

Обзорная статья
УДК 574.34:575.174.4
DOI: 10.31857/S0869769825020084
EDN: GEPNKM

Математические модели, объединяющие экологический и генетический подходы в популяционной биологии

Е.Я. Фрисман, О.Л. Жданова[✉], Г.П. Неверова

Ефим Яковлевич Фрисман

член-корреспондент РАН, профессор, научный руководитель института
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия
frisman@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

Оксана Леонидовна Жданова

доктор физико-математических наук, ведущий научный сотрудник
Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
axanka@iacp.dvo.ru
<http://orcid.org/0000-0002-3090-986X>

Галина Петровна Неверова

доктор физико-математических наук, старший научный сотрудник
Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия
galina.nev@gmail.com
<http://orcid.org/0000-0001-7567-7188>

Аннотация. В данном обзоре предлагается обобщение экологического и генетического подходов в задачах, традиционно рассматриваемых в рамках математической популяционной биологии. Такой подход не является единственно возможным, но представляется нам оригинальным и перспективным, поскольку объединение математических моделей естественного отбора и динамики численности популяций позволяет выявить возможные механизмы появления сложной временной организации генетического биоразнообразия, весьма чувствительной к внешнему воздействию. При учете возрастной структуры популяций в моделях возникает мультирежимность, которая не только позволяет объяснить смену режима динамики, но и по-новому взглянуть на общепризнанные представления о существующих закономерностях в динамике популяций. Сценарии микроэволюции генетического состава популяции, возникающие при флуктуирующей численности, позволяют объяснять и описывать выраженную генетическую дифференциацию особей разных поколений в популяциях с сезонным характером размножения, например происхождение различий в генетической структуре у смежных поколений тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Такие модели хорошо объясняют полиморфизм размера помета в различных (естественных и искусственных) популяциях песцов *Alopex lagopus*, а также возникновение и прекращение колебаний численности ряда видов грызунов, которое наблюдается в последнее время во

многих северных популяциях Западной Европы (например, исчезновение популяционных циклов полевков в ряде популяций Финляндии и Швеции). Выявленные особенности динамического поведения подобных систем важны с точки зрения пересмотра и развития устоявшихся теоретических представлений, поскольку в таких системах нарушается принцип простого объединения (суперпозиции) результатов двух моделей: плотностно-независимого естественного отбора лучших генотипов и плотностно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей.

Ключевые слова: эволюция, естественный отбор, динамика популяций, сообщество «хищник–жертва», математическое моделирование, полиморфизм, мультистабильность, эколого-генетическая модель

Для цитирования: Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Математические модели, объединяющие экологический и генетический подходы в популяционной биологии // Вестн. ДВО РАН. 2025. № 2. С. 102–123. <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769825020084>

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (тема FFW-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG-2024-0005).

Review article

Mathematical models combining ecological and genetic approaches in population biology

E.Ya. Frisman, O.L. Zhdanova, G.P. Neverova

Efim Ya. Frisman

Corresponding Member of RAS, Professor, Scientific Director of the Institute
Institute for Comprehensive Analysis of Regional Problems, FEB RAS, Birobidzhan, Russia
frisman@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

Oksana L. Zhdanova

Doctor of Sciences in Physics and Mathematics, Leading Researcher
Institute of Automation and Control Processes, FEB RAS, Vladivostok, Russia
axanka@iacp.dvo.ru
<http://orcid.org/0000-0002-3090-986X>

Galina P. Neverova

Doctor of Sciences in Physics and Mathematics, Senior Researcher
Institute of Automation and Control Processes, FEB RAS, Vladivostok, Russia
galina.nev@gmail.com
<http://orcid.org/0000-0001-7567-7188>

Abstract. The review proposes a generalization of ecological and genetic approaches to problems traditionally considered within the framework of mathematical population biology. This approach is not the only possible one, but it seems to us original and promising, since combining mathematical models of natural selection and population dynamics allows identifying possible mechanisms for the emergence of a complex temporal organization of genetic biodiversity very sensitive to external influences. When taking into account the age structure of populations in models, a multimodality appears, which not only makes it possible to explain the change in the dynamics mode, but also to take a fresh look at general biological ideas about existing patterns in population dynamics. Scenarios for the microevolution of the genetic composition of a population that arise with fluctuating numbers allow to explain and describe the pronounced genetic differentiation of individuals of different generations in populations with a seasonal pattern of reproduction;

for example, the origin of differences in genetic structure among successive generations of Pacific pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*. Such models explain litter size polymorphism well in different (natural and artificial) populations of Arctic foxes *Alopex lagopus*; as well as the emergence and cessation of fluctuations in the numbers of several rodent species, which have recently been observed in many northern populations of Western Europe (for example, the disappearance of population cycles of voles in a number of populations in Finland and Sweden). The identified features of the dynamic behavior of such systems are important from the point of view of the revision and development of established theoretical concepts, since in such systems the principle of simple combination (superposition) of the results of two models is violated: density-independent natural selection of the best genotypes and density-dependent regulation of population growth; modes appear that were not observed separately in each of the models.

Keywords: evolution, natural selection, population dynamics, predator–prey community, mathematical modeling, polymorphism, multistability, eco-genetic model

For citation: Frisman E.Ya., Zhdanova O.L., Neverova G.P. Mathematical models combining ecological and genetic approaches in population biology. *Vestnik of the FEB RAS*. 2025;(2): 102–123. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769825020084>

Funding. The work was carried out within the framework of state assignments of the Institute of Automation and Control Processes, FEB RAS (topic No. FFW-2021-0004) and the Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS (topic No. FWUG-2024-0005).

Введение

В 1798 г. Томас Мальтус опубликовал книгу *Essay on the Principle of Population* [1]. В этой работе он приходит к выводу, что, пока достаточно средств существования, численность популяции растет во времени по геометрической прогрессии (за каждую единицу времени численность популяции умножается на одну и ту же величину, называемую показателем прогрессии). Показатель геометрической прогрессии популяционного роста был впоследствии назван мальтузианским параметром. Данная работа вызвала большую весьма содержательную, хотя и критическую дискуссию у многих различных обществоведов и политологов. Существенно меньше известно об основополагающей роли модели Мальтуса в становлении и развитии большинства современных популяционно-биологических и эволюционных концепций. Например, в первых главах фундаментальной основополагающей работы Чарльза Дарвина о естественном отборе [2] проводится подробный анализ предельных Мальтуса о росте численности популяции.

В первой половине XX столетия начался «золотой век» математической биологии, который феерическим всплеском работ надолго определил последующее развитие теоретической экологии и математической популяционной генетики – основы синтетической теории эволюции. При этом в работах как по динамике биологических сообществ, так и по математической популяционной генетике рассматривались фактически различные модификации модели Мальтуса, в которых мальтузианский параметр не считался постоянной величиной, а зависел от различных факторов. Ряд исследователей, таких, как Пьер Ферхюльст, Альфред Лотка, Вито Вольтерра, Г.Ф. Гаузе, разрабатывали модели популяционной динамики и динамики биологических сообществ с учетом того, что мальтузианский параметр зависит от численностей всех популяций, составляющих сообщество, отражая особенности взаимодействия этих популяций (например, конкуренция или взаимодействия «хищник–жертва») [3].

