

В. С. БЕЗЕЛЬ, В. Г. ИЩЕНКО, Б. П. ПОПОВ, академик С. С. ШВАРЦ

**ОПЫТ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ**

Многочисленные математические модели, используемые для определения эффективности отбора, как правило, основаны на представлении о том, что сдвиг средней нормы изменчивости популяции определяется различным вкладом отдельных генотипов в генофонд последующих поколений. При этом эффективность отбора оценивается в зависимости от многих факторов, в том числе от генетической структуры популяции, характера генетической детерминированности отдельных признаков (¹⁻³), частоты различных аллелей (^{2, 4}), способов размножения (⁵), динамики численности (⁶), системы формирования брачных пар (^{7, 8}), конкурентных соотношений с близким видом (⁹) и т. д.

Однако модели перечисленных выше авторов и множество им аналогичных построены на классических представлениях об отборе как отборе индивидуальном. Многочисленные экологические исследования дали основания для развития представлений о «косвенном отборе». Суть развиваемых нами представлений сводится к следующему: изменение экологической структуры популяции с неизбежностью приводит к направленному, теоретически предсказываемому изменению ее генетического состава (¹⁰⁻¹⁴). К сходным представлениям в последнее время пришли и некоторые зарубежные авторы (^{15, 16}). Более того, для Андерсона и Кинга они явились основой для создания модели (¹⁵), описывающей влияние возрастного состава популяции на ее генетическую структуру. Однако Андерсон и Кинг не имели возможности использовать в своей модели коэффициенты, характеризующие реальную популяцию, и поэтому не могли определить эффективность действия перестройки структуры популяции как своеобразной формы отбора. Мы воспользовались моделью Андерсона и Кинга для описания реальной популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.).

Популяция *R. arvalis* постоянно включает в себя три генотипа за счет комбинации двух аллелей (S и s) одного аутосомного локуса. На основании изучения распределения размеров тела в пределах популяции выделено 6 возрастных групп — от сеголеток (0+) до пятилетних особей. Поскольку аллель S полностью доминантен и гетерозиготы внешне неотличимы от гомозигот, частоты аллелей для всех возрастных групп получены на основании расчетов по формуле Харди — Вайнберга. Коэффициенты выживаемости для всех генотипов приняты инвариантными (на стадиях икринки — головастик) по отношению к плотности как отдельных генотипов, так и суммарной. В пользу этого предположения свидетельствуют данные, полученные при анализе генетического состава сеголеток, попадающих различные водоемы, отличающиеся друг от друга по плотности, температурному режиму и прочим абиотическим факторам, а также в разные годы (табл. 1). Обращает на себя внимание факт, что несмотря на большую изменчивость соотношения разных генотипов в процессе выхода на сушу из одного и того же водоема, общий итог разных водоемов практически одинаков: выход особей фенотипа «*striata*» колеблется лишь от 36 до 40% (в среднем $38,3 \pm 0,84\%$).

Таблица 1

Количество особей фенотипа «striata», проходящих метаморфоз в популяции *Rana arvalis* (по Е. Л. Щупак)

год обследования, тип водоема	Выход из разных водоемов		Выход из одного водоема		
	число особей, вышедших из водоема	частота фенотипа, %	дата	n	частота фенотипа, %
1968, залив озера	884	37,3±1,63	5 VII 11 VII	63 71	12,7±4,1 32,1±5,4
1972, замкнутый разрезный	759	39,9±1,77	17 VII 21 VII	70 70	31,4±5,5 37,1±5,8
1972, замкнутый плотный	540	36,5±2,06	30 VII	106	33,0±4,5
1973, залив озера	785	38,7±1,73	6 VIII	263	43,0±3,0
1973, замкнутый плотный	398	36,9±2,42	16 VIII	142	50,0±4,2

Таблица 2

Основные параметры популяции *Rana arvalis*

Генотип	Среднее число особей в разных возрастных группах					Число оплодотворенных икринок на 1 особь (B_{ij}) в разных возрастных группах			R_i
	0+	1+—2+	3+	4+	5+	3+	4+	5+	
SS	14	—	8,4	4,5	4,5	310	387	387	0,00248
Ss	102	—	52,6	19,5	9,5	310	387	387	0,00358
ss	184	—	83,0	21,0	5,0	313	380	487	0,00512
Частота гена, P_s	0,207	—	0,241	0,317	0,487	—	—	—	—

Данные, характеризующие возрастной и генетический состав популяции (табл. 2) *, позволили определить коэффициенты выживаемости (A_{ij}), определяющие долю животных, переходящих из одной возрастной группы в другую. В табл. 1 приведен материал для половозрелых животных, принимающих участие в размножении. Имеющиеся в нашем распоряжении данные о количестве икры, откладываемой самками различных фенотипов, позволяют оценить коэффициенты плодовитости (B_{ij}) как количество оплодотворенной икры на одну особь. При этом мы считали, что жизнеспособность и плодовитость разных полов одинаковы, а количество самцов в период размножения вдвое превышает количество самок. Общее количество оплодотворенной икры рассчитывается как $P = \sum_{ij} N_{ij} B_{ij}$. Мы допустили, что в течение каждого периода размножения спаривание носит случайный характер (популяция характеризуется высокой степенью панмиксии).

