

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

- Оксана Жданова (ИАПУ ДВО РАН, Владивосток)
- Ефим Фрисман (ИКАРП ДВО РАН, Биробиджан)

Моделирование динамики популяции с неперекрывающимися поколениями

Жизненные циклы многих биологических видов имеют выраженную временную периодичность

➤ Сезонная периодичность климата Земли

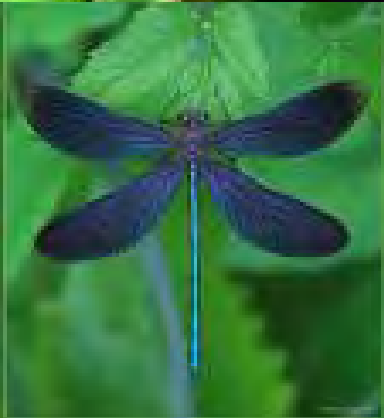
Большинство таких видов имеет четко очерченный (часто непродолжительный) период размножения

➤ Каждая локальная популяция состоит из дискретных непересекающихся между собой возрастных групп

В большинстве случаев численность каждой из таких групп можно описать:

$$N_{n+1} = F(N_n) \quad (1)$$

- ❖ Однолетние растения
- ❖ Многие виды насекомых
- ❖ Некоторые виды рыб
- ❖ Амфибии и рептилии



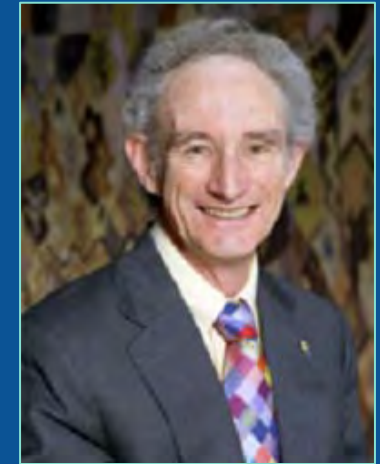
Модели с дискретным временем. Динамика однородной популяции

- 70-е годы XX века. Открытие определяющей роли лимитирующих плотностно-зависимых факторов в
 - возникновении колебательных режимов динамики популяции, хаотического (псевдослучайного) изменения ее численности уже в простейших одномерных детерминистических моделях.
 - поддержании устойчивых одновидовых сообществ
 - 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.
 - May R.M. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press., 1974.
 - Hassel M.P., Lawton J.H., May R.M. Patterns of dynamical behavior in single species populations // J. Amer. Ecol., 1976, v. 45, № 2, p. 471 – 486.
 - Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М: Наука, 1983, 132 с.

Александр
Шапиро



Роберт Мэй



$$N_{n+1} = aN_n f(N_n)$$

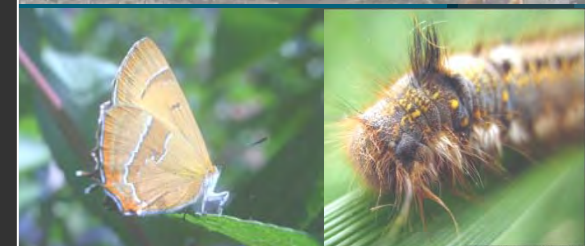
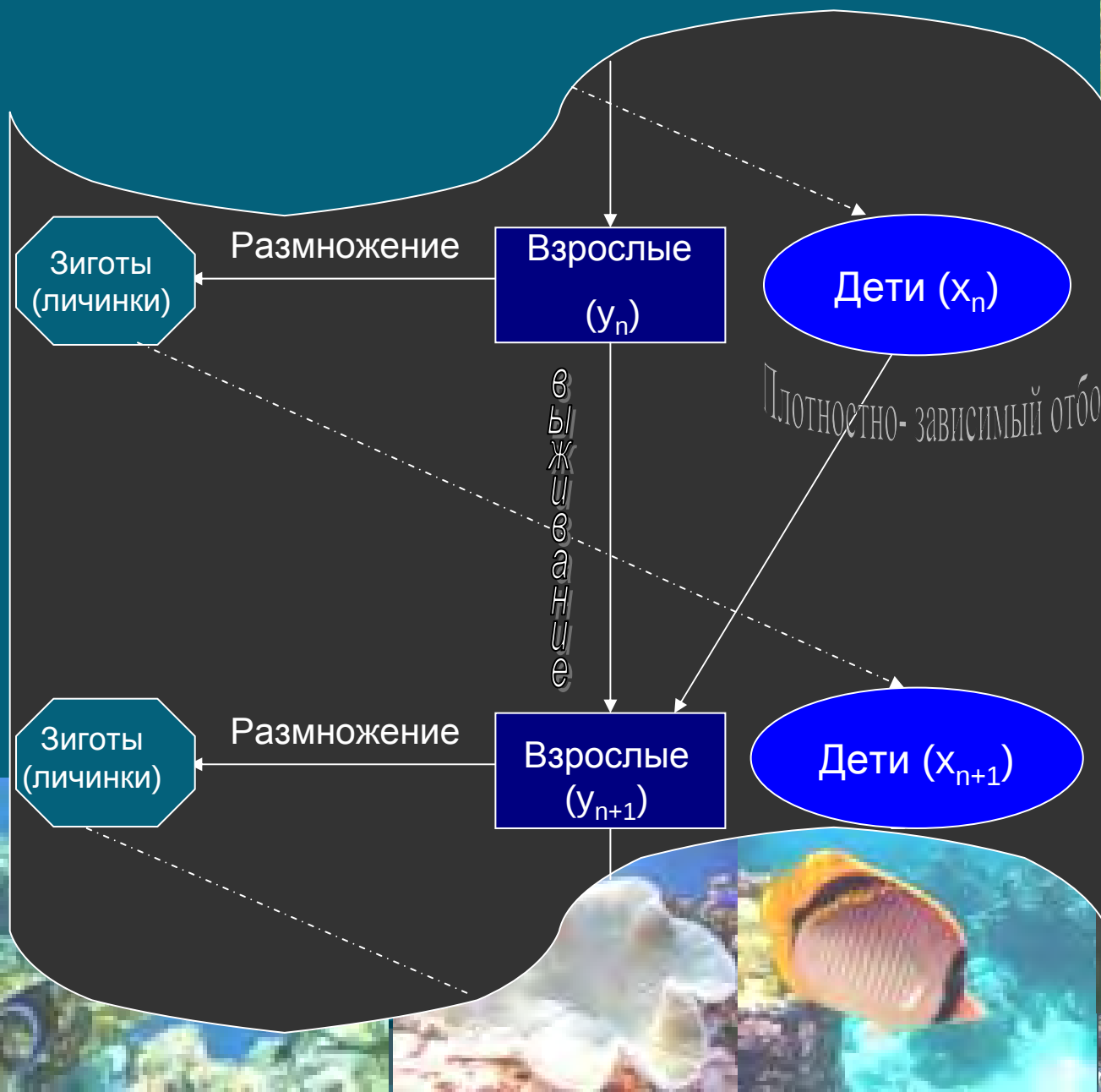
✓ a - репродуктивный потенциал популяции;

✓ $f(N)$ лимитирующая функция, $f(0) = 1$

- Ферхюльст: $f(N)=1-kN$
- Риккер: $f(N)=\exp(-bN)$

- Хассел:
$$N_{n+1} = \frac{aN_n}{(1 + \gamma N_n)^\beta}$$

Жизненный цикл двухвозрастной популяции



Модель динамики численности двухвозрастной популяции

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + cy_n \end{cases}$$

- ✓ многие виды насекомых
- ✓ рыб
- ✓ мелкие млекопитающие
- ✓ двухлетние и трехлетние растения
- ✓ и др.

- x_n и y_n – численность младшего и старшего возрастного класса соответственно в n -ый сезон размножения
- a - репродуктивный потенциал старшего возрастного класса,
- c – его выживаемость,
- $f(x_n)$ - функция, описывающая плотностное лимитирование младшего возрастного класса

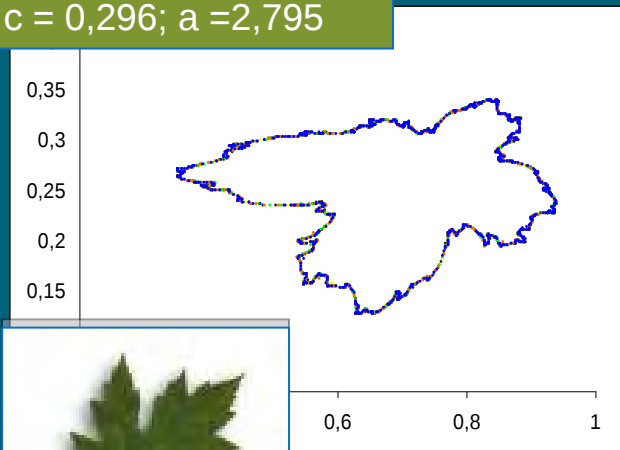
$$f(x_n) = 1 - x_n$$

$$f(x_n) = \exp(-x_n)$$

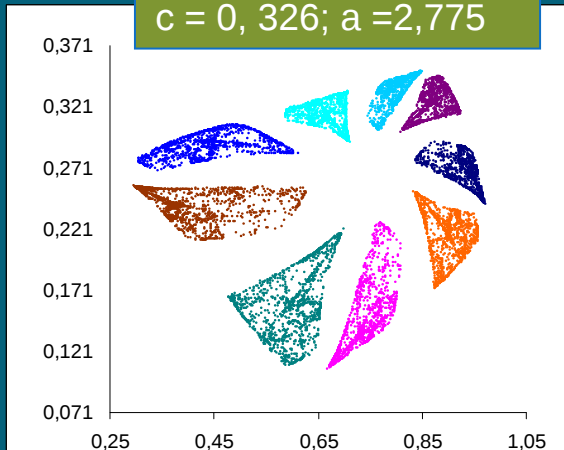
Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций \\\ Обзорение прикладной и промышленной математики. Вып. 6, т. 1. Москва: Научное издательство «ТВП», 1994, с. 988 – 1008.