Другой ряд исследователей, основоположников синтетической теории эволюции, таких как Роберт Фишер, Сьюэлл Райт, Джон Холдейн, Сергей Сергеевич Четвериков, полагали, что мальтузианский параметр зависит от генотипической структуры популяции и от приспособленностей генотипов особей, составляющих популяцию. В целом следует отметить, что и создатели синтетической «генетической» теории эволюции, и основоположники теоретической экологии (динамической теории экосистем) Пьер Ферхюльст и Вито Вольтера, а также Г.Ф. Гаузе рассматривали эволюционные и экологические процессы как неотъемлемые характеристики одного целого.

Математической базой всех первоначальных работ по математической популяционной биологии были изящные модели, построенные на основе систем дифференциальных уравнений и удачно описывающие многие популяционные феномены, наблюдающиеся в природных биологических сообществах: колебания численностей, конкурентное вытеснение, полиморфное разнообразие и многое другое [3–5].

В начале 70-х годов XX в., в основном благодаря базовым работам дальневосточного исследователя Александра Павловича Шапиро [6] и англо-американского исследователя Роберта Мэя [7, 8], математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффективными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях. Эти модели были предназначены для описания и анализа динамики численности популяций тех биологических видов, которые имеют фиксированный небольшой сезон размножения. При этом предполагалось, что рост численности экологически лимитирован: мальтузианский параметр убывает с ростом численности популяции. Неожиданно оказалось, что «простенькие» модели, построенные Р. Мэем и А.П. Шапиро, обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов. Исследование моделей показало, что для видов, у которых малый репродуктивный потенциал, изменение численности популяции происходит монотонно и стремится к некоторому устойчивому равновесному значению. Для видов, у которых репродуктивный потенциал чуть больше, переход к равновесию происходит путем затухающих колебаний. Если репродуктивный потенциал еще больше, то равновесие численности популяции оказывается неустойчивым и возникают колебания.

Более детальные представления о механизме взаимосвязи эволюционных и экологических процессов появились в 1950-х и 1960-х годах. Одной из первых была гипотеза Читти [9] о том, что циклические изменения численности полевых животных могут быть следствием естественного отбора, благоприятствующего различным генотипам в противоположные фазы цикла внешних условий. Более того, появилось предположение, что именно эволюция создает условия для контроля численности травоядных, паразитов и хищников в природе [10]. Развивались представления о плотностно- и частотно-зависимых составляющих в действии естественного отбора [11, 12], а также о плотностно-независимых формах естественного отбора, действие которых в условиях экологического лимитирования способно вызвать изменение характера динамики численности популяций [13–15].

Позже интерес к этой теме практически пропал в связи с неудачными попытками экспериментально подтвердить взаимосвязь эколого-генетических процессов (например, гипотезу Читти [16]), в результате укоренилось мнение, что у эволюционных и экологических процессов значительно отличаются временные шкалы (подробнее см. в обзоре [17]). Несмотря на преобладающий пессимизм, постепенно накапливались результаты исследований, подтверждающие возможность наблюдать существенные адаптивные генетические изменения, происходящие в настоящее время (например, изменение окраски и признаков жизненного цикла гуппи при смене хищника [18–20]; изменения признаков жизненного цикла комаров, завезенных на Гавайи [21]; фенотипические признаки кроликов, завезенных в Новую Зеландию [22]). Позже удалось экспериментально подтвердить, что естественный отбор и генетическая изменчивость могут влиять на популяционную динамику [23, 24]. В последнее время наблюдается рост исследовательского интереса к анализу экоэволюционной динамики, однако полного синтеза экологических и генетических представлений и концепций нет до сих пор [17, 25], экологические и генетические популяционные процессы, как правило, рассматриваются отдельно [26, 27]. В частности, в популяционно-генетических моделях изучается динамика генетических частот в зависимости от различных особенностей наследования, при этом используются относительные значения приспособленностей генотипов, что позволяет считать численность популяции постоянной (модель Фишера–Райта) [21, 28–31].

В наших исследованиях мы попытались объединить «экологический поход», развиваемый в работах А.П. Шапиро, которые рассматривали **динамику численности** экологически лимитированных популяций, с подходом эволюционистов (популяционных генетиков), развиваемом в работах Р. Фишера и др., которые описывали **эволюцию** «свободных» нелIMITированных популяций. Остановимся кратко на моделях, в которых показано, что

эволюционный процесс естественного отбора может привести к изменению параметров роста популяции и связанной с этим смене динамических режимов ее численности. Обсудим возможные механизмы и направленность этих изменений.

Основные предположения

Для понимания основных закономерностей эволюции динамического поведения численности лимитированной популяции ограничимся подробным рассмотрением простой модельной ситуации, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования, а смежные поколения особей не перекрываются. В этом случае действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из генотипических классов особей AA , Aa и aa по одному коэффициенту w_{AA} , w_{Aa} и w_{aa} соответственно, называемому приспособленностью особей данного генотипа (fitness). Будем считать, что w_{ij} равно среднему числу потомков, произведенных одной особью данного генотипического класса и доживших до репродуктивного возраста (давших вклад в следующее поколение). Это определение приспособленности формально эквивалентно определению Р.А. Фишера [32].

Несмотря на максимальное упрощение, моногенная модель отбора не является полностью оторванной от реальности. В качестве яркого примера можно привести моногенный характер наследования размера помета у арктических песцов *Alopex lagopus*. В работе [33] на основе комплексного сегрегационного анализа типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов было показано, что для данного адаптивного (напрямую определяющего приспособленность) признака наследование среднего размера приплода можно описать в рамках моногенной модели с контролем малого размера приплода по рецессивному типу.

Теперь нужно описать основные переменные модели. Прежде всего это численность популяции, обозначим ее через X . В нашем случае популяция состоит из трех генотипов с численностями X_{AA} , X_{Aa} и X_{aa} , и, соответственно, генетическая структура определяется частотами этих генотипов (величинами X_{AA}/X , X_{Aa}/X и X_{aa}/X). Однако предположение о панмиксии в популяции позволяет перейти от частоты генотипов к частотам аллелей генов. Аллеля всего два, суммы их частот равны 1, поэтому для характеристики генетической структуры популяции в нашем случае достаточно использовать одну переменную. Для определенности выберем в качестве такой переменной частоту аллеля A и обозначим ее через q .

Теперь можно выписать основные динамические уравнения, связывающие выбранные переменные в смежных поколениях [32]:

$$\begin{cases} X_{n+1} = \bar{w}_n X_n \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + w_{Aa} (1 - q_n)) / \bar{w}_n, \end{cases} \quad (1)$$

где n – номер поколения, $\bar{w}_n = w_{AA} q_n^2 + w_{Aa} q_n (1 - q_n) + w_{aa} (1 - q_n)^2$ – средняя приспособленность особей в популяции.

