

Эволюционная динамика двухвозрастной популяции при плотностно-зависимой регуляции выживаемости старших возрастов

Неверова Г.П.^{*1}, Фрисман Е.Я.^{**2}

¹*Институт автоматики и процессов управления, Владивосток*

²*Институт комплексного анализа региональных проблем, Биробиджан Россия*

Аннотация. В работе рассматривается эволюционная модель естественного отбора в двухвозрастной популяции, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют выживаемость особей старшего возраста. При этом репродуктивный потенциал определяется генетически, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Исследуемая в работе эколого-генетическая модель представляет собой объединение экологической модели динамики лимитированной популяции, представленной двумя возрастными группами и микроэволюционной модели динамики ее генетической структуры для случая, когда адаптивное разнообразие репродуктивных возможностей в популяции определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами A и a . Проводится аналитическое и численное исследование предложенной модели; определяются параметрические области ее различного динамического поведения. Изучается возможность смены динамического режима в результате случайной вариации генетического состава популяции. Показано, что, финитный генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, определяется взаимным расположением значений приспособленностей гетерозиготы и гомозигот. Показано, что при пониженной приспособленности гетерозиготы возникает «ловушка бистабильности», когда оба мономорфных состояния равновесия устойчивы и начальные соотношения численностей возрастных классов и частот аллелей определяют тот генотип, который останется в популяции. Однако в силу особенностей рассматриваемого в модели типа регуляции численности вытеснение одного из аллелей может привести к гибели популяции. В целом же смена направления эволюция может сопровождаться сменой режима динамики численности популяции, а может и не сказываться на нем, оказав влияние на размах колебаний или уровень стационарной численности.

Ключевые слова: популяционная динамика, стадийная и генетическая структуры, динамические режимы, мультистабильность, генетическое разнообразие, смена режима динамики, смена направления эволюции.

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа продолжает цикл наших работ, посвященных изучению эволюционной динамики двухвозрастной лимитированной популяции. Одним из подходов при моделировании динамики популяции с учетом лимитирующих факторов и внутривидовой конкуренции является «подмена» факторов, ограничивающих рост, плотностью популяции. Такой подход впервые был реализован в работах [1–3]. Наиболее часто рассматривается плотностно-зависимая регуляция рождаемости или

* galina.nev@gmail.com

** frisman@mail.ru

выживаемости молоди [4–6] и их влияния на сценарии развития популяции, в том числе в процессе эволюции [7]. В наших предыдущих исследованиях рассматривалось влияние плотностно-зависимой регуляции рождаемости [8, 9] и выживаемости молоди [8, 10] на эволюционные сценарии развития популяции. Отметим, что эти механизмы наиболее часто наблюдаются в природе и довольно похожи, поскольку лимитирование выживаемости молоди можно рассматривать как снижение рождаемости, и наоборот, лимитирование рождаемости можно рассматривать как снижение выживаемости молоди, особенно для видов, особи которых на разных стадиях онтогенеза занимают разные экологические ниши.

Однако помимо указанных типов саморегуляции практически в каждой популяции в той или иной мере реализуется плотностно-зависимая регуляция численности старших особей, которая в себя косвенно включает внутривидовую конкуренцию за ресурсы и трофические взаимодействия. Действительно, увеличение плотности популяции приводит к росту вероятности встреч хищника и жертвы, к уменьшению запасов пищи или других ресурсов, необходимых организму. То же самое касается взаимодействий по принципу «паразит-хозяин», когда численность зараженных паразитом особей в популяции растет за счет числа столкновений здоровых и больных особей. Другими словами, чем больше численность популяции, тем меньше выживаемость взрослых особей в силу их заражения. Также в случае рассмотрения популяций с половым размножением, можно считать, что в плотностно-зависимое лимитирование выживаемости старших особей неявно входит конкуренция за полового партнера, а также борьба за территорию. Другой важный момент – при чрезмерном росте численности популяции у многих видов животных начинается эмиграция на новые места, и соответственно для локальной популяции этот аспект можно рассматривать как «уменьшение выживаемости» особей, оставшихся на исходной территории [5, 11–14].