Странные аттракторы в модели динамики численности двухвозрастной популяции

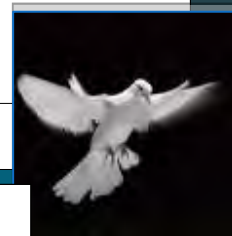
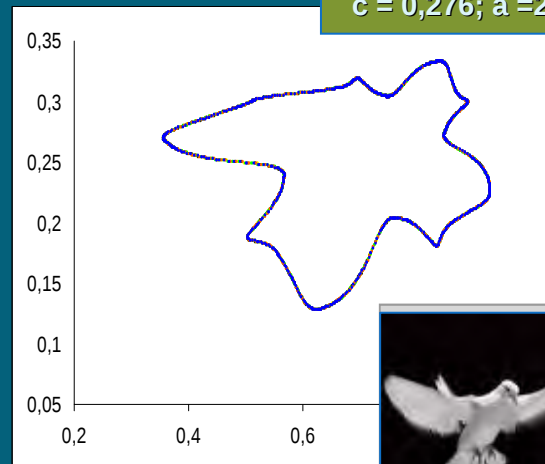
«Кленовый лист»
 $c = 0,296$; $a = 2,795$



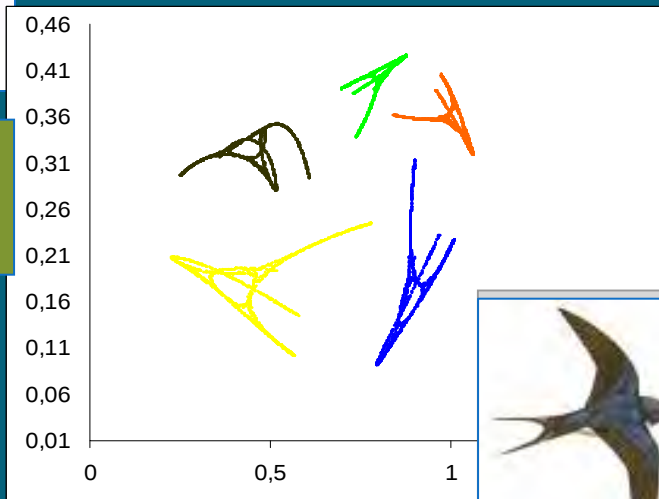
«9 пирамид»
 $c = 0,326$; $a = 2,775$



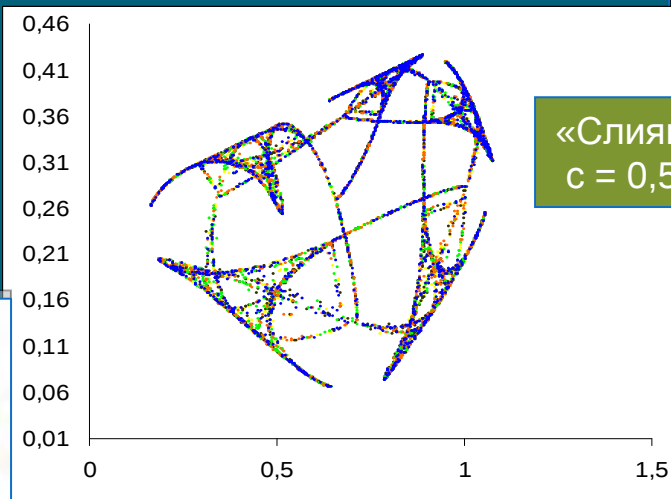
«Голубь»
 $c = 0,276$; $a = 2,795$



«5 ласточек»
 $c = 0,500$; $a = 2,5$



«Слияние ласточек»
 $c = 0,500$; $a = 2,53$



- с ростом параметров репродуктивного потенциала (a) и выживаемости (c) происходит усложнение динамики численности

Модель эволюции двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям зигот

$$(1) \quad \begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n(w_{AA}p_n + w_{Aa}(1 - p_n))}{w_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n(1 - x_n)q_n + cy_n p_n}{x_n(1 - x_n) + cy_n} \end{cases}$$

- здесь $\bar{w}_n = w_{AA}p_n^2 + 2w_{Aa}p_n(1 - p_n) + w_{aa}(1 - p_n)^2$ репродуктивный потенциал популяции (или средняя приспособленность зародышей); w_{ij} - приспособленность ij -го генотипа,
- q_n и p_n - частота аллеля A у особей младшего и старшего возрастного класса, соответственно.

Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика, 2009. Т. 45, № 9, с. 1277–1286.

Стационарные точки (или равновесия) системы (1)

Мономорфные равновесия:

1.	$\bar{q} = 0, \bar{p} = 0,$ $\bar{x} = \frac{w_{aa} + c - 1}{w_{aa}}, \bar{y} = \frac{w_{aa} + c - 1}{w_{aa}^2}.$	Существует при $w_{aa} > 1 - c$
2.	$\bar{q} = 1, \bar{p} = 1,$ $\bar{x} = \frac{w_{AA} + c - 1}{w_{AA}}, \bar{y} = \frac{w_{AA} + c - 1}{w_{AA}^2}.$	Существует при $w_{AA} > 1 - c$

Полиморфные:

3.	$\bar{q} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}, \bar{p} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}},$ $\bar{x} = 1 + \frac{(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})(c - 1)}{w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa}},$ $\bar{y} = \frac{(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})^2(c - 1)}{w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa} (w_{Aa}^2 - w_{AA}w_{aa})^2}$	Существует при $c > 1 +$ $\frac{w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}$ и $w_{Aa} > \max(w_{AA}, w_{aa})$ или $w_{Aa} < \min(w_{AA}, w_{aa})$
----	---	---

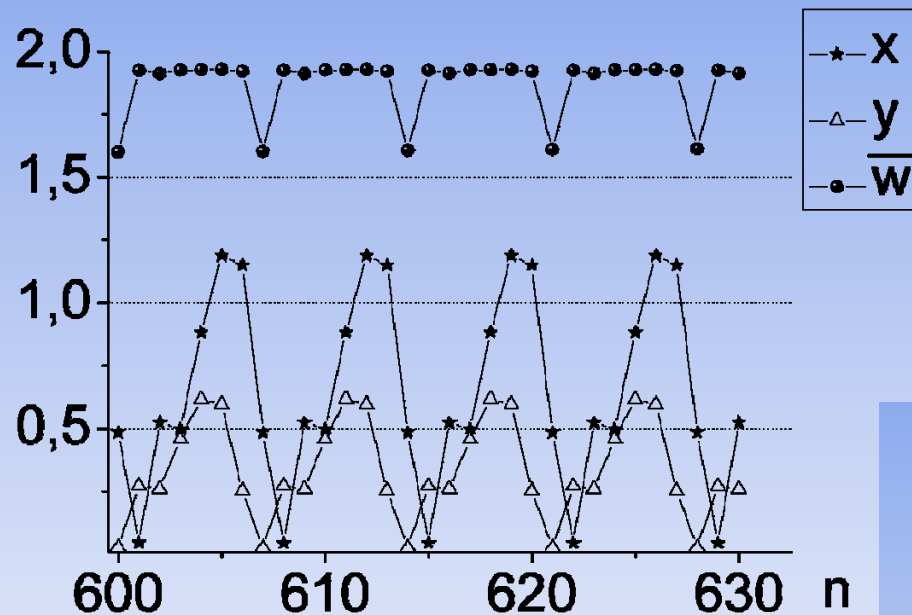
Условия устойчивости для мономорфных равновесий

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

Типы естественного отбора и динамика модели (1)

$w_{AA}, w_{aa} > w_{Aa}$ Мономорфизм	$1-c < w_{AA} (w_{aa}) < 3-2c$	Стабильная динамика
	$w_{AA} (w_{aa}) > 3 - 2c$	Колебания численностей возрастных групп
$w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa}$ Мономорфизм	$1 - c < w_{AA} < 3 - 2c$	Стабильная динамика
	$w_{AA} > 3 - 2c$	Колебания численностей возрастных групп
$w_{Aa} > w_{AA}, w_{aa}$ Полиморфизм	$F(w_{ij}) < \text{stab. Bound 1}$	Стабильная динамика
	$F(w_{ij}) > \text{stab. Bound 1}$ $F(w_{ij}) < \text{stab. Bound 2}$	Колебания численностей возрастных групп
	$F(w_{ij}) > \text{stab. Bound 2}$	Колебания численностей генетического состава возрастных групп

Колебания численностей возрастных групп, генетического состава популяции и средней приспособленности зародышей

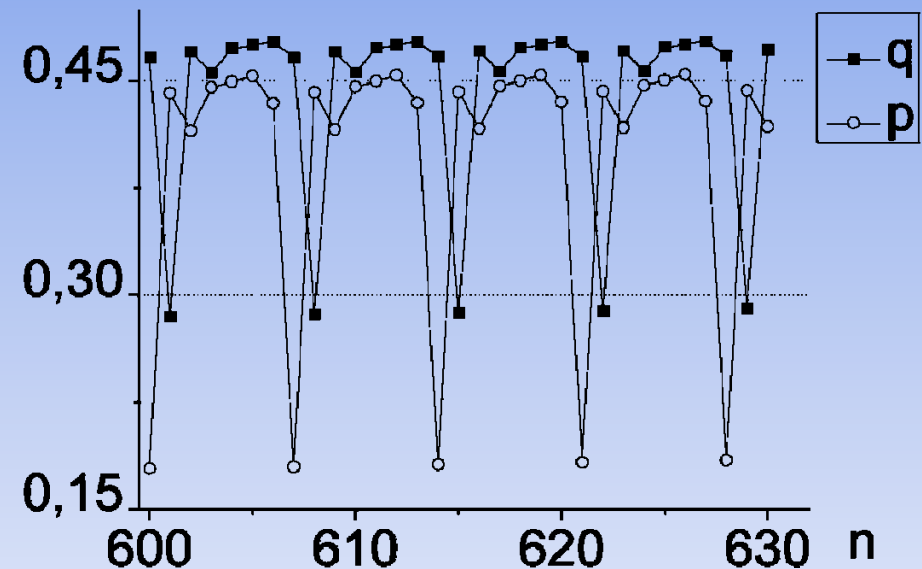


Model parameters:

$$c = 0.8,$$

$$w_{AA} = 1.1, w_{Aa} = 2.8,$$

$$w_{aa} = 1.05.$$



Модель эволюции двухвозрастной популяции с отбором по выживаемостям в репродуктивной группе

$$(2) \left\{ \begin{array}{l} x(n+1) = wy(n) \\ y(n+1) = (1-x(n))x(n) + \tau(n)y(n) \\ q(n+1) = p_{AA}(n) + \frac{1}{2} p_{Aa}(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1-x(n))x(n)q(n)^2 + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1-x(n))x(n) + \tau(n)y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{2(1-x(n))x(n)q(n)(1-q(n)) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1-x(n))x(n) + \tau(n)y(n)} \end{array} \right.$$

- здесь $\tau(n) = (c_{AA} - c_{aa})p_{AA}(n) + (c_{Aa} - c_{aa})p_{Aa}(n) + c_{aa}$ - средняя выживаемость половозрелых особей на последующих годах жизни; c_{ij} - выживаемость ij -го генотипа,
- p_{ij} - частота ij -генотипа в старшей возрастной группе.

Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование эволюции популяции с двумя возрастными классами // Информатика и системы управления. 2013. № 2 (36), с. 36 – 45.