В случае, когда отсутствует ресурсное лимитирование роста численности популяции и нет отбора: все приспособленности одинаковые константы ($w_{AA} = w_{Aa} = w_{aa} = w$) – частоты аллелей не меняются, а численность популяции, в соответствии с первым уравнением системы (1) и в соответствии с представлениями Т. Мальгуса, изменяется по геометрической прогрессии со знаменателем w . В случае, когда нет ресурсного лимитирования роста численности, но есть отбор (приспособленности константы, но не все одинаковые), частоты аллелей эволюционно изменяются согласно второму уравнению системы (1). При этом изменяется и средняя приспособленность, причем, согласно фундаментальной теореме естественного отбора Р. Фишера, средняя приспособленность может только возрастать: $\bar{w}_{n+1} \geq \bar{w}_n$. Таким образом, в отсутствие ресурсного лимитирования естественный отбор приводит к увеличению скорости роста численности популяции.

Эволюция характера динамики численности лимитированной популяции

Рассмотрим теперь ситуации, когда популяция находится в условиях ресурсных ограничений роста численности. При этом в популяции действует отбор, который не зависит от уровня численности (плотности населения) популяции. Такое представление, по-видимому, соответствует реальному действию отбора на те признаки, которые определяют общую жизнеспособность организмов. Вместе с тем, поскольку есть ресурсные ограничения роста численности, то приспособленности генотипов должны зависеть от уровня численности, однако соотношения между приспособленностями не будут меняться при его изменении. Этим требованиям можно удовлетворить, если предположить, что абсолютные приспособленности зависят от численностей следующим образом:

$$w_{AA} = r_{AA}f(X_n), w_{Aa} = r_{Aa}f(X_n), w_{aa} = r_{aa}f(X_n), \quad (2)$$

где $f(X_n)$ – функция, характеризующая плотностную регуляцию роста численности популяции, одинаковая для каждого генотипа. Поскольку речь идет о ресурсном ограничении роста, то мы будем считать $f(X_n)$ монотонно убывающей, причем $f(0) = 1$. В этом случае коэффициенты r_{AA} , r_{Aa} и r_{aa} оказываются равными максимально возможному (возможному при ресурсном избытии) среднему числу потомков соответствующего генотипа, и их естественно называть репродуктивными потенциалами этих генотипов. Описанный тип естественного отбора предложено называть « F -отбор», подчеркивая данным названием, что это отбор в лимитированных по ресурсам популяциях, который осуществляется при постоянных (хотя и различных) репродуктивных потенциалах генотипов и, соответственно, при постоянных относительных приспособленностях (fitness).

Подставляя выражения (2) в систему (1), получаем после преобразований:

$$\begin{cases} X_{n+1} = \bar{r}_n X_n f(X_n) \\ q_{n+1} = q_n (r_{AA} q_n + r_{Aa} (1 - q_n)) / \bar{r}_n, \end{cases} \quad (3)$$

где $\bar{r}_n = r_{AA} q_n^2 + r_{Aa} q_n (1 - q_n) + r_{aa} (1 - q_n)^2$ – среднее значение репродуктивного потенциала особей в популяции.

Заметим, что в системе (3) второе уравнение, характеризующее изменение генетической структуры, не зависит от динамики численности. Более того, оно с точностью до обозначений совпадает с аналогичным уравнением для нелимитированной популяции. Следовательно, для этой генетической подсистемы должна выполняться теорема Фишера, которая в наших обозначениях имеет вид $\bar{r}_{n+1} \geq \bar{r}_n$.

На рис. 1 приведены графики изменения частоты аллеля A (q_n) среднего значения репродуктивного потенциала (\bar{r}_n) и численности популяции (x_n), полученные путем численных итераций системы (3) для некоторых наборов значений репродуктивных потенциалов генотипов и видов функций $f(x)$. Как видим на этих графиках, в случае, когда репродуктивный потенциал гетерозигот имеет промежуточное значение между репродуктивными потенциалами гомозигот, происходит полное вытеснение аллеля, определяющего меньший репродуктивный потенциал. Если репродуктивный потенциал гетерозигот больше, чем у каждой из гомозигот, то в популяции устанавливается сбалансированный полиморфизм: устойчиво присутствуют все три генотипа. Монотонное изменение величин q_n и \bar{r}_n сопровождается весьма сложным динамическим поведением численности популяции, которая проходит стадии достаточно равномерной динамики, затем колебаний разного периода и, наконец, попадает в область нерегулярного хаоса.

Таким образом, мы видим, что для лимитированных популяций прогрессивный эволюционный рост среднего репродуктивного потенциала может оказаться в диссонансе со стабильностью роста ее численности.

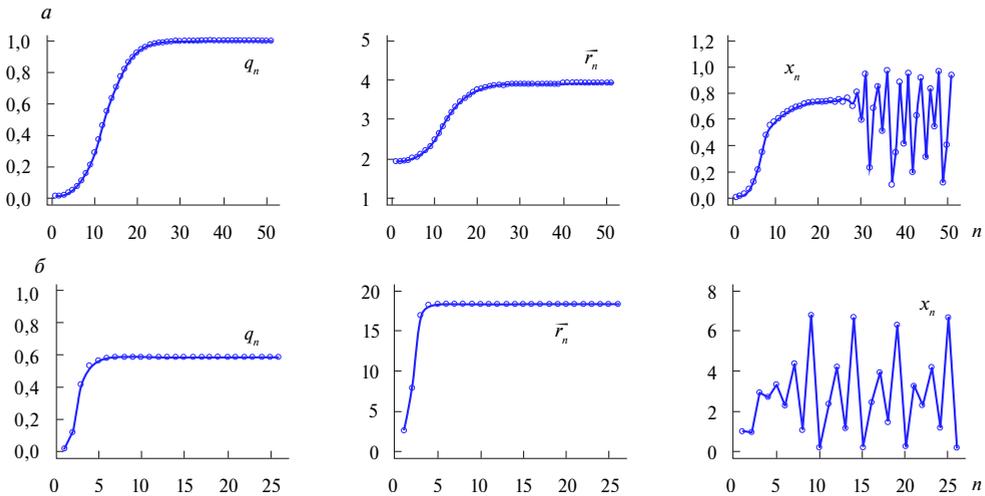


Рис. 1. Динамика q_n , r_n , и x_n , полученная по модели (3). $a - r_{AA} = 3,9$; $r_{AA} = 2,9$; $r_{aa} = 1,9$; $f(x) = 1 - X/M$; $x = X/M$; $q_0 = 0,35$; $x_0 = 0,01$. $б - r_{AA} = 10$; $r_{AA} = 30$; $r_{aa} = 2$; $f(x) = \exp(-bX)$; $x = bX$; $q_0 = 0,001$; $x_0 = 1$

Моделирование эволюции локальных популяций с простой возрастной структурой

Рассмотрим теперь модель динамики структурированной популяции, содержащей два возрастных класса, соответствующих разным стадиям развития: младшей, включающей неполовозрелых особей, и старшей, состоящей из особей, участвующих в размножении. Пусть 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, т.е. отсутствуют возрастные различия у взрослых особей, а регуляция численности популяции осуществляется путем плотностно-зависимого лимитирования рождаемости. Подобный тип саморегуляции наблюдается у достаточно многих животных, особенно мелких млекопитающих, когда рождаемость заметно снижается по мере увеличения численности популяции. Основным проявлением плотностно-зависимой регуляции рождаемости является стресс-синдром, приводящий к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов. В частности, это характерно для видов, подверженных сильным колебаниям численности, например, леммингов, полевок и др. [34].

