает несмещенную оценку дисперсии D. Посчитаем математическое ожидание простой эмпирической дисперсии D:

$$M(D^{*}) = M \left[ \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} d_{ij}^{2} / \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} \right] - M \left[ \left( \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} d_{ij} / \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} \right)^{2} \right] = M \left[ d_{ij}^{2} \right] \frac{\left( \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} \right)^{2} - \sum_{i} \sum_{j} w_{ij}^{2}}{\left( \sum_{i} \sum_{j} w_{ij} \right)^{2}}.$$

Т.е. для устранения систематического смещения, занижающего истинную дисперсию оценки D, необходимо домножить исходную формулу эмпирической дисперсии на величину, обратную систематическому смещению (k):

$$k = \frac{\left(\sum_{i}\sum_{j}w_{ij}\right)^{2}}{\left(\sum_{i}\sum_{j}w_{ij}\right)^{2} - \sum_{i}\sum_{j}w_{ij}^{2}},$$

и разделить на количество наблюдений  $\sum_{j} (n_{j} - 1)$ . В результате получим формулу (7.3), которая и использовалась в расчетах.

Далее вычисляется 95% доверительный интервал (CI) для D, где верхняя граница (UL) =  $D + t_{0.95}$  (SE) и нижняя (LL) =  $D - t_{0.95}$  (SE);  $t_{0.95}$  значение t-распределения Стьюдента для соответствующего числа степеней свободы (в нашем случае это  $n_{ci}$  – общее число независимых аллелей, суммированное по всем локусам). Далее определяются верхний и нижний пределы доверительных интервалов  $N_b$  по найденным UL и LL от D, путем подстановки полученных значений в формулу (7.1).

Описываемый метод оценки  $N_b$  (по генотипам потомства) реализован в программе NB HetExcess (Zhdanova, Pudovkin, 2008).

Оценки  $N_b$ , вычисленные в каждом модельном прогоне, получены из средних арифметических значений всех D из 10000 повторных генераций, подставленных в (7.1); в то время как в работе (Luikart, Cornuet, 1999) использовалось среднее гармоническое. Эти вычисления подразумевают, что все выборки имеют равную значимость и что D является нормально распределенной величиной. Поскольку точное распределение величины D не известно, были проведены предварительные исследования, которые показали, симметричность и колоколообразную форму распределения D с медианой и средним в пределах 1% друг от друга. Верность данного подхода подтверждается тем, что полученное среднее (по 10000 реплик) оценки ошибки выборочности SE практически совпадает с настоящим ее значением (колонки SE и SD в Таблице 7.5).

Для оценки достоверности и точности D-оценки  $N_b$  в моделировании использовались следующие суммарные статистики:

- среднее по всем 10000 оценок для каждой имитации вместе с 95%-м диапазоном (от 250ого до 9750-ого значения в упорядоченном ряду);
- доля реплик, для которых 95%-е доверительные интервалы не покрыли модельное значение  $N_b$  эта величина представляет собой измерение точности рассматриваемой оценки и проще может быть названа «вероятностью или частотой ошибки» по аналогии с ошибкой І-го рода в статистических тестах;
- отношение сигнал/шум D к ее стандартному отклонению (SD) по всем 10000 реплик имитации, которое измеряет точность итоговой оценки  $N_b$ .

# 7.1.3 Результаты имитационного моделирования

Для оценки эффекта различных методов расчета выборочных статистик были выполнены предварительные прогоны модельных программ.

В частности, для вычисления оценки избытка гетерозигот было решено использовать взвешенное среднее  $d_{ij}$  с числом независимых аллелей в каждом локусе в качестве весов (при условии, что размер выборки по всем локусам одинаков). Такое взвешивание всегда дает чуть завышенные оценки  $N_b$  относительно результата не взвешенных оценок; стоит отметить, что смещение пренебрежимо мало (Таблица 7.1). Наибольшая разница между взвешенными и не взвешенными средними равна 0.063 (Таблица 7.1, для треугольного аллельного профиля и модельного  $N_b = 40$ ) и остается достаточно малой относительно 95%-го диапазона для этих оценок (от 24.7 до 120.8, Таблица 7.4). Преимущество взвешенной оценки состоит в том, что благодаря взвешиванию точность D-оценки увеличивается, что выражается в уменьшении

вероятности ошибки (Таблица 7.1), которое наиболее очевидно, если модельное  $N_b$ , размер выборки или общее число независимых аллелей  $n_{ci}$  мало. Например, при модельном  $N_b = 10$ , однородном профиле аллельных частот и размере выборки 500 особей, вероятности ошибки для взвешенной и не взвешенной оценки составляет 0.054 и 0.062, соответственно; при модельном  $N_b = 30$  и таких же других параметрах, вероятности ошибки для взвешенной и не взвешенной оценки составила 0.054 и 0.058, соответственно (Таблица 7.1). Поэтому именно взвешенная оценка была использована для дальнейшего моделирования.

**Таблица 7.1.** Сравнение эффекта простых средних и взвешенных (по числу независимых аллелей) средних по аллелям и локусам избытка гетерозигот  $d_{ij}$  на оценку  $N_b$  и вероятности ошибки.\*

Профиль аллельных частот	Модель ное $N_b$	Оценка $N_b$ через простое среднее $d_{ij}$	Оценка $N_b$ через взвешенное среднее $d_{ij}$	Вероятность ошибки, простое среднее	Вероятность ошибки, взвешенное среднее
однородный	10	10.079	10.082	0.062	0.054
треугольный	10	10.063	10.069	0.071	0.064
однородный	20	20.252	20.261	0.057	0.052
треугольный	20	20.331	20.335	0.063	0.055
однородный	30	30.403	30.420	0.058	0.054
треугольный	30	30.565	30.594	0.062	0.058
однородный	40	40.569	40.580	0.052	0.050
треугольный	40	40.876	40.939	0.062	0.057
однородный	50	50.593	50.648	0.060	0.056
треугольный	50	50.971	51.015	0.060	0.056

<sup>\*</sup>Имитационное моделирование выполнено по 16 локусам с различным числом аллелей (1 локус 2-аллельный; 3 - 3-аллельных; 5 - 5-аллельных; 4 - 10-аллельных и 3 - 20-аллельных; всего 120 независимых аллелей по всем 16 локусам), с фиксированным размером выборки – 500 индивидуумов из популяции потомства для пяти различных модельных значениях  $N_b$  и двух видов аллельных профилей (однородный и треугольный).

Положительный эффект применения гауссовской поправки для получения несмещенной оценки ожидаемой гетерозиготности  $2N_{j}(2N_{j}$  -1) заметен даже при больших выборках, рассматриваемых здесь (обычно более 200 особей, Таблица 7.2). Например, при модельном  $N_{b}$  = 20, размере выборки 500 особей и 30 локусах с 5-ю аллелями (однородный аллельный профиль) приближение  $N_{b}$  при использовании несмещенной оценки ожидаемой гетерозиготности оказывается равной 20.070, в то время как смещенная оценка дает среднее 19.313 по трем независимым прогонам имитаций, приведенным в Таблице 7.2. Кроме того, относительно смещенной, несмещенная оценка ожидаемой гетерозиготности  $H_{e_{ij}}$  дает более близкую оценку числа производителей к реальному (модельному)  $N_{b}$  для целого ряда случаев (различного числа аллелей и локусов). Эти результаты стали обоснованием для использования несмещенной оценки в дальнейшем исследовании.

Отдельный этап моделирования был посвящен определению способа взвешивания  $d_{ij}$  когда имеется не одинаковое количество исследованных индивидуумов по локусам (такая ситуация нередко встречается в реальных данных из-за возможных неудач в процессе генотипирования). Сравнивались три различных веса: (1) число исследованных индивидуумов по данному локусу  $N_j$ , (2) -  $N_j^2$  и (3)  $\sqrt{N_j}$ . Оптимальным из перечисленных оказался последний метод взвешивания. Оценки, полученные с использованием взвешивания по  $\sqrt{N_j}$  (выделены жирным в Таблице 7.3) оказываются ближе к модельному  $N_b$ , относительно не взвешенных, имеют меньшую стандартную ошибку, вероятность ошибки ближе к 0.05 и более узкий 95% доверительный интервал.

**Таблица 7.2.** Сравнение оценок  $N_b$ , полученных с помощью смещенной и несмещенной оценки ожидаемой гетерозиготности\*

2       30       20       500       19.848       19.107         3       30       20       500       19.945       19.197         4       30       20       500       20.052       19.296         5       30       20       500       20.061       19.304         10       30       20       500       20.213       19.445         5       5       20       500       20.127       19.365         5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       20.020       19.226         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098	Количество аллелей	Количество локусов	Модельное $N_b$	Размер выборки	Оценка $N_b$ через не смещенную гетерозиготность	Оценка $N_b$ через смещенную гетерозиготность
4       30       20       500       20.052       19.296         5       30       20       500       20.061       19.304         10       30       20       500       20.213       19.445         5       5       20       500       20.127       19.365         5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       20       20.225       18.406         5	2	30	20	500	19.848	19.107
5       30       20       500       20.061       19.304         10       30       20       500       20.213       19.445         5       5       20       500       20.127       19.365         5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30	3	30	20	500	19.945	19.197
10       30       20       500       20.213       19.445         5       5       20       500       20.127       19.365         5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	4	30	20	500	20.052	19.296
5       5       20       500       20.127       19.365         5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	20	500	20.061	19.304
5       10       20       500       20.020       19.226         5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	10	30	20	500	20.213	19.445
5       20       20       500       19.982       19.231         5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	5	20	500	20.127	19.365
5       30       20       500       20.018       19.265         5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	10	20	500	20.020	19.226
5       40       20       500       20.060       19.303         5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	20	20	500	19.982	19.231
5       30       10       500       10.049       19.859         5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	20	500	20.018	19.265
5       30       20       500       20.016       19.263         5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	40	20	500	20.060	19.303
5       30       30       500       30.183       28.490         5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	10	500	10.049	19.859
5       30       40       500       40.032       37.098         5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	20	500	20.016	19.263
5       30       50       500       50.252       45.703         5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	30	500	30.183	28.490
5       30       20       50       20.984       14.875         5       30       20       100       20.283       16.927         5       30       20       200       20.225       18.406         5       30       20       500       20.134       19.372	5	30	40	500	40.032	37.098
5     30     20     100     20.283     16.927       5     30     20     200     20.225     18.406       5     30     20     500     20.134     19.372	5	30	50	500	50.252	45.703
5     30     20     200     20.225     18.406       5     30     20     500     20.134     19.372	5	30	20	50	20.984	14.875
5 30 20 <b>500</b> 20.134 19.372	5	30	20	100	20.283	16.927
	5	30	20	200	20.225	18.406
5 30 20 <b>1000</b> 20.059 19.673	5	30	20	500	20.134	19.372
20.037	5	30	20	1000	20.059	19.673

<sup>\*</sup>Во всех имитациях использовался однородный профиль частот аллелей; числа, выделенные жирным шрифтом в каждом разделе, указывают на конкретный параметр, который изменен.

**Таблица 7.3** Эффект взвешивания  $d_{ij}$  с весами равными корню квадратному из размера выборки по данному локусу  $N_i$  (выделено жирным)\*

Вариант	$N_b$	p	SE	SD	95% диапазон
4e/nw	10.2	0.061	0.021	0.021	5.8 до 52.0
4e/w	10.2	0.053	0.020	0.020	6.0 до 38.1
4t/nw	10.4	0.075	0.020	0.022	5.8 до 64.1
4t/w	10.3	0.069	0.019	0.020	5.9 до 41.8
10e/nw	10.6	0.053	0.010	0.010	7.8 до 17.2
10e/w	10.4	0.053	0.009	0.009	7.8 до 16.0
10t/nw	10.5	0.065	0.012	0.012	7.3 до 20.4
10t/w	10.4	0.062	0.011	0.011	7.3 до 18.3
38ia/nw	20.2	0.055	0.011	0.011	11.4 до 136.2
38ia/w	20.2	0.050	0.010	0.010	11.7 до 81.8

\*Во всех имитациях выборка состояла из 10 локусов; причем 6 локусов включали данные по 200 индивидуумам и 4 оставшиеся локуса — по 50 индивидуумов. Использованы следующие обозначения вариантов входных параметров: на первом месте стоит количество аллелей, далее профиль аллельных частот (однородный — е, треугольный — t, переменный с общим числом независимых аллелей 38 - 38ia) и в конце — использовалась ли взвешенная оценка (**w** с выделением текста жирным шрифтом) или не взвешенная (nw).  $N_b$  — оценка численности производителей, p — вероятность ошибки, SE — параметрическое стандартное отклонение, усредненное по всем 10000 репликам, SD — реальное стандартное отклонение от среднего выборочной оценки D; 95% диапазон значений  $N_b$  получен по 10000 реплик.

Далее было выполнено исследование поведения D-оценки для ряда модельных значений  $N_b$  (10, 20, 30, 40, 50 и  $\infty$ , при одинаковом количестве самцов и самок; Таблица 7.4). В каждой имитации размер выборки, взятой из популяции потомства, был равен 500 особей; изменялось количество аллелей и локусов в выборках, но оставалось постоянным общее число независимых аллелей по всем локусам  $n_{ci}$  = 120. В одних вариантов имитаций использовалось 30 локусов с 5-ю аллелями («одинаковые» в первой колонке Таблицы 7.4), в других — 16 локусов с различным числом аллелей в каждом (от 2 до 20; «разные» в первой колонке Таблицы 7.4). Профиль частот аллелей выбирался «однородный» или «треугольный» (колонка 2, Таблицы 7.4).

**Таблица 7.4.** D-оценка модельного значения  $N_b$ ; для каждого значения четыре различные комбинации: равное и различное число аллелей в локусах, однородный и треугольный профиль аллельных частот\*

Кол-во	Профиль		_		Вероят-	%UL=	
аллелей в локусах	аллельных частот	Модель- ное $N_b$	$D$ -оценка $N_b$	95% диапазон	ность ошибки	=∞	D/SD
		-		• •			
одинаковое	однородн.	10	10.0	8.1 to 13.3	0.058	0	7.61
одинаковое	треугольн.	10	10.1	7.9 to 13.5	0.059	0	7.29
различное	однородн.	10	10.1	8.1 to 13.1	0.054	0	7.95
различное	треугольн.	10	10.1	7.9 to 13.4	0.064	0	7.09
одинаковое	однородн.	20	20.0	14.5 to 32.0	0.052	0	5.12
одинаковое	треугольн.	20	20.2	14.7 to 32.4	0.062	0.1	5.12
различное	однородн.	20	20.2	15.1 to 30.5	0.053	0	5.57
различное	треугольн.	20	20.3	15.0 to 31.4	0.055	0	5.57
одинаковое	однородн.	30	30.2	20.1 to 61.9	0.047	3.4	3.85
одинаковое	треугольн.	30	30.2	20.2 to 61.3	0.059	2.8	3.85
различное	однородн.	30	30.4	20.7 to 59.6	0.054	2.2	4.03
различное	треугольн.	30	30.6	20.9 to 59.0	0.058	2.1	4.03
одинаковое	однородн.	40	40.0	24.3 to 121.2	0.051	16.3	2.94
одинаковое	треугольн.	40	40.8	24.7 to 120.8	0.058	15.3	3.01
различное	однородн.	40	40.6	25.1 to 108.2	0.050	13.5	3.16
различное	треугольн.	40	40.9	25.3 to 107.6	0.057	12.3	3.16
одинаковое	однородн.	50	50.2	27.9 to 288.6	0.053	32.5	2.40
одинаковое	треугольн.	50	51.1	28.3 to 275.6	0.061	31.1	2.46
различное	однородн.	50	50.6	28.5 to 258.8	0.056	29.8	2.46

Кол-во	Профиль				Вероят-	%UL=	
аллелей в	аллельных	Модель-	D-оценка		ность		
локусах	частот	ное $N_b$	$N_b$	95% диапазон	ошибки	$=\infty$	D/SD
различное	треугольн.	50	51.0	29.2 to 229.2	0.056	26.5	2.46
одинаковое	однородн.	$\infty$	44,696	$61.6$ to $\infty$	0.057	97.1	0.0
				<b>60. 7</b> .	0.060	0 = 0	0.0
одинаковое	треугольн.	$\infty$	$\infty$	62.5 to $\infty$	0.060	97.3	0.0
				64.3	0.054	0.5.5	0.0
различное	однородн.	$\infty$	$\infty$	64.2 to $\infty$	0.054	97.5	0.0
				(2.6)	0.061	07.6	0.0
различное	треугольн.	$\infty$	$\infty$	63.6 to $\infty$	0.061	97.6	0.0

\*Все используемые в имитациях комбинации входных параметров содержат общее число независимых аллелей — 120; размер выборки составляет 500 особей. В случаях, когда число аллелей во всех локусах «одинаковое», исследованы тридцать 5-ти аллельных локусов. Если указано «различное» число аллелей в локусах, исследованы 16 локусов (1 локус 2-аллельный, 3 — 3-аллельных, 5 — 5-аллельных, 4 10-аллельных и 3 — 20-аллельных). %UL обозначает процент верхних границ 95%-го параметрического доверительного интервала оценки  $N_b$ .