Стационарные точки (или равновесия) системы (2)

Мономорфные равновесия:

1.	$q = 0, \quad p_{AA} = 0, p_{Aa} = 0$ $x = \frac{w + c_{aa} - 1}{w}, y = \frac{w + c_{aa} - 1}{w^2}.$	Существует при $c_{aa} > 1 - w$
2.	$q = 1, \quad p_{AA} = 1, p_{Aa} = 0$ $x = \frac{w + c_{AA} - 1}{w}, y = \frac{w + c_{AA} - 1}{w^2}.$	Существует при $c_{AA} > 1 - w$

Полиморфное:

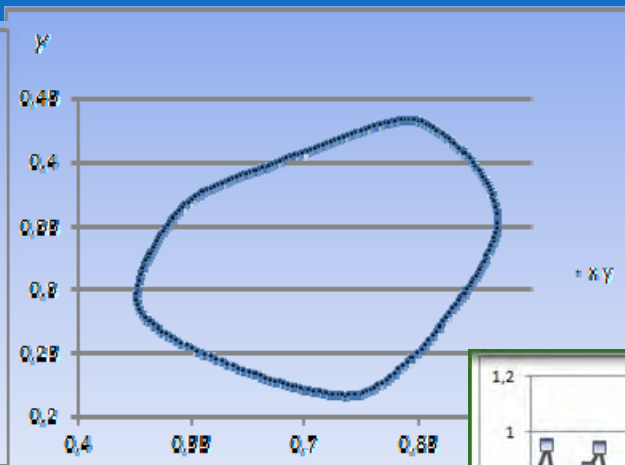
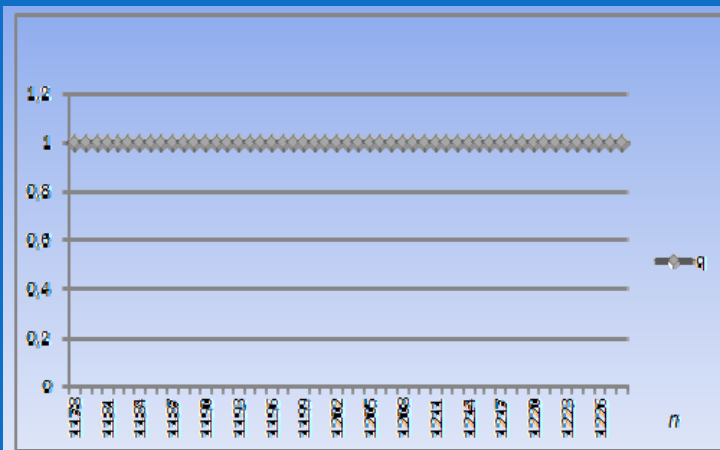
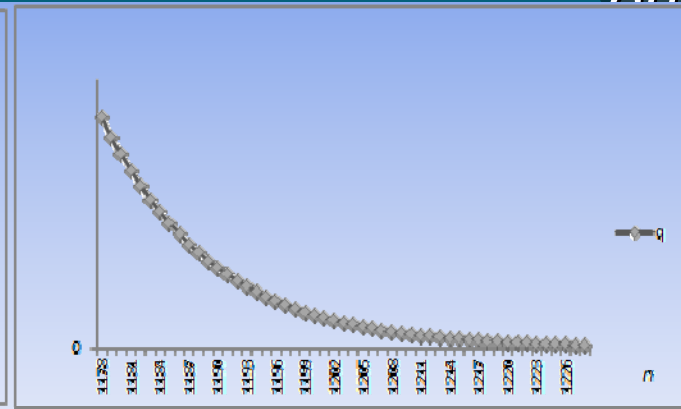
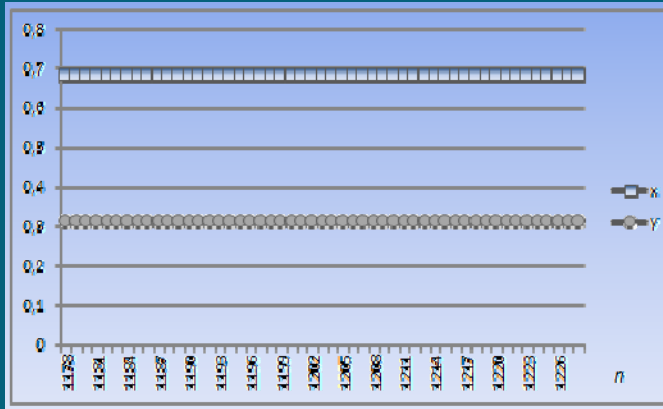
$$\left\{ \begin{array}{l} x = (w + c - 1) / w, \\ y = (w + c - 1) / w^2 \\ q_A = p_{AA} + \frac{1}{2} p_{Aa} \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} p_{AA} = \frac{(c_{Aa} - c_{aa})^2 (1 - c_{Aa})(1 - c_{AA})}{(c_{aa}(1 + c_{Aa} - 2c_{AA}) - c_{Aa}(2 - c_{AA}) + c_{AA})(c_{aa} - c_{Aa}(2 - c_{Aa}) + c_{AA} - c_{aa}c_{AA})} \\ p_{Aa} = \frac{2(1 - c_{aa})(c_{Aa} - c_{aa})(c_{Aa} - c_{AA})(1 - c_{AA})}{(c_{aa}(1 + c_{Aa} - 2c_{AA}) - c_{Aa}(2 - c_{AA}) + c_{AA})(c_{aa} - c_{Aa}(2 - c_{Aa}) + c_{AA} - c_{aa}c_{AA})} \end{array} \right.$$

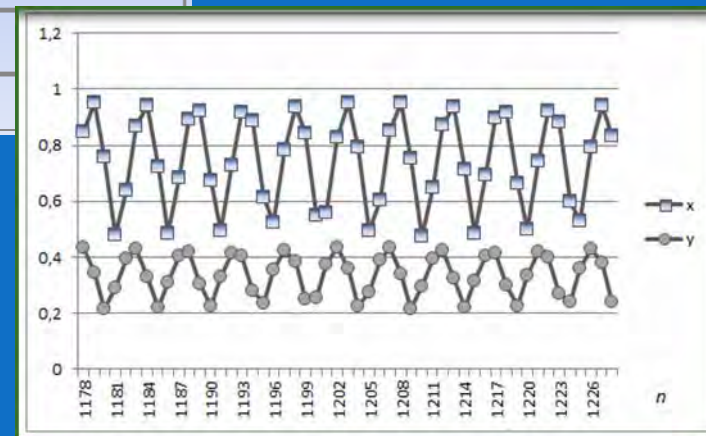
Условия устойчивости для мономорфных равновесий

1. $q = 0,$ $p_{AA} = 0, p_{Aa} = 0$	$1 - c_{aa} < w < 3 - 2c_{aa}$ $c_{aa} > c_{Aa}$
2. $q = 1,$ $p_{AA} = 1, p_{Aa} = 0$	$1 - c_{AA} < w < 3 - 2c_{AA}$ $c_{AA} > c_{Aa}$

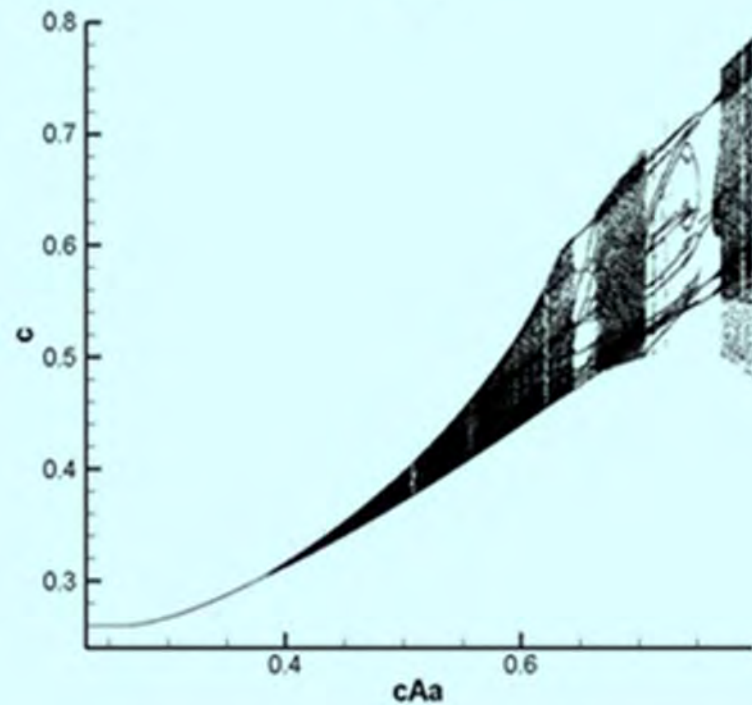
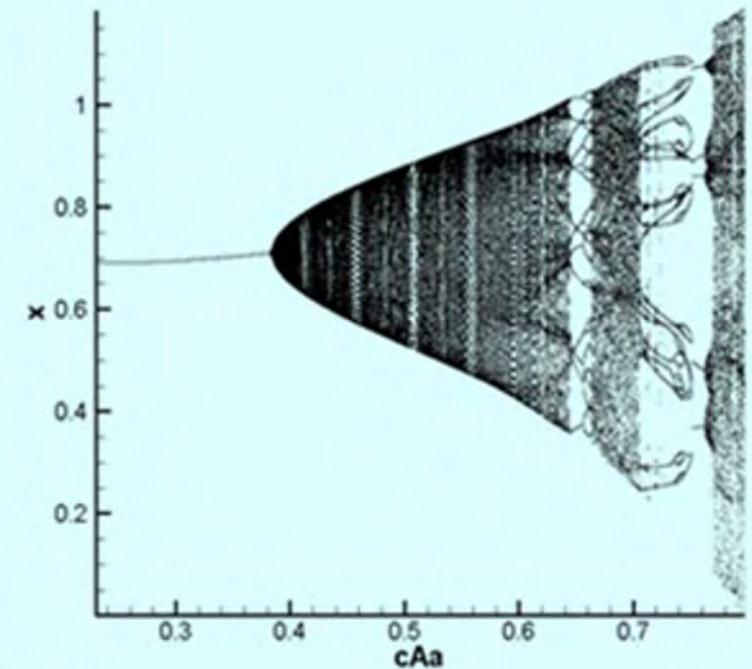
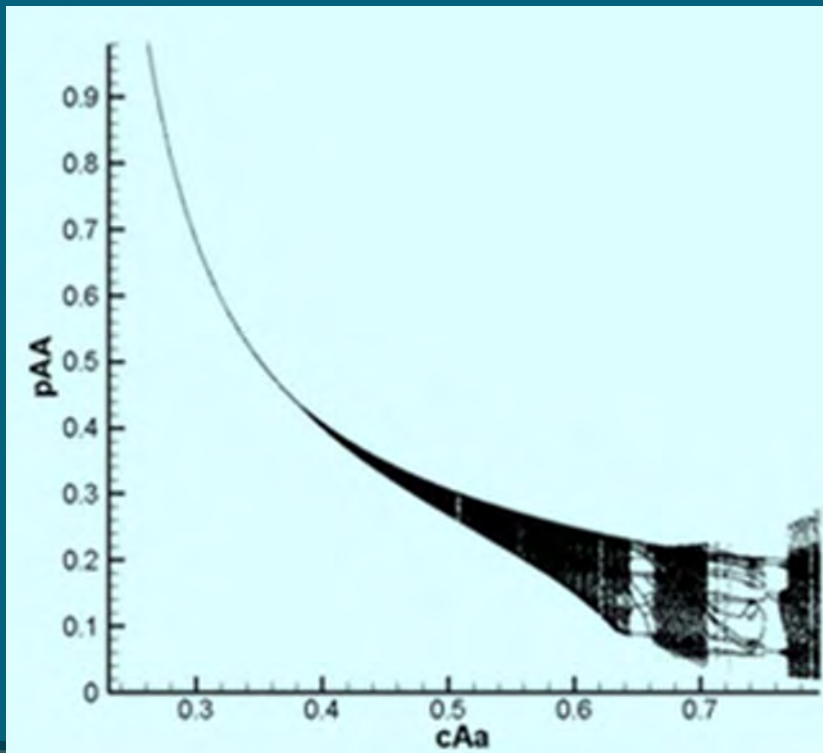
Влияние начальных условий на тип популяционной динамики