Таким образом, в данном исследовании изучается модель популяции с простой возрастной структурой, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют выживаемость зрелого возрастного класса, но при этом репродуктивный потенциал определяется генетически, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Основное внимание уделяется возникающим динамическим режимам и возможным сценариям развития популяции в процессе эволюции. Отметим, что исследуемая в работе эколого-генетическая модель представляет собой объединение экологической модели динамики лимитированной популяции с простой возрастной структурой [8] и микроэволюционной модели динамики ее генетической структуры.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Возрастная структура является одной из важнейших характеристик популяции. Она формируется на основе жизненного цикла развития особей конкретного вида с учетом воздействия факторов окружающей среды, оказывающих влияние на процессы рождаемости и смертности. Более того, наличие нескольких одновременно развивающихся генераций в популяции ведет к ее экологической неоднородности и, следовательно, повышает сопротивляемости среде. Отметим, что виды с одновременным существованием различных генераций и размножающиеся один раз в жизни не редко демонстрируют колебания численности и нерегулярную динамику, в то время как виды, размножающиеся многократно характеризуются, как правило, относительно устойчивой структурой популяции, с длительным сосуществованием различных поколений.

В жизненном цикле любого организма можно выделить несколько возрастных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени, например в годах [15, 16]. Однако в случае, когда возраст особей неизвестен, классификация особей в сложно структурированной популяции происходит не по их хронологическому возрасту, а по

стадии развития [16–19]. Тогда популяция естественно распадается на некоторое число групп, способ разбиения на которые, как правило, определяется биологическими особенностями организмов. В основу разбиения популяции на классы была выбрана репродуктивная функция [4, 20]. Предполагается, что к началу очередного сезона размножения популяция может рассматриваться как совокупность двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. При этом времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей – до состояния младшего возраста. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей [21]. Описанная ситуация характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения. Примерами могут служить быстросозревающие рыбы (такие как навага, корюшка и др.), многие насекомые, двух- и трехлетние растения [12, 21, 22], а также ряд млекопитающих среднего размера, например, заяц, колонок, норка, енотовидная собака и др.

Уравнения динамики численности такой популяции с учетом лимитирования выживаемости старшего класса имеют вид [8, 23]:

$$\begin{cases} X_{n+1} = RY_n \\ Y_{n+1} = sX_n + v \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) Y_n \end{cases} \quad (1)$$

где X – численность младшего класса; Y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции; n – номер периода размножения. R – Коэффициент рождаемости, s – выживаемость неполовозрелых особей. v ($0 \leq v < 1$) – параметр, характеризующий выживаемость зрелых особей в отсутствие лимитирования. α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на выживаемость старшего класса.

В ходе исследования модели (1) было показано, что весомая роль самолимитирования старшего возрастного класса в регуляции численности популяции приводит к возникновению двухлетних колебаний [24], при этом область значений параметров, в которой возможно сложное поведение (наличие циклов, возможно, хаоса), оказывается весьма небольшой. Увеличение регуляторной роли младшего класса стабилизирует численность. Для популяции, особи которой достигают зрелости за год, стабилизация происходит тем скорее, чем ниже параметр, характеризующий репродуктивный потенциал. Особенностью воздействия такого типа плотностной регуляции с учетом конкурентного взаимодействия между особями разных классов является то, что рост репродуктивного потенциала способен стабилизировать возникающие колебания [8, 23].

ВВЕДЕНИЕ В МОДЕЛЬ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ВОСПРОИЗВОДСТВА

Предположим теперь, что рождаемость меняется в процессе микроэволюции, т.е. репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей – является адаптивным признаком, который 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, Отметим, что однолокусное наследование величины плодовитости, хотя и экзотическое предположение, но достаточно реалистическое. Так в работе Т.Е. Аксенович с соавторами [25] было убедительно показано, что генетический контроль величины помета у песцов *Alopex lagopus*, существенно различается у разных особей, и вполне может осуществляться всего одним диаллельным геном.