Для всех рассмотренных модельных значений  $N_b$  среднее D-оценки оказывается очень близким к настоящему значению по всем четырем вариантам сочетаний: количество аллелей в локусе (одинаковое/различное) и профиль аллельных частот (однородный/треугольный). Если же модельная численность производителей бесконечна, диапазон оценок  $N_b$  оказывается очень широким — от десятков индивидуумов до бесконечности; средние D-оценки также очень велики или бесконечны. Если численность производителей не более 50 особей (Таблица 7.4), то средние D-оценки выдают значения очень близкие к модельным  $N_b$ . Ширина 95%-го диапазона D-оценок увеличивается с ростом модельного значения  $N_b$ , причем диапазон является асимметричным — правая его часть (оценки большие, чем среднее) всегда шире левой (Рисунок 7.1 а - г).

При модельных  $N_b$  меньших либо равных 30 — диапазоны оценок достаточно узкие; однако при  $N_b$  равном 40 или 50 диапазоны значительно расширяются. Для имитаций, в которых модельное значение  $N_b$  не превышало 30 особей, процент реплик с бесконечной верхней границей (UL =  $\infty$ ) доверительного интервала оценки  $N_b$  низкий (менее 5%, 7-ая колонка Таблицы 7.4). Однако для больших модельных  $N_b$  этот процент становится большим; например, при модельном значении  $N_b$ =50 процент бесконечных верхних границ изменяется от 26.5% до 32.5%. Тем не менее, вероятность ошибки (доля оценок, для которых модельное  $N_b$  не попадает в 95%-й доверительный интервал) близка к желаемому значению 0.05. Тенденция

оценки завышать численность производителей, которая растет вместе с ростом модельного значения  $N_b$  (и при  $N_b$ =50 составляет около 2%) можно увидеть в Таблице 7.4. Величина завышения больше для треугольного профиля аллельных частот и неравных по числу аллелей локусах. Похожие тенденции просматриваются при сравнении вариантов с увеличивающейся полиаллельностью локусов (Таблица 7.5).

**Таблица 7.5.** D-оценка Nb (модельного Nb = 20) в имитациях с различным уровнем полиаллельности локусов\*

				Оценка	Вероятн.	%UL=	Ave.		
L	n	$n_c$	$n_{ci}$	$N_b$ .	ошибки	=∞	SE SE	SD	$D/\mathrm{SD}$
30	2	60	30	19.848	0.067	27.58	0.0103	0.0105	1.89
30	3	90	60	19.945	0.056	4.72	0.0073	0.0073	2.73
30	4	120	90	20.052	0.053	0.47	0.0058	0.0059	3.40
30	5	150	120	20.061	0.053	0.05	0.0050	0.0050	4.01
30	10	300	270	20.213	0.055	0.0	0.0030	0.0030	6.74
30	20	600	570	20.440	0.061	0.0	0.0017	0.0017	12.02
30	30	900	870	20.533	0.073	0.0	0.0013	0.0013	15.79
30	40	1200	1170	20.569	0.095	0.0	0.0010	0.0010	20.57
30	50	1500	1470	20.629	0.121	0.0	0.0009	0.0009	22.92
50	2	100	50	20.024	0.062	9.31	0.0080	0.0081	3.16
25	4	100	75	20.037	0.054	1.52	0.0064	0.0065	3.93
20	5	100	80	20.022	0.050	0.88	0.0061	0.0060	4.27
10	10	100	90	20.227	0.055	0.22	0.0051	0.0051	4.97
5	20	100	95	20.468	0.051	0.02	0.0042	0.0042	5.96
4	25	100	96	20.406	0.050	0.02	0.0040	0.0039	6.44
50	3	150	100	20.006	0.050	0.31	0.0056	0.0055	4.66
25	5	125	100	20.054	0.053	0.24	0.0054	0.0054	4.73

L	n	$n_c$	$n_{ci}$	Оценка $N_b$ .	Вероятн. ошибки	%UL= =∞	Ave. SE	SD	D/SD
20	6	120	100	20.150	0.050	0.26	0.0053	0.0053	4.80
				Таблиц	а продолжа	ается			
10	11	110	100	20.272	0.048	0.27	0.0047	0.0047	5.38
5	21	105	100	20.396	0.054	0.0	0.0040	0.0040	6.28
4	26	104	100	20.518	0.053	0.03	0.0039	0.0038	6.57

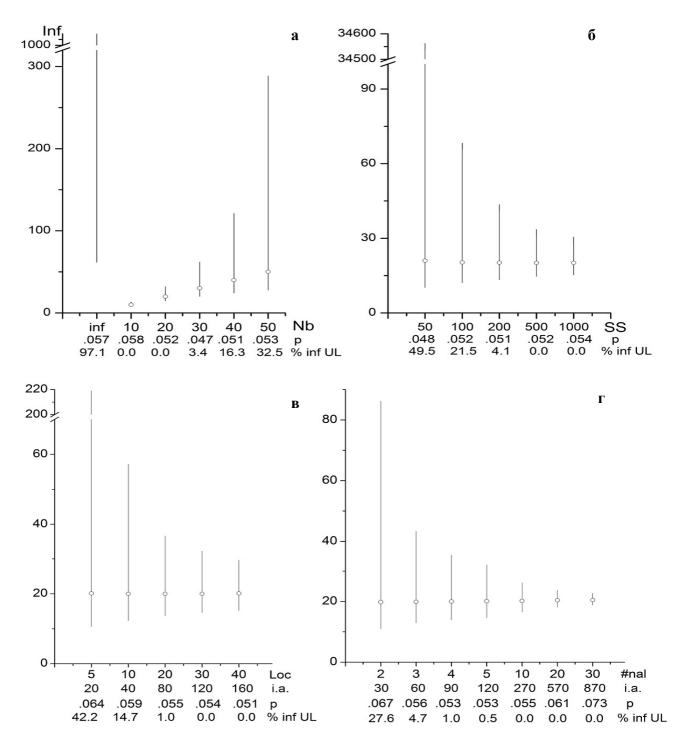
<sup>\*</sup>L — количество локусов; n - количество аллелей в каждом локусе;  $n_c$  - общее число аллелей во всех локусах;  $n_{ci}$  — количество независимых аллелей; SE — стандартная ошибка выборочной D, вычисленная по формуле (7.3) и усредненная по всем выборкам; SD — стандартное отклонение оценки D от ее модельного значения по всем репликам имитации; D/SD — отношение сигнал/шум. Жирным шрифтом выделены значения изменяющихся параметров либо остающихся неизменными. Размер выборки во всех случаях равен 500 особей, профиль частот аллелей однородный.

Результаты моделирования из Таблицы 7.4 для 30-ти 5-аллельных локусов с однородным профилем аллельных частот показаны на Рисунке 7.1а в качестве базового варианта для исследования того, как изменение размера выборки, количества локусов и аллелей влияет на точность и достоверность D-оценки. Уже при модельных значениях  $N_b$  равных 40 и 50 производителям очевидно значительное перекрытие диапазонов этих оценок с диапазоном, соответствующим бесконечно большой популяции  $N_b = \infty$ . Зависимость диапазона оценок от размера выборки особей, изъзятых из популяции потомства, (от 50 до 1000 особей, исследованных по 30-ти пяти-алльлельным локусам с однородным аллельным профилем) представлена на рисунке 7.16. Средние оценок очень близки к модельному значению  $N_b$ =20 для выборок всех исследуемых размеров, однако 95% диапазон оценок резко сужается при размере выборок, превышающем 100 особей. К аналогичному сужению диапазонов *D*-оценок приводит и увеличение количества исследованных локусов, от пяти до 40 пятиаллельных с однородным частотным профилем (Рисунок 7.1в), увеличение локусов сопровождается закономерным увеличением количества независимых аллелей  $n_{ci}$  (Рисунок 7.1в). Также сужается диапазон оценок с увеличением числа аллелей в каждом из 30-ти исследованных локусов (снова сопровождаемое ростом числа независимых аллелей  $n_{ci}$  - Рисунок 7.1г).

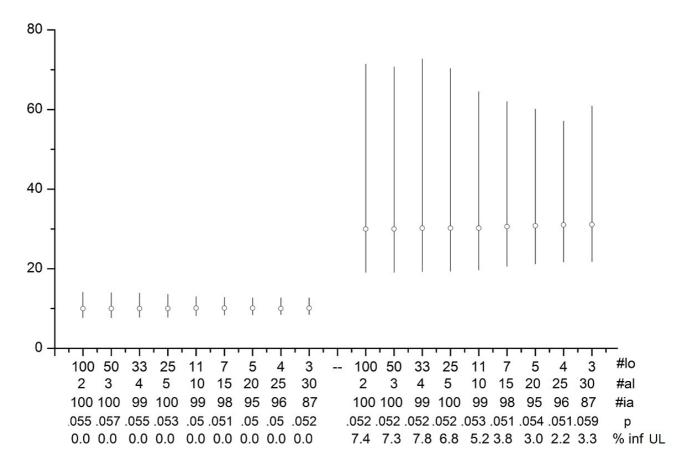
Изменяя количество локусов и аллелей в них, при условии не изменения общего числа независимых аллелей  $n_{ci}$ , для двух модельных значений  $N_b$ : 10 и 30, - был выполнен

сравнительный анализ влияния на качество оценки количества аллелей и локусов; рассмотрено две ситуации: большое число локусов в малым количеством аллелей в каждом против небольшого числа высоко-полиморфных локусов (Рисунок 7.2). Во всех промоделированных случаях общее число независимых аллелей  $n_{ci}$  близко к 100, а количество локусов меняется от трех до 100 (соответственно, количество аллелей в локусе изменяется от 100 до двух). Во всех случаях полученные средние оценок оказались очень близки к модельному значению  $N_b$ . 95%-й диапазоны D-оценки также изменяется очень слабо, хотя заметно небольшое сужение диапазона с ростом числа аллелей в локусе. Например, для модельного значения  $N_b = 10$ , при 100 диаллельных локусах диапазон оказывается шире, чем при четырех 25-ти аллельных локусах (6.4 против 4.2, соответственно). Эта тенденция становится более очевидной при больших значениях модельной  $N_b$ , например, при  $N_b$ =30 (52.2 против 35.5, соответственно).

Далее было изучено влияние изменчивости маркеров (исследуемых генов) на D-оценку (Таблица 7.6). Во-первых, было выявлено небольшое завышающее  $N_b$  смещение оценки с ростом количества аллелей в локусе (n), даже если общее число аллелей или число независимых аллелей не менялось. В случае, когда общее число аллелей удерживалось на уровне  $n_c = 100$ , средняя оценка  $N_b$  выросла на 1.9% (от 20.024 до 20.406), в то время как n увеличилось с двух до 25. При постоянном количестве независимых аллелей  $n_{ci} = 100$ , средняя оценка  $N_b$  выросла на 2.6% (от 20.006 до 20.518), при увеличении n от трех до 26; при этом общее число аллелей  $n_c$ на самом деле уменьшилось со 150 до 104. Во-вторых, общее число независимых аллелей выборки существенно влияет на стандартное отклонение (SD или SE) значений D, а, следовательно, и на достоверность *D*-оценки, которая определяется процентным соотношением верхних границ 95%-х доверительных интервалов, достигших бесконечности. Во всех рассмотренных случаях, стандартное отклонение SD убывает с ростом n, от 0.0081 до 0.0039 (на 51.8%), когда общее число аллелей  $n_c$  держится на уровне  $n_c$ =100; и от 0.0055 до 0.0038 (на 30.9%), если остается неизменным общее число независимых аллелей  $n_{ci}=100$ . Это уменьшение величины стандартного отклонения SD с ростом  $n_{ci}$  и обуславливает сужение диапазона оценок  $N_b$ , представленное на Рисунке 7.2.



**Рисунок 7.1** Средние и 95%-е диапазоны оценок  $N_b$  в имитациях, тестирующих влияние различных выборочных параметров на точность (p – это частота ошибки) и достоверность (% inf. UL – процент бесконечных верхних границ доверительного интервала) D-оценки: а) влияние модельной величины  $N_b$  (для 30 пяти-аллельных локусов с одинаковой частотой аллелей в каждом, данные из Таблицы 7.4); б) влияние размера выборки (SS; во всех случаях модельное значение  $N_b$  = 20, 30 пяти-аллельных локусов с одинаковой частотой аллелей в каждом); в) влияние количества исследованных локусов (Loc; и сопутствующего увеличения числа независимых аллелей, i.a.), другие параметры как на фрагменте б; г) влияние количества исследованных аллелей (#nal) по 30-ти локусам (взаимосвязано изменяется число независимых аллелей, i.a.). Во всех случаях размер выборки не изменялся и составлял 500 особей.



**Рисунок 7.2.** Средние и 95%-е диапазоны оценок  $N_b$  в имитациях, тестирующих влияние изменения количества локусов (#lo) и аллелей (#al), при условии сохранения практически неизменным общего числа независимых аллелей (#ia), для двух модельных значений  $N_b$ : слева  $N_b = 10$  и справа  $N_b = 30$ . Для каждого набора условий представлены оценки точности (p – частота ошибки) и достоверности (% inf. UL – процент бесконечных верхних границ доверительного интервала) оценки-D. Во всех случаях размер выборки не изменялся и составлял 500 особей.

**Таблица 7.6.** D-оценки модельного  $N_b = 20$  в имитациях с различным уровнем генетической изменчивости.\*

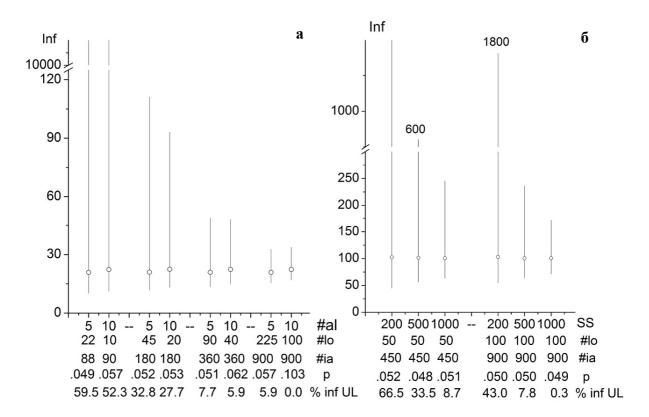
L	n	$n_c$	$n_{ci}$	Оценка $N_b$	Вероятность ошибки	%UL=∞	Средняя SE	SD	D/SD
30	2	60	30	19.848	0.067	27.58	0.0103	0.0105	1.89
30	3	90	60	19.945	0.056	4.72	0.0073	0.0073	2.73
30	4	120	90	20.052	0.053	0.47	0.0058	0.0059	3.40
30	5	150	120	20.061	0.053	0.05	0.0050	0.0050	4.01

				Оценка	Вероятность		Средняя		
L	n	$n_c$	$n_{ci}$	$N_b$	ошибки	%UL=∞	SE	SD	$D/\mathrm{SD}$
30	10	300	270	20.213	0.055	0.0	0.0030	0.0030	6.74
30	20	600	570	20.440	0.061	0.0	0.0017	0.0017	12.02
30	30	900	870	20.533	0.073	0.0	0.0013	0.0013	15.79
30	40	1200	1170	20.569	0.095	0.0	0.0010	0.0010	20.57
30	50	1500	1470	20.629	0.121	0.0	0.0009	0.0009	22.92
50	2	100	50	20.024	0.062	9.31	0.0080	0.0081	3.16
25	4	100	75	20.037	0.054	1.52	0.0064	0.0065	3.93
20	5	100	80	20.022	0.050	0.88	0.0061	0.0060	4.27
10	10	100	90	20.227	0.055	0.22	0.0051	0.0051	4.97
5	20	100	95	20.468	0.051	0.02	0.0042	0.0042	5.96
4	25	100	96	20.406	0.050	0.02	0.0040	0.0039	6.44
50	3	150	100	20.006	0.050	0.31	0.0056	0.0055	4.66
25	5	125	100	20.054	0.053	0.24	0.0054	0.0054	4.73
20	6	120	100	20.150	0.050	0.26	0.0053	0.0053	4.80
Таблица продолжается									
10	11	110	100	20.272	0.048	0.27	0.0047	0.0047	5.38
5	21	105	100	20.396	0.054	0.0	0.0040	0.0040	6.28
4	26	104	100	20.518	0.053	0.03	0.0039	0.0038	6.57

<sup>\*</sup>L – количество локусов; n – число аллелей в каждом локусе;  $n_c$  – общее число аллелей во всех локусах;  $n_{ci}$  – общее число независимых аллелей; SE – стандартная ошибка выборочной D, рассчитанная по формуле (7.3) и усредненная по всем выборкам; SD – стандартное отклонение D внутри реплик всей имитации; D/SD – отношение сигнал/шум. Жирным шрифтом выделены изменяющиеся параметры или остающиеся неизменными. Размер выборки везде одинаков и составляет 500 особей; профиль аллельных частот однородный.