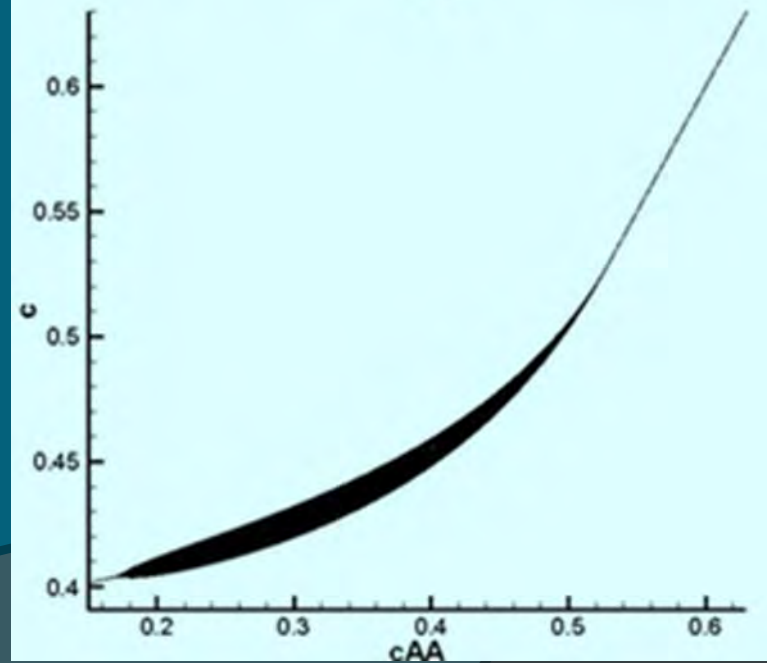
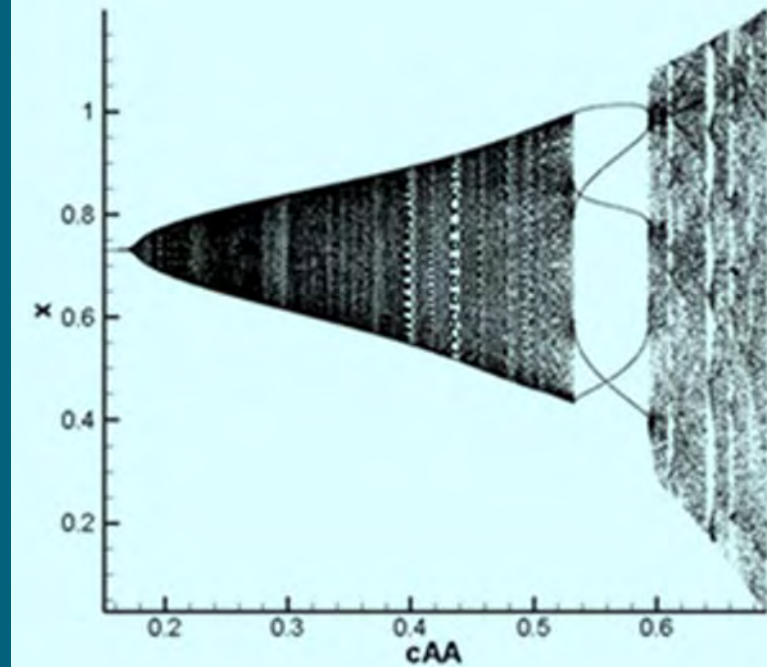
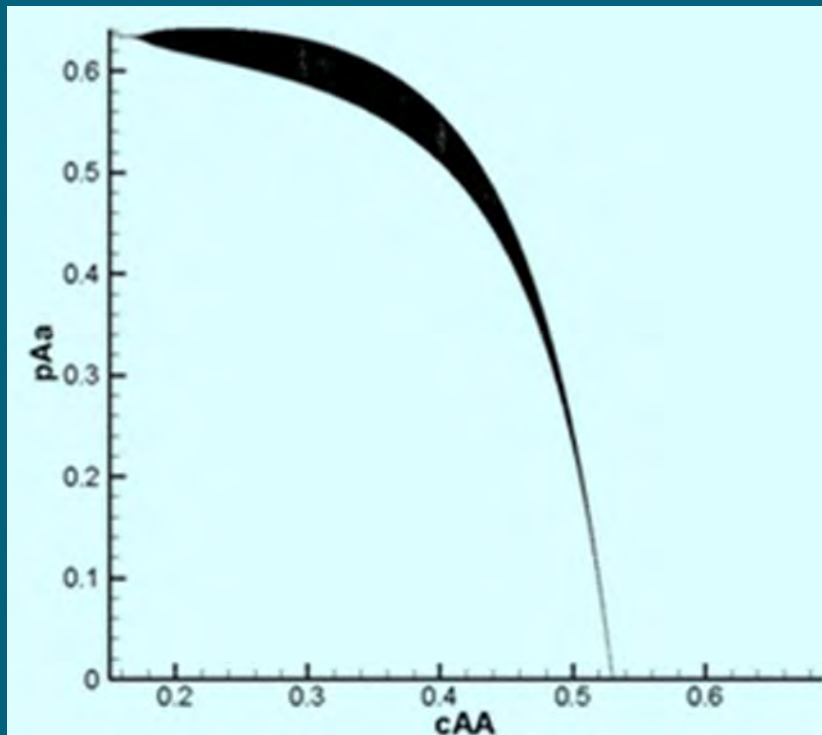
Стабильная динамика численности популяции при закреплении аллеля a и незатухающие колебания численностей возрастных групп при закреплении другого аллеля (A)



Сценарий 1. Изменение динамики популяции с ростом выживаемости гетерозигот



Сценарий 2. Изменение динамики популяции с ростом выживаемости гомозигот





Антагонистическая плеiotропия

- Эволюционная теория старения Вильямса (Williams, 1957).
 - Предположение о существовании плеiotропных генов, оказывающих 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)
- Например, можно предположить существование гена, который увеличивает фиксацию кальция в костях.
 - Положительный эффект в молодом возрасте, т.к. уменьшается риск переломов костей;
 - на более поздних стадиях жизненного цикла - повышение риска остеопороза, связанного с чрезмерной кальцификацией.
- Или мутации, вызывающие перепроизводство половых гормонов,
 - увеличивают репродуктивный успех,
 - но значительно повышают вероятность рака органов репродуктивной системы на более поздних стадиях жизни.

Эволюционная модель двухвозрастной популяции с плейотропным локусом

$$(3) \quad \left\{ \begin{array}{l} x(n+1) = \bar{w}y(n) \\ q_{AA}(n+1) = w_{AA}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))^2 / \bar{w} \\ q_{Aa}(n+1) = 2w_{Aa}(p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n))(1 - p_{AA}(n) - \frac{1}{2}p_{Aa}(n)) / \bar{w} \\ y(n+1) = (1 - x(n))x(n) + \bar{c}y(n) \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{AA}(n) + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \bar{c}y(n)} \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{Aa}(n) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \bar{c}y(n)} \end{array} \right.$$

- здесь $\bar{w}(n) = w_{AA}p_{AA}^2(n) + 2w_{Aa}p_{AA}(n)p_{Aa}(n) + w_{aa}p_{aa}^2(n)$ - репродуктивный потенциал популяции (или средняя приспособленность зародышей);
- $\bar{c}(n) = c_{AA}p_{AA}(n) + c_{Aa}p_{Aa}(n) + c_{aa}p_{aa}(n)$ - средняя выживаемость репродуктивной группы ($y(n)$);
- w_{ij} - приспособленность (ij)-го генотипа зародышей, c_{ij} - выживаемость половозрелых особей (ij)-ого генотипа на последующих годах жизни ($0 \leq c_{ij} < 1$);
- $x(n)$ и $y(n)$ - численность младшего и старшего возрастного класса соответственно в n -ый сезон размножения;
- q_{ij} и p_{ij} - частота ij -го генотипа в младшем и старшем возрастном классе, соответственно.