Уравнения динамики численности двухвозрастной лимитированной популяции с учетом описанных особенностей жизненного цикла имеют вид:

$$\begin{cases} X_{n+1} = R(X_n, Y_n) \cdot Y_n, \\ Y_{n+1} = sX_n f(X_n, Y_n) + vY_n, \end{cases} \quad (4)$$

где X – численность младшего возрастного класса, Y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, $R(X, Y)$ – интенсивность рождаемости (среднее число выживших потомков, приходящихся на одну половозрелую особь), v ($0 \leq v < 1$) – коэффициент выживаемости половозрелых особей, $sf(X_n, Y_n)$ – коэффициент выживаемости неполовозрелых особей, зависящий от уровня численностей возрастных групп, причем s ($0 \leq s < 1$) – это показатель, характеризующий максимально возможный уровень выживаемости, а $f(X_n, Y_n)$ – функция, описывающая падение выживаемости молодежи с ростом численности.

В теоретических исследованиях двухвозрастных популяций неоднократно было показано, что увеличение репродуктивного потенциала и параметров, характеризующих выживаемость особей, приводит к усложнению динамики численности от стабильных режимов до нерегулярных колебаний. Однако механизмы роста репродуктивного потенциала, как правило, не рассматривались. Вместе с тем можно предположить, что рост потенциальной плодовитости особей в природных популяциях происходит в процессе их эволюции под действием естественного отбора.

Предположим, что рождаемость (фертильность) особей определяется генетически и подвержена действию естественного отбора. Отметим, что в данном случае, когда рождаемость определяется генетически одним адаптивным аутосомным диаллельным локусом, уравнения динамики численностей возрастных групп популяции преобразуются очевидным образом, и к ним добавляются уравнения динамики частот генов, характеризующие изменение генетической структуры в ходе эволюции двухвозрастной популяции:

$$\begin{cases} X_{n+1} = R_n Y_n \\ Y_{n+1} = sX_n f(X_n, Y_n) + vY_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (R_{AA} p_n + R_{Aa} (1 - p_n))}{R_n} \\ p_{n+1} = \frac{sX_n f(X_n, Y_n) q_n + vY_n p_n}{sX_n f(X_n, Y_n) + vY_n} \end{cases} \quad (5)$$

Здесь p – частота аллеля A в старшем возрастном классе; q – частота аллеля A в младшем возрастном классе.

Рождаемость половозрелых особей является адаптивным признаком, который определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами A и a . В соответствии с выбранной моделью предполагается, что в популяции существуют три генотипических группы AA , Aa и aa с различающимися коэффициентами рождаемости. Обозначим коэффициенты рождаемости этих генотипов R_{AA} , R_{Aa} и R_{aa} соответственно. $R_n = R_{AA} p_n^2 + 2R_{Aa} p_n (1 - p_n) + R_{aa} (1 - p_n)^2$ – средняя рождаемость особей в году n .

В ходе исследования были рассмотрены линейная и экспоненциальная виды функции $f(X_n, Y_n)$. Линейная функция описания лимитирования выживаемости молодежи имеет вид $f(X, Y) = 1 - X/K$, где K – максимально возможная численность младшего возрастного класса, т.е. предполагалось, что выживаемость молодежи линейно падает с увеличением численности (плотности) исключительно ювенильной группы популяции. В ходе исследования модели (5) с линейной функцией выживаемости молодежи было показано, что потеря устойчивости неподвижных точек возможна только по сценарию Неймарка–Сакера, при этом генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, во многом определяется взаимным расположением коэффициентов фертильности гетерозиготы и гомозигот. В свою очередь фертильность присутствующих в популяции генотипов определяет количество зародышей, приходящихся на одну особь, и уже эта величина в паре с коэффициентом выживаемости старшего возрастного класса определяет характер динамики численности возрастных групп популяции [35]. Рост среднего количества приходящихся на одну особь зародышей приводит к дестабилизации сначала численности, а затем (если популяция полиморфна) и генетического состава возрастных групп популяции. При этом в аналогичной модели однолокусного отбора в одновозрастной популяции не наблюдалось устойчивых колебаний ее генетического состава ни при каких значениях популяционных параметров, и, следовательно, именно введение в модель возрастной структуры позволило наблюдать нестабильную динамику генетического состава возрастных групп популяции (рис. 2, а).

Экспоненциальная функция описания лимитирования выживаемости молодежи имеет вид: $f(X, Y) = \exp(-\alpha X - \beta Y)$, где α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на выживаемость молодежи. В модели (5) с экспоненциальной функцией выживаемости молодежи на основе анализа условий существования и устойчивости неподвижных точек, так же, как и в пре-

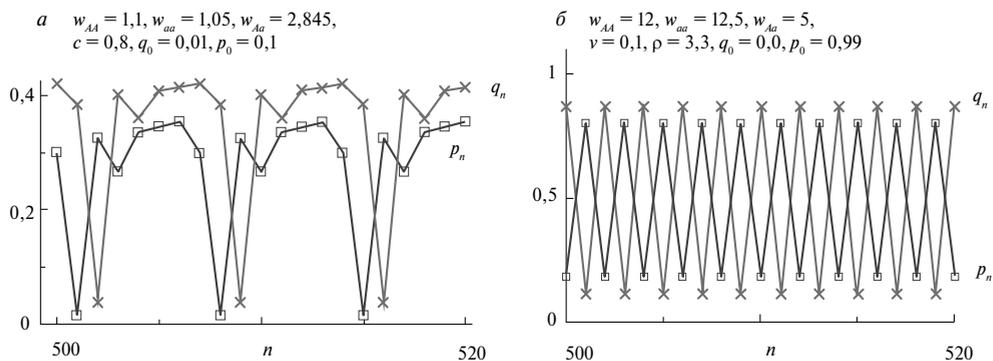


Рис. 2. Колебания генетического состава в модели (5) при линейной (а) и экспоненциальной (б) функции лимитирования выживаемости молоди. $\rho = \beta s/\alpha$ – относительный вклад старшей возрастной группы в лимитирование процесса выживаемости молоди. Параметры $w_{AA} = sR_{AA}$, $w_{Aa} = sR_{Aa}$ и $w_{aa} = sR_{aa}$ в этом случае характеризуют фертильность генотипов AA , Aa и aa с учетом выживаемости потомков до взрослого возрастного класса

дыдущей модели, показано, что при достижении достаточно больших средних значений коэффициентов рождаемости в популяциях их равновесная численность теряет устойчивость и возникают колебания. При этом генетическая структура определяется соотношением коэффициентов рождаемости разных генотипов: при движущем отборе – мономорфизм, при сверхдоминировании – полиморфизм, при пониженном репродуктивном потенциале гетерозигот – ловушка бистабильности [36]. Наличие возрастной структуры обеспечивает возможность двух сценариев: известный из одномерных моделей сценарий удвоения периода, приводящий к «пилообразным» колебаниям численности, редко встречающимся в природе, и сценарий рождения инвариантной кривой (аналог предельного цикла в системах дифференциальных уравнений), при котором возникают квазипериодические колебания, сравнительно часто наблюдающиеся в природе.