Увеличением числа локусов можно компенсировать меньшее число аллелей в локусе, поддерживая общее число независимых аллелей постоянным (Рисунок 7.3а). При модельном  $N_b$  = 20 и размере выборки из популяции потомства всего 50 особей исследование 360-ти независимых аллелей (90 локусов с 5-ю аллелями) позволяет получить достаточно точную оценку (среднее  $N_b$  = 20.1; 95% диапазон: от 13.5 до 48.9; процент реплик с бесконечной верхней границей 95%-го доверительного интервала 7.7%). Исследование 40 локусов с 10-ю аллелями в каждом (также 360 независимых аллелей) дает среднюю оценку численности производителей 22.4 с 95%-м диапазоном от 14.9 до 48.1 и 5.9% реплик с бесконечной верхней границей 95%-го доверительного интервала. Увеличением общего числа независимых аллелей можно компенсировать маленький размер выборки из популяции потомства (Рисунок 7.3б). При модельном  $N_b$  = 100 приемлемо точные результаты получаются при исследовании 450-ти независимых аллелей (50 локусов с 10-ю аллелями в каждом) и при размерах выборки в 1000 особей; либо при исследовании 900-а независимых аллелей (100 локусов с 10-ю аллелями в каждом) и размер выборки 500 особей.

Далее исследовалась относительная зависимость точности и достоверности D-оценки от размера выборки и количества независимых аллелей  $n_{ci}$  в ней. Оценки количества производителей  $N_b$  были получены при заданном модельном значении  $N_b = 20$ , при этом фиксировался один из параметров (размер выборки или количество независимых аллелей), а другой изменялся (Таблица 7.7). Оказалось, что ни один из исследуемых параметров не оказывает сильного влияния на среднюю оценку; хотя и заметно небольшое уменьшение



**Рисунок 7.3** Средние и 95%-е диапазоны оценок  $N_b$  в имитациях, тестирующих влияние количества аллелей и размера выборки: а) влияние изменения количества независимых аллелей (#ia), получаемого за счет изменения количества локусов (#lo) 5-и или 10-и аллельных с однородным профилем аллельных частот, при модельном  $N_b = 20$  и размере выборки 500 особей; б) влияние размера выборки (SS) при двух вариантах количества независимых аллелей (#ia), содержащихся в 50 или 100 локусах с 10-ю аллелями в каждом с однородным профилем аллельных частот, при модельном  $N_b = 100$ . Для каждого набора условий представлены оценки точности (p — частота ошибки) и достоверности (% inf. UL — процент бесконечных верхних границ доверительного интервала) оценки-D.

завышения оценки  $N_b$  с увеличением размера выборки (от 21.092 для выборок, состоящих из 62 особей, до 20.025 — для 1000 индивидуумов). Тем не мене, обе переменные оказывают сильное влияние на дисперсию оценки. Точность оценки может быть выражена количественно через отношение сигнала к шуму D/SD (величина обратная к коэффициенту вариации; последняя колонка Таблиц 7.4 — 7.7). Когда это отношение близко к 2.0, то примерно у половины реплик верхняя граница 95%-го доверительного интервала оказывается бесконечной; если оно близко к 4.0, то реплик с бесконечной верхней границей 95%-го доверительного интервала практически нет. Для выборки, включающей 250 особей, с количеством независимых аллелей  $n_{ci} = 100$  отношение сигнала к шуму составляет 3.82; удвоение размера выборки (до 500 особей) приводит к увеличению этого отношения до 4.84, в то время как удвоение  $n_{ci}$  дает значение 5.45. Уменьшая в два раза размер выборки (до 125 особей), получаем отношение D/SD = 2.88;

если же уполовинить  $n_{ci}$ , получим D/SD = 2.73. Можно увидеть, что двукратное изменение размера выборки имеет несколько меньший эффект, чем двукратное изменение количества независимых аллелей исследования  $n_{ci}$ .

**Таблица 7.7.** *D*-оценка  $N_b$  в имитациях с изменяющимся размером выборки (SS) при постоянном количестве независимых аллелей ( $n_{ci}$ ); а также при постоянном  $n_{ci}$  и изменяющемся SS.\*

SS	$n_{ci}$	Оценка $N_b$	Частота ошибки	% UL= =∞	SD	D/SD
62	100	21.092	0.059	47.4	0.0122	2.10
125	100	20.474	0.051	20	0.0089	2.88
250	100	20.193	0.051	3.8	0.0067	3.82
500	100	20.182	0.052	0.2	0.0053	4.84
1000	100	20.025	0.051	0.0	0.0044	5.82
250	25	20.205	0.065	51.1	0.0136	1.88
250	50	20.255	0.054	24.2	0.0094	2.73
250	100	20.250	0.049	3.4	0.0067	3.82
250	200	20.201	0.049	0.1	0.0047	5.45
250	400	20.231	0.048	0.0	0.0033	7.76

<sup>\*</sup>Жирным выделены результаты, полученные в двух различных имитациях с одинаковыми значениями параметров на входе.

Моделирование для «треугольного» профиля аллельных частот дает слегка большие Dоценки и частоты ошибок, чем в аналогичных вариантах при «однородном» профиле (Таблицы
7.1, 7.4). Это может быть связано с наличием редких аллелей. Для более детального
исследования эффекта редких аллелей было проведено 10 имитаций, в которых модельное  $N_b$ составляло 20 особей, размер выборки — 200, исследование проводилось по 30 локусам с 10-ю
аллелями в каждом. Редким считался аллель с частотой 0.01, и количество таких аллелей в
одном локусе задавалось от нуля до 9 (Таблица 7.8). Наличие редких аллелей лишь немного
влияет на среднюю оценку  $N_b$  (D-оценка изменяется от 20.594 в случае, когда редких аллелей
нет, до 21.596 при девяти таких аллелях; наибольшая разница составила 4.5%). Более заметно
влияние редких аллелей на SD; наибольшая разница составила 26.8%, но даже в наихудшем
смоделированном случае (восемь редких аллелей в каждом локусе) 95%-й диапазон оценки  $N_b$ 

оставался практически таким же узким (от 15.1 до 36.7), как и в случае отсутствия редких аллелей (от 15.7 до 30.3). Интересно, что SD монотонно возрастает от 0.0041, в случае отсутствия редких аллелей, до 0.0052, когда таких аллелей в локусе семь, и далее опускается до исходного уровня 0.0041 при девяти редких аллелях в локусе.

**Таблица 7.8**. D-оценки  $N_b$  в имитациях с редкими аллелями.

						95	5%
						доверит	гельный
I.						инте	ервал
Количество редких аллелей	Оценка $N_b$	D	Частота ошибки	SE	SD	Нижняя граница	Верхняя граница
0	20.594	0.0249	0.053	0.0041	0.0041	15.727	30.295
1	20.579	0.0249	0.051	0.0042	0.0042	15.671	30.551
2	20.521	0.0250	0.047	0.0043	0.0043	15.474	30.773
3	20.691	0.0248	0.056	0.0045	0.0045	15.378	32.017
4	20.700	0.0247	0.061	0.0046	0.0047	15.226	32.734
5	20.795	0.0246	0.064	0.0047	0.0049	15.108	34.005
6	20.921	0.0245	0.067	0.0048	0.0050	15.064	35.012
7	20.980	0.0244	0.071	0.0049	0.0052	14.881	36.111
8	21.215	0.0241	0.075	0.0048	0.0051	15.154	36.693
9	21.526	0.0238	0.054	0.0041	0.0040	16.551	33.038

<sup>\*</sup>Во всех имитациях модельное  $N_b = 20$ , 30 10-аллельных локусов, размер выборки составляет 200 особей. В случае отсутствия редких аллелей (0 в первой колонке) все 10 аллелей имели частоту 0.1. Если локус содержит x редких аллелей, то это количество аллелей имеет частоту 0.01, один аллель (x+1)(0.1) - x(0.01), и оставшиеся 10-(x+1) аллелей - 0.1.

Далее исследовалось влияние на поведение оценки отклонения от случайного объединения гамет, которое предполагалось в предыдущих имитациях. Были смоделированы три различные системы скрещивания, наиболее часто встречающиеся в природе, моногамное попарное скрещивание, полигамное попарное скрещивание с различным репродуктивным вкладом от разных линий и полигиния, при которой один или несколько самцов оплодотворяют

множество самок (Таблица 7.9). Во всех случаях D-оценка оказывается довольно близкой к модельной  $N_b$ . Процент реплик с бесконечной верхней границей 95%-го доверительного интервала практически достигает 20% при строго моногамном скрещивании, но падает до 0% с увеличением полигамности вкладов различных родительских линий при других системах скрещивания (случаи от В к F). Оценка оказывается несколько ниже модельной  $N_b$  в случае гаремной половой структуры с тремя самцами и более (Таблица 7.9., случаи I - K), но частота ошибок остается небольшой: от 0.056 до 0.058.

# Вычисление дисперсионной эффективной численности для различных вариантов популяционной структуры

Для расчета модельных значений  $N_b$ , приведенных в Таблице 7.9, использовался подход, предложенный в (Crow, Kimura, 1970) для расчета дисперсионной эффективной численности популяций. Понятие эффективной численности популяции  $N_e$  было введено в теорию популяционной генетики С. Райтом (Wright, 1931, 1938). Под эффективной численностью популяции подразумевается численность идеализированной популяции, демонстрирующей такую же дисперсию аллельных частот при случайном дрейфе генов или такую же степень инбридинга, как в рассматриваемой популяции.

Рассмотрим понятие дисперсионной эффективной численности (Crow, Kimura, 1970), позволяющее сравнивать популяции с различными схемами размножения по выборочной дисперсии генетических частот.

В популяция диплоидных двуполых организмов математическое ожидание количества потомков одного индивидуума (  $\bar{k}$  ) и дисперсию этой величины ( $V_k$ ) можно рассчитать следующим образом:

$$\bar{k} = \frac{\sum k_i}{N}, \ V_k = \frac{\sum k_i^2}{N} - \bar{k}^2,$$
 (7.4)

где  $k_i$  – это количество потомков i-го индивидуума, суммирование проводится по всем особям данного поколения.

**Таблица 7.9.** D-оценки  $N_b$  для различных систем скрещивания.\*

								доверит	5% гельный грвал
Кол-во самцов	Кол- во самок	Вари-	Модель- ное $N_b$	Оценка $N_b$	Частота ошибки	%UL= =∞	SE	Нижняя граница	Верхняя
5	5	A	10	10.004	0.046	19.94	0.0184	6.243	30.82
5	5	В	10	10.061	0.052	7.55	0.0149	6.627	22.679
5	5	C	10	10.043	0.047	5.98	0.0145	6.760	21.538
5	5	D	10	10.023	0.051	1.69	0.0125	7.004	18.553
5	5	Е	10	10.047	0.052	0.01	0.0094	7.555	15.153
5	5	F	10	10.049	0.058	0.0	0.0069	8.076	13.335
1	20	G	3.81	4.231	0.348	0.0	0.0111	3.736	4.817
1	100	Н	3.96	4.308	0.271	0.0	0.0104	3.830	4.877
3	15	Ι	10	9.7	0.058	0.1	0.0109	7.075	15.694
5	100	J	19.05	17.829	0.057	0.51	0.0064	12.719	31.071
7	140	K	26.67	25.404	0.056	6.68	0.0058	16.425	58.235

<sup>\*</sup>В каждом случае исследовалось 30 локусов, с 5-ю аллелями однородного частотного профиля; размер выборки составляет 500 особей. Варианты систем скрещивания: А. Строгомоногамное попарное скрещивание 5-ти самцов и 5-ти самок; В. Каждый родитель производит 80% потомства от основного партнера и 20% от второстепенного; С. Все самцы скрещиваются со всеми самками, производя 80% потомства от основной партнерши и 20% от четрых других; D. как В, за исключением того, что основная линия дает 50% потомства; Е. как С, но основная линия – 50% потомства, четыре второстепенные – по 12,5% каждая; F. Случайное объединение гамет с одинаковым размером семей; G. Один самец оплодотворяет 20 самок; H. Один самец оплодотворяет 100 самок; I. Три самца оплодотворяют по 5 самок каждый; J. 5 самцов – по 20 самок на каждого; К. 7 самцов, каждый оплодотворят по 20 самок.

Перейдем к рассмотрению каждой из систем скрещивания, для которых проводилось имитационное моделирование.

# 1. Одинаковое количество самцов и самок

#### 1.1 Равноценный репродуктивный вклад

Обозначения:  $n_m$  — количество самцов, участвующих в размножении;  $n_f$  — количество самок, участвующих в размножении;  $n_m = n_f$ , N — количество потомков.

Тогда  $N/n_m$  — потомство отдельного самца, участвующего в размножении;  $\overline{k}=2$  — среднее число потомков одного самца.

Определим 
$$N_b$$
 по формуле:  $N_b = \frac{4N-4}{V_k^* + 2}$  (Crow&Kimura, 1970),

здесь  $V_k$  \*- дисперсия количества потомков (5.4) вычисляется для одного пола производителей (только для самцов или самок).

$$V_k^* = \left(\frac{N}{n_m}\right)^2 \cdot \frac{2n_m}{N} - 2^2 = \frac{2N}{n_m} - 4 \implies N_b = \frac{4N - 4}{\frac{2N}{n_m} - 4 + 2} = \frac{2n_m(N - 1)}{N - n_m}.$$

При условии, что число потомков очень велико, используем предельный переход:  $N_b = \lim_{N \to +\infty} \frac{2n_m(N-1)}{N-n_m} = 2n_m = n_m + n_f \; .$ 

$$N_b = n_m + n_f. (7.5)$$

#### 1.2 Неравноценный репродуктивный вклад

Введем дополнительные обозначения:  $\omega_i$ - коэффициент, выражающий репродуктивный вклад i-го самца;  $\Omega = \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i$  - сумма репродуктивных вкладов всех самцов.

Тогда  $N\omega_i/\Omega$  — потомство отдельного самца, участвующего в размножении;  $\bar{k}=2$  — среднее число потомков одного самца.

$${V_k}^* = \sum_{1}^{n_m} \left( N \frac{\omega_i}{\Omega} \right)^2 \cdot \frac{2}{N} - 2^2 = \frac{2N}{\Omega^2} \cdot \sum_{1}^{n_m} {\omega_i}^2 - 4 \implies N_b = \frac{4N - 4}{\frac{2N}{\Omega^2} \cdot \sum_{1}^{n_m} {\omega_i}^2 - 4 + 2} = \frac{2\Omega^2(N - 1)}{N \cdot \sum_{1}^{n_m} {\omega_i}^2 - \Omega^2}$$

При условии, что число потомков очень велико, используя предельный переход, получаем:

$$N_b = \lim_{N \to +\infty} \frac{2\Omega^2(N-1)}{N \cdot \sum_{1}^{n_m} {\omega_i}^2 - \Omega^2} = 2 \frac{\Omega^2}{\sum_{1}^{n_m} {\omega_i}^2}.$$

$$N_b = 2\Omega^2 / \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2. \tag{7.6}$$

#### 2. Разное количество самцов и самок

# 2.1 Равноценный репродуктивный вклад

В этом случае среднее число потомков одного самца  $\bar{k} \neq 2$ . Если самок больше, чем самцов в f раз (т.е.  $n_m = n_f/f$ ); тогда  $\bar{k} = f + 1$  и  $N/n_m$  — потомство отдельного самца, участвующего в размножении.

