

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Научная статья

УДК 575.174.4

ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ОСОБЕЙ ПО ПЛОДОВИТОСТИ НА СЦЕНАРИИ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИЙ С ПРОСТОЙ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

Г.П. Неверова¹, Е.Я. Фрисман²

¹Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041,

e-mail: galina.nev@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7567-7188>;

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

В работе исследуется модель эволюции двухвозрастной экологически лимитированной популяции, находящейся под действием естественного отбора, регулирующего плодовитость особей. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что при пониженной репродуктивности гетерозигот в модели возникает мультистабильность, когда в зависимости от начальных значений частот аллелей наряду с «ловушкой бистабильности» может реализовываться устойчивый полиморфизм.

Ключевые слова: эволюция, динамика популяции, математическое моделирование, мономорфизм, полиморфизм.

Образец цитирования: Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние естественного отбора особей по плодовитости на сценарии развития популяций с простой возрастной структурой // Региональные проблемы. 2025. Т. 28, № 2. С. 19–23. DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-19-23.

В работе исследуется модель эволюции двухвозрастной экологически лимитированной популяции, находящейся под действием естественного отбора, регулирующего плодовитость особей. Отметим, что связь между продуктивностью (числом детенышей/ litter size) и генотипом является важной областью изучения в генетике и эволюционной биологии [1, 3, 5]. У организмов, генотипы которых имеют высокую плодовитость, больше шансов передать свои гены потомкам, что является движущей силой естественного отбора. Однако высокая плодовитость может быть компенсирована другими факторами, ведущими к ухудшению качества потомства (например, меньший размер детенышей или сниженная выживаемость) [1, 4]. В рамках данного исследования изучается случай, когда разные генотипы характеризуются разной плодовитостью, которая учитывает осо-

бенности гаметопродукции и выживаемости зигот конкретного генотипа на основе простейшей модели эволюции двухвозрастной популяции, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют интенсивность рождаемости, но при этом репродуктивный потенциал определяется генетически и подвержен действию естественного отбора.

Уравнения динамики

Рассматривается ситуация, когда популяция может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. При этом предполагается, что рождаемость меняется в процессе микроэволюции, т.е. репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей – является адаптивным признаком, кото-

рый определяется генетически. Для понимания основных закономерностей эволюции динамического поведения численности лимитированной популяции ограничимся рассмотрением простой модельной ситуации, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами A и a , что соответствует существованию в популяции трех генотипических групп AA , Aa и aa с различающимися репродуктивными потенциалами. Будем предполагать, что фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования. Также предполагается, что разные генотипы характеризуются разной плодовитостью, которая определяется величинами гаметопродукции и выживаемости зигот конкретного генотипа. Описанной ситуации соответствует следующая модель [2]:

$$\begin{cases} X_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n) R_n Y_n = \exp(-\rho x_n - y_n) \cdot \\ \cdot \frac{w_{AA} G_n^2 + 2w_{Aa} G_n H_n + w_{aa} H_n^2}{2(G_n + H_n)} Y_n \\ Y_{n+1} = s X_n + v Y_n \\ q_{n+1} = \frac{G_n (w_{AA} G_n + w_{Aa} H_n)}{w_{AA} G_n^2 + 2w_{Aa} G_n H_n + w_{aa} H_n^2} \\ p_{n+1} = \frac{s q_n X_n + v p_n Y_n}{s X_n + v Y_n} \end{cases}, \quad (1)$$

где n – номер периода размножения, X_n – численность младшего возрастного класса, Y_n – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, p_n – частота аллеля A в старшем возрастном классе; q_n – частота аллеля A в младшем возрастном классе; R_n – интенсивность воспроизводства (средняя плодовитость особей с учетом выживаемости потомков до младшего возраста), параметр $\rho = \alpha / (s\beta)$ – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства; w_{ij} – коэффициент выживаемости (доля выживших до следующего сезона размножения и пополнивших младший возрастной класс) образовавшихся в процессе размножения зигот ij -го генотипа. Выражениями G_n и H_n обозначены количества гамет A и a соответственно, которые были произведены и вошли в состав зигот, образовавшихся в n -м сезоне размножения:

$$\begin{aligned} G_n &= 2g_{AA}p_n^2 + 2g_{Aa}p_n(1-p_n), \\ H_n &= 2g_{aa}(1-p_n)^2 + 2g_{Aa}p_n(1-p_n), \\ G_n + H_n &= 2g_{AA}p_n^2 + 4g_{Aa}p_n(1-p_n) + 2g_{aa}(1-p_n)^2. \end{aligned}$$