Уравнения динамики численности лимитированной популяции с учетом генетического состава при плотностной регуляции выживаемости старшего класса имеют вид

$$\begin{cases} X_{n+1} = R_n Y_n \\ Y_{n+1} = sX_n + v \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) Y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (R_{AA} p_n + R_{Aa} (1 - p_n))}{B_n} \\ p_{n+1} = \frac{s q_n X_n + v \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) p_n Y_n}{sX_n + v \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) Y_n} \end{cases}, \quad (2)$$

где p – частота аллели A в старшем возрастном классе; q – частота аллели A в младшем возрастном классе, а смысл остальных переменных и параметров следует из модели (1). Уравнения (2) получены на основе идеологии, опубликованной в работе [10]. Здесь R является адаптивным признаком, который определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами A и a . В соответствии с выбранной моделью, в популяции существуют три генотипических группы AA , Aa и aa с различающейся рождаемостью. Обозначим плодовитость этих генотипов R_{AA} , R_{Aa} и R_{aa} , соответственно, тогда $R_n = R_{AA} p_n^2 + 2R_{Aa} p_n (1 - p_n) + R_{aa} (1 - p_n)^2$ – средняя рождаемость особей в году n . Первые два уравнения системы (2) описывают динамику численности возрастных классов популяции. Два последних уравнения описывают динамику частот генов, определяющих продуктивность особей, т.е. описывают сам процесс микроэволюции.

Стационарные точки модели (2) и их устойчивость

При переходе к безразмерным переменным – относительным численностям $s\beta \cdot x \rightarrow x$ и $\beta \cdot y \rightarrow y$ модель (2) сводится к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = W_n y_n \\ y_{n+1} = x_n + v \exp(-\delta x_n - y_n) y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (w_{AA} p_n + w_{Aa} (1 - p_n))}{W_n} \\ p_{n+1} = \frac{q_n x_n + v \exp(-\delta x_n - y_n) p_n y_n}{x_n + v \exp(-\delta x_n - y_n) y_n} \end{cases}, \quad (3)$$

где $\delta = \alpha/\beta/s$, $W_n = sR_{AA} p_n^2 + 2sR_{Aa} p_n (1 - p_n) + sR_{aa} (1 - p_n)^2 = w_{AA} p_n^2 + 2w_{Aa} p_n (1 - p_n) + w_{aa} (1 - p_n)^2$. Параметры w_{AA} , w_{Aa} и w_{aa} в этом случае характеризуют рождаемость генотипов AA , Aa и aa с учетом выживаемости потомков до взрослого возрастного класса, W_n – средняя продуктивность особей с учетом выживаемости старших особей в сезоне размножения n , параметр δ – относительный вклад возрастных групп в лимитирование процесса выживаемости зрелого возрастного класса. Как видно, с ростом значений параметра δ увеличивается вклад в лимитирование выживаемости старшего класса со стороны зрелых особей.

Система (3) без учета генетического состава имеет стационарное тривиальное решение, которое существует и устойчиво, когда репродуктивный потенциал популяции меньше $1 - v$. Система (3) с учетом генетического разнообразия при

$w_{ii} < 1 - v$ также демонстрирует вырождение, и стационарные численности принимают нулевые значения, при этом генетический состав зависит от репродуктивных потенциалов генотипов.

Дополнительно модель (3) имеет две мономорфные ненулевые по численности стационарные точки:

$$\bar{q} = 0, \quad \bar{p} = 0, \quad \bar{x} = \frac{w_{aa}}{w_{aa} + \delta} \ln \frac{v}{1 - w_{aa}}, \quad \bar{y} = \frac{1}{w_{aa} + \delta} \ln \frac{v}{1 - w_{aa}} \quad (4)$$

(имеет содержательный смысл – положительные значения численностей возрастных групп – при $1 - v < w_{aa} < 1$),

$$\bar{q} = 1, \quad \bar{p} = 1, \quad \bar{x} = \frac{w_{AA}}{w_{AA} + \delta} \ln \frac{v}{1 - w_{AA}}, \quad \bar{y} = \frac{1}{w_{AA} + \delta} \ln \frac{v}{1 - w_{AA}} \quad (5)$$

(имеет содержательный смысл при $1 - v < w_{AA} < 1$), и одну полиморфную

$$\begin{aligned} \bar{q} &= \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}, \quad \bar{p} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}, \\ \bar{x} &= \frac{w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa} + \delta(w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa})} \ln \frac{v(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})}{(1 - w_{AA})(1 - w_{aa}) - (1 - w_{Aa})^2}, \\ \bar{y} &= \frac{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa} + \delta(w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa})} \ln \frac{v(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})}{(1 - w_{AA})(1 - w_{aa}) - (1 - w_{Aa})^2}, \end{aligned} \quad (6)$$