Определяем  $N_b$  по формуле:

$$N_b = \frac{4N_b^* N_b^{**}}{N_b^* + N_b^{**}},\tag{7.7}$$

где  $N_b^*$  - эффективная численность самцов,  $N_b^{**}$  - эффективная численность самок;  $N_b^* = \frac{Nk-2}{k-1+{V_k^*}/k} \text{ (Crow&Kimura, 1970)}.$ 

$$V_k^* = \left(\frac{N}{n_m}\right)^2 \cdot (f+1)\frac{n_m}{N} - (f+1)^2 = (f+1)\frac{N}{n_m} - (f+1)^2 \Rightarrow N_b^* = \frac{\frac{N}{f+1} \cdot (f+1) - 2}{f + \frac{N}{n_m} - (f+1)} = \frac{n_m(N-2)}{N - n_m}$$

При условии, что число потомков очень велико, используем предельный переход и получаем:

$$N_b^* = \lim_{N \to +\infty} \frac{n_m(N-2)}{N - n_m} = n_m.$$

Среднее число потомков одной самки  $k^*=(f+1)/f$ , следовательно дисперсию  $k^*$  можно выразить через дисперсию k:

$$V_{k*} = V_{(f+1)/f} = \frac{1}{f^2} V_{(f+1)} = \frac{1}{f^2} V_k^* = \frac{(f+1)}{f^2} (\frac{N}{n_m} - (f+1))$$

$$\Rightarrow N_b^{**} = \frac{\frac{f \cdot N}{f+1} \cdot \frac{(f+1)}{f} - 2}{\frac{1}{f} + \frac{1}{f} (\frac{N}{n_m} - (f+1))} = \frac{f \cdot n_m (N-2)}{N - n_m (1 - f(f+1))}$$

При условии, что число потомков очень велико, используем предельный переход и получаем:

$$N_b^{**} = \lim_{N \to +\infty} \frac{f \cdot n_m(N-2)}{N - n_m(1 - f(f+1))} = f \cdot n_m.$$

Окончательно из (7.7) получаем:

$$N_b = \frac{4f \cdot n_m}{1+f} \,. \tag{7.8}$$

### 2.2 Неравноценный репродуктивный вклад

По-прежнему:  $\omega_i$ - коэффициент, выражающий репродуктивный вклад  $_i$ -го самца;  $\Omega = \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i \ \text{- сумма репродуктивных вкладов всех самцов.}$ 

Тогда  $N\omega_i/\Omega$  — потомство отдельного самца, участвующего в размножении;  $\bar{k}=f+1$  — среднее число потомков одного самца.

$$V_k^* = \sum_{1}^{n_m} \left( N \frac{\omega_i}{\Omega} \right)^2 \cdot \frac{f+1}{N} - (f+1)^2 = \frac{(f+1)N}{\Omega^2} \cdot \sum_{1}^{n_m} \omega_i^2 - (f+1) \Rightarrow$$

$$N_b^* = \frac{\frac{N}{f+1}(f+1) - 2}{f + \left(\frac{(f+1)N}{\Omega^2} \cdot \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2 - (f+1)\right) / (f+1)} = \frac{N-2}{f + \frac{N}{\Omega^2} \cdot \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2 - 1}$$

При условии, что число потомков очень велико, используя предельный переход, получаем:

$$N_b^* = \lim_{N \to +\infty} \frac{N - 2}{f + \frac{N}{\Omega^2} \cdot \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2 - 1} = \frac{\Omega^2}{\sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2}.$$
 (7.9)

Среднее число потомков одной самки  $k^*=(f+1)/f$ , следовательно, дисперсию  $k^*$  можно выразить через дисперсию k:

$$V_{k^*} = V_{(f+1)/f} = \frac{1}{f^2} V_{(f+1)} = \frac{1}{f^2} V_k^* = \frac{(f+1)}{f^2} (\frac{N}{\Omega^2} \cdot \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2 - 1)$$

Аналогично предыдущему получаем:

$$N_b^{**} = f \frac{\Omega^2}{\sum_{i=1}^{n_m} \omega_i^2}.$$
 (7.10)

Подставляя (7.9) и (7.10) в (7.7), получим эффективную общую численность производителей.

# 2.3 Неравноценный репродуктивный вклад. Матричная модель.

Пусть  $\omega_{i^{-}}$  коэффициент, выражающий репродуктивный вклад i-го самца;  $\Omega = \sum_{i=1}^{n_m} \omega_i$  сумма репродуктивных вкладов всех самцов;  $\lambda_{i^{-}}$  коэффициент, выражающий репродуктивный вклад i-ой самки;  $\Lambda = \sum_{i=1}^{n_f} \lambda_i$  - сумма репродуктивных вкладов всех самок.

Тогда аналогично предыдущему пункту получим:

$$N_b^* = \frac{\Omega^2}{\sum_{1}^{n_m} \omega_i^2}, N_b^{**} = \frac{\Lambda^2}{\sum_{1}^{n_f} \lambda_i^2}.$$
 (7.11)

Подставляя (7.11) в (7.7), получим эффективную общую численность производителей для матричной модели.

#### Обсуждение

Проведенное имитационное моделирование с большим количеством реплик выявило точность, достоверность, а также ограничения D-оценки  $N_b$ , количества родителей популяции

потомства. Для всего рассмотренного спектра условий (более широкого, чем было исследовано в работе (Cornuet, Luikart, 1999)), среднее оценок оказалось очень близко к модельным значения  $N_b$ . При этом большие значения  $N_b$  дают более широкий 95%-й диапазон оценок и большую верхнюю границу. Увеличение же количества исследуемых локусов или аллелей, а также увеличение размера выборки (количества исследованных особей) дает сужение доверительных интервалов оценки. В большинстве случаев процент 95%-х доверительных интервалов, не покрывающих модельное значение  $N_b$ , который упоминается в работе как «вероятность» или «частота» ошибки (этот показатель является мерой достоверности оценки), близок к желаемым 5% (обычно чуть больше, Таблица 7.4). Точность оценки определяется скорее числом исследованных независимых аллелей ( $n_{ci}$ ), чем количеством аллелей и локусов. Увеличение размера выборки и  $n_{ci}$  также улучшает оценки, благодаря уменьшению SE и увеличению отношения сигнал/шум.

Несмотря на то, что подавляющее большинство имитаций с большими  $N_b$  (даже со значениями такого размера, как 100) дают положительные значения D (т.е. избыток гетерозигот наблюдается по всем аллелям и локусам), верхний предел 95%-х доверительных интервалов часто достигает бесконечности (Таблица 7.4). Это связано с тем, что избыток гетерозигот (D) в потомстве очень мал (близок к нулю), когда  $N_b$  составляет 50 или более родителей; поэтому вычитание двух стандартных ошибок от среднего D дает отрицательное значение для нижней границы доверительного интервала D, что соответствует бесконечному  $N_b$ . Чтобы уменьшить стандартную ошибку в этом случае, нужно исследовать очень большие выборки потомства и изучать в них большое количество высоко полиморфных локусов.

Как уже упоминалось выше, для корректных доверительных интервалов, частота ошибки должна быть 5%, что подтверждает точность и несмещенность оценки. В большинстве случаев проведенного моделирования, частота ошибок, как правило, только немного больше 5%; тем не менее, она существенно выше 0.05 для случаев с двумя аллелями (0.062 и 0.067, Таблица 7.5), при небольшом количестве независимых аллелей (например, для  $n_{ci} = 25$ , частота ошибки составила 0.065, Таблица 7.6), или когда количество аллелей в каждом локусе очень велико (для n = 30, 40 и 50, частоты ошибок - 0.073, 0.095 и 0.121, соответственно, Таблица 7.5). В последних случаях верхние границы 95%-х доверительных интервалов для многих выборок оказываются ниже модельного значения  $N_b$  при исследовании очень высоко-полиморфных локусов. Этот эффект может быть связан с потерей редких аллелей в выборках из потомства. Т.к. когда аллелей в локусе очень много, их частоты оказываются настолько малы, что многие аллели (и генотипы) не попадают в выборку и «теряются». В различных выборках теряются разные аллели, и это вносит свой вклад в дисперсию всей имитации (частоту ошибки).

Точность D-оценки  $N_b$  удивительно устойчива к изменению размера выборки и количества независимых аллелей (Рисунок 7.1, Таблица 7.5). В то же время достоверность оценки существенно зависит от этих параметров (Таблица 7.6); чем больше размер выборки и количество исследованных независимых аллелей ( $n_{ci}$ ), тем больше отношение сигнала к шуму и тем меньше доля бесконечных верхних границ 95%-х доверительных интервалов. Увеличением  $n_{ci}$  можно компенсировать малый размер выборки и наоборот (Рисунок 7.3). Остается вопрос о том, который из этих параметров более значим? Анализ отклика достоверности оценки на изменение каждого из этих параметров показал (Таблица 7.6), что размер выборки имеет чуть более слабый эффект на отношение сигнал/шум, чем общее число независимых аллелей исследования.

Форма профиля аллельных частот не оказывает существенного влияния на оценку  $N_b$  или ее точность (Таблица 7.4), хотя по сравнению с однородным треугольный профиль аллельных частот дает очень небольшое завышающее смещение модельной  $N_b$ , которое становится более выраженным по мере увеличения размера родительской популяции. Частота ошибки так же оказывается несколько большей, чем 0.05 для треугольного профиля аллельных частот. Эти различия, вероятно, связаны с присутствием редких аллелей в последнем случае.

Стоит отметить, что детальное исследование D-оценки  $N_b$  (Pudovkin et al., 1996) уже проводилось ранее (Luikart, Cornuet, 1999; Balloux, 2004). Луикарт и Корнует (Luikart, Cornuet, 1999) изучали применимость гетерозиготной оценки, используя компьютерное моделирование, как и в настоящем исследовании; но при этом использовались выборки значительно меньших размеров, а также меньшее число аллелей и локусов, что не позволило гетерозиготному методу работать эффективно. Кроме того, в этом исследовании не рассматривались случаи, когда локусы содержат разное количество аллелей, а также когда размер выборки не во всех локусах одинаков. Настоящее исследование показало, что оптимальным весом при усреднении избытка гетерозигот ( $d_{ij}$ ) по локусам является число независимых аллелей, умноженное на количество особей, исследованных по данному локусу (Таблица 7.3). Так, общий вес для каждого  $d_{ij}$  будет  $\sqrt{N_i \cdot [(n_i-1)/n_i]}$ .

В работе (Balloux, 2004) приводится глубокое теоретическое обоснование возникновения избытка гетерозигот в популяции, обусловленное маленькой численностью родителей  $N_b$ , но не обсуждаются статистические свойства оценки и особенности ее практического использования, такие как: размеры выборок, количество исследуемых локусов и аллелей в них, частотные профили аллелей. Кроме того, Баллу (Balloux, 2004) рассматривает маленькую изолированную популяцию, которая производит столь же небольшое потомство, в то время как исследуемый метод предполагает применение в другой ситуации, известной как лотерея репродуктивного

успеха (Hedgecock, 1994): когда исходная популяция очень велика, но лишь малая ее половозрелая часть производит потомство, которое также очень велико. Использую теорию коалесценции, Баллу вывел формулу для оценки, которая несколько отличается от используемой здесь (уравнение 12, Balloux, 2004), и назвал оцениваемую величину  $N_e$  – эффективная численность популяции Фишера-Райта (7.12),

$$N_e = \frac{1}{-2F_{IS}} - \frac{F_{IS}}{1 + F_{IS}},$$
(7.12)

 $F_{IS}$  - индекс фиксации,  $F_{IS} = -D$ .

вместо эффективной численности производителей  $N_b = 4n_m n_f/(n_m + n_f)$ , для которой предлагается следующая формула (формула 13, Balloux, 2004):

$$N = \frac{F_{IS} + 1}{-2F_{IS}}. (7.13)$$

Проведенное с помощью имитационного моделирования сравнение D-оценки  $N_b$  и двух оценок (7.12, 7.13), предложенных Баллу, показывает, что D-оценка наиболее близка к модельной  $N_b$  и всегда меньше  $N_e$  Фишера-Райта (Таблица 7.10). Оценки же, рассчитанные по формулам Балу , всегда заметно меньше  $N_e$  и также меньше  $N_b$ .

$$F_{IS} = -\frac{1}{2N+1}. (7.14)$$

$$N_e = \frac{4n_f n_m}{N} + 0.5 + \frac{1}{2N}. ag{7.15}$$

Далее было проведено сравнение различных оценок  $N_b$  и  $N_e$  в имитациях с неодинаковым количеством самцов и самок в родительской популяции (Таблица 7.11). Очевидно, что наши оценки (7.1) очень близки к значению, называемому эффективной численностью производи телей,  $N_b = 4n_m n_f/(n_m + n_f)$ , и всегда меньше, чем эффективная численность популяции Райта-Фишера  $N_e$ . участвовавших в размножении);  $N_e$  — эффективная численность идеализированной популяции Райта-Фишера (уравнение 18, Balloux, 2004; 7.14),  $D_{exp}$  — это значение D, ожидаемое для модельного  $N_b$  (получается при решение уравнения (7.1) относительно D или  $F_{IS}$  — D из (уравнения 2, Balloux, 2004);  $D_{obs}$  — наблюдаемое среднее значение D, усредненное по 10000 реплик имитационного моделирования;  $F_{IS}$  — ожидаемый для модельного значения N индекс фиксации (полученный из уравнения 17, Balloux, 2004; 7.14). Все выборки имитационного моделирования состояли из 500 особей, исследованных по 30-ти 5-аллельным локусам с однородным профилем аллельных частот.

**Таблица 7.10.** Значения  $N_b$ , полученные в результате подстановки наблюдаемых средних значений D в уравнение (7.1) и предложенные Баллу (Balloux, 2004) (7.12), (7.13).\*

$\overline{N}$	$N_e$	$D_{exp}$	$D_{obs}$	$F_{IS}$ (5.13)	$N_b$ (5.1)	$N_e$ (5.11)	<i>N<sub>b</sub></i> (5.12)
4	4.63	0.1404	0.1422	-0.1111	4.0	3.7	3.0
6	6.58	0.0902	0.0904	-0.0769	6.0	5.6	5.0
8	8.56	0.0664	0.0664	-0.0588	8.0	7.6	7.0
10	10.55	0.0525	0.0522	-0.0476	10.0	9.6	9.1
20	20.53	0.0256	0.0256	-0.0244	20.0	19.6	19.0
30	30.52	0.0169	0.0168	-0.0164	30.2	29.7	29.2
40	40.51	0.0127	0.0126	-0.0123	40.0	39.6	39.0
50	50.51	0.0101	0.0100	-0.0099	50.3	49.8	49.3
100	100.51	0.0050	0.0050	-0.0050	100.3	99.8	99.3

<sup>\*3</sup>десь N – количество родителей (совпадает с общим числом самцов и самок,

Проведенное исследование позволяет заключить, что оценка по избытку гетерозигот оказывается весьма эффективной для очень небольших родительских популяций, не более 30 особей, при этом размер выборки должен быть более 200 особей, а общее количество независимых аллелей в исследовании более 80. Большее количество аллелей или локусов исследования может компенсировать меньшие размеры выборки. Если размер оцениваемой родительской популяции больше ( $N_b$  от 50 до 100 особей), то размер выборки и количество независимых аллелей в исследовании должны быть значительно больше (около 500 - 1000 особей, 450 - 900 независимых аллелей). Поскольку однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) получают все большее применение в исследованиях по генетике сохранения (Morin et al. 2004) и высоко параллельный анализ дает возможность генотипирования сотен и тысяч особей (Fan et al. 2006), оценивание и больших  $N_b$ , скорее всего, станет возможным в скором времени. В таблице 7.12 приведены оценки  $N_b$  по избытку гетерозигот и их 95%-е диапазоны для больших модельных значений  $N_b$  (50, 70 и 100 особей), с исследованием от 100 до 1200 SNP-подобных диаллельных локусов. Конечные верхние границы диапазонов оценок получаются при исследовании 600 и более локусов и размерах выборок от 500 и более особей. Для выборок из 200 особей верхние границы 95%-х диапазонов оказались бесконечными во всех рассматриваемых здесь случаях ( $N_b = 50, 70, 100$  и количество локусов от 100 до 1200). Стоит отметить, что в этом участке параметрического пространства увеличение размера выборки практически эквивалентно увеличению количества исследуемых

локусов (если сравнить две последние строчки Таблицы 7.12). Частота ошибки во всех рассматриваемых случаях очень близка к желаемой величине 0.05.

**Таблица 7.11.** Оценки  $N_b$  в имитациях с различным количеством родителей мужского (m) и женского (f) пола.\*

m	f	4 <i>mf</i> /( <i>m</i> + <i>f</i> )	$N_e$	$D_{obs}$	$N_b$ (5.1)	$N_e$ (5.11)	$N_b$ (5.12)
1	3	3.0	3.6	0.1813	3.18	2.98	2.26
2	4	5.3	5.9	0.1014	5.38	5.04	4.43
2	6	6.0	6.6	0.0890	6.07	5.71	5.12
3	5	7.5	8.1	0.0711	7.50	7.11	6.53
4	16	12.8	13.3	0.0419	12.41	11.98	11.43
8	12	19.2	19.7	0.0266	19.31	18.85	18.33

 $*N_e$  — это эффективная численность популяции Райта-Фишера (уравнение18, Balloux, 2004; 7.15);  $D_{obs}$  — среднее значение D по 10 000 реплик (совпадает с  $-F_{IS}$  по определению), полученных из выборок, состоящих из 500 особей, исследованных по десяти 5-аллельным локусам с однородным аллельным профилем. В последних трех колонках оценки  $N_b$  или  $N_e$ , рассчитанные по формулам (7.1), (7.12) и (7.13).