Величина $2g_{ij}$ – гаметопродукция, среднее число новых гамет (аллелей) на единицу соответствующего генотипа размножающихся особей, при этом учтена выживаемость гамет вплоть до их вхождения в новые зиготы, причем предполагается, что гетерозиготы Aa производят оба типа гамет (A и a) поровну и выживаемости этих гамет одинаковы (поэтому $g_{Aa} = g_{aA}$). Величины s ($0 < s \leq 1$), v ($0 \leq v \leq 1$) – коэффициенты выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей соответственно. Эти коэффициенты не зависят от генотипа, одинаковы для всех генотипических групп.

Результаты исследования

В работе проведено аналитическое и численное исследование эволюционной модели естественного отбора в двухвозрастной экологически лимитированной популяции. Найдены генетически мономорфные и полиморфная стационарные точки, определены условия их существования. Показано, что в зависимости от значений параметров система (1) может иметь от одного до трех полиморфных решений, принимающих значения от нуля до единицы. Для стационарных точек найдены условия их устойчивости. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы выполнено численное исследование модели в различных параметрических областях. Проведена классификация областей различного динамического поведения численности и генетического состава популяции [2]. Можно выделить следующие случаи динамического поведения модели (1):

I. $sw_{ij}g_{ij} < 1-v$. При этих условиях существует единственное устойчивое тривиальное равновесие, т.е. популяция вырождается в силу недостаточности воспроизводства. При этом генетический состав популяции на момент гибели определяется генотипом с наибольшей продуктивностью $sw_{ij}g_{ij}$.

II. $g_{Aa}sw_{Aa} > \max \{g_{aa}sw_{aa}, g_{AA}sw_{AA}\}$, повышенная продуктивность гетерозигот приводит к устойчивому полиморфизму. В параметрическом пространстве (g_{aa}, g_{AA}) в области $g_{aa} < g_{Aa}w_{Aa}/(g_{Aa}w_{aa})$ и $g_{AA} < g_{Aa}w_{Aa}/(g_{Aa}w_{AA})$ существует ненулевое по численности полиморфное равновесие. При небольших значениях продуктивности гетерозиготы $g_{Aa}sw_{Aa}$ это равновесие устойчиво, а при больших значениях $g_{Aa}sw_{Aa}$ около него возникают популяционные колебания различной сложности, но во всех этих случаях популяция оказывается генетически полиморфной.

III. $g_{AA}sw_{AA} > g_{Aa}sw_{Aa} > g_{aa}sw_{aa}$ или $g_{aa}sw_{aa} > g_{Aa}sw_{Aa} > g_{AA}sw_{AA}$ соответствует движущему отбору. В частности, при $g_{aa}sw_{aa} < 1-v < g_{AA}sw_{AA}$ (при $g_{Aa}sw_{Aa} < 1-v$) или $g_{aa}sw_{aa} < g_{Aa}sw_{Aa} < g_{AA}sw_{AA}$ (при

$g_{Aa}sw_{Aa} \geq 1-\nu$) в параметрическом пространстве (g_{aa}, g_{AA}) в полуплоскости, ограниченной снизу прямой $g_{AA} = g_{Aa}w_{Aa}/w_{AA}$, существует мономорфное по аллелю A равновесие; достигая его, популяция теряет свое генетическое разнообразие, аллель a вытесняется. С ростом g_{AA} траектории модели переходят в колебательный режим динамики, при этом характер возникающих флуктуаций определяется соотношением параметров ν и ρ . Другими словами, промежуточные значения продуктивности гетерозигот приводят к установлению мономорфизма по аллелям, обеспечивающим большую плодовитость. Однако в узкой области значений параметров наряду с мономорфизмом по аллелю, обеспечивающему большую плодовитость, возможно существование устойчивого полиморфизма, хотя продуктивность одной из гомозигот всегда выше. По факту текущее соотношение генотипов способствует поддержанию полиморфизма, поскольку скорость роста каждой из генотипических групп соизмерима и наблюдается равновесие, когда вытеснение менее продуктивного аллеля не происходит. Однако если изначально в популяции преобладает аллель A , то в перспективе произойдет элиминация аллеля a в силу более высокого репродуктивного потенциала гомозиготы AA . Следовательно, в этой области возникает бистабильность мономорфного и полиморфного решений, и по факту у популяции появляется шанс сохранить генетическое разнообразие, несмотря на то, что с точки зрения эволюции более «приспособленной» и перспективной оказывается гомозигота.

