УДК 574.34

РЕЖИМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ

Г.П. Неверова [1,2], Е.Я. Фрисман [2]
[1]Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041,
e-mail: galina.nev@gmail.com;
[2]Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: frisman@mail.ru

В работе исследуется модель эволюционной динамики популяции с неперекрывающимися поколениями, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют интенсивность рождаемости. При этом репродуктивный потенциал определяется генетически, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону.

Ключевые слова: *популяционная динамика, плотностное лимитирование, генетический состав, динамические режимы, мультирежимность, эволюция.*

Образец цитирования: Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Режимы эволюционной динамики двухвозрастной популяции с неперекрывающимися поколениями // Региональные проблемы. 2021. Т. 24, № 2–3. С. 205–208. DOI: 10.31433/2618-9593-2021-24-2-3-205-208.

В работе предлагается и исследуется модель эволюционной динамики популяции с неперекрывающимися поколениями, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют интенсивность рождаемости, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Рассматривается случай, когда рождаемость меняется в процессе микроэволюции, т.е. репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей – является адаптивным признаком, который определяется генетически. Предполагается, что 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. Уравнения динамики численности такой популяции имеют вид:

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= B_n Y_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) \\ Y_{n+1} &= s X_n \\ q_{n+1} &= \frac{p_n (b_{AA} p_n + b_{Aa}(1-p_n))}{B_n} \\ p_{n+1} &= q_n \end{aligned} \qquad (1).$$

Здесь X_n – численность годовалых особей, Y_n – численность половозре-

лых особей в n–ом году. q_n – частота аллеля A в младшем возрастном классе, p_n – частота аллеля A в старшем возрастном классе; $B_n=b_{AA}p_n^2+2b_{Aa}p_n(1-p_n)+b_{aa}(1-p_n)^2$ – средний репродуктивный потенциал зрелого класса (средняя максимально возможная плодовитость особей с учетом выживаемости потомков) в году n. b_{AA}, b_{Aa} и b_{aa} – репродуктивные потенциалы генотипов AA, Aa и aa соответственно. s – выживаемость особей на втором году жизни. α и β – коэффициенты, характеризующие степени воздействия численностей особей ювенильной и зрелой групп на уменьшение упитанности (определяемыми их интенсивностями потребления ресурсов и особенностями нагула).

Модель (1) имеет две мономорфные ненулевые по численности стационарные точки и одну полиморфную. Для того чтобы получить полное представление о влиянии значений популяционных параметров на устойчивость стационарных решений, а также о возникающих бифуркациях, происходящих в результате вариации значений коэффициентов, модель (1) была исследована на устойчивость. Было показано, что итоговый генетический состав популяции, а именно будет ли она устойчиво полиморфной, во многом определяется значениями репродуктивных потенциалов гетерозиготы и гомозигот. При этом 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 приводит к дестабилизации динамики численности возрастных групп.

В ходе численного исследования системы (1) было показано, что возникает мультирежимность, когда реализация того или иного динамического режима зависит от значений начального условия, и сосуществующие устойчивые аттракторы весьма причудливо и сложно делят пространство начальных условий между собой. Анализ бассейнов притяжения в пространстве частот при полиморфизме показал, что при малой концентрации особей с новым генотипом вполне может произойти перескок в бассейн притяжения другого режима, в результате чего будет наблюдаться смена режима динамики численности. В целом же смена динамического режима численности может произойти не только в случае вариации численностей возрастных групп в популяции, но и в результате изменения ее генетического состава.

Показано, что при пониженном репродуктивном потенциале гетерозиготы в модели (1) возникает бистабильность, когда одновременно существуют два устойчивых мономорфных равновесия. Следовательно, случайные изменения генетического состава, вызванные вариацией текущей численности, могут привести к изменению направления эволюции. Закономерным оказалось наличие областей притяжения 2-цикла, т.е. возможность третьего сценария развития популяции, а именно возникновение двухгодичных колебаний генетического состава, при

которых в четные сезоны размножений в популяции преобладает один из аллелей, а в нечетные – другой.

Таким образом, при пониженном репродуктивном потенциале гетерозиготы при одних и тех значениях демографических параметров возможны 3 эволюционных пути развития популяции, в рамках каждого из которых динамика численности популяции определяется значением среднего репродуктивного потенциала и процессами саморегуляции. Так, если закрепится аллель *a* и генотип *aa* вытеснит генотип *AA*, то мономорфная популяция будет демонстрировать нерегулярные колебания в силу высокого репродуктивного потенциала особей ($b_{aa}>b_{AA}$) и плотностной регуляции рождаемости. При других условиях может сложиться ситуация, что более перспективная форма не способна естественным образом вытеснить явно более слабого по репродуктивным показателям генетического конкурента, и тогда будет наблюдаться стабилизация численности. Однако возможна ситуация, когда будет реализован полиморфизм в виде 2-цикла, в рамках которого генетический состав будет совершать колебания, подобные «биениям», и оба генотипа будут оказывать влияние на развитие популяции, в результате чего динамика численности популяции также перейдет к колебаниям. При этом изменение текущей численности может привести к смене наблюдаемого режима динамики, если наблюдается мультирежимность, однако направление эволюции сохранится, если соотношение генотипов не изменится.

Обнаруженные в предложенной модели сценарии микроэволюции генетического состава популяции, связанные с колебаниями численности, вполне согласуются с результатами исследования популяции тихоокеанской горбуши, которая демонстрирует не только колебания численности, но и наличие генетически дифференцированных субпопуляций смежных поколений.

Следует отметить, что выявленные закономерности возникновения и эволюции 2-циклов модели (1) и характер динамического поведения популяции при пониженной приспособленности гетерозиготы в большой степени определяются особенностями жизненного цикла особей, составляющих моделируемую популяцию. Именно жизненный цикл определяет наличие субпопуляций четных и нечетных лет, которые фактически являются генетически изолированными, что в свою очередь приводит к возможности независимой микроэволюции этих субпопуляций и возникновению сложных сценариев динамики как численности, так и генетической структуры. Закрепление разных адаптивных мутаций постепенно приведет к различиям в средних репродуктивных потенциалах субпопуляций и достижению ими разного равновесного уровня численности. Дальнейший эволюционный рост репродуктивных потенциалов экологически лимитированных субпопуляций приводит к колебаниям их численностей, которые могут отличаться не только амплитудой, но и фазой.

EVOLUTIONARY DYNAMICS OF A TWO-AGE POPULATION WITH NON-OVERLAPPING GENERATIONS

G.P. Neverova, E.Ya. Frisman

The paper investigates a model of evolutionary dynamics for a population with non-overlapping generations. The population birth rate is limited by density-dependent factors and is determined genetically. We assume that the breeding season of the population occurs at a certain time of the year.

Keywords: *population dynamics, density-dependent regulation, genetic composition, dynamic modes, multimodality, evolution.*

Reference: Neverova G.P., Frisman E.Ya. Evolutionary dynamics of a two-age population with non-overlapping generations. *Regional'nye problemy,* 2021, vol. 24, no. 2–3, pp. 205–208. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2021-24-2-3-205-208.