Динамические режимы, наблюдаемые в наших эколого-генетических моделях, являются следствием объединения (т.е. суперпозиции) двух подходов: естественный отбор приводит к эволюционному росту приспособленности, а плотностное регулирование при увеличении коэффициентов рождаемости – к бифуркациям, обеспечивающим возникновение устойчивых колебаний численности.

Принципиально новое и, по-видимому, самое интересное, это то, что здесь обнаружилось возникновение устойчивых колебаний не только численности, но и частот генов. Заметим, что F -отбор не является плотностно-зависимым отбором: репродуктивные потенциалы генотипов являются константами и не зависят ни от уровня численности, ни от уровня плотности. Ожидалось, что F -отбор вызовет монотонное изменение частот, которое может привести к изменению динамического режима популяции, однако оказалось, что в рамках F -отбора возможны бифуркации, которые приводят к возникновению устойчивых колебаний частот аллелей (рис. 2, б). При этом нарушается принцип суперпозиции результатов двух моделей: плотностно-независимого естественного отбора и плотностно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей: колебания частот генов, связанные с бифуркационным появлением новых устойчивых аттракторов. Другой парадокс F -отбора заключается в том, что он, будучи независимым от плотности, приводит к периодическим колебаниям и нерегулярным режимам динамики численности, которые создают условия для плотностно-зависимого отбора, такого как r - и K -отбор.

Важно отметить, что смена режима динамики численности может произойти не только в случае вариации численностей возрастных групп в популяции, но и в результате изменения ее генетического состава. В частности, в случае пониженной приспособленности гетерозиготы изменение структуры популяции как возрастной, так и генетической может привести к изменению направления эволюции, когда один из генотипов вытесняет другой.

Колебания генетического состава в популяции тихоокеанской горбуши

Наиболее ярким примером вида с перекрывающимися поколениями и выраженной стадийностью развития особей является тихоокеанская горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*. Особи этого проходного вида созревают на втором году жизни и идут на нерест летом или ранней осенью из морской воды в пресноводный бассейн, где откладывают икру и гибнут после нереста [37–39]. Более того, на основе данных об аллозимной изменчивости для популяции тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* было показано наличие заметных генетических различий (выраженной генетической дифференциации) между поколениями четных и нечетных лет, которые устойчиво сохраняются в череде поколений [37–40]. Как результат каждое поколение характеризуется своим набором и частотой встречаемости генов, что сказывается на демографических параметрах и, соответственно, развитии популяции в целом. Следовательно, модель динамики подобной популяции должна учитывать сезонность размножения, плотностно-зависимую регуляцию и возрастную и генетическую структуру популяции.

Уравнения динамики численности лимитированной популяции с перекрывающимися поколениями с учетом генетического состава имеют вид [41]

$$\begin{cases} X_{n+1} = R_n Y_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n) \\ Y_{n+1} = s X_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (R_{AA} p_n + R_{Aa} (1 - p_n))}{R_n} \\ p_{n+1} = q_n \end{cases} \quad (6)$$

Здесь q_n – частота аллеля A в младшем возрастном классе; p_n – частота аллеля A в старшем возрастном классе; $R_n = R_{AA} p_n^2 + 2R_{Aa} p_n (1 - p_n) + R_{aa} (1 - p_n)^2$ – средний репродуктивный потенциал зрелого класса (средняя максимально возможная плодовитость особей с учетом выживаемости потомков) в году n ; s – выживаемость особей на втором году жизни. Смысл остальных переменных следует из модели (5).

Аналитическое и численное исследование модели (6) показало, что генетический состав популяции (а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной) определяется значениями репродуктивных потенциалов гетерозиготы и гомозигот. При этом режимы динамики численности популяции определяются величиной среднего репродуктивного потенциала зрелых особей и интенсивностью процессов саморегуляции. В свою очередь, эволюционный рост среднего значения репродуктивного потенциала при плотностной регуляции рождаемости приводит к дестабилизации динамики численности возрастных групп, в то время как интенсивность процессов саморегуляции определяет характер возникающих колебаний, поскольку от соотношения степени воздействия численностей разных возрастных групп на снижение рождаемости зависит сценарий потери устойчивости равновесных состояний.

На рис. 3, а показано, что значения репродуктивных потенциалов генотипов, представляющих популяцию, определяют сценарии ее развития, соответствующие разному генетическому составу. В случае пониженного репродуктивного потенциала гетерозиготы устойчивы три варианта генетического разнообразия популяции (рис. 3, а), одним из которых является полиморфизм, представляющий собой двухлетние колебания генетического состава. Возникающий 2-цикл по переменным p и q устойчив всегда, при этом двухгодичные колебания численности популяции могут бифурцировать как по сценарию Фейгенбаума, так и по сценарию Неймарка–Сакера (рис. 3, б, в). Также возникает мультистабильность, на рис. 3, б видны области, в которых перекрываются циклы с разными периодами, в частности, этим объясняется нарушение симметрии на карте рис. 3, б. Другим примером мультистабильности являются области 3-цикла, нарушающие целостность областей притяжения нетривиального равновесия (области 1_1 и 1_2 на рис. 3, в).