которая имеет содержательный смысл, если выполняются следующие условия:

$$w_{AA}, w_{aa} < 1 \text{ и } 1 - \sqrt{(1 - w_{aa})(1 - w_{AA})} < w_{Aa} < 1 + \sqrt{(1 - w_{aa})(1 - w_{AA})}$$

или

$$1 < w_{AA}, w_{aa} < 1 + v, \quad w_{Aa} < w_{AA} \text{ и } w_{Aa} < 1 - \sqrt{(1 - w_{aa})(1 - w_{AA})}.$$

Очевидно, что при $1 < w_{AA}, w_{aa} < 1 + v$ и $w_{Aa} < w_{AA}$ полиморфная точка существует и принимает не отрицательные значения, однако не устойчива, поскольку соотношение приспособленностей соответствует либо промежуточному наследованию, либо пониженной приспособленности гетерозиготы. Исследование неподвижных точек на устойчивость, основано на поиске собственных чисел характеристического многочлена, лежащих внутри «треугольника устойчивости», образованного линиями бифуркаций коразмерности один [26].

На основе методологии представленной в [26] нетрудно показать, что область устойчивости мономорфной стационарной точки (4) формируется линиями транскритической бифуркации и бифуркации удвоения периода:

транскритическая бифуркация, $\lambda = 1$:

$$(1 - w_{aa})(w_{aa} - w_{Aa})(1 - w_{aa} - v) = 0;$$

бифуркация удвоения периода, $\lambda = -1$:

$$(\rho w_{aa} - 1) \left(\ln \frac{1 - w_{aa}}{v} - 2 \right) - 4 = 0.$$

Границы области устойчивости мономорфного решения (5) легко получить из бифуркационных линий решения (4), поскольку они симметричны относительно w_{AA} и w_{aa} .

Границы, формирующие область устойчивости полиморфной стационарной точки (6), имеют вид:

транскритическая бифуркация, $\lambda = 1$:

– граница, разделяющая тривиальное и нетривиальное полиморфные решения:

$$T_1: v = \frac{w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2 - w_{AA} + 2w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{aa} - w_{AA}},$$

– граница, разделяющая полиморфное и монофорфное решения:

$$T_2: w_{aa} = w_{Aa};$$

бифуркация удвоения периода PD: $\lambda = -1$:

$$(\Psi - \delta\Omega) \ln \frac{\Psi - \delta\Omega}{v\Psi} + 2\delta\Omega + 2\Psi = 0,$$

где $\Omega = w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa}$, $\Psi = 2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}$.

Линия, переход через которую сопровождается уходом траектории на бесконечность:

$$\text{Inf: } w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2 - w_{AA} + 2w_{Aa} - w_{aa} = 0 \text{ при } w_{Aa} \geq 1.$$

Области устойчивости мономорфных и полиморфного решений, задаваемые приведенными выше условиями, с учетом возможных вариантов результата отбора представлены на рисунке 1 и позволяют получить представление о возможных сценариях развития популяции в ходе эволюции в зависимости от значений параметров.