Хотя оценка  $N_b$  по избытку гетерозигот наиболее применима в случае случайного объединения гамет, она может использоваться и для видов с другими схемами размножения; что согласуется с выводами (Luikart, Cornuet, 1999; Balloux, 2004). Идеально случайное объединение гамет скорее невозможно для реальных популяций, даже для морских нерестящихся видов, поскольку вероятность взаимного оплодотворения сильно меняется в зависимости от расстояния между конкретными особями (Levitan et al., 1992) или за счет гидродинамической турбулентности (Mead, Denny, 1995). Примером другой крайности может служить строго попарное скрещивание, когда одну самку оплодотворяет только один самец. Интересно, что избыток гетерозигот в потомстве, произведенном малым числом родителей, впервые отмечен у крупного рогатого скота, где многочисленное потомство производится лишь несколькими быками при гаремном скрещивании (Robertson, 1965).

На сегодняшний день предложено к использованию только четыре различных метода оценки  $N_e$  или  $N_b$  косвенно по генетическим данным, через экологическую шкалу времени: временной, по неравновесию сцепления, по разрежению аллелей и по избытку гетерозигот (Waples, 1991; Pudovkin et al., 1996; Hedgecock et al., 2007; Waples, Do, 2008). Хотя все эти существующие методы имеют довольно низкую мощность в целом, в ряде конкретных случаев

они остаются единственным средством определения  $N_e$  или  $N_b$ ; и именно эти косвенные методы зачастую полезны в работах по сохранению, особенно когда основной вопрос состоит в том – является ли эффективная численность популяции низкой. Поскольку каждый из упомянутых методов имеет свои преимущества и недостатки, сильные и слабые стороны, представляется целесообразным использовать несколько или все доступные методы в сочетании, а далее интегрировать полученные таким образом оценки. Если же имеются данные только одной выборки, то можно использовать лишь два метода: избытка гетерозигот и неравновесия по сцеплению (Tallmon et al., 2008); если доступны две выборки (из одной популяции, разделенные во времени), то эти два метода можно дополнить оценками, полученными с помощью временного метода и по разрежению аллелей.

**Таблица 7.12.** Оценки  $N_b$  по избытку гетерозигот в случае SNP-маркеров с двумя аллелями и одинаковыми частотами.

Модельное $N_b$	Кол-во локусов	Размер выборки	$N_b$ оценка	Частота ошибки	95%-й диапазон
50	100	500	50.4	0.051	26.7 - 475.1
50	200	500	50.0	0.050	30.8 - 135.3
50	300	500	50.0	0.051	32.8 - 103.4
50	600	500	49.9	0.050	36.6 - 78.9
70	100	500	70.7	0.052	31.5 - ∞
70	200	500	70.0	0.051	37.3 - 583.4
70	300	500	70.1	0.054	40.5 - 256.9
70	600	500	70.0	0.049	46.7 - 141.8
100	100	500	100.2	0.055	36.3 - ∞
100	200	500	99.0	0.055	44.0 - ∞
100	300	500	99.2	0.052	49.5 - ∞
100	600	500	100.0	0.051	58.3 - 358.3
100	1200	500	100.6	0.053	66.3 - 208.9
100	600	1000	100.0	0.049	66.1 - 201.9

# §7.2 Программа «NB\_HetExcess» для оценки маленькой численности производителей ( $N_b$ ) по частотам генотипов в популяции потомства

Исследованный в предыдущем параграфе метод оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот был реализован в программе Nb\_HetExcess для практического использования исследователями, работающими с реальными генетическими данными. Эта программа оценивает эффективную численность родителей  $(N_b)$ , которые произвели выборку потомства, по частотам генотипов в исследуемой выборке.

$$N_b = 1 / (2D) + 1 / (2(D+1)),$$

где D это избыток гетерозигот ( $d_{ii}$ ), усредненный по всем аллелям и локусам:

$$D = \sum \sum d_{ii} * (k_i - 1)/k_i) / \sum (k_i - 1),$$

 $k_{j}$  – количество аллелей в j-м локусе,  $d_{ij}$  - избыток гетерозигот i-го аллеля j-го локуса:

$$d_{ij} = (Hob_{ij}-Hexp_{ij})/Hexp_{ij}$$
.

 $Hob_{ij}$  и  $Hexp_{ij}$  – это наблюдаемая и ожидаемая (по Харди-Вайнбергу) гетерозиготности i-го аллеля j-го локуса, соответственно. Предполагается, что локусы не сцепленные. При рассмотрении гетерозиготности полиаллельного локуса для каждого аллеля подсчитывалось количество генотипов i\_не-i; таким образом осуществлялось сведение полиаллельного локуса к диаллельному. Соответственно, ожидаемая гетерозиготность i-го аллеля будет:

$$Hexp_{ij} = 2p_{ij}(1-p_{ij})2n_i/(2n_i-1),$$

где  $p_{ij}$  – это частота i-го аллеля j-го локуса в выборке,  $n_j$  – количество особей исследованных по j-му локусу.

Обоснование метода оценки приведены в (Pudovkin et al., 1996). Статистические свойства оценки рассматриваются в (Pudovkin et al., 2009).

В программе Nb\_HetExcess также реализована оценка  $N_b$  темпоральным методом (модуль «F-оценка»), в соответствии с версией этого метода, описанной в (Waples 1991). В этом случае необходимо иметь две генотипические выборки, разделенные во времени.

Программа работает под Windows XP, не требует специальной инсталляции. Исполняемые и вспомогательные файлы должны быть помещены в отдельную папку на

жестком диске. Примечание: эта папка не должна быть на диске с общим сетевым доступом, в этом случае файл справки (fe.chm) не открывается должным образом.

По клику на исполняемом файле (fe.exe) появляется панель, содержащая кнопки для навигации и работы с программой (Рисунок 7.4). Также панель содержит файл «помощь», дающий подробные инструкции по работе с программой (Рисунок 7.5).

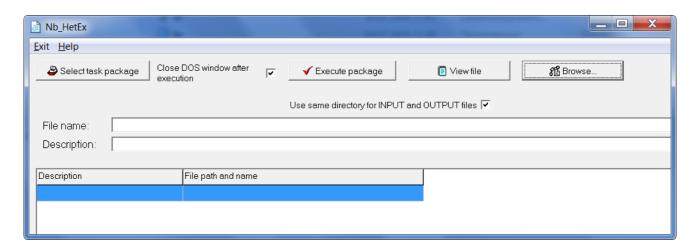
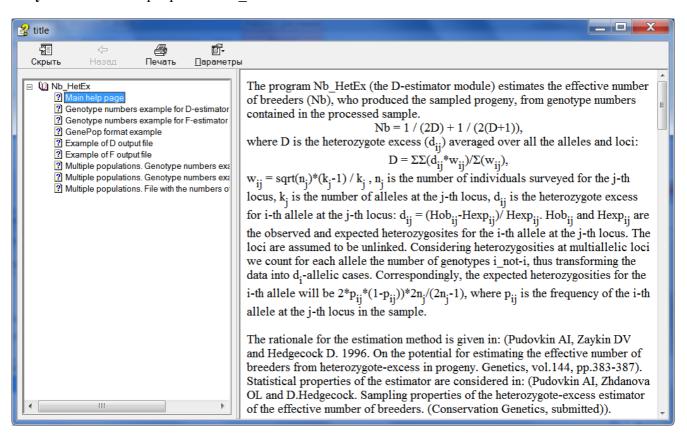
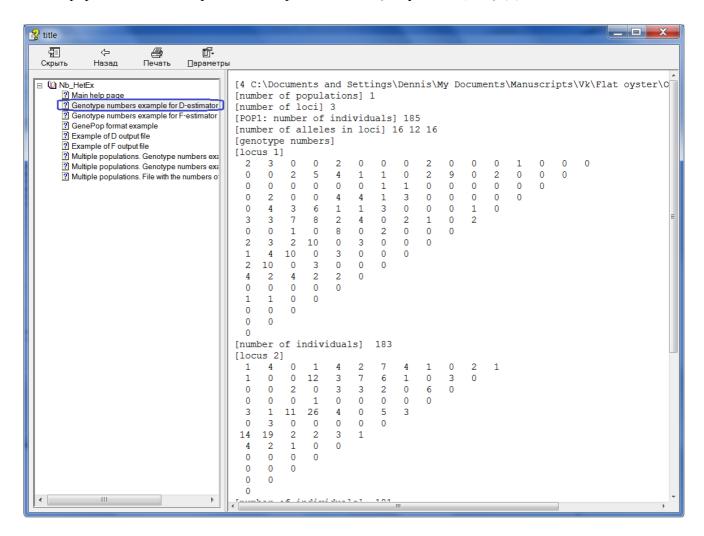


Рисунок 7.4 Окно программы Nb HetExcess.

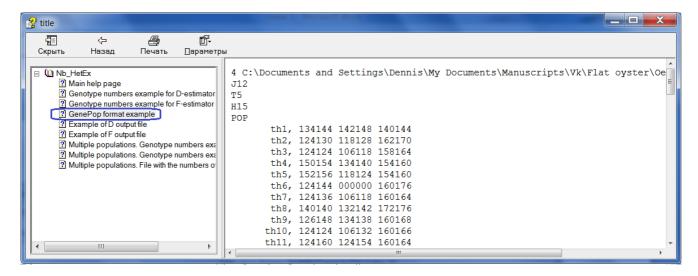


**Рисунок 7.5** Окно помощи программы Nb\_HetExcess.

Данные для обработки предоставляются в текстовом файле, записанные в виде GenePop-формата (Raymond, Rousset, 1995) (в виде строк с мульти-локусными генотипами для каждого индивидуума) или группированные как суммарные генотипические частоты выборки. Примеры обоих форматов данных приведены в фале помощи (Рисунки 7.6, 7.7). Данные для этих



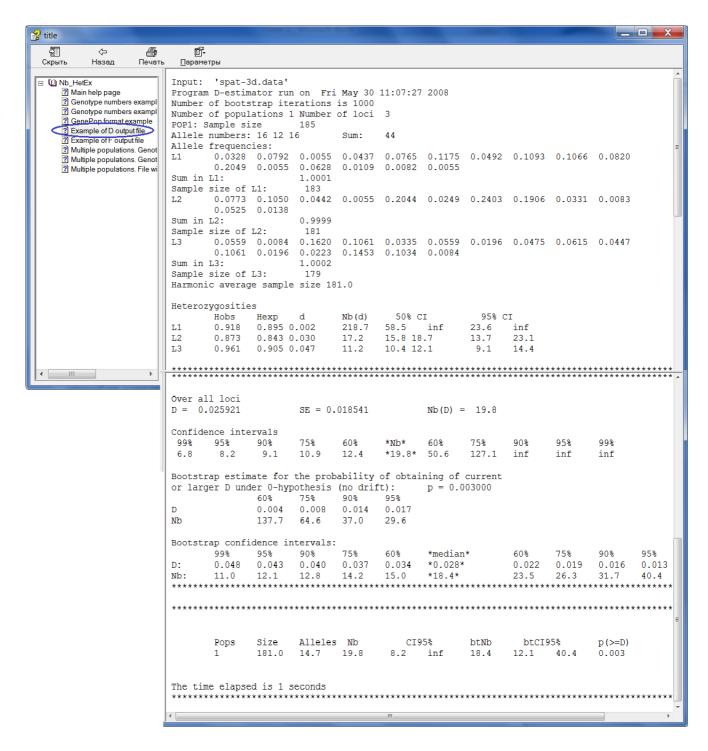
**Рисунок 7.6** Пример формата данных в виде суммарных генотипических частот выборки для D-модуля программы Nb\_HetExcess.



**Рисунок 7.7** Пример данных в виде GenePop-формата для D-модуля программы Nb HetExcess.

примеров (генотипические частоты по 4-м микросателлитным локусам родительской популяции и неполовозрелым особям европейской плоской устрицы) взяты из исследования, опубликованного в (Hedgecock et al., 2007).

Файл с результатом (Рисунок 7.8) содержит частоты аллелей в изучаемом образце, ожидаемые и наблюдаемые гетерозиготности по каждому локусу, а также 50% и 95% доверительные интервалы (CI); кроме того, усредненные по всем локусам оценки D,  $N_b(D)$  и выборочная стандартная ошибка D (SE).

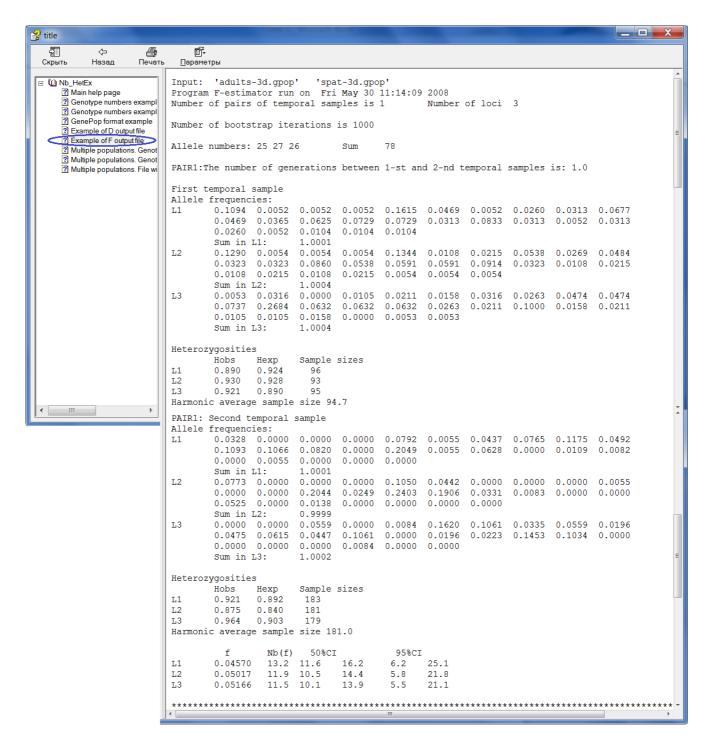


**Рисунок 7.8** Пример файла с результатом работы D-модуля программы Nb HetExcess.

$$SE(D)^{2} = (\sum \sum w_{i}d_{ij}^{2} / \sum w_{i} - (\sum \sum w_{i} d_{ij}/\sum w_{i})^{2})/\sum (k_{i}-1),$$

где  $w_i = (k_i-1)/k_i$ .

Программа также генерирует бутстрэпную оценку вероятности (*p*) получения образца с таким же, как в исследуемой выборке, или большим избытком гетерозигот из Харди-Вайнбергской популяции.

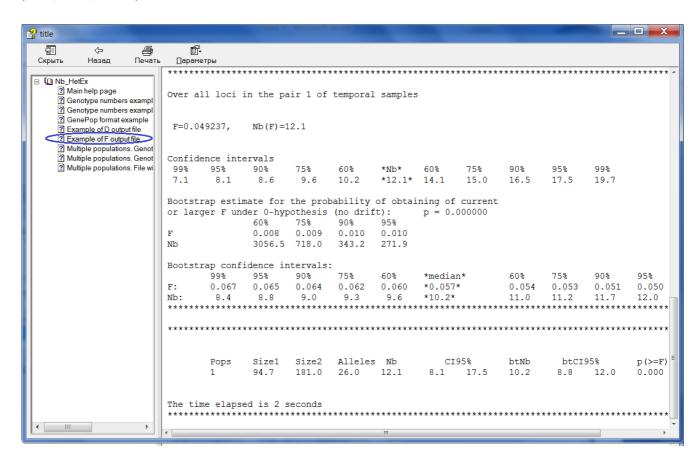


**Рисунок 7.9** Пример файла с результатом работы F-модуля программы Nb HetExcess (начало).

Также генерируются бутстрэпные доверительные интервалы для рассчитанных по выборке оценок D и  $N_b(D)$  (P = 60%, 75%, 90%, 95%, 99%).

Процедура бутстрепа (Efron, 1981; Hesterberg et. al., 2005) осуществляется путем повторной случайной выборки особей из исходного образца и создания таким образом набора повторных выборок. Выборка особей производится с возвратом, т.е. при каждой последующей итерации выбора каждый индивидуум имеет ту же вероятность попасть в генерируемый

повторный образец, что и в предыдущие разы. Каждая повторная выборка имеет такой же размер, как и исходный образец. После создания повторного образца для него производится расчет всех параметров (как и для исходной выборки): аллельные частоты, наблюдаемые и ожидаемые гетерозиготности,  $N_b$  по избытку гетерозигот и т.д. Пределами для 95%-х доверительных интервалов являются 2.5% и 97.5% - процентили упорядоченного ряда значений  $N_b$  всех повторных выборок. Аналогично рассчитываются и другие доверительные интервалы (60%, 75%, и т.д.).