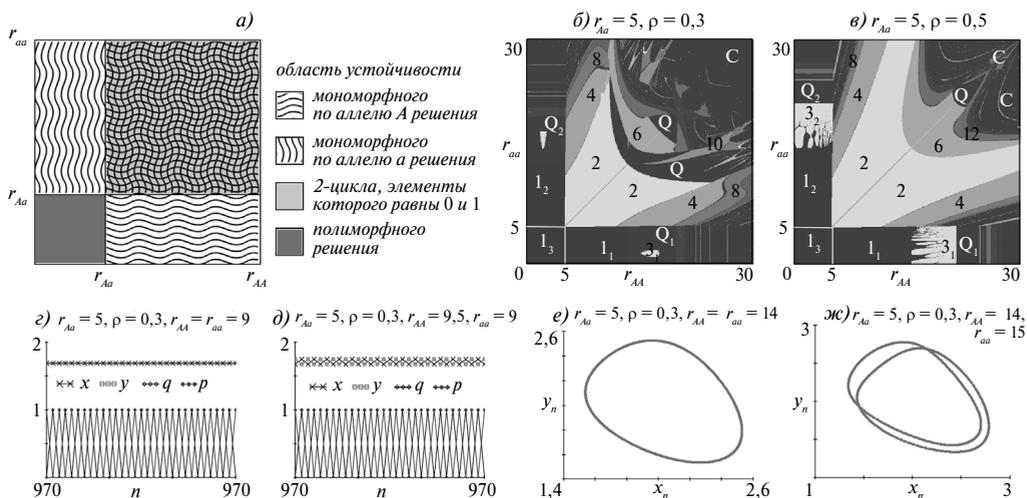


Рис. 3. Карты режимов динамики: а – генетического состава; б–в – численности популяции, дополненные траекториями (г, д) и фазовыми портретами (е, ж) модели (б) для начального условия $x_0 = y_0 = 1, q_0 = 0,99, p_0 = 0,01$. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. Индекс 1 отражает, что популяция мономорфна по аллелю a , индекс 2 – популяция мономорфна по аллелю A , в областях без индекса генетический состав совершает двухлетние колебания. $\rho = \alpha/(s\beta)$ – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства. Параметры $r_{AA} = sR_{AA}$, $r_{Aa} = sR_{Aa}$ и $r_{aa} = sR_{aa}$ в этом случае характеризуют репродуктивные потенциалы генотипов AA, Aa и aa старшего возрастного класса с учетом выживаемости потомков до достижения зрелости

В случае возникновения двухлетних колебаний генетического состава режим динамики численности представляет собой наложение двух аттракторов, характерных для ведущих генотипов, каждой из субпопуляций смежных поколений. Однако численность популяции может стабилизироваться, если значения репродуктивных потенциалов гомозигот равны (рис. 3, г). В частности, на картах (рис. 3) видно, что на диагонали, соответствующей случаю равенства репродуктивных потенциалов гомозигот, два аттрактора – элементы 2-цикла совпадают и как результат популяция демонстрирует стабильную динамику. Если же репродуктивные потенциалы гомозигот отличаются, даже незначительно, колебания генетического состава сопровождаются колебаниями численностей возрастных классов (рис. 3, д). В области квазипериодической динамики при $r_{Aa} = r_{AA}$ два аттрактора совпадают, и наблюдается одна инвариантная кривая (рис. 3, е, ж).

Таким образом, при одних и тех же значениях демографических параметров в зависимости от текущего генетического состава существует три пути эволюционного развития популяции (рис. 4, а), в рамках каждого из которых динамика численности популяции определяется значением среднего репродуктивного потенциала и процессами саморегуляции (рис. 4, б). Так, если закрепится аллель a и генотип aa вытеснит генотип AA , то мономорфная популяция будет демонстрировать нерегулярные колебания в силу высокого репродуктивного потенциала особей ($r_{aa} > r_{AA}$) и плотностной регуляции рождаемости (рис. 4, д). 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 (рис. 4, е). 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 (рис. 4, б, ж). При этом изменение текущей численности может привести к смене наблюдаемого режима динамики, если наблюдается мультирежимность, однако направление эволюции сохранится, если соотношение генотипов не изменится (рис. 4, в, г).

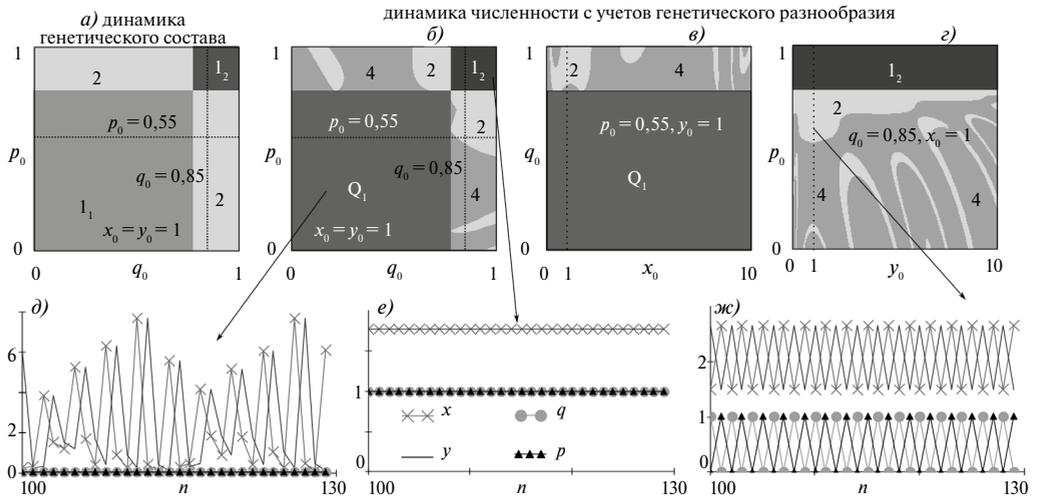


Рис. 4. а–г. Бассейны притяжения режимов динамики модели (6) при $r_{Aa} = 5$, $r_{AA} = 9.9$, $r_{aa} = 22.4$, $\rho = 0,3$. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. Индекс 1 отражает, что популяция мономорфна относительно аллеля a , индекс 2 – популяция мономорфна относительно аллеля A . д–ж. Динамика генетического состава и численностей возрастных групп популяции

Следует отметить, что выявленные закономерности возникновения и эволюции 2-циклов модели (6) 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 изолированных субпопуляций разных лет, что, в свою очередь, приводит к возможности независимой микроэволюции этих субпопуляций и возникновения сложных сценариев динамики как численности, так и генетической структуры. Закрепление разных адаптивных мутаций постепенно приведет к генетической (а возможно, и морфологической) дифференциации и к различиям в средних репродуктивных потенциалах субпопуляций и достижению ими разного равновесного уровня численности. Дальнейший эволюционный рост репродуктивного потенциала экологически лимитированных субпопуляций приводит к колебаниям их численности, которые могут отличаться не только амплитудой, но и фазой. 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.

Сохранение полиморфизма у песцов под действием циклического отбора

Другой интересный пример для эволюционных исследований представляют собой естественные популяции песца, населяющие прибрежные и континентальные территории; являясь представителями одного вида, эти популяции радикально отличаются по своей репродуктивной стратегии. Прибрежные песцы производят приплод небольшого размера каждый год [42], в то время как репродуктивный успех континентальных песцов значительно варьирует вместе с доступностью их пищевых ресурсов. Континентальные песцы питаются мелкими грызунами, главным образом полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями [43]. В голодные годы популяции континентальных песцов демонстрируют крайне низкий репродуктивный уровень, а в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) резко увеличивают свою плодовитость [44]. Прибрежные песцы питаются морскими птицами, рыбой, тюленями

и морскими беспозвоночными [45]. Из года в год наблюдаются лишь очень небольшие колебания доступности этих ресурсов. Это позволило предположить, что прибрежные песцы однородны по размеру помета, а континентальные неоднородны и представлены особями с разной потенциальной плодовитостью. В работе Т.И. Аксенович и соавторов [33] на основе комплексного сегрегационного анализа типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов было показано, что данный признак является аутосомным женским признаком, а его наследование можно описать в рамках модели с основным геном и контролем малого размера приплода по рецессивному типу.