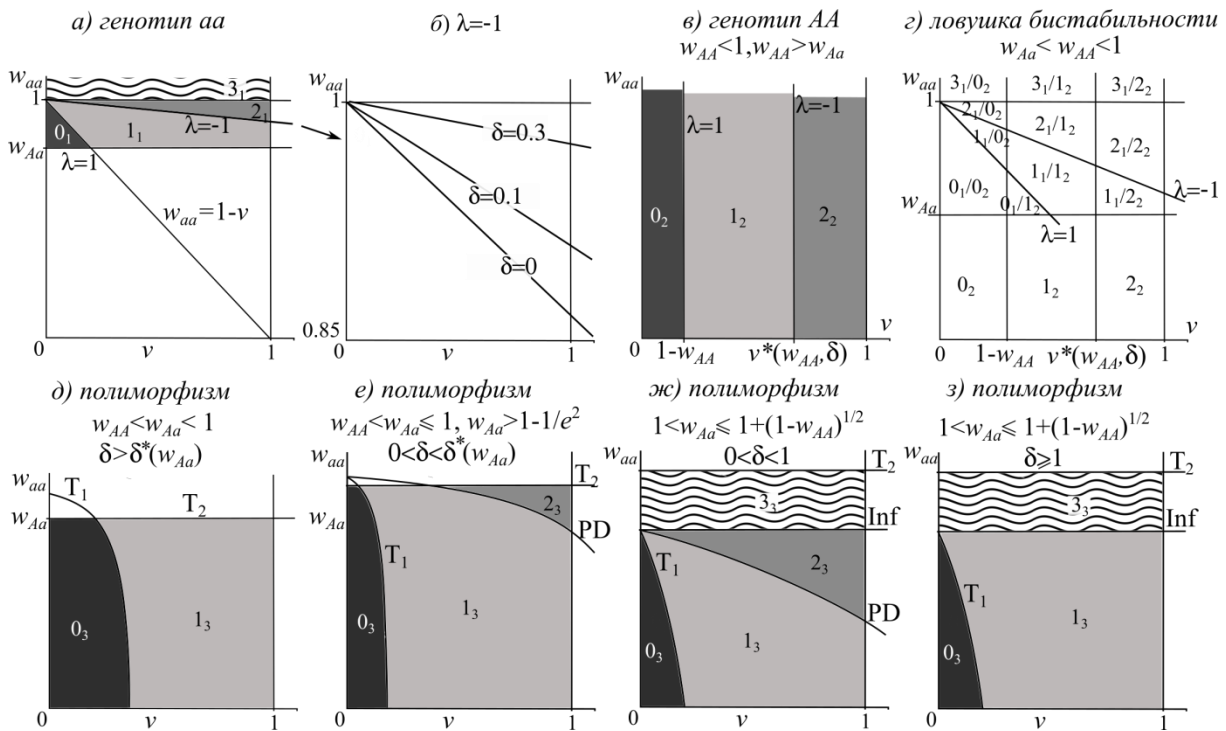


Рис. 1. Области устойчивости мономорфных решений (4) (а) и (5) (в) и полиморфного решения (6) (д-з) в плоскости параметров (v , w_{aa}). б) График бифуркационной линии $\lambda = -1$ для решения (6) при различных значениях параметра δ . г) Параметрический портрет, демонстрирующий ловушку бистабильности, где через «/» обозначены сосуществующие режимы. Числа на параметрических портретах соответствуют следующим динамическим режимам: 0 – вырождение популяции, 1 – устойчивое равновесие, 2 – двухлетние колебания, 3 – убегание траектории на бесконечность. Индекс 1 соответствует мономорфной популяции с генотипом *aa*, индекс 2 – мономорфной популяции с генотипом *AA*, 3 – полиморфной популяции. $v^*(w_{AA}, \delta) = (1 - w_{AA}) \exp((2\delta w_{AA} + 1) / (1 - \delta w_{AA}))$, $\delta^*(w_{AA}) = (\ln(1 - w_{AA}) + 2) / (w_{AA}(\ln(1 - w_{AA}) - 2))$.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЦЕНАРИИ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Если $w_{AA} < 1$, то при $v < 1 - w_{AA}$ популяция вырождается. С ростом выживаемости старших особей наблюдается переход к устойчивому существованию популяции, особи которой имеют генотип AA . Дальнейшее увеличение параметра v при переходе через бифуркационное значение $v^*(w_{AA}, \delta)$, которое определяется значениями коэффициентов w_{AA} и δ , ведет к возникновению двухгодичных колебаний. Данное бифуркационное значение существует при $1 - 1/e^2 < w_{AA} < 1$, $0 < \delta < (\ln(1 - w_{AA}) + 2)/(w_{AA}(\ln(1 - w_{AA}) - 2))$ и может быть найдено по формуле: $v^*(w_{AA}, \delta) = (1 - w_{AA})\exp((2\delta w_{AA} + 1)/(1 - \delta w_{AA}))$ (рис. 1,в). Нетрудно показать, что двухгодичные колебания возникают при $0 < \delta < 1$, поскольку $\lim_{w_{AA} \rightarrow 1} \frac{\ln(1 - w_{AA}) + 2}{(\ln(1 - w_{AA}) - 2)w_{AA}} = 1$. В случае, когда $w_{AA} > 1$ модельные траектории «убегают на бесконечность» при любых значениях коэффициента выживаемости старшего возрастного класса.