**Рисунок 7.10** Пример файла с результатом работы F-модуля программы Nb\_HetExcess (продолжение).

Файл, генерируемый модулем F-оценки (Рисунок 7.9, 7.10) также содержит частоты аллелей для двух временных образцов, наблюдаемые и ожидаемые гетерозиготности, полокусные оценки  $f_j$ ,  $N_e(F)$ , 50% и 95% интервалы. Методика расчета временного метода (получение значений  $f_i$ , способ их усреднения для получения F и т.д.) взята из Waples (1991).

Программа находится в свободном доступе по адресу ftp://ftp.dvo.ru/pub/Personal/NB-Estimator/.

## Заключение

В рамках диссертации исследуется эволюция популяции, существующей в условиях ограниченности жизненных ресурсов, что выражается в плотностно-зависимом лимитировании роста ее численности. Проведено аналитическое и численное исследование модели однородной менделевской панмиктичной популяции диплоидных организмов с одним диаллельным локусом при экспоненциальном лимитировании. Найдены генетически мономорфные стационарные точки, условия их существования и устойчивости. Определены условия существования и область, в которой находится полиморфная стационарная точка. Выявлены условия, при которых полиморфное равновесие всегда не устойчиво, а также условия, при которых его устойчивость возможна. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы проведено численное исследование модели в различных параметрических различного динамического поведения областях. Выявлены области численности и генетического состава популяции. Проведенное исследование показало, что характер динамики численности определяется репродуктивными потенциалами генотипов, а полиморфизм или мономорфизм установится в популяции, во многом зависит от взаимного расположения ресурсных параметров генотипов.

Проведено аналитическое исследование модели однородной менделевской панмиктичной популяции диплоидных организмов с одним полиаллельным локусом при экспоненциальном лимитировании. Найдены генетически мономорфные стационарные точки, условия их существования и устойчивости. Определены условия существования и области, в которой находятся полиморфные стационарные точки. Для каждого полиморфного равновесия выявлены условия, при которых он всегда не устойчив, а также условия, при которых его устойчивость возможна.

С помощью численного моделирования получены примеры установления в популяции мономорфизма, а также полиморфизма. Показана возможность нестационарной динамики как численности, так и генетического состава популяции. При этом возможно существование полиморфизма с большим числом аллелей, даже летальных в гомозиготном состоянии, что согласуется с результатами имитационного моделирования, выполненного в работе (Spencer, Marks, 1992).

Предлагается и исследуется интегральная модель эволюции менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов с континуальным разнообразием аллелей, развивающаяся как в условиях плотностного лимитирования так и без плотностного лимитирования. На основе этой модели исследуется механизм возникновения дискретных генетических структур, т.е. процесс фиксации ограниченного числа аллелей. Показана локальная устойчивость полученных

генетических распределений к воздействию равномерных равновероятных мутаций. Проведенное исследование показывает, что в «случае общего положения» даже из бесконечно (континуально) большого разнообразия аллелей, в эволюции популяции в детерминированной ситуации остается небольшой набор дискретных аллелей. Даже введение в модель больших равновероятных мутаций не приводит к появлению устойчивых равномерных распределений. Мутационный процесс несколько «размазывает» полученные распределения, но остаются немногочисленные почти дискретные пики, хотя количество и величина пиков за счет мутаций может возрасти. По-видимому эта ситуация не изменится и для конечного, но очень большого числа начальных аллелей. Уравнения динамики таковы, что не приводят к равномерным распределениям большого числа аллелей. Типичными оказываются распределения с малым числом форм. Именно этим может определяться существенная ограниченность аллельного разнообразия по большему числу генов, наблюдаемая в природных популяциях.

Рассмотрена эволюция двухвозрастной популяции, при этом большее внимание уделено моделированию механизмов наследования адаптивных популяционных характеристик. Разработаны модели динамики генетической структуры и численности для популяции с отбором по выживаемостям

- в дорепродуктивной группе;
- в репродуктивной группе;
- в дорепродуктивной и репродуктивной группах.

Проведено аналитическое и численное исследование эволюционных моделей плотностно-зависимого отбора в двухвозрастной популяции. Найдены генетически мономорфные равновесия, определены условия их существования и устойчивости. В моделях с отбором только в одной возрастной группе найдены полиморфные стационарные точки и условия их существования. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы проведено численное исследование моделей в различных параметрических областях. Выполнена классификация областей различного динамического поведения численности и генетического состава популяции. Так генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, во многом определяется взаимным расположением приспособленностей гетерозиготы и гомозигот; для случая плейотропии получено балансовое соотношение приспособленностей гетеро- и гомозигот младшего и старшего возраста. В свою приспособленности присутствующих В популяции генотипов очередь определяют среднепопуляционные величины  $\overline{w}$  и  $\overline{c}$ , которые вместе определяют характер динамики численности возрастных групп и генетического состава популяции.

Предложенные модели позволяют глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции. Проведенное исследование в целом подтверждает результаты предыдущих исследований, которые изучали только динамику численности двухвозрастной популяции. Действительно, увеличение репродуктивного потенциала w и/или выживаемости c сопровождается усложнением динамики ее численности; при этом возможна как дестабилизация, так и стабилизация динамики генетического состава популяции. Однако эволюционный рост самих адаптивных параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями; причем в случае антагонистической плейотропии рост одного из этих параметров, как правило, сопровождается закономерным уменьшением другого, при этом динамика численности и генетического состава полиморфной Рассматриваемые популяции дестабилизируется. модели допускают существенное разнообразие динамических режимов генетической структуры и численности двухвозрастной популяции. При этом начальные условия в отдельных случаях могут определять как генетический состав популяции, так и характер динамики ее численности.

Проведен модельный анализ связи между продолжительностью онтогенеза и характером динамического поведения изолированной популяции (структурой размерностью И возникающих хаотических аттракторов). В однородной популяции возрастание скорости ее прироста сопровождается закономерным переходом от устойчивых режимов динамики численности к колебаниям и хаосу (псевдостохастическому поведению), т.е. переходом от равновесных режимов динамики к неравновесным; для более сложных нелинейных моделей динамики популяций с возрастной структурой (продолжительным онтогенезом) увеличение репродуктивного потенциала (а) также приводит к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели. Однако увеличение продолжительности и сложности онтогенеза «в среднем» не увеличивает степень хаотизации аттракторов. В частности, в пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений потенциала, отвечающих репродуктивного равновесной динамике, сужение флуктуаций численностей возрастных групп, а также скудное разнообразие аттракторов большой размерности и преобладание областей, где хаотизация аттракторов выражена слабо.

Усложнение онтогенеза через возрастание числа ювенильных возрастных групп, создавая потенциальные возможности для увеличения «в среднем» хаотизации, в итоге оказывается способным обеспечить переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам. Этот результат согласуется с тем, что при достаточно широком спектре периодических режимов, теоретически возможных для изолированных популяций со структурой (Greenma,n and Benton, 2004), реально найденные периоды исключительно узкие и

многие полевые популяции демонстрируют очевидно стабильную либо псевдоциклическую динамику (Бобырев, Криксунов, 1996; Clutton-Brock et al., 1997; Sæther, 1997; Wickens and York, 1997; Kendall et al., 1998; Siriwardena et al., 1998; Bjørnstad et al., 1999; Fewster et al., 2000; Freckleton, Watkinson, 2002).

Рассмотрено влияние оптимального промысла на эволюцию популяции, существующей в условиях ограниченности жизненных ресурсов. Проведено исследование математической модели динамики численности и генетического состава менделевской однолокусной популяции, находящейся в условиях плотностно зависимымого отбора и подверженной промыслу. Особое внимание уделяется изучению возможности сохранения или утраты полиморфизма в результате оптимального равновесного промыслового изъятия. Показано, что в условиях плотностно зависимого отбора промысловое изъятие приводит к изменению внутрипопуляционных параметров; в результате более приспособленными могут оказываться те генотипы, которые были наименее приспособлены в неэксплуатируемой популяции; соответственно, изменится генетический состав популяции в равновесии. В свободной от эксплуатации популяции за счет ограниченности жизненных ресурсов происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру, т.е. выживают генотипы, наиболее приспособленные к условиям ограниченности жизненных ресурсов. В эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость ее прироста, и уже в этих условиях фактор ограниченности жизненных ресурсов отступает на второй план, а наиболее приспособленными оказываются генотипы. лаюшие большее потомство, т.е. обладающие большим репродуктивным потенциалом. Следовательно, оптимальный промысел способен изменить условия естественного отбора и привести не только к изменению динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции. Таким образом, промысел в одних случаях способен сохранять генетическое разнообразие популяции, в других - привести к его утрате.

При оптимизации стратегии промысла из популяции с возрастной структурой возникает вопрос о количественном соотношении долей изъятия из разных возрастных групп. Проведенное исследование на примере двухвозрастной популяции показывает, что оптимальным является изъятие фиксированной доли численности особей только одной из возрастных групп, поскольку при одновременной эксплуатации обоих возрастов максимум функции дохода не достигается. Вылов же фиксированной доли особей из отдельной возрастной группы позволяет достичь локального максимума функции дохода, при этом динамика численности популяции стабилизируется. Выбор конкретной возрастной группы, из которой стоит производить изъятие, определяется соотношением цен на особей старшего и младшего возрастов, а также значениями внутрипопуляционных параметров, таких как

репродуктивный потенциал популяции и выживаемость половозрелых особей на последующих голах жизни.

Рассмотрение динамики генетической структуры эксплуатируемой двухвозрастной популяции, даже на примере простейшего модельного варианта, когда адаптивный признак кодируется одним диаллельным геном, а приспособленности генотипов постоянны, приводит к появлению значительной вариабельности в стратегии промысла. При этом модель позволяет выявить достаточно неожиданные скрытые эффекты, наблюдающиеся в той же самой двухвозрастной популяции, но не проявляющиеся при моделировании, не учитывающем явно генетическую составляющую. Очевидно, и в этой модели оптимальной остается стратегия промысла с изъятием фиксированной доли особей только из одного возрастного класса. Проведенное исследование также показывает, что оптимальный промысел стабилизирует динамику численности и генетического состава популяции. Хотя направление естественного отбора явно не изменяется при неселективном изъятии особей, адаптивное генетическое разнообразие, имеющееся в неэксплуатируемой популяции, может быть утрачено именно в результате промысла. Этот эффект возникает за счет того, что промысловое воздействие снижает совокупную репродуктивную способность популяции (и/или выживаемость ее половозрелых особей), в результате мономорфное равновесие может оказаться устойчивым и эксплуатируемая популяция достигнет его; в то время как в неэксплуатируемой популяции не было ни одного устойчивого равновесия из-за ее слишком большой плодовитости и выживаемости, в результате ее численность и генетический состав не выходили на стационарный уровень; а флуктуации генетического состава поддерживали полиморфизм.

Проведено исследование статистических свойств метода оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот у потомства (D), произведенного небольшим числом родителей, с помощью имитационного моделирования; показана возможность применения этого метода на практике. Из результатов исследования следует, что D-оценка устойчива к изменению числа аллелей и локусов, а так же к наличию редких аллелей; хотя ее точность может быть низкой, если (относительно выбранного размера родительской популяции) размер выборки потомства или общее количество независимых аллелей в выборке будет слишком мало. В результате компьютерного моделирования получены количественные оценки размеров выборок для достижения необходимого качества работы метода. Несмотря на то, что рассматриваемая D-оценка наиболее применима для случайного объединения гамет (что встречается у некоторых морских беспозвоночных или рыб, например), проведенное исследование показало, что она работает и при других системах скрещивания (моногамном и полигамном попарном скрещивании, полигинии) при условии, что эффективная численность производителей мала (Nb  $\leq 20$ ).

Метод оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот реализован в программе Nb\_HetExcess для практического использования исследователями, работающими с реальными генетическими данными. Эта программа оценивает эффективную численность родителей ( $N_b$ ), которые произвели выборку потомства, по частотам генотипов в исследуемой выборке, а также генерирует ряд вспомогательных статистик для оценки качества данных исследуемой выборки и надежности полученного результата.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Абакумов А.И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
- 2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Москва: Академкнига, 2003. 432 с.
- 3. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. Москва: Наука, 1985. – 182 с.
- 4. Бахвалов Н.С. Численные методы. Москва: Наука, 1973. 632 с.
- 5. Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. Москва: Наука, 1996. 131 с.
- 6. Бородин П.М. Этюды о мутантах. <a href="http://www.vandvis.ru/genetics/borodin/etudy.htm">http://www.vandvis.ru/genetics/borodin/etudy.htm</a>
- 7. Волькенштейн М.В. Биофизика. Москва: Наука, 1988. 592 с.
- 8. Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г. Демон Дарвина. Идея оптимальности и естественный отбор. Москва: Наука, 1988. 207 с.
- 9. Дэвис Д.Е., Кристиан Дж.Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих //Экология. 1976. №1. С.15-31.
- 10. Евдокимов Е.В. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в основных моделях популяционной динамики (Теория и эксперимент): Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Красноярск, 1999.
- 11. Жданова О.Л. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской экспоненциально лимитированной популяции // Проблемы эволюции открытых систем. 2003. Вып. 5. Т.1. С. 204-210.
- Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции // Дальневосточный математический журнал. 2003. Т. 4, № 2. С. 289-303.
- 13. 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. − С. 250-262.
- Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Динамические режимы в модели однолокусного плотностно-зависимого отбора // Генетика. 2005. Т. 41, № 11. С. 1575-1584.
   (Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Dynamic Regimes in a Model of Single-Locus Density-Dependent Selection // Rus. J. Genetics. 2005. V. 41, № 11. Р. 1302-1310.)

- 15. Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // ДАН. 2007. Т. 412, № 4. С. 564-567. (О.L. Zhdanova, E.A. Kolbina, E.Ya. Frisman. Effect of Harvesting on the Genetic Diversity and Dynamics of a Mendelian Limited Population // Doklady Biological Sciences. 2007. V. 412, № 4. P. 49–52.)
- 16. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модели структурированной локальной популяции: изменение генетической структуры и численности // В кн. "Биологическое разнообразие и динамика экосистем: Информационные технологии и моделирование" / отв. ред. Шумный В.К., Шокин Ю.И., Колчанов Н.А., Федотов А.М. Новосибирск: СО РАН, 2006. С. 385-393.
- 17. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, №3. С. 214-228. (Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Nonlinear population dynamics: complication of the age structure influences transition to chaos scenarios // Biology Bulletin Reviews. 2011. V. 1, No. 5. Р. 395—406.)
- 18. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 6. С. 738-749. (Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. The Effect of Optimal Harvesting on the Dynamics of Size and Genetic Composition of a Two-Age Population // Biology Bulletin. 2014. V. 41, No. 2. P. 176—186.)
- 19. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование эволюции популяции с двумя возрастными классами // Информатика и системы управления. 2013. Т. 36, № 2. С. 36-45.
- 20. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. -2014. Т. 40, № 2. С. 12-21.
- 21. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование отбора по плейотропному локусу в двухвозрастной популяции // Генетика. -2014. Т. 50, № 8. С. 996 1008.
- 22. Кожанчиков И.В. К пониманию массовых размножений насекомых // Зоологический журнал. 1953. Т. 32, Вып. 2. С. 195-202.
- 23. Колчинская (Жданова) О.Л., Павлова Е.А. Исследование в модели плотностно зависимого отбора в менделевской лимитированной популяции // Труды ДВГТУ. 1999.
   Вып. 124. С. 55-60.

- 24. Колчинская (Жданова) О.Л., Павлова Е.А. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в менделевской лимитированной популяции // Труды ЛВГТУ. 2000. Вып. 127. С. 44-47.
- 25. Карпенко В. Самая загадочная из лососей горбуша // Северная пацифика. Региональный информационный дайджест. – 1998. http://npacific.kamchatka.ru/np/magazin/2-98\_r/np6009.htm
- 26. Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., 2006. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // В кн. «Проблемы регуляции в биологических системах» / отв. ред. А. Б. Рубин. Москва-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2006. С. 454–472.
- 27. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. Москва: Мир, 1978. 352 с. Перевод к.б.н. В.Г. Митрофанова, под ред. проф. А.В. Яблокова. [Lewontin R.C. The genetic basis of evolutionary change. New York and London: Columbia university press, 1974.]
- 28. Логофет Д.О. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительными структурами // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 6. С. 793—804.
- 29. Логофет Д. О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Математическое моделирование. 2002. Т. 14, № 12. С. 11–22.
- 30. Логофет Д.О., Белова И. Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Т. 13, №4. С. 145–164.
- 31. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1984. 249 с.
- 32. Недорезов Л.В. Моделирование вспышек массовых размножений насекомых. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1986. – 126 с.
- 33. Недорезов Л. В., Парфенова А. М. Обобщение модели Риккера динамики изолированных популяций // Известия СО АН СССР. Серия биологическая. 1990. № 1. С. 96- 99.
- 34. Недорезов Л.В., Неклюдова В.Л., 1999. Непрерывно-дискретная модель динамики численности двухвозрастной популяции // Сибирский экологический журнал. Т. 4. С. 371–375.
- 35. Недорезов Л.В. Об оценке влияния качества корма и паразитизма на циклические колебания серой лиственничной листовертки // Евроазиатский энтомологический журнал. 2007. Т. 6, № 2. С. 229–244.