Мономорфные стационарные точки системы (3)

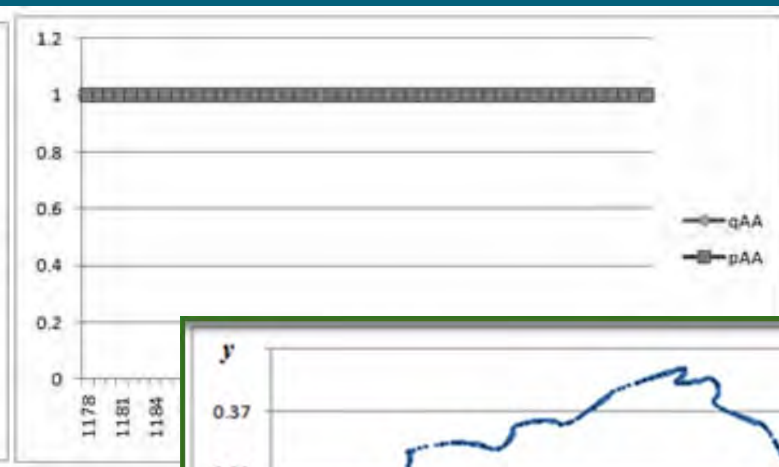
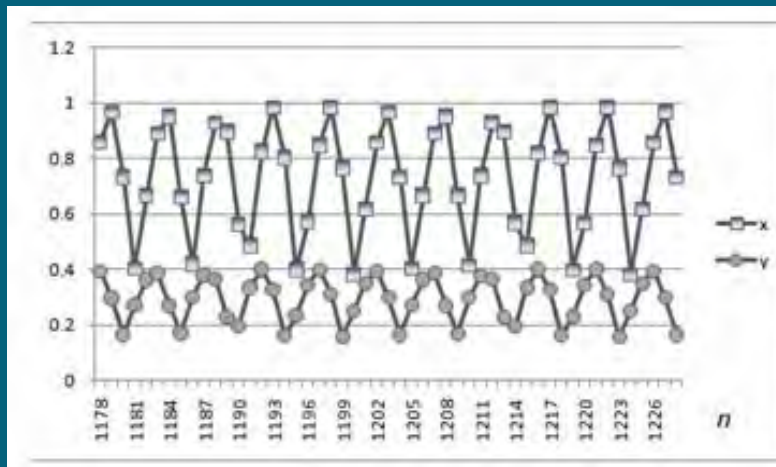
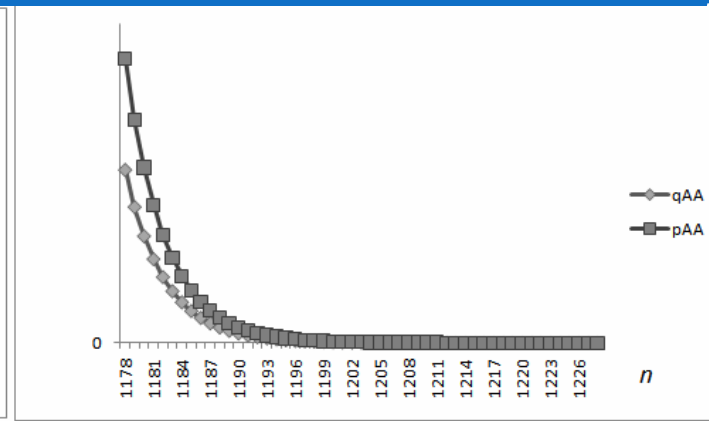
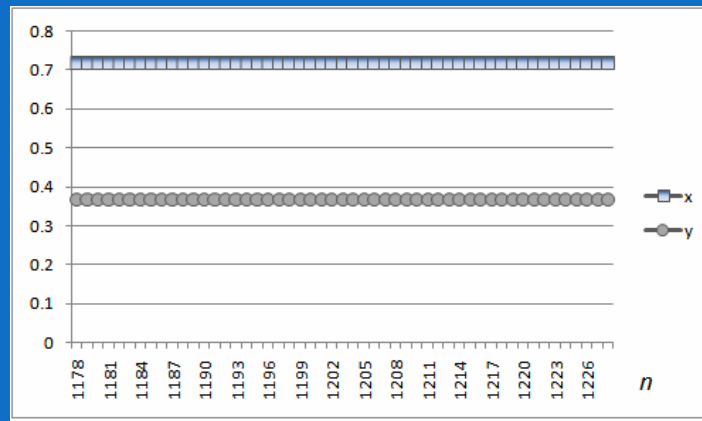
1. $\begin{cases} x = (w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa} \\ y = (w_{aa} + c_{aa} - 1) / w_{aa}^2 \end{cases}$ $p_{AA} = 0, p_{Aa} = 0, q_{AA} = 0, q_{Aa} = 0$	Существует $w_{aa} + c_{aa} > 1$ Устойчиво, если $\begin{cases} 1 - c_{aa} < w_{aa} < 3 - 2c_{aa}, \\ \frac{w_{Aa}}{1 - c_{Aa}} < \frac{w_{aa}}{1 - c_{aa}}. \end{cases}$
2. $\begin{cases} x = (w_{AA} + c_{AA} - 1) / w_{AA} \\ y = (w_{AA} + c_{AA} - 1) / w_{AA}^2 \end{cases}$ $p_{AA} = 1, p_{Aa} = 0, q_{AA} = 1, q_{Aa} = 0$	Существует $w_{AA} + c_{AA} > 1$ Устойчиво, если $\begin{cases} 1 - c_{AA} < w_{AA} < 3 - 2c_{AA}, \\ \frac{w_{Aa}}{1 - c_{Aa}} < \frac{w_{AA}}{1 - c_{AA}}. \end{cases}$

Полиморфные стационарные точки системы (3)

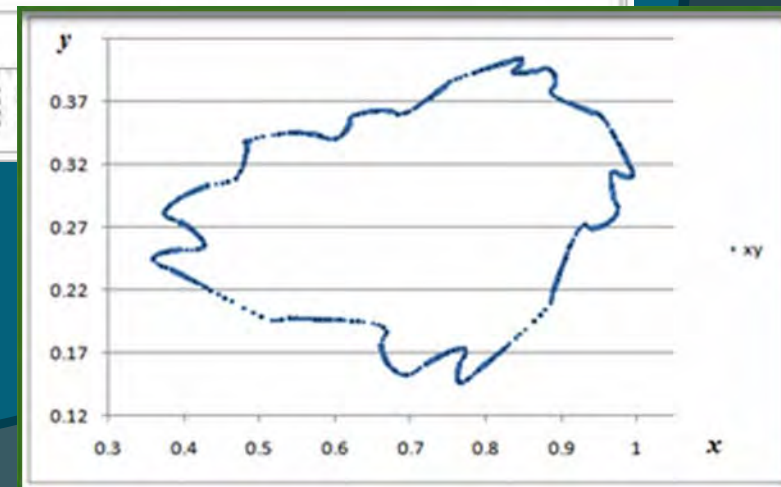
$$\left\{ \begin{array}{l} \bar{w}p_{AA}(1-c_{AA}) = w_{AA}(1-c)(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})^2, \\ \bar{w}p_{Aa}(1-c_{Aa}) = 2w_{Aa}(1-c)(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})(1-p_{AA} - \frac{1}{2}p_{Aa}), \end{array} \right.$$

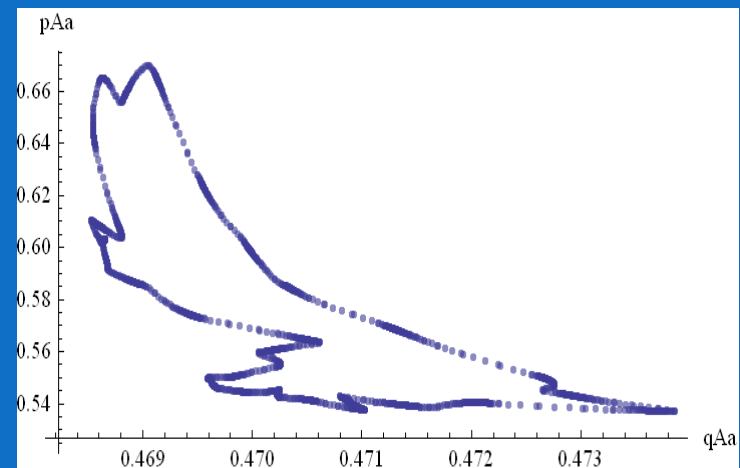
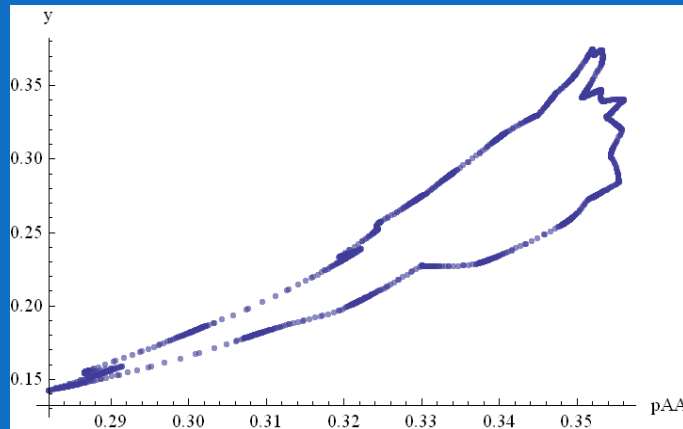
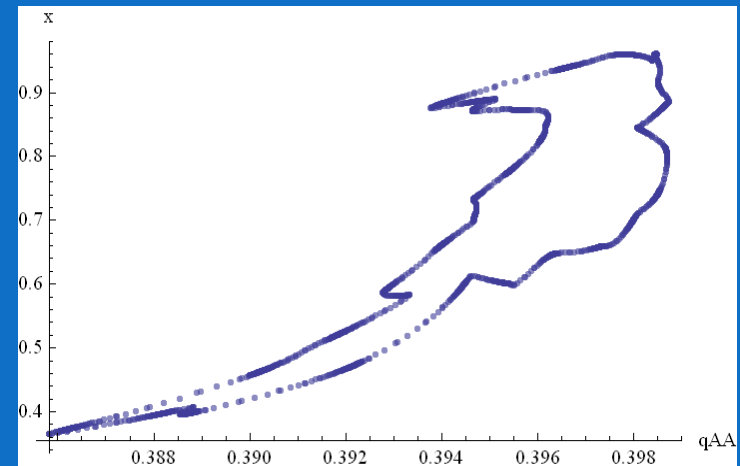
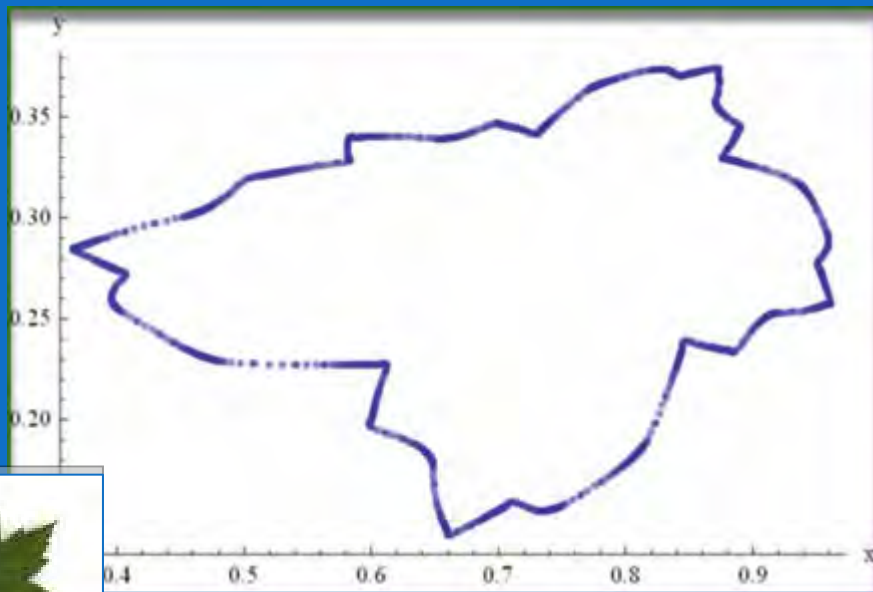
$$\left\{ \begin{array}{l} x = (\bar{w} + c - 1) / \bar{w} \\ y = (\bar{w} + c - 1) / \bar{w}^2 \\ q_{Aa} = 2w_{Aa}(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})(1-p_{AA} - \frac{1}{2}p_{Aa}) / \bar{w} \\ q_{AA} = w_{AA}(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa})^2 / \bar{w} \end{array} \right.$$