Полиморфное равновесие реализуется при повышенной приспособленности гетерозиготы (рисунки 1,д–1,з). Как видно, возникновение двухлетних колебаний сложно зависит от значений коэффициентов модели. В частности, 2-цикл возникает при приспособленности гетерозиготы не больше 1 и $0 < \delta < (\ln(1 - w_{Aa}) + 2)/(w_{Aa}(\ln(1 - w_{Aa}) - 2))$, а также когда $1 < w_{Aa} \leq 1 + (1 - w_{AA})^{1/2}$ при $0 < \delta < 1$. Отметим, что рост значений δ стабилизирует двухлетние колебания численности популяции, однако, чем выше внутривидовая конкуренция за ресурсы, ведущая к уменьшению выживаемости зрелых особей, тем ниже стационарная численность популяции (рисунки 2,а–2,в). При $w_{Aa} > 1 + (1 - w_{AA})^{1/2}$ численность полиморфной популяции начинает неограниченно расти, в том числе совершая двухлетние колебания, при любых значениях δ (рис. 2,г).

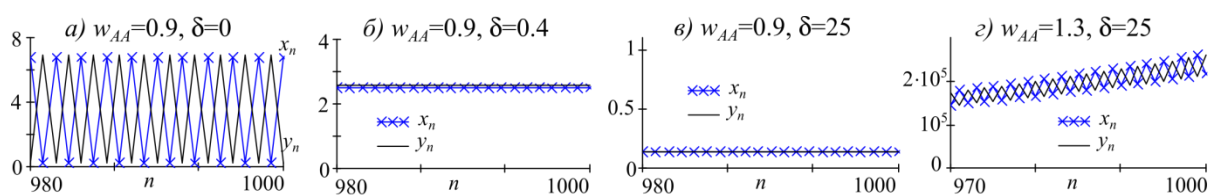


Рис. 2. Траектории модели при полиморфизме для различных значений δ . Значения параметров: $w_{AA} = 0.8$, $w_{aa} = 0.7$, $v = 0.8$.

В зависимости от взаимного расположения приспособленностей гомозигот и гетерозиготы в плоскости параметров (v, w_{aa}) возможны 2 варианта, ведущие к различным сценариям развития популяции в ходе эволюции. В случае, когда $w_{Aa} > w_{AA}$ область устойчивости системы (3) представляет собой совокупность параметрических портретов решений (4) и (6). При $w_{aa} < w_{Aa}$ реализуется полиморфизм, который с ростом приспособленности гомозиготы aa сменяется мономорфизмом относительно аллели a . На рисунке 1,г приведен другой вариант, когда $w_{Aa} < w_{AA}$, и он представляет собой совокупность областей устойчивости решений (4) и (5). Здесь при $w_{aa} < w_{Aa}$ наблюдается промежуточное наследование, в ходе которого генотип с наибольшей приспособленностью (AA) вытесняет остальные. Если $v < 1 - w_{AA}$, то популяция вымирает. Однако дальнейший рост приспособленности генотипа aa , ведет к пониженной приспособленности гетерозиготы, то есть $w_{aa} > w_{Aa}$, и ситуация изменяется: возникает «ловушка бистабильности», когда эволюционный сценарий развития популяции зависит от текущего соотношения численностей возрастных классов в популяции. В частности, видно, что при одних и тех же значениях демографических параметров в случае вытеснения аллели A популяция вырождается, в то время как закрепление аллели a ведет к устойчивому развитию популяции. В свою очередь изменение текущего соотношения генотипов в популяции может привести к

смене направления эволюции, когда вместо мономорфной устойчивой популяции с генотипом aa при тех же приспособленностях особей будут наблюдаться двухлетние колебания мономорфной популяции с генотипом AA (рис. 1,г).