- 36. Неймарк Ю.И., Ланда П.С. Стохастические и хаотические колебания. Москва: Наука, 1987. 424 с.
- 37. Пасеков В.П. Популяционная изменчивость и биометрические модели координации признаков организма // Журнал общей биологии. − 2010. − Т. 71, № 1. − С. 7-18.
- 38. Пианка Э. Эволюционная экология. Москва: Мир, 1981. 399 с.
- 39. Ратнер В.А. Математическая теория эволюции менделевских популяций. // В кн.: «Проблемы эволюции». Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1973. Т.3. С. 151-213.
- 40. Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика (элементарный курс). Новосибирск: Наука, 1977. – 128 с.
- 41. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. Введение в теоретическую биофизику. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. 471 с.
- 42. Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям. Москва, 1952. 121 с.
- 43. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. Москва: Наука. – 352 с.
- 44. Свирежев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. Москва: Наука, 1982. 512 с.
- 45. Сергеева Н.П., Винников А.В., Варкентин А.И. Некоторые особенности оогенеза тихоокеанской трески Gadus MakrocephalusTilesius (Gadidae) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2008. Вып. 10. С. 40-49.
- 46. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. Москва: Наука, 1979. 168 с.
- 47. Тузинкевич А.В. Интегральные модели пространственно-временной динамики экосистем. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. 184 с.
- 48. Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова И.Н., Логофет Д.О. Структура и динамика популяции вейника седеющего Calamagrostis canescens: модельный подход // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 509-521.
- 49. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. Москва: МГУ, 1980. 464 с.
- 50. Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. В 2-х томах. Пер. с англ. Москва: Мир, 1984. 738 с.

- 51. Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Избранные математические модели дивергентной эволюции популяций. Москва: Наука, 1977. 150 с.
- 52. Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 159 с.
- 53. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Доклады РАН. 1994. Т. 338, № 2. С. 282-286.
- 54. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обозрение прикладной и промышленной математики. 1994. Вып. 6, Т. 1. С. 988-1008.
- 55. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Интегральная модель динамики численности и генетического состава менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов // Труды ДВГТУ. 2003. Вып. 133. С. 157-164.
- 56. Фрисман Е. Я., Жданова О.Л. Анализ процесса фиксации дискретных генетических структур с помощью интегральной модели эволюции менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов // Генетика. 2004. Т. 40, № 5. С. 709-715. (Frisman E. Ya., Zhdanova O. L. Analysis of the Fixation of Discrete Genetic Structures by Means of an Integral Model of Evolution in a Mendelian One-Locus Population of Diploid Organisms // Russian Journal of Genetics. 2004. V. 40, № 5. P. 574-579.)
- 57. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Режимы динамики генетической структуры и численности в моделях эволюции локальной лимированной популяции // Прикладная нелинейная динамика. Серия «Известия ВУЗ-ов». 2006. Т. 14, № 1. С. 99-113.
- 58. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. 2009. Т. 45, № 9. С. 1277–1286. (Frisman E.Ya., Zhdanova O.L. Evolutionary Transition to Complex Population Dynamic Patterns in a Two-Age Population // Russian Journal of Genetics. 2009. V. 45, № 9. Р. 1124-1133.)
- 59. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Колбина Е.А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. 2010. Т. 46, № 2. С. 272-281. (Frisman E.Ya., Zhdanova O.L., Kolbina E.A. Effect of Harvesting on the Genetic Diversity and Dynamic Behavior of a Limited Mendelian Population // Russian Journal of Genetics. 2010. V. 46, № 2. P. 239 248.)

- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2010.
   Т. 18, № 2. С. 113–130.
- 61. Хенон М., 1981. Двумерное отображение со странным аттрактором // Странные аттракторы. Москва: Мир. С. 152–163.
- 62. Чернавский Д.С. Синергетика и информация (динамическая теория информации). УРСС: Едиториал, 2004. – 288 с
- 63. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях. // В сб. «Управление и информация». Вып. 3. –Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 96-118.
- 64. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. Москва: Наука, 1983. 132 с.
- 65. Akin E. Cycling in simple genetic sistems // J. Math. Biol. 1982. V. 13. P. 305-324.
- 66. Altenberg L. Chaos from linear friquency-dependent selection // Am. Nat. 1991. V. 138. P. 51-68.
- 67. Anderson W.W. Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection // Amer. Natur. 1971. V.105. P. 489-498.
- 68. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. // J Anim Ecol. 1999. V.68. P. 34–49.
- 69. Asmussen M.A. Regular and chaotic cycling in models of ecological genetics // Theoretical population biology. − 1979. − V. 16, № 2. − P. 172-190.
- 70. Asmussen M. A. Density-dependent selection incorporating intraspecific competition. II. A diploid model // Genetics. 1983. V. 103. P. 335-350.
- Asmussen M. A. and Basnayake E. Frequency-Dependent Selection: The High Potential for Permanent Genetic Variation in the Diallelic, Pairwise Interaction Model // Genetics. 1990. V. 125. P. 215-230.
- 72. Asmussen M. A., Cartwright R. A., Spencer H. G. Frequency-dependent selection with dominance: a window onto the behavior of the mean fitness // Genetics. 2004. V. 167. P. 499-512.
- 73. Auer C. Dynamik von Larchenwicklerpopulationen langs des Alpenbogens // Mitteilungen der Eidgenossischen Anstalt für forstliches Versuchswesen. 1977. Bd. 53. S. 71–105.

- 74. Axenovich T.I., Zorkoltseva I.V., Akberdin I.R., Beketov S.V., Kashtanov S.N., Zakharov I.A., Borodin P.M. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (Alopex lagopus, Canidae, Carnivora) // Heredity. 2007. V 98. P. 99 105.
- 75. Balloux F. Heterozygote excess in small populations and the heterozygote-excess effective size // Evolution. 2004. V. 58. P. 1891-1900.
- 76. Baltensweiler W., Fischlin A., The larch budmoth in the Alps // Berryman A.A. (Eds.)

  Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New York: Plenum Press, 1988. P. 331–351.
- 77. Barckay H. Population strategies and random environments // Can. J. Zool. 1975. V. 53, № 2. P. 160-165.
- 78. Benton T.G., Grant A. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. P. 467-471.
- 79. Birch L.C. Selection in Drosophila pseudocbacura in relation to crowding // Evolution. 1955.
   V. 9, № 4. P. 160-165.
- Bjørnstad O. N., Fromentin J. M., Stenseth N. C., Gjosaeter J. Cycles and trends in cod populations // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1999. V. 96. P. 5066–5071.
- 81. Braumann C.A. Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities // Math. Biosci. 2002. V. 177-178. P. 229-245.
- 82. Bulmer M.G. Density depended selection and Character displacement // Amer. Natur. 1974.
   V. 108. P. 45-58.
- 83. Burge R., Dawson-Hughes B., Solomon D., Wong J., Alison King, Tosteson A. Incidence and Economic Burden of Osteoporosis-Related Fractures in the United States, 2005-2025 // Journal of Bone and Mineral Research. 2007. V. 22. P. 465-475.
- 84. Burger R. The mathematical theory of selection, recombination and mutation. Wiley, Chichester. UK, 2000.
- 85. Carter A.J.R., Nguyen A.Q. Antagonistic pleiotropy as a widespread mechanism for the maintenance of polymorphic disease alleles // BMC Medical Genetics. 2011. V. 12, No 160. doi:10.1186/1471-2350-12-160
- 86. Caswell H. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1989. 328 p.
- 87. Caswell H. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, 2nd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2001. 722 p.

- 88. Crow J.R., Kimura M. An introduction to population genetics theory. Harper & Row, New York, 1970.
- 89. Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ecology. 1971. V. 52. P. 469-474.
- 90. Chatterjee S., Singh R., Kadam S., Maitra A., Thangarai K., Meherji P., Modi D. Longer CAG repeat length in the androgen receptor gene is associated with premature ovarian failure // Human Reproduction. 2009. V. 24. P. 3230-3235.
- 91. Cheung C.L., Chan V., Kung A.W.C. A differential association of ALOX15 Polymorphisms with bone mineral density in pre- and post-menopausal women // Human Heredity. 2008. V. 1. P.1-8.
- 92. Cheverud J. M. Evolution by kin selection: a quantitative genetic model illustrated by maternal performance in mice // Evolution. 1984. V. 38. P. 766–777.
- 93. Cheverud J. M., Moore A. J. Quantitative genetics and the role of environment provided by relatives in behavioral evolution // in C.R.B. Boake (Eds.) "Quantitative genetics studies of behavioral evolution". Chikago: University of Chikago Press., 1994. P. 67-100.
- 94. Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canad. J. Zool. 1960. V.38. P. 99-113.
- 95. Chitty D. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations // Pos. Ecol. Soc. Australia. 1967. V. 2. P. 51-78.
- 96. Clark A. G., Feldman M. W. A numerical simulation of the one-locus, multiple-allele fertility model // Genetics. 1986. V. 113. P. 161-176.
- 97. Clarke B. Density depended selection // Amer. Natur. 1972. V. 106. P. 1-13.
- 98. Clutton-Brock T. H., Illius A. W., Wilson K., Grenfell B. T., MacColl A. D. C., Albon S. D. Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis // American Naturalist. 1997. V. 149. P. 195–219.
- 99. Crow J., Kimura M. An introduction to Population Genetics Theory. New York: Harper and Row, 1970.
- 100. Crow J., Kimura M. An introduction to Population Genetics Theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1971. 219 p.
- 101. Curtis J.M.R., Taylor E.B. The genetic structure of coastal giant salamanders (Dicamptodon tenebrosus) in a managed forest // Biological Conservation. 2004. V. 115, Is. 1. P. 45-54.
- 102. Cushing G.M. Cycle Chains and the LPA Model // Journal of difference equations and applications. 2003. V. 9, № 7. P. 655–670.

- Demetrius L. Reproductive strategies and natural selection // Amer. Natur. 1975. V. 109. –
   P. 243-249.
- 104. Doebeli M., de Jong G. A simple genetic model with non-equilibrium dynamics // J. Math. Biol. 1998. V. 36. P. 550-556.
- 105. Dowsing A.T., Yong E.L., Clark M., McLachlan R., Kretser D., Trounson A. Linkage between male infertility and trinucleotide repeat expansion in the androgen-receptor gene // Lancet. – 1999. – V. 354. – P. 640-643.
- 106. Efron B. Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods // Biometrika. 1981. V. 68, No 3. P. 589–599. doi:10.1093/biomet/68.3.589.
- 107. Engen S., Lande R., Sæther B.E., Dobson F. S. Reproductive value and the stochastic demography of age-structured populations // American Naturalist. 2009. V. 174, № 6. P. 795–804.
- 108. Elton C.S. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // Brit. J. exp. biol. − 1924. − V. 11, № 1. − P. 119-163.
- 109. Elton C.S., Nicholson M. The ten-year cycle in numbers of lynx in Canada // Journal of Animal Ecology. 1942. V. 11. P. 215–244.
- 110. Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. Ed. 3, Longman Scientific & Technical with J. Wiley & Sons, Inc., New York, 1989.
- 111. Fan J.B., Chee M.S., Gunderson K.L. Highly parallel genomic assays // Nat. Rev. Genetics. 2006. V. 7. P. 632–644.
- 112. Farmer J.D., Ott E., Yorke J.A. The dimension of chaotic attractors // Physica 7D. 1983. P.153-180.
- 113. Fewster R.M., Buckland S.T., Siriwardena G.M., Baillie S.R., Wilson J.D. Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models // Ecology. 2000. V. 81. P. 1970–1984.
- 114. Finkeldey R., Ziehe M. Genetic implications of silvicultural regimes // Forest Ecology and Management. 2004. V. 197, Is. 1-3. P. 231-244.
- 115. Fischer R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- 116. Freckleton R. P., Watkinson A. R. Are weed population dynamics chaotic? // Journal of Applied Ecology. 2002. V. 39. P. 699–707.
- 117. Frisman E.Ya., Shapiro A.P. Fluctuations in the size of isolated single-species populations and natural selection // Biom. J. 1982. V. 24, No. 6. P. 531—542.

- 118. Frisman E.Ya., Zhdanova O.L. A Mathematical model of the discontinuous genetic structures fixation process. / In Kolchanov N., Hofestaedt R., Milanesi L. (Eds.) Bioinformatics of Genome Regulation and Structure II. / Springer: New York. 2006. P. 499-509.
- 119. Frisman E.Ya., Zdanova O.L. *Strange attractors in simplest models of the biological populations number dynamics* // Proceedings of ENOC. 2008. P. 1667–1671. http://lib.physcon.ru/?item=1667
- 120. Frisman E., Zhdanova O. Evolutionary Transition to Complex Population Dynamic Patterns in an Age-structured Population / In Jordán F., Jørgensen S.E. (Eds.) Developments in Environmental Modelling, V. 25 "Models of the Ecological Hierarchy: From Molecules to the Ecosphere" Elsevier B.V., 2012. P. 91–103.
- 121. Fujiwara M, Caswell H. Demography of the endangered North Atlantic right whale // Nat. 2001. V. 414. P. 537-541.
- 122. Garland T.Jr., Morgan M.T., Swallow J.G., Rhodes J.S., Girard I., Belter J.G., Carter P.A. Evolution of a small-muscle polymorphism in lines of house mice selected for high activity levels // Evolution. 2002. V. 56. P. 1267–1275.
- 123. Gavrilets S. One-locus two-allele models with maternal (parental) selection // Genetics. 1998.
   V. 149. P. 1147-1152.
- 124. Getz W.M. Correlative coherence analysis: variation from intrinsic and extrinsic sources in competing populations // Theor. Popul. Biol. − 2003. − V. 64, № 1. − P. 89-99.
- 125. Gimelfarb A. Genotypic variation for a quantitative character maintained under stabilizing selection without mutations: epistasis // Genetics. 1989. V. 123. P. 217-227.
- 126. Ginzburg L.R., Taneyhill D.E. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis // J. Anim. Ecol. 1994. V. 63. P. 79-92.
- 127. Giovannucci E., Stamper M., Krithivas K., Brown M., Brufsky A., Talcott J., Hennekens C., Kantoff P. The CAG repeat within the androgen receptor gene and its relationship to prostate cancer // Proceedings of National Academy of Science. 1997. V. 94. P. 3320-3323.
- 128. Giwercman Y., Richthoff J., Lilja H., Anderberg C., Abrahamsson P.A., Giwercman A. Androgen receptor CAG repeat length correlates with semen PSA levels in Adolescence // The Prostate. 2004. V. 59. P. 227-233.
- 129. Graham J. Reproductiv effect and r- and K-selection in two species of Lacuna (Gastropods: Prosobranchia) // Mar. Biol. − 1977. − V. 40, № 3. − P. 217-224.

- 130. Grant A., Benton T.G. Density dependent populations require density dependent elasticity analysis: An illustration using the LPA model of Tribolium // Journal of Animal Ecology. 2003. V. 72. P. 94–105.
- 131. Green R.F. A note or K-selection // Amer. Natur. 1980. V. 116, № 2. P. 291-296.
- 132. Greenman J.V., Benton T.G. The amplification of environmental noise in population models: causes and consequences // American Naturalist. 2003. V. 161. P. 225–239.
- 133. Greenman J.V., Benton T.G. Large amplification in stage-structured models: Arnol'd tongues revisited // Journal of Mathematical Biology. 2004. V. 48. P. 647–671.
- 134. Greenman J.V., Benton T.G. The frequency spectrum of structured discrete-time population models: its properties and their ecological implications // Oikos. − 2005. − V. 110, № 2. − P. 369–389.
- Hadeler K.P., Liberman U. Selection models with fertility differences // J. Math. Biol. 1975.
   V. 2. P. 19-32.
- 136. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part 1 // Trans. Cambr. Philos. Soc. 1924. V. 23. P. 19-41.
- 137. Hannon R.M., Kelly S.A., Middleton K.M., Kolb E.K., Pomp D., Garland T.Jr. Phenotypic effects of the "mini-muscle" allele in a large HR x C57BL/6J mouse backcross // Journal of Heredity. 2008. V. 99. P. 349–354.
- 138. Hansen T.F., Stenseth N.C., Henttonen H. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence // American Naturalist. 1999.
   V. 154. P. 129–139.
- 139. Hanski I. Metapopulation Ecology. N.Y.: Oxford University Press, 1999. 328 p.
- 140. Hassell M.P., Lawton J.N., May R.M. Patterns of dinamical behavior in single species populations // J. Anim. Ecol. − 1976. − V. 45, № 2. − P. 471–486.
- 141. Hastings A. Stable equilibria at two loci in populations with large selfing rates // Genetics. 1985a. V. 109. P. 215-228.
- 142. Hastings A. Multilocus population genetics with weak epistasis. I. Equilibrium properties of two-locus two-allele models // Genetics. 19856. V. 109. P. 799-812.
- 143. Hastings A. Multilocus population genetics with weak epistasis. II. Equilibrium properties of multilocus models: what is the unit of selection? // Genetics. 1986. V. 112. P. 157-171.
- 144. Hastings A. Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability and chaos // Theoretical Population Biology. − 1992. − V. 41, № 3. − P. 388–400.