Для объяснения существующего генетического разнообразия по размеру помета в различных (естественных и искусственных) популяциях песцов Аксенович и др. [33] была использована смешанная модель с однолокусным основным геном. В соответствии с проведенными оценками полагалось, что самки с генотипами AA и Aa производят большие пометы (со средним m_1 щенков на помет) каждый год, а самки aa – маленькие (со средним m_2). Далее предполагалось, что коэффициент выживаемости щенков из маленьких пометов, произведенных матерями с генотипом aa , в k раз превосходит выживаемость щенков из больших пометов, произведенных матерями с генотипами Aa и AA ; было предложено следующее уравнение динамики частоты аллеля a в череде поколений:

$$p_a(n) = p_a(n-1) \frac{m_1 - p_a(n-1)(m_1 - km_2)}{m_1 - p_a^2(n-1)(m_1 - km_2)}.$$

Это уравнение оказывается эквивалентно частному случаю классической модели отбора по признаку, влияющему на приспособленность особей и контролирующемуся одним аутосомным диаллельным локусом в менделевской панмиктической изолированной популяции диплоидных организмов [32]. Условие установления полиморфизма в данной модели представляет собой довольно строгое ограничение на соотношение выживаемости потомства в больших и малых пометах в голодные годы: $1.666 < k < 1.718$.

Отметим, что рассматриваемую ситуацию более точно описывает модель действия отбора по признаку, ограниченному полом, влияющему на приспособленность и проявляющемуся у женской части популяции. При построении такой модели естественно сделать следующие основные предположения:

1. Признак аутосомный, т.е. генотип потомка определяют оба родителя.
2. Приспособленность w_{ij} определяется генотипом матери как произведение **средней** выживаемости v_{ij} женских особей с генотипом ij на **среднее** число потомков m_{ij} , произведенных одной женской особью этого генотипа.
3. Считаем, что частоты генов одинаковы в мужской и женской частях популяции, однако на этапе вывода модели необходимо рассматривать процесс размножения с учетом разделения полов, так как важно отследить влияние генотипа матери.

В работе [46] получены уравнения динамики частот генотипов в популяции с перекрывающимися поколениями, находящейся под действием отбора по признаку, ограниченному полом, влияющему на приспособленность и проявляющемуся у женской части популяции. Рассматривается диаллельный признак с произвольным доминированием и предполагается, что условия среды не меняются:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_{AA}(n+1) = \left(w_{AA} p_{AA}(n) + \frac{1}{2} w_{Aa} p_{Aa}(n) \right) (p_{AA}(n) + \frac{1}{2} p_{Aa}(n)) / W(n), \\ p_{Aa}(n+1) = \left\{ \frac{1}{2} w_{Aa} p_{Aa}(n) + w_{AA} p_{AA}(n) \left(1 - p_{AA}(n) + \frac{1}{2} p_{Aa}(n) \right) + \right. \\ \left. + w_{aa} (1 - p_{AA}(n) - p_{Aa}(n)) (p_{AA}(n) + \frac{1}{2} p_{Aa}(n)) \right\} / W(n), \end{array} \right. \quad (7)$$

где $p_{AA}(n)$, $p_{Aa}(n)$ и p_{aa} – частоты соответствующих генотипов в n -м поколении, w_{ij} – приспособленность генотипа ij женской части популяции, представляет произведение **средней**

выживаемости v_{ij} женских особей с генотипом ij на **среднее** число потомков m_{ij} , произведенных одной женской особью этого генотипа,

$$W(n) = w_{AA} p_{AA}(n) + w_{Aa} p_{Aa}(n) + w_{aa} (1 - p_{AA}(n) - p_{Aa}(n)).$$

Для однородной популяции результаты анализа влияния различной длины цикла и соотношения репродуктивных потенциалов генотипов на область существования полиморфизма оказываются вполне ожидаемыми. Материнский отбор всегда расширяет область полиморфизма по сравнению с простым отбором; удлинение внешнего цикла ожидаемо сужает ее, так же, как и уменьшение разницы в репродуктивных потенциалах генотипов (рис. 5).

Считается, что возможности поддержания полиморфизма в условиях изменяющейся среды значительно увеличиваются не только за счет материнских генетических эффектов [31], но и перекрывающихся поколений [28, 47]. Далее мы рассмотрели комплексное влияние сразу двух этих факторов на поддержание полиморфизма в циклически изменяющихся условиях, представленных несимметричным циклическим отбором, позволяющим описывать флуктуации внешних условий по аналогии с циклами пищевых ресурсов песцов с редкими всплесками численности жертвы и долгими спадами. Такая динамика внешней среды создает условия для реализации r -, K -отбора, при котором одни генотипические группы быстрее размножаются и, соответственно, имеют больший репродуктивный потенциал r (r -стратегия), другие – более приспособлены к условиям ограниченности жизненных ресурсов и обеспечивают большую равновесную численность K при заданной емкости экологической ниши (K -стратегия) [12, 48]. При несимметричных циклах внешних условий большую часть времени преимущество оказывается у рецессивного генотипа, который обладает меньшим репродуктивным потенциалом, но более приспособлен к ограничениям по пищевым ресурсам.

Результаты действия комплекса факторов – материнского отбора и перекрывающихся поколений оказались значительно менее предсказуемы [49]. В большинстве случаев можно наблюдать расширение области полиморфизма за счет перекрывающихся поколений, однако четные и нечетные циклы создают разные формы областей существования полиморфизма с отличающимися эффектами. Так, нечетные внешние циклы при низкой выживаемости особей репродуктивного возраста дают лишь незначительное расширение области существования полиморфизма; с ростом выживаемости репродуктивных особей эта область расширяется, а расширение области за счет материнского отбора плавно уменьшается.

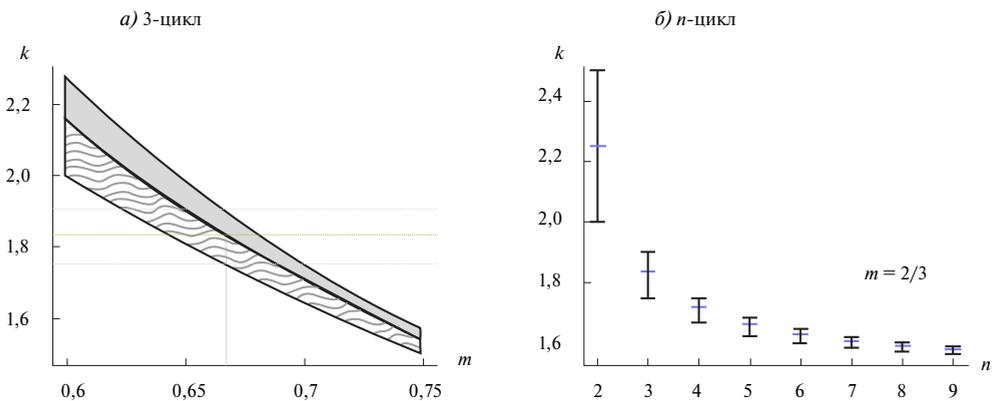


Рис. 5. а. Границы существования полиморфизма для 3-годовых циклов при изменяющемся значении m . Заштрихованная область – полиморфизм в случае простого отбора; расширение области за счет отбора по материнской линии закрашено серым. б. Границы существования полиморфизма для 2–9-летних циклов (n – длина цикла) при $m = 2/3$. Простому отбору соответствует нижняя и средняя граница интервала, материнскому – нижняя и верхняя