IV. $g_{Aa}sw_{Aa} < \min\{g_{aa}sw_{aa}, g_{AA}sw_{AA}\}$ соответствует пониженной продуктивности гетерозиготы, при этом система (1) имеет одно полиморфное решение. В этом случае продуктивность гетерозиготы меньше продуктивности каждой из гомозигот, и существуют оба мономорфных равновесия, а при $g_{Aa}sw_{Aa} > 1-\nu$ еще и полиморфное равновесие, которое всегда неустойчиво. Здесь в зависимости от начальных условий популяция «сваливается» либо в одно мономорфное состояние, когда происходит вытеснение аллеля a , либо в другое, тогда происходит вытеснение аллеля A , т.е. в любом случае популяция теряет свое генетическое разнообразие. При этом численность популяции либо стремится к соответствующему мономорфному равновесию, либо флуктуирует около этого равновесия. Другими словами, возникает «ловушка бистабильности», когда более перспективная форма не может естественным образом вытеснить

явно более слабого по репродуктивным показателям генетического конкурента.

V. $g_{Aa}sw_{Aa} < \min\{g_{aa}sw_{aa}, g_{AA}sw_{AA}\}$ соответствует пониженной продуктивности гетерозиготы, при этом система (1) имеет три полиморфных решения, притягивающим из которых оказывается только одно. В этом случае в модели при пониженной продуктивности гетерозиготы возникает бифуркация, приводящая к сохранению полиморфизма. По итогу в системе одновременно существуют оба мономорфных и полиморфное равновесия, каждое из которых является притягивающим. Следовательно, в дополнение к «ловушке бистабильности», ведущей к утрате одного из аллелей, добавляется третий эволюционный сценарий развития популяции: полиморфизм, обеспечивающий сохранение генетического разнообразия. Другими словами, ежегодно продуцируемое в популяции соотношение гамет A и a достаточно для поддержки полиморфизма, сохранение которого обусловлено тем, что гетерозиготные особи производят гаметы двух типов, а также тем, что пониженное воспроизводство гетерозигот компенсируется панмиксией гамет от гомозиготных особей. При этом смещение текущего генетического состава в сторону существенного преобладания одного из аллелей может привести в перспективе к мономорфной популяции в связи с утратой одного из аллелей. Таким образом, данная мультистабильность при одних и тех же значениях популяционных параметров, в случае вариации текущего возрастного и/или генетического состава популяции, может привести не только к смене динамического режима за счет эволюционного роста плодовитости особей, но и к смене направления эволюции.

Дополнительно проведено численное исследование модели, которое показало, что появление (например, в результате мутаций) новых аллелей, обеспечивающих больший репродуктивный потенциал особей, приводит к естественному отбору этих аллелей и закономерному эволюционному росту среднего значения репродуктивного потенциала в популяции. Однако это увеличение среднего значения репродуктивного потенциала при плотностной регуляции рождаемости вызывает возникновение колебаний динамики численности возрастных групп. Сценарии изменений режимов динамики могут быть различны и зависят от параметров модели, но основной результат всегда одинаков: динамика становится все более сложной и, как правило, все более хаотической.