Примеры влияния бистабильности на сценарии развития популяции представлены на следующих бассейнах притяжения динамических режимов модели (3) (рис. 3). Как видно, текущее соотношение генотипов в популяции определяет не только направление генетической эволюции, то есть какой генотип в перспективе будет преобладать, но и характер динамики популяции (рис. 3).

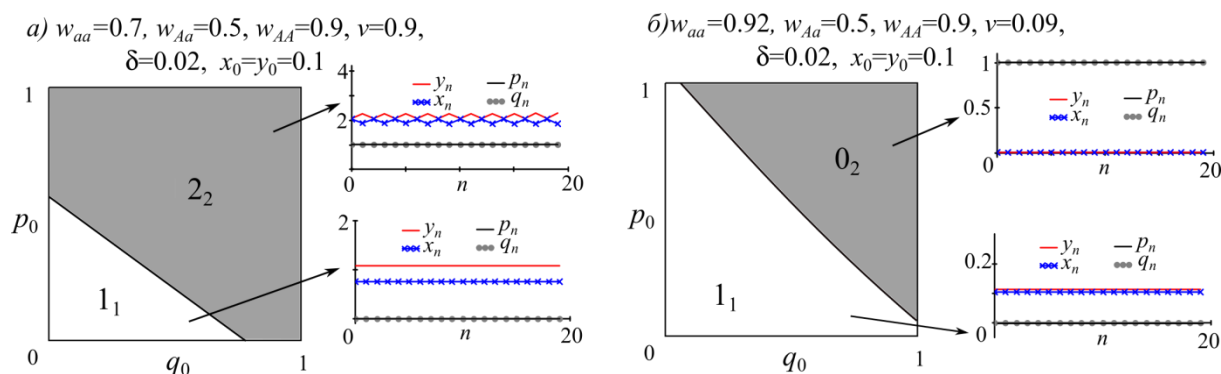


Рис. 3. Бассейны притяжения динамических режимов модели (3), дополненные траекториями. Числа соответствуют следующим динамическим режимам: 0 – вырождение популяции, 1 – устойчивое равновесие, 2 – двухлетние колебания. Индекс 1 соответствует мономорфной популяции с генотипом aa , индекс 2 – мономорфной популяции с генотипом AA .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что в случае эволюции репродуктивного потенциала особей при плотностно-зависимой регуляции выживаемости зрелых особей, финитный генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, определяется взаимным расположением значений приспособленностей гетерозиготы и гомозигот. Как и в предыдущих работах [9, 10], при пониженной приспособленности гетерозиготы возникает «ловушка бистабильности», когда оба мономорфных состояния равновесия устойчивы и начальные соотношения численностей возрастных классов и частот аллелей определяют тот генотип, который останется в популяции. Однако в силу особенностей данного типа регуляции вытеснение одного из аллелей может привести к гибели популяции (рис. 3,б). В целом же смена направления эволюция может сопровождаться сменой режима динамики численности популяции (рис. 3,а), а может и не сказываться на нем, оказав влияние на размах колебаний или уровень стационарной численности (рис. 2,г).

В целом, необходимо отметить, что, по-видимому, для описания плотностно-зависимой регуляции выживаемости старших возрастов сверхкомпенсаторные модели не очень подходят, хотя они и хороши для видов с r -стратегией, когда основная регуляция численности осуществляется на этапе выживаемости эмбрионов или же ювенильных особей [9, 10]. Представленная в данной работе модель, в силу постоянства коэффициентов рождаемости и выживаемости молоди, больше ориентирована на виды с K -стратегией и, следовательно, выбор функции, описывающей плотностную регуляцию выживаемости взрослых особей, должен быть связан с частотой встреч, столкновений, отражающих конкуренцию за ресурсы и территорию. С другой стороны, динамика видов с K -стратегией, довольно часто, представляет собой длиннопериодические устойчивые колебания с пилообразными флуктуациями вокруг состояния равновесия (например, [27]), что в принципе