Влияние начальных условий на тип популяционной динамики

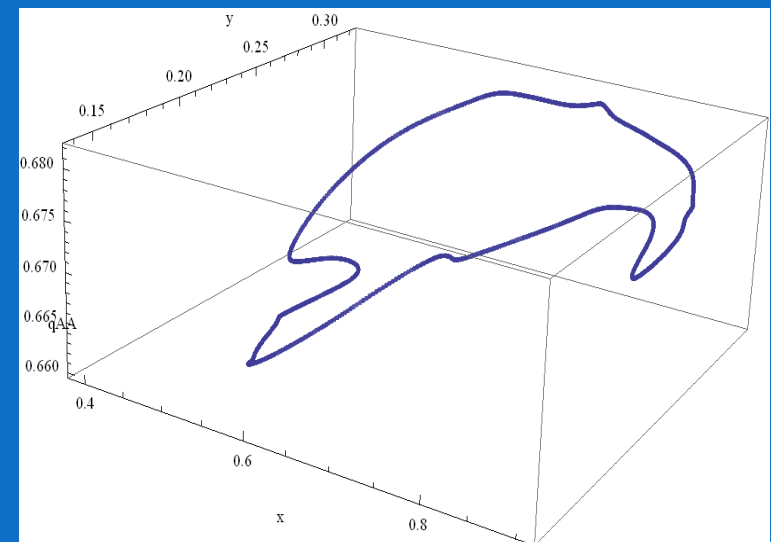
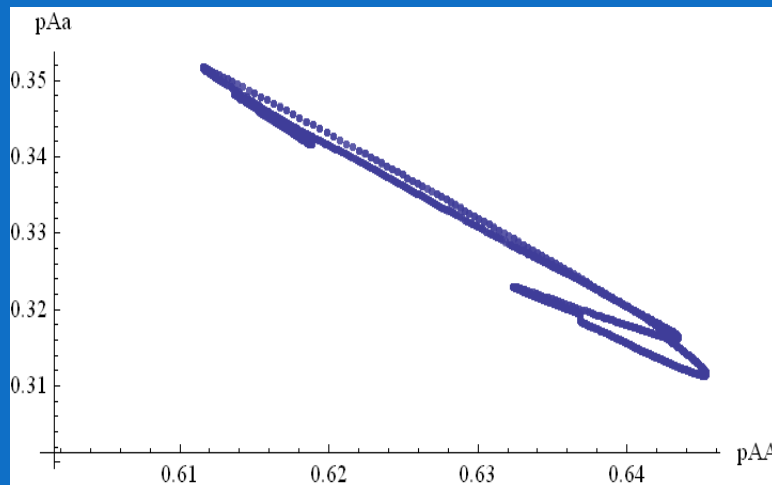
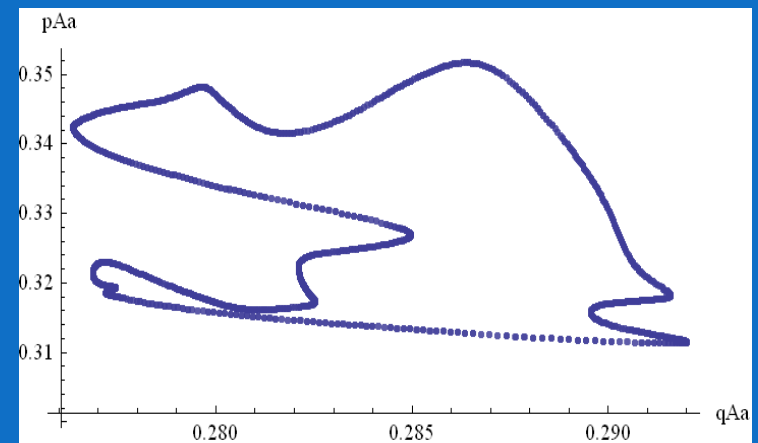
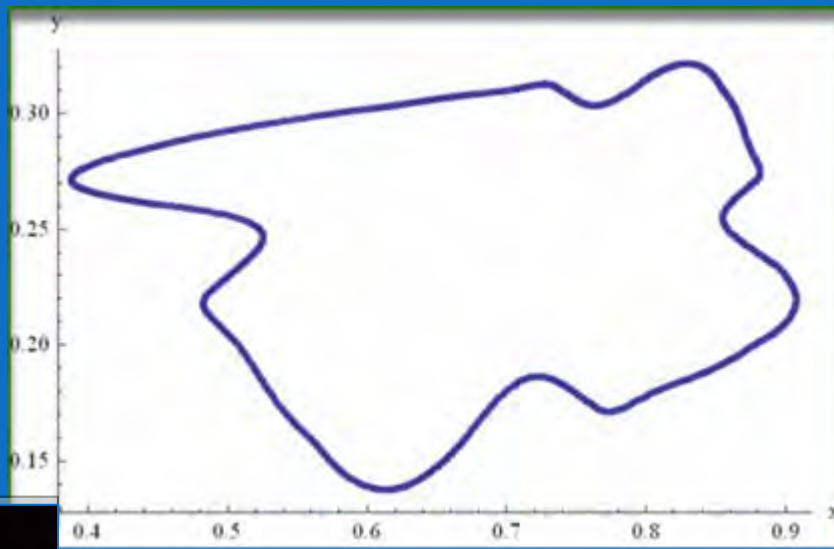


Стабильная динамика численности популяции при закреплении аллеля a и незатухающие колебания численностей возрастных групп при закреплении другого аллеля (A)





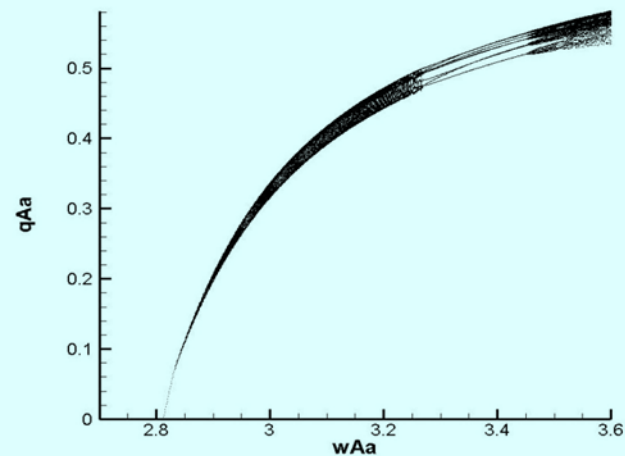
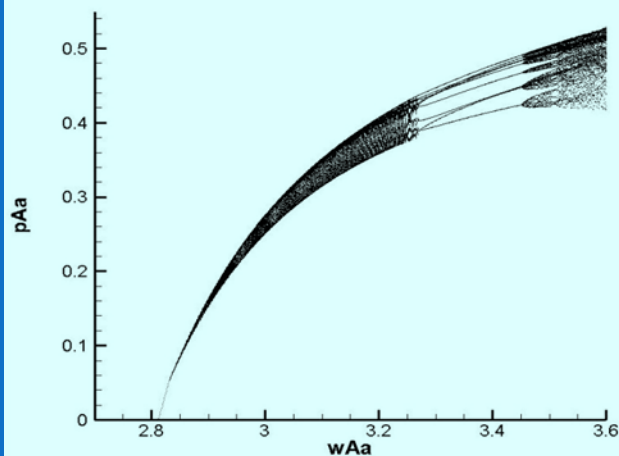
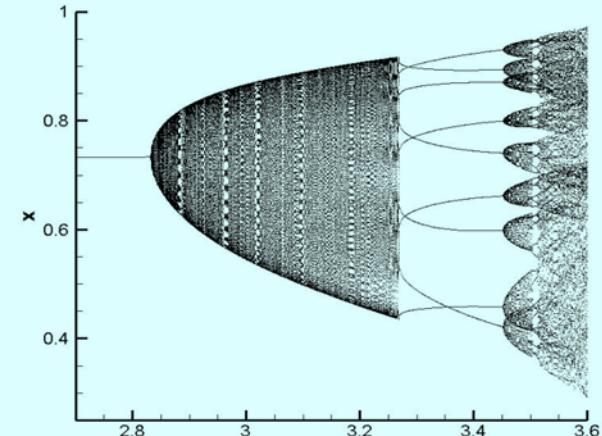
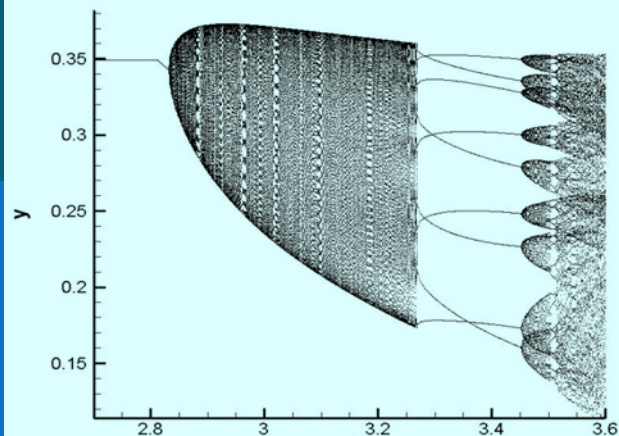
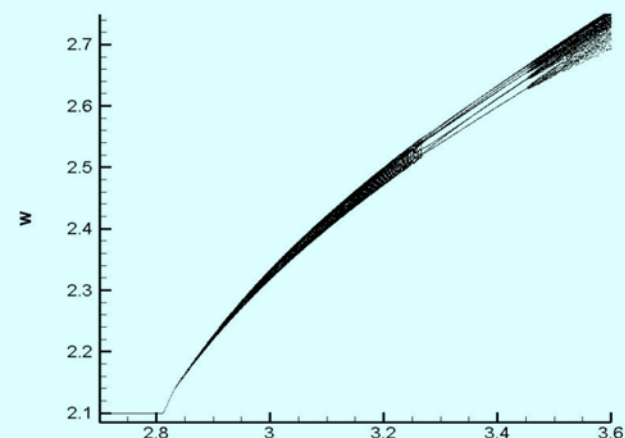
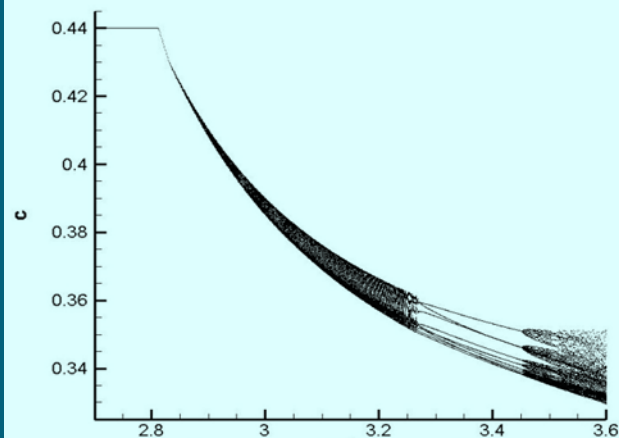
Фазовые портреты системы (3) в плоскости x у (слева вверху),
 xq_{AA} , yp_{AA} и $p_{AA}q_{AA}$.