- 145. Hedgecock D. Does variance in reproductive success limit effective population size of marine organisms? // in A.R.Beaumont (Eds.) "Genetics and Evolution of Aquatic Organisms". London: Chapman and Hall, 1994. P.122-134.
- 146. Hedgecock D., Launey S., Pudovkin A.I., Naciri Y., Lapègue S., Bonhomme F. Small effective number of parents (Nb) inferred for a naturally spawned cohort of juvenile European flat oysters Ostrea edulis // Marine Biology. 2007. V. 150. P. 1173-1183.
- 147. Heppell S.S., Pfister C., de Kroon H. Elasticity analysis in population biology: methods and applications // Ecol. 2000. V. 81. P. 654-665.
  - 148. Hesterberg T.C., Moore D.S., Monaghan S., Clipson A., Epstein R. Bootstrap methods and permutation tests // In D.S. Moore, G. McCabe. (Eds.) "Introduction to the Practice of Statistics". 2005.
- 149. Hindar K., Tufto J., Sættem L.M., Balstad T. Conservation of genetic variation in harvested salmon populations // ICES Journal of Marine Science. 2004. V. 61, Is. 8. P. 1389-1397.
- 150. Hofbauer J. The selection mutation equation // J. Math. Biol. 1985. V. 23. P. 41-53.
- 151. Hudson P. J., Dobson A. P., Newborn D. Prevention of population cycles by parasite removal // Science. 1998. V. 282. P. 2256–2258.
- 152. Inchausti P., Ginzburg L.R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // Journal of Animal Ecology. 1998. V. 67. P. 180–194.
- 153. Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Soukhovolsky V.G. Forest insect population dynamics. Novosibirsk, 2009. 222 p.
- 154. Karlin S. Some natural viability systems for a multiallelic locus: A theoretical study // Genetics.
   1981. V. 97. P. 457-473.
- 155. Karlin S., Feldman M.W. A theoretical and numerical assessment of genetic variability // Genetics. 1981. V. 97. P. 475-493.
- 156. Kendall B.E., Prendergast J., Bjørnstad O.N. The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles // Ecology Letters. – 1998. – V. 1. – P. 160–164.
- 157. Khlebopros R.G., Okhonin V.A., Fet A.I. Catastrophes in nature and society. mathematical modeling of complex systems. Hackensack, NJ: World Scientific, 2007. 320 p.
- 158. King C.E., Anderson W.W. Age specific selection II. The interaction between r and k during population growth // Amer. Natur. 1971. V. 105. P. 137-156.
- 159. King A.A., Schaffer W.M. The geometry of a population cycle: a mechanistic model of snowshoe hare demography // Ecology. 2001. V. 82. P. 814–830.

- 160. Kingman J.F.C. A mathematical problem in population genetics // Proc. Can. Phil. Soc. 1961.
   V. 57. P. 574-582.
- 161. Kirkpatrick M., Lande R. The evolution of maternal characters // Evolution. 1989. V. 43. P. 485-503.
- 162. Knight C.G., Zitzmann N., Prabhakar S., Antrobus R., Dwek R. et al. Unraveling adaptive evolution: how a single pointmutation affects the protein coregulation network // Nat. Genet. 2006. V. 38. P. 1015–1022.
- 163. Kooi B.W., Kooijman S.A.L.M. Discrete event versus continuous approach to reproduction in structured populations dynamics // Theoretical Population Biology. – 1999. – V. 56, № 1. – P. 91–105.
- 164. Koons D.N., Grand J.B., Zinner B., Rockwell R.F.. Transient population dynamics: Relations to life history and initial population state // Ecol. Model. 2005. V. 185. P. 283-297.
- 165. Kurlansky M. Cod: a biography of the fish that changed the World. N. Y.: Walker and Co., 1997. 294 p.
- 166. Lande R., Kirkpatrick M. Selection response in traits with maternal inheritance // Genet. Res. 1990. V. 55. P. 189-197.
- 167. Launey S., Barre M., Gerard A., Naciri-Graven Y. Population bottleneck and effective size in Bonamia ostrea–resistant populations of Ostrea edulis as inferred by microsatellite markers. // Genet. Res. Camb. 2001. V. 78. P. 259-270.
- 168. Lebreton J.D. Demographic models for subdivided populations: the renewal equation approach // Theor. Popul. Biol. − 1996. − V. 49, № 3. − P. 291-313.
- 169. Lebreton J.D. Demographic models for subdivided populations: The renewal equation approach // Theoretical Population Biology. − 1996. − V. 49, № 3. − P. 291–313.
- 170. Lebreton J.D. Dynamical and statistical models of vertebrate population dynamics // C.R. Biologies. 2006. V. 329, № 10. P. 804-812.
- 171. Lee C.T., Wickneswari R., Mahani M.C., Zakri A.H. Effect of selective logging on the genetic diversity of Scaphium macropodum // Biological Conservation. 2002. V. 104, Is. 1. P. 107-118.
- 172. Lefkovitch L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. 1965. V. 21. P. 1-18.
- 173. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. 1945. V. 33. P. 183–212.

- 174. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. 1948. V. 35. P. 213-245.
- 175. Levitan D.R., Sewell M.A., Chia F.S. How distribution and abundance influence fertilization success in the sea-urchin Strongylocentrotus franciscanus // Ecology. 1992. V. 73. P. 248-254.
- 176. Lewontin R.C. The genetic basis of evolutionary change. New York: Columbia University Press, 1974.
- 177. Loannidis G., Papioannou A., Hopman W., Akhtar-Danesh N., Prior J., Olszynski W., Davison K., Goltzman D., Thabane L., Gafni A., Papadimtripoulos E., Brown J., Josse R., Hanley D., Adachi J. Relation between fractures and mortality: results from the canadian multicentre osteoporosis study // CMAJ. 2009. V. 5. P. 265-271.
- 178. Long Th., Long G. The effects of r- and K-selection on components of variance for two quantitative traits // Genetics. 1974. V. 76, № 3. P.567-573.
- 179. Luikart G, Cornuet J Estimating the effective number of breeders from heterozygote excess in progeny // Genetics. 1999. V. 151. P. 1211-1216.
- 180. MacArthur R.H. Population effects of natural selection // Amer. Natur. 1961. V. 95. P. 195-199.
- 181. MacArthur R.H. Some generalized theorems of natural selection // Proc. Nat. Acad. Sci. 1962. V. 48. P. 1893-1897.
- 182. MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1967. 203 p.
- 183. MacNaughton S.J. r- and K-selection in Tipha // Amer. Natur. 1975. V. 109, № 961. P. 251-261.
- 184. Martínez-Garmendia J. Simulation analysis of evolutionary response of fish populations to size-selective harvesting with the use of an individual-based model // Ecological Modelling. 1998. V. 111. Issue 1. P. 37-60.
- 185. May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press., 1974.
- 186. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos // Science. 1974. V. 186. P. 645–647.
- 187. May R.M. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // J Theor. Biol. 1975. V. 51, No 2. P. 511-524.

- 188. May R.M. Bifurcations and dynamic complexity in ecological systems // Ann. NY Acad. Sci. 1979. V. 316. P. 516-529.
- 189. Mead K.S., Denny M.W. The effects of hydrodynamic shear-stress on fertilization and early development of the purple sea-urchin Strongylocentrotus purpuratus // Biological Bulletin. 1995. V. 188. P. 46-56.
- 190. Mendel G. Versuche über pflanzen-hybriden. Verhandlungen des naturforschenden vereines // Abh. Brünn. 1866. V. 4. P. 3–47.
- 191. Modugno F. Ovarian cancer and polymorphisms in the androgen and progesterone receptor genes: A HuGE Review // American Journal Epidemiology. 2004. V. 159. P. 319-335.
- 192. Morin P.A., Luikart G., Wayne R.K. SNPs in ecology, evolution and conservation // Trends Ecol. Evol. 2004. V. 19. P. 208-216.
- 193. Murdoch W.W., Kendall B.E., Nisbet R.M., Briggs C.J., McCauley E., Bolser R. Single-species models for manyspecies food webs // Nature. 2002. V. 417. P. 541–543.
- 194. Nagylaki Th. Dynamics of density- and frequency-depended selection // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. − 1979. − V. 76, № 1. − P. 438-441.
- 195. Nisbet R.M., Gurney W.S.C. A simple mechanism for population cycles // Nature. 1976. V. 263. P. 319–320.
- 196. Norton T.W. Conserving biological diversity in Australia's temperate eucalypt forests // Forest Ecology and Management. 1996. V. 85, Is. 1-3. P. 21-33.
- 197. Pianka E.R. Evolutionary Ecology. N.Y.: Harper and Row, 1978, 2-nd ed. 397 p.
- 198. Plate L. Genetics and evolution // in "Festschriftzum sechzigsten Geburtstag Richard Hertwigs". Fischer, Jena, 1910. P. 536–610.
- 199. Preston-Martin S., Pike M., Ross R., Henderson B. Epidemiologic evidence for the increased cell proliferation model of carcinogenesis // Environmental Health Perspective. 1993. V. 101. P. 137-138.
- 200. Pudovkin A.I., Zaykin D.V., Hedgecock D. On the potential for estimating the effective number of breeders from heterozygote-excess in progeny // Genetics. 1996. V. 144. P. 383-387.
- 201. Pudovkin A.I., Zhdanova O.L., Hedgecock D. Sampling properties of the heterozygote-excess estimator of the effective number of breeders // Conservation Genetics. 2010. V. 11. P. 759-771.
- 202. Rasmussen D.I. Sibling clusters and gene frequencies // Am. Nat. 1979. V. 113. P. 948-951.

- 203. Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenism // J. Hered. 1995. V. 86. P. 248-249.
- 204. Rebbeck T.R., Kantoff P.W., Krithivas K., Neuhausen S., Blackwood M.A., Godwin A.K., Daly M.B., Narod S.A., Garber J.E., Lynch H.T., Weber B.L., Brown M. Modification of BRCA-1 associated breast cancer risk by the polymorphic androgen-receptor CAG repeat // American Journal of Human Genetics. 1999. V. 64. P. 1371-1377.
- 205. Reluga T.C. Analysis of periodic growth–disturbance models // Theor. Popul. Biol. 2004. V. 66, № 2. P. 151-161.
- 206. Reusch, T.B.H., Wood T.E. Molecular ecology of global change // Mol. Ecol. 2007 V. 16. P. 3973–3992.
- 207. Ricker W.E. Stock and recruit // Theor. J. Fish. Res. Bard. Can. − 1954. − V. ll, №5. − P.559–623.
- 208. Robertson A. The interpretation of genotypic ratios in domestic animal populations // Anim. Prod. 1965. V. 7. P. 319-324.
- 209. Rodier F., Campisi J., Bhaumik D. Two faces of p53: aging and tumor suppression // Nucleic Acids Res. 2007. V. 35, No 22. P. 7475–7484.
- 210. Rougharden J. Density dependent natural selection // Ecology. 1971. V. 52. P. 453-468.
- 211. Sæther B.E. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms // Trends in Ecology & Evolution. 1997. V. 12. P. 143–149.
- 212. Schaffer W.M. Selection for optimal life histories: the effects of age structure // Ecology. 1974. V. 55. P. 291–303.
- 213. Schaffer W.M., Pederson B.S., Moore B.K., Skarpaas O., King A.A., Bronnikova T.V. Subharmonic resonance and multiannual oscillations in northern mammals: a non-linear dynamical systems perspective // Chaos, Solutions and Fractals. 2001. V. 12. P. 251–264.
- 214. Selander R.K. Behaviour and genetic variation in natural populations // Am. Zool. 1970. V. 10. P. 53–66.
- 215. Singh S.M. A model for the maintenance of genetic variability and its utilization in genetic improvement of oyster populations // Aquaculture. 1978. V. 15, Is. 3. P. 289-295.
- 216. Siriwardena G.M., Baillie S.R., Buckland S.T., Fewster R.M., Marchant J.H., Wilson J.D. Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices // Journal of Applied Ecology. 1998. V. 35. P. 24–43.
- 217. Smause P.E. The implication of density depended population quote for frequency- and density-depended selection // Amer. 1976. V. 110, № 975. P. 845-860.

- 218. Spencer H.G., Marks R.W. The maintenance of single-locus polymorphism. I. Numerical studies of a viability selection model // Genetics. 1988. V. 120. P. 605-613.
- 219. Spencer H.G., Marks R.W. The maintenance of single-locus polymorphism. IV. Models with mutation from existing alleles // Genetics. 1992. V. 130. P. 211-221.
- 220. Spencer H.G. Further properties of Gavrilets' one-locus two-allele model of maternal selection // Genetics. 2003. V. 164. P. 1689-1692.
- 221. Srinivasu P.D.N., Ismail S. Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system // Journal of Biological Systems. 2001. V. 9, No. 1. P. 67-79.
- 222. Stearns F.W. One hundred years of pleiotropy: a retrospective // Genetics. 2010. V. 186, No 3. P. 767-773.
- 223. Stenseth N.C., Falck W., Bjørnstad O.N., Krebs C.J. Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: asymmetric food web configurations between hare and lynx // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1997. V. 94. P. 5147–5152.
- 224. Stenseth N.C. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. 1999. V. 87. P. 427–461.
- 225. Stubbs M. Density dependence in the life-cycles animals and its importance in k- and r-strategies // J. Anim. Ecol. 1977. V. 46. P. 677-688.
- 226. Tallmon D.A., Koyuk A., Luikart G., Beaumont M.A. ONeSAMP: a program to estimate effective population size using approximate Bayesian computation // Mol. Ecol. Resources. 2008. V. 8. P. 299-301.
- 227. Tietz W. A Syndrome of deaf-mutism associated with albinism showing dominant autosomal inheritance // Am J Hum Genet. 1963. V. 15, No 3. P. 259–264.
- 228. Toth D., Kot M. Limit cycles in a chemostat model for a single species with age structure // Mathematical Biosciences. − 2006. − V. 202, № 1. − P. 194–217.
- 229. Turchin P., Ellner S.P., Wood S.N., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth // Ecology. 2003. V. 84. P. 1207–1214.
- 230. Uvarov B.P. Insects and climate // Transactions Entomol. Soc. of London. − 1931. − V. 79, № 1. − 247 p.
- 231. Wade M.J., Beeman R.W. The population dynamics of maternal-effect selfish genes // Genetics. 1994. V. 138. P. 1309-1314.

- 232. Wade M.J. The evolutionary genetics of maternal effects // in T. A. Mousseau, C. W. Fox (Eds.) "Maternal effects of adaptations". New York: Oxford University Press, 1998. P. 5-21.
- 233. Waples R.S. Genetic methods for estimating the effective size of cetacean populations, in A. R. Hoelzel (Eds.) "Genetic ecology of whales and dolphins". London: Intl. Whaling Comm, 1991. Special Issue 13. P. 279-300.
- 234. Waples R.S., Do C. LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium // Mol. Ecol. Res. 2008. V. 8. P. 753-756.
- 235. Wickens P., York A.E. Comparative population dynamics of fur seals // Marine Mammal Science. 1997. V. 13. P. 241–292.
- 236. Williams G.C. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence // Evolution. 1957. V. 11. P. 398–411.
- 237. Wolf J.B., Brodie E.D., Cheverud J.M., Moore A.J., Wade M.J. Evolutionary consequences of indirect genetic effects // Trends. Ecol. Evol. 1994. V. 13. P. 64-69.
- 238. Wright S. Evolution in Mendelian Populations // Genetics. 1931. V. 16, No 2. P. 97–159.
- Wright S. Size of population and breeding structure in relation to evolution // Science. 1938.
   V. 87. P. 430–431.
- 240. Yearsley J.M. Transient population dynamics and short-term sensitivity analysis of matrix population models // Ecol. Model. 2004. V. 177. P. 245-258.
- 241. Zhdanova O.L., Pudovkin A.I. Nb\_HetEx: A Program to Estimate the Effective Number of Breeders // Journal of Heredity. 2008. V. 99, Is. 6. P. 694-695.
- 242. Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On models of quantitative genetic variability: a stabilizing selection-balance model // Genetics. 1992. V. 130. P.947-955.