согласуется с потерей устойчивости по сценарию Фейгенбаума и полученными в данной работе результатами. Таким образом, можно заключить, что плотностно-зависимое лимитирование выживаемости старшего класса необходимо рассматривать в контексте с другими механизмами регуляции, определяющими характер динамики популяции.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (тема № FFWW-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG-2024-0005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Haldone J.B.S. Animal population and their regulation. *New Biology*. 1953. V. 15. P. 9–24.
2. Moran P.A.P. *The statistical processes of evolutionary theory*. London: Oxford University Press, 1962. 204 p.
3. Birch L.C. Stability and instability in natural populations. *Science Review. New Zealand*. 1962. V. 20. P. 9–14.
4. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.
5. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
6. 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. 214–229.
7. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции. *Генетика*. 2009. Т. 45. № 9. С. 1277–1286.
8. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная механика*. 2010. Т. 18. № 2. С. 111–130.
9. Неверова Г.П., Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Возникновение сложных режимов динамики численности в ходе эволюции структурированной лимитированной популяции. *Генетика*. 2020. Т. 56. № 7. С. 714–725.
10. Neverova G. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Y. Evolutionary dynamics of structured populations with density-dependent limitation of juvenile survival. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2022. V. 109. Article No. 106272. doi: [10.1016/j.cnsns.2022.106272](https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2022.106272)
11. Уильямсон М. *Анализ биологических популяций*. М.: Мир, 1975. 272 с.
12. Дажо Р. *Основы экологии*. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
13. Одум Ю. *Основы экологии*. М.: Мир, 1975. 740 с.
14. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Биофизическая динамика продукционных процессов*. Москва-Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, Ижевский институт компьютерных исследований, 2004. 464 с.
15. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 1945. V. 33. № 3. P. 183–212.
16. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc., 2001.

17. Lefkovich L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 1965. V. 21. P. 1–18.
18. Логофет Д.О., Ключкова И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы. *Математическое моделирование*. 2002. Т. 14. № 10. С. 116–126.
19. Logofet D. Convexity in projection matrices: Projection to a calibration problem. *Ecological Modelling*. 2008. V. 216. P. 217–228.
20. Гиммельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю. А., Ратнер В.А. *Динамическая теория биологических популяций*. М.: Наука, 1974. 456 с.
21. Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами. В: *Математические исследования в популяционной экологии*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4–18.
22. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций. *Обзорные прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1. № 6. С. 988–1008.
23. Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure. *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. P. 1943–1950. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005)
24. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой. *Доклады РАН*. 1994. Т. 338. № 2. С. 282–286.
25. 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. № 2. P. 99–105.
26. Кузнецов А.П., Седова Ю.В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: Универсальные свойства. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 5. С. 26–43.
27. Ревуцкая О.Л. Анализ изменения численности диких копытных на основе математической модели динамики популяции с половой структурой. *Региональные проблемы*. 2024. Т. 27. № 2. С. 31–34.

Рукопись поступила в редакцию 29.06.2024, переработанный вариант поступил 02.08.2024.
Дата опубликования 10.09.2024.

Evolutionary Dynamics of a Two-Stage Population with Density-Dependent Regulation of the Survival of Reproductive Individuals

Neverova G.P.¹, Frisman E.Ya.²

¹*Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

²*Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Birobidzhan, Russia*

Abstract. The paper studies an evolutionary model of natural selection in a two-stage population with autoregulation of the survival of adult individuals. The population breeds seasonally, and we assume that reproductive potential is determined genetically. The proposed ecological-genetic model is a combination of an ecological model of the dynamics of a stage-structured population and a microevolutionary model of the dynamics of its genetic structure when the adaptive trait of birth rate is controlled by a single diallelic autosomal locus with allelomorphs A and a . We study the proposed model analytically and numerically and determine the parametric regions with different dynamic behaviors. We consider the possibility of changing the dynamic mode due to a variation in the genetic composition of the population. The study shows the genetic composition of the population, namely, whether will it be polymorphic or monomorphic, is mainly determined by the values of the reproductive potentials of heterozygotes and homozygotes. Reduced fitness of the heterozygotes leads to a “bistability trap” when both monomorphic fixed points are attractive, and the initial abundances of stage classes and allele frequencies determine the genotype that will be fixed in the population. However, with density-dependent regulation of the survival of adult individuals, displacement of one of the alleles can lead to the extinction of the population. In general, a change in the direction of evolution may be accompanied by a change in the population dynamics mode.

Key words: *population dynamics, stage and genetic structures, dynamic modes, multistability, change of dynamic mode, change of evolution direction.*