Фазовые портреты системы (3) в плоскостях xu (слева вверху), $p_{Aa}q_{Aa}$, $p_{Aa}p_{AA}$ и пространстве xuq_{Aa} .

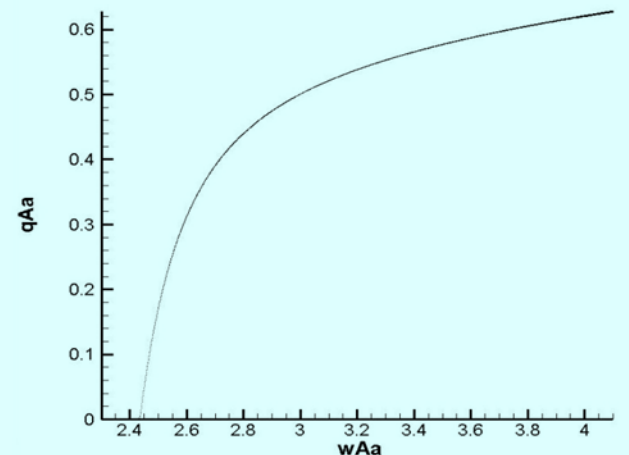
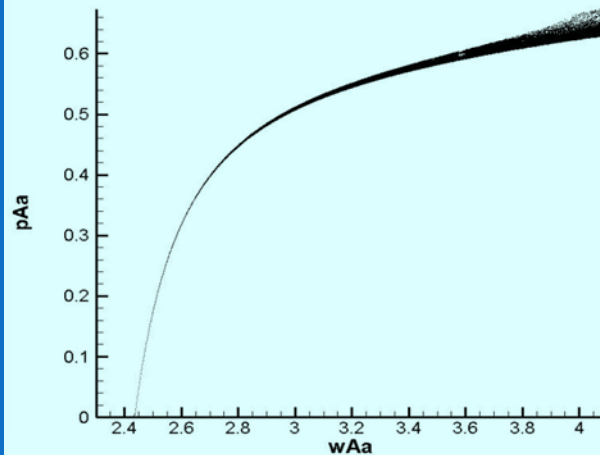
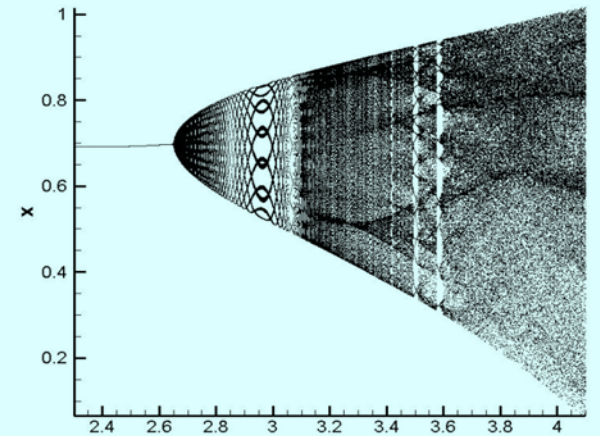
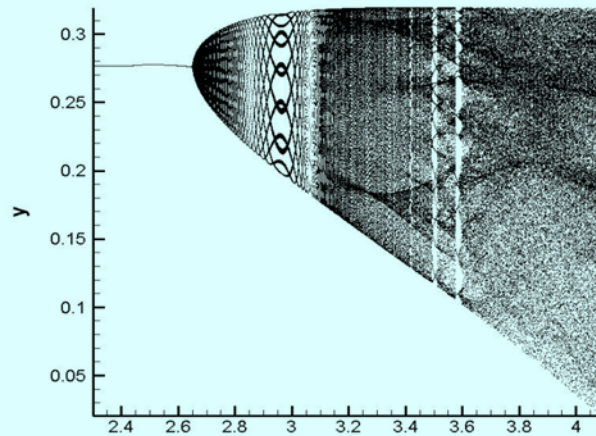
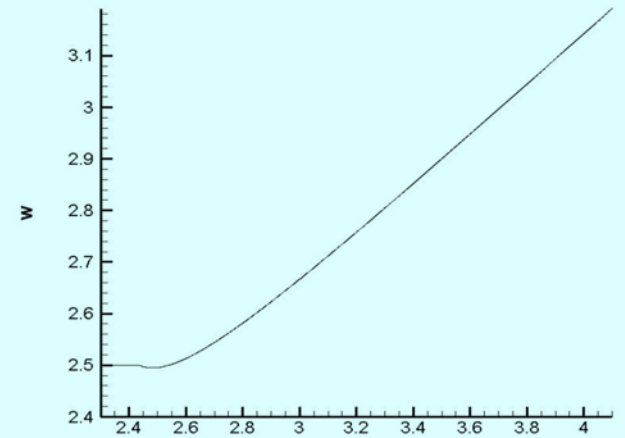
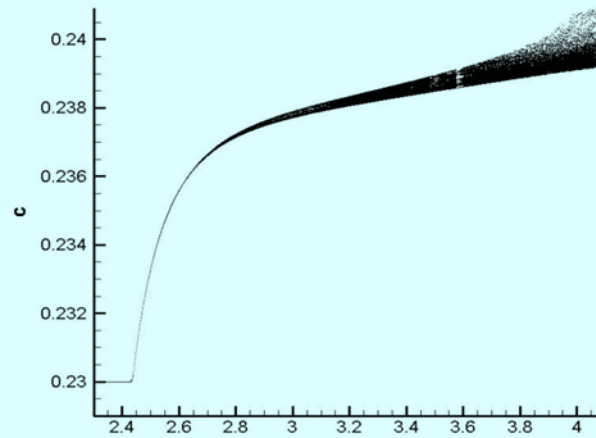
Установление полиморфизма при пониженной приспособленности гетерозиготы в репродуктивном возрасте

Распределение средней
выживаемости (c) старшей
возрастной группы и
репродуктивного потенциала
популяции (w), численности
младшего (x) и старшего (y)
возрастного класса, частоты
генотипа Aa в старшей и
младшей возрастной группе в
предельных траекториях
системы (3) с изменением
бифуркационного параметра
 w_{Aa} .
Параметры модели: $w_{AA} = 2.1$,
 $w_{aa} = 2$, $c_{AA} = 0.45$, $c_{aa} = 0.3$,
 $c_{Aa} = 0.25$.

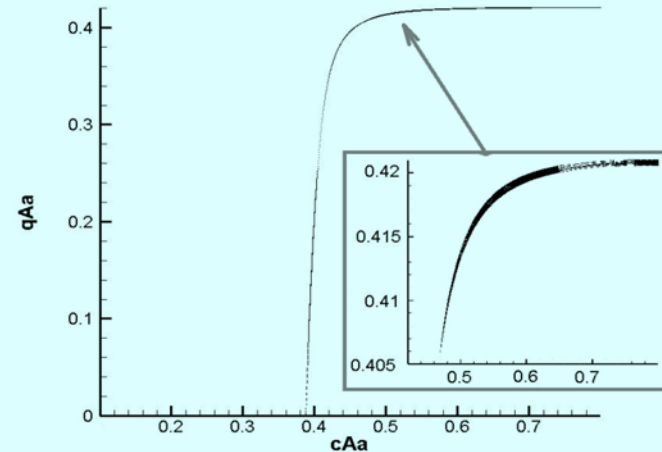
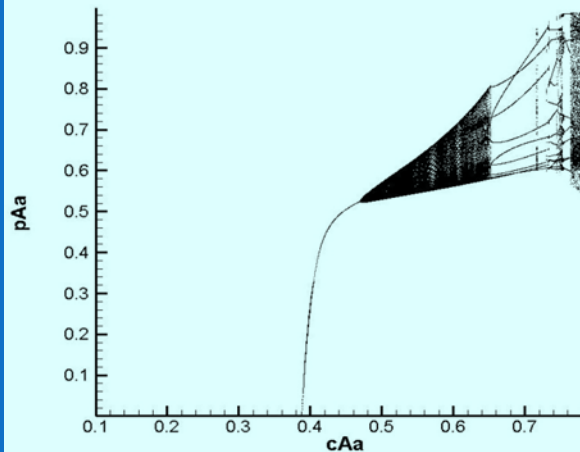
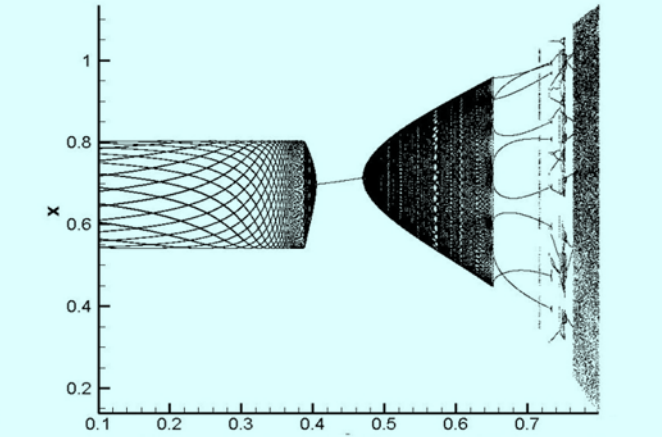
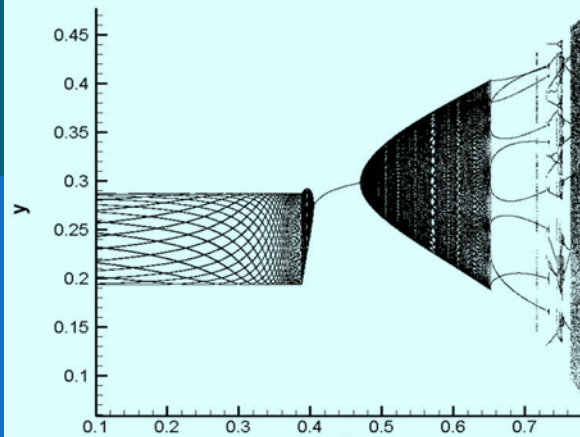
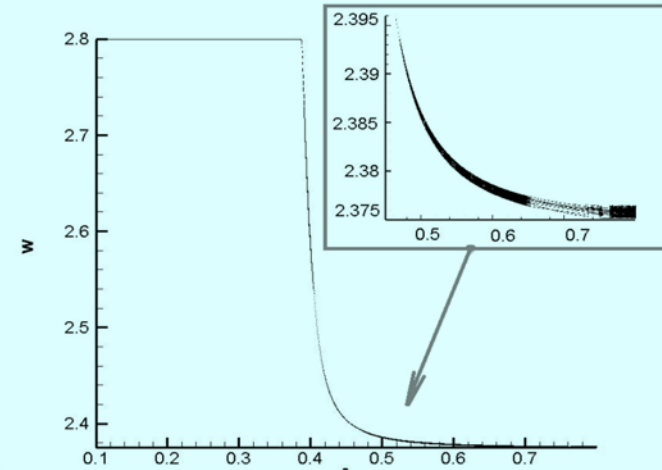
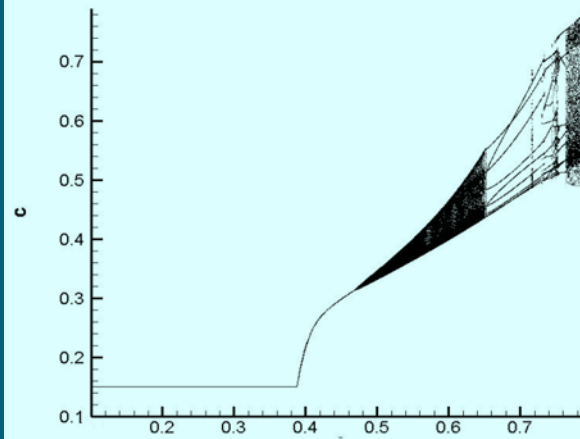