Заключение

Таким образом, в ходе исследования показано, что итоговый генетический состав популяции во многом определяется взаимным расположением значений продуктивности гетерозигот и гомозигот. При повышенной продуктивности гетерозиготы модель естественно предсказывает устойчивый полиморфизм, при промежуточном доминировании – переходящий полиморфизм до мономорфизма или новой мутации. Вместе с тем обнаружено, что в довольно ограниченном диапазоне значений параметров при промежуточном доминировании, а также пониженной продуктивности гетерозигот в популяции возникает мультистабильность, когда наряду с «ловушкой бистабильности» может реализовываться полиморфизм. Бистабильность проявляется в том, что устойчивыми являются оба мономорфных состояния равновесия, и начальные соотношения численностей возрастных классов и частот аллелей определяют тот генотип, который останется в популяции. Таким образом, при подобной мультистабильности влияние факторов внешней среды может играть определяющую роль в ходе эволюции, поскольку случайное изменение текущей численности популяции и соответственно ее генетического состава может изменить направление естественного отбора. В частности, показано, что возможна ситуация, когда более перспективная форма не может естественным образом вытеснить явно более слабого по репродуктивным показателям генетического конкурента или же, наоборот, произойдет сохранение генетического разнообразия. Но в любом случае рост средней плодовитости особей приводит к дестабилизации динамики численности возрастных групп, а характер возникающих колебаний определяется процессами экологического лимитирования.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (тема № FWW-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема 125011000074-3).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Евсиков В.И., Потапов М.А. Эволюционная экология плодовитости животных: 50 лет изучения размножения как связующего звена поколений млекопитающих // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011. Т. 15, № 1. С. 7–21. EDN: NYPTZN.
2. Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Возникновение сложных режимов динамики численности популяций с простой возрастной структурой в ходе естественного отбора особей по плодовитости // Генетика. 2025 (в печати).
3. Itô Y., Iwasa Y. Evolution of litter size: I. Conceptual reexamination // *Researches on Population Ecology*. 1981. Vol. 23, N 2. P. 344–359. DOI: 10.1007/BF02515636.
4. Rauw W.M., Luiting P., Beilharz R.G. et al. Selection for litter size and its consequences for the allocation of feed resources: a concept and its implications illustrated by mice selection experiments // *Livestock Production Science*. 1999. Vol. 60, N 2–3. P. 329–342. DOI: 10.1016/S0301-6226(99)00104-9.
5. Wilsterman K., Bautista A.I., Butler C.E. et al. Evolution of litter size: proximate and ultimate mechanisms // *Integrative and Comparative Biology*. 2024. Vol. 64, N 6. P. 1643–1660. DOI: 10.1093/icb/icae052.

REFERENCES:

1. Evsikov V.I., Potapov M.A. Evolutionary ecology of animal fertility: 50-year investigation of reproduction as a link between generations in mammals. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2011, vol. 15, no. 1, pp. 7–21 (In Russ.). EDN: NYPTZN.
2. Neverova G.P., Frisman E.Ya. The emergence of complex population dynamics in age-structured populations under natural selection for fertility. *Genetika*, 2025. (In Russ.).
3. Itô Y., Iwasa Y. Evolution of litter size: I. Conceptual reexamination. *Researches on Population Ecology*, 1981, vol. 23, no. 2. pp. 344–359. DOI: 10.1007/BF02515636.
4. Rauw W. M., Luiting P., Beilharz R.G. et al. Selection for litter size and its consequences for the allocation of feed resources: a concept and its implications illustrated by mice selection experiments. *Livestock Production Science*, 1999, vol. 60, no. 2–3, pp. 329–342. DOI: 10.1016/S0301-6226(99)00104-9.
5. Wilsterman K., Bautista A.I., Butler C.E. et al. Evolution of litter size: proximate and ultimate mechanisms. *Integrative and Comparative Biology*, 2024, vol. 64, no. 6, pp. 1643–1660. DOI: 10.1093/icb/icae052.

INFLUENCE OF INDIVIDUALS NATURAL SELECTION BY FERTILITY ON SCENARIOS OF POPULATIONS WITH SIMPLE AGE STRUCTURE DEVELOPMENT

G.P. Neverova, E.Ya. Frisman

The paper studies the model of evolution for a two-stage population with birth rate limitation, under the influence of natural selection regulating individual fertility. The model analytical and numerical research has been carried out. With a reduced reproductive potential of heterozygotes, the model is shown to reveal multistability when, depending on the initial values of allele frequencies, stable polymorphism can be realized along with the «bistability trap».

Keywords: evolution, population dynamics, mathematical modeling, monomorphism, polymorphism.

Reference: Neverova G.P., Frisman E.Ya. Influence of individuals natural selection by fertility on scenarios of populations with simple age structure development. *Regional'nye problemy*, 2025, vol. 28, no. 2, pp. 19–23. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-19-23.

Поступила в редакцию 19.04.2025

Принята к публикации 17.06.2025