Данные о плодовитости разных генотипов в разных возрастных группах позволяют рассчитать количество сеголеток каждого генотипа с учетом коэффициента общей выживаемости на стадиях икринок — головастика — сеголетка (R_i). Потомство (сеголетки), произведенное в интервал (период) размножения T , характеризуется специфичным по сравнению с родительским генетическим составом, и к интервалу размножения $T+1$ переходит в следующую возрастную группу (однолетние особи) с соответствующим коэффициентом выживаемости (A_{ij}). Аналогичные сдвиги

* Приведенные в табл. 1 данные являются усредненными, полученными при анализе выборок из популяции, собранных в течение четырех лет строго в одном и том же месте (места нагула особей перед зимовкой) и в одно и то же время (по завершении выхода сеголеток на сушу). Исходные данные, послужившие основой при составлении таблицы, здесь не приводятся.

происходят во всех возрастных группах. Этот процесс повторяется для каждого последующего интервала.

Подобная математическая модель, учитывающая размер популяции, ее возрастной состав и возрастную специфическую плодовитость особей, реализована нами в виде системы уравнений в конечных разностях на ЭВМ «Папри-2».

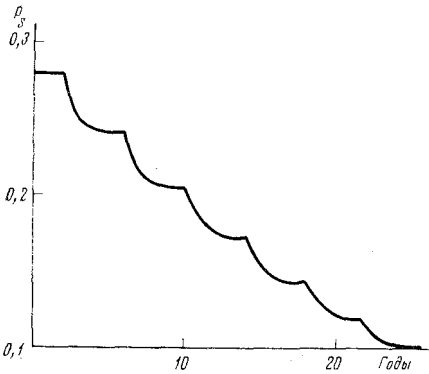


Рис. 1. Изменение частоты аллеля

В рамках предложенной модели рассмотрено изменение генетического состава популяции при равномерном, не зависящим от генотипа, снижении продолжительности жизни животных от 5 до 3 лет. Подобное воздействие интерпретировано нами как десятикратное снижение коэффициентов выживаемости для трехлетних и более старших животных.

На рис. 1 приведено изменение частоты аллеля в течение 20 интервалов размножения. Если принять в качестве показателя эффективности отбора изменение частоты гена за один год, то в рассматриваемом нами случае средняя величина $\Delta P_s = 0,07$. Учитывая, что «возраст» одного поколения у лягушек составляет 3 года, $\Delta P_s = 0,021$. Полученная оценка эффективности изменения возрастной структуры близка к реальным значениям. Классическим примером иллюстрации наивысшей эффективности естественного отбора служит распространение меланистов (СС) в популяциях березовой пяденицы на урбанизированных территориях (17). Соответствующие расчеты показывают, что ΔP равен 0,017 за 1 поколение*. Таким образом, мы вправе сделать заключение, что изменение возрастной структуры популяции по своей эффективности превосходит максимальную эффективность классической формы отбора, которая в неурбанизированной среде, по-видимому, никогда не наблюдается. Еще более важным представляется то обстоятельство, что если индивидуальным отбором, как чисто стохастическим процессом, мы управлять не можем, то изменение генетического состава популяции, основанное на изменении ее экологической структуры, вполне возможно уже в настоящее время. Так как теория вопроса детально обсуждалась нами ранее (14), то в настоящей статье мы ее не касаемся.

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра Академии наук СССР
Свердловск

Поступило
2 I 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. P. Moran, Ann. Human Genet., v. 32, 2, 183 (1968). ² P. O. Donald, Nature, v. 221, 5483, 815 (1969). ³ C. C. Miller, J. L. Gill, L. D. McGillard, Theor. and Appl. Genet., v. 41, 3, 130 (1971). ⁴ P. Левинс, Теоретическая и математическая биология, М., 1968, стр. 401. ⁵ M. Pincus, J. Theor. Biol., v. 28, 3, 483 (1970). ⁶ N. G. Hairston, D. W. Tinkle et al., Manag., v. 34, 4, 681 (1970). ⁷ L. M. Cook, Coefficients of Natural Selection, London, 1971. ⁸ J. Croize-Paurelet, Thes. Doct.-sci. appl. Fac. sci. Orsay Univ., Paris, 1870. ⁹ B. R. Levin, Evolution (U.S.A.), v. 25, 2, 249 (1971). ¹⁰ С. С. Шеварь, Природа, № 7 (1966). ¹¹ С. С. Шеварь, Эволюционная экология животных. Тр. Ин-та экол. раст. и животн. УФАИ СССР, т. 69 (1969). ¹² С. С. Шеварь, В. Г. Ищенко, Бюлл. МОИП, т. 73, 3, 8 (1968). ¹³ С. С. Шеварь, Э. Д. Гурвич и др., Журн. общ. биол., т. 33, 4, 3 (1972). ¹⁴ Е. Л. Шунак, Экология, т. 4, 97 (1973). ¹⁵ W. W. Anderson, C. King, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., v. 66, 780 (1970). ¹⁶ F. Vuilleumier, Terre et vie, v. 27, 179 (1973). ¹⁷ E. B. Ford, Ecological Genetics, 1965.

* Резкое снижение выживаемости старших возрастных групп можно считать вполне реальным допущением, так как хорошо известно, что популяции вида в различных условиях среды характеризуются различной возрастной структурой. Особенно много подобных данных накоплено ихтологами: разные популяции характеризуются различной средней продолжительностью жизни.