Установление полиморфизма при повышенной приспособленности гетерозиготы в репродуктивном возрасте

Распределение средней
выживаемости (c) старшей
возрастной группы и
репродуктивного потенциала
популяции (w), численности
младшего (x) и старшего (y)
возрастного класса, частоты
генотипа Aa в старшей и
младшей возрастной группе в
предельных траекториях
системы (3) с изменением
бифуркационного параметра
 w_{Aa} .
Параметры модели: $w_{AA} = 2.5$,
 $w_{aa} = 2$, $c_{AA} = 0.23$, $c_{Aa} = 0.25$,
 $c_{aa} = 0.20$.



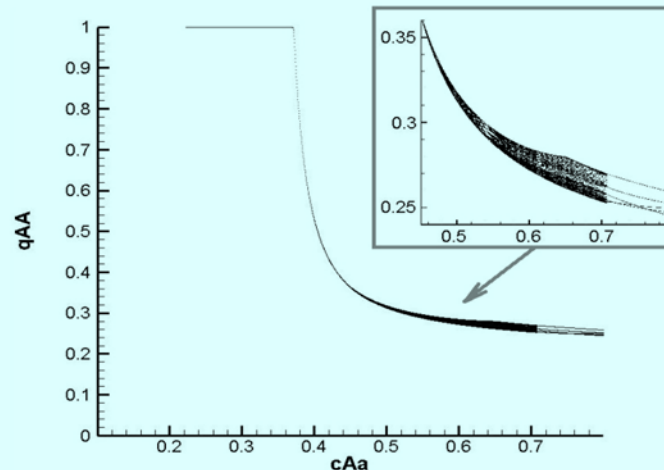
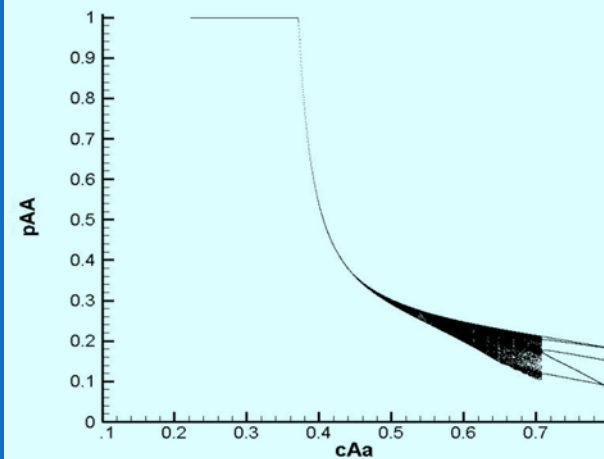
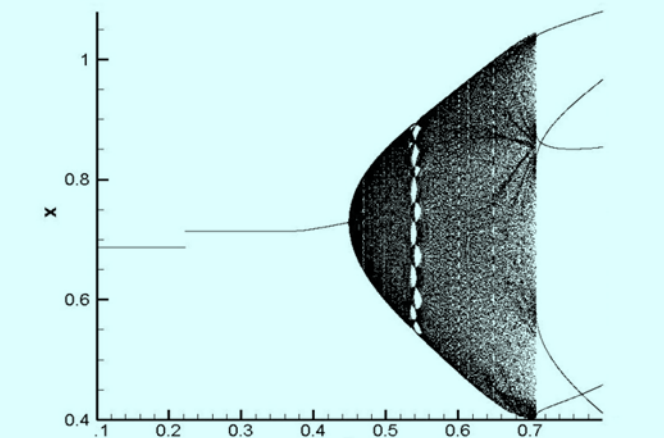
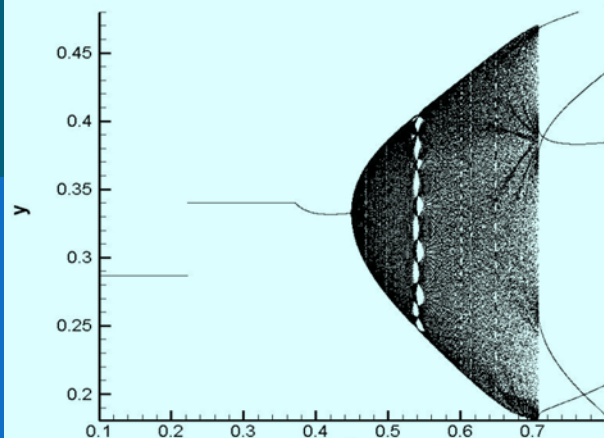
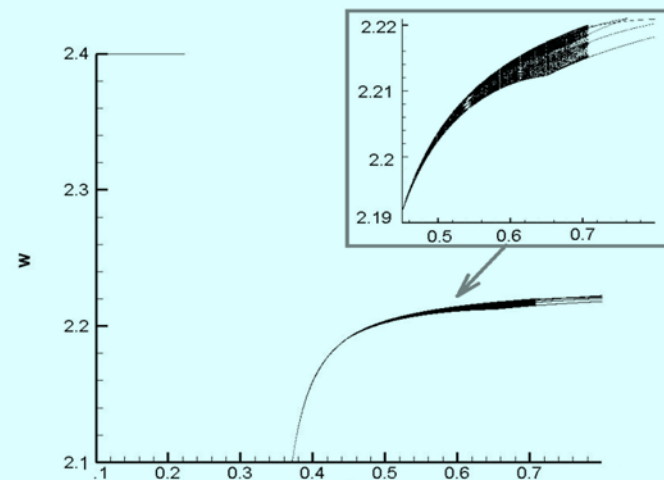
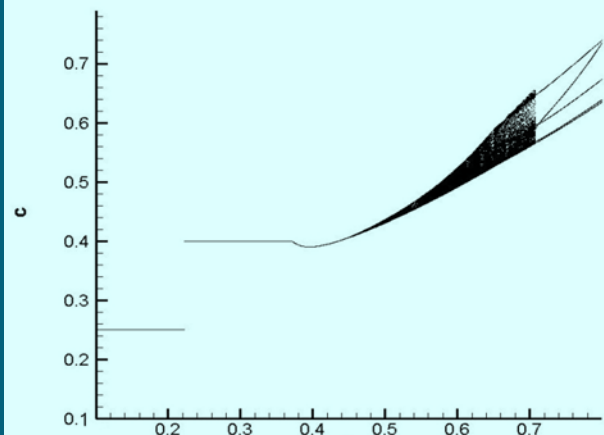
Установление полиморфизма при пониженной приспособленности гетерозиготы зародышей



Распределение средней
выживаемости (c) старшей
возрастной группы и
репродуктивного потенциала
популяции (w), численности
младшего (x) и старшего (y)
возрастного класса, частоты
генотипа Aa в старшей и
младшей возрастной группе в
предельных траекториях
системы (3) с изменением
бифуркационного параметра
 c_{Aa} .
Параметры модели: $w_{AA} = 2.7$,
 $w_{Aa} = 2$, $w_{aa} = 2.8$, $c_{AA} = 0.13$,
 $c_{aa} = 0.15$.

Смена одного
мономорфного
равновесия другим и
далее установление
полиморфизма
($w_{aa} > w_{Aa} > w_{AA}$)

Распределение средней
выживаемости (c) старшей
возрастной группы и
репродуктивного потенциала
популяции (w), численности
младшего (x) и старшего (y)
возрастного класса, частоты
генотипа AA в старшей и
младшей возрастной группе в
предельных траекториях
системы (3) с изменением
бифуркационного параметра
 c_{Aa} .
Параметры модели: $w_{AA} = 2.1$,
 $w_{Aa} = 2.2$, $w_{aa} = 2.4$, $c_{AA} = 0.4$,
 $c_{aa} = 0.25$



Основные результаты и выводы

- Разработан набор моделей динамики генетической структуры и численности популяции, позволяющий глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции.
- Введение в модель однолокусного F-отбора возрастной структуры позволило наблюдать нестабильную динамику генетического состава популяции.
- Увеличение репродуктивного потенциала w и выживаемости s сопровождается усложнением динамики численности популяции.
- Однако эволюционный рост самих этих параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями; причем в случае антагонистической плеiotропии рост одного из этих параметров, как правило, сопровождается закономерным уменьшением другого.
- 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.
- Влияние внешних условий может оказаться весьма существенным в определении направления эволюции структурированной популяции.

Исследование проведено при поддержке РФФИ (грант №11-01-98512) и ДВО РАН в рамках программы Президиума РАН (проекты № 12-I-П28-02, 12-I-П15-02, 12-II-СО-06-019, 12-06-007, 13-III-B-01I-002).

Спасибо за внимание!