Для четных циклов, наоборот, при небольшой выживаемости репродуктивной группы характерно наибольшее расширение области полиморфизма; при этом материнской отбор лишь немного расширяет область полиморфизма относительно простого, а при некоторых значениях выживаемости репродуктивной группы даже сужает ее. Вариация соотношения репродуктивных потенциалов генотипов (m) при нечетных циклах практически не меняет форму области существования «защищенного полиморфизма», лишь изменяя диапазон значений k , в которых сохраняется полиморфизм.

Проведенное моделирование имеет ясную биологическую интерпретацию, так как при построении моделей мы в значительной степени ориентировались на ситуацию, наблюдаемую у песцов. Один из основных признаков жизненного цикла этих животных – размер помета – является ограниченным полом женским признаком, который подвержен материнскому отбору с циклическими флуктуациями из-за циклов кормовых ресурсов. При этом внешний цикл оказывается несимметричным, так как в течение этого цикла есть только один пик ресурсов и три такта с малым их количеством; наиболее плодовитый доминантный генотип при ограничении пищевых ресурсов оказывается менее приспособленным, чем рецессивный генотип с меньшей плодовитостью. Кроме того, песцы являются долгоживущим видом, характеризующимся стадийной структурой. А вопрос о поддержании полиморфизма по размеру помета у этого вида не вполне ясен. Моделирование, проведенное в наших работах, учитывающее, что данный признак подвержен материнскому отбору, позволяет расширить диапазон значений k , обеспечивающих поддержание полиморфизма. Кроме того, обобщение модели отбора на популяцию с двумя стадиями развития позволило увидеть, что полиморфизм возможен в еще более широких границах значений рассматриваемого параметра. Поддержанию полиморфизма в континентальных популяциях песцов может также способствовать приток генов из прибрежных популяций за счет миграций, в результате отбор по материнской линии и наличие возрастной структуры увеличивают возможность сохранения полиморфизма в популяции континентальных песцов.

Моделирование эволюционной динамики сообщества «хищник–жертва»

Далее рассмотрим эколого-генетическую модель сообщества «хищник–жертва», которая в явном виде описывает менделевский механизм наследования одного из признаков жизненного цикла хищника, его репродуктивный уровень. При моделировании мы ориентировались на сообщество «песец – мышевидные грызуны», представляющее собой пример межвидового взаимодействия типа «хищник – жертва», при описании которого важно учитывать не только экологические переменные, но и генетическую структуру хищника. Поскольку один из важнейших признаков жизненного цикла песца – размер помета определяется генетически одним диаллельным локусом, то использование однолокусной диаллельной модели наследования в данном случае вполне оправдано. При ограниченности ресурсов питания (в данном случае при малой численности мышевидных грызунов – жертвы) в больших и малых пометах песцов выживаемость щенков отличается, поэтому рассматриваемый локус определяет не только репродуктивный уровень, но и выживаемость потомства в популяции песцов, т.е. его можно считать плейотропным. Вместе с тем выживаемость песцов, особенно в больших пометах, будет существенно зависеть от уровня обеспеченности кормом – от численности жертвы – мышевидных грызунов в данном случае. Для моделирования такой ситуации вместо постоянных приспособленностей генотипов, используемых в классических работах, введем функциональную зависимость приспособленностей генотипических групп хищника от численности жертвы. В соответствии с этим текущая абсолютная приспособленность генотипа хищника, представляющая собой произведение рождаемости и выживаемости, определяется теперь не только его собственным генотипом, но и численностью жертвы.

Такая постановка позволяет продолжить исследования механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях песцов. Выше мы рассмотрели динамику генетического состава локальной популяции, учитывая циклы кормовой базы с помощью периодически изменяющихся параметров. Такое упрощение позволило оценить

степень влияния особенностей наследования размера помета (ограниченность полом этого признака), а также наличие возрастной структуры в популяции на условия существования полиморфизма по рассматриваемому признаку. Изменение цикла кормовой базы может значительно изменять условия существования полиморфизма, при этом реальная динамика жертвы может быть достаточно разнообразна, начиная от стационарной и строго периодической и заканчивая нестрогими (или зашумленными) циклами и даже нерегулярными колебаниями. Явное включение в модель популяционной динамики жертвы и рассмотрение полного сообщества вместо локальной популяции позволит избавиться от искусственного циклически изменяющегося параметра, вариация значений которого весьма ограничена, и оценить возможности поддержания полиморфизма в популяциях хищника в более реалистичных условиях.

Полагаем, что различные генотипы хищника отличаются по репродуктивному потенциалу и неодинаково приспособлены и к ограничению по пищевым ресурсам, т.е. приспособленности функционально зависят от численности жертвы. Модель представлена уравнениями с дискретным временем, что позволяет учитывать ярко выраженную цикличность жизненного цикла видов, составляющих сообщество.

$$\begin{cases} x(n+1) = bx(n)(1-x(n)) - \alpha \cdot y(n) \cdot \psi(n) \\ y(n+1) = \bar{w}(n) \cdot y(n) \cdot (1-y(n)) \\ p(n+1) = p(n) \left(w_{AA}(x(n))p(n) + w_{Aa}(x(n))(1-p(n)) \right) / \bar{w}(n) \end{cases} \quad (8)$$

Здесь $x(n)$ и $y(n)$ – относительные численности жертвы и хищника соответственно; $p(n)$ – частота аллеля A в популяции хищника, n – сезон размножения; b – репродуктивный потенциал жертвы, r_{ij} – репродуктивный потенциал или максимально возможное значение коэффициента рождаемости и, соответственно, максимально возможное значение приспособленности ij -го генотипа, c_{ij} – константа полунасыщения хищника ij -го генотипа, выраженная в относительных единицах.

$$w_{ij}(x(n)) = \frac{r_{ij} \cdot x(n)}{c_{ij} + x(n)} \quad \text{– функция приспособленности } ij\text{-го генотипа хищника,}$$

$\bar{w}(n) = w_{AA}(x(n))p(n)^2 + 2w_{Aa}(x(n))p(n)(1-p(n)) + w_{aa}(x(n))(1-p(n))^2$ – средняя приспособленность популяции хищника, $\psi(n) = x(n) \left(\frac{p(n)^2}{c_{AA} + x(n)} + \frac{2p(n)(1-p(n))}{c_{Aa} + x(n)} + \frac{(1-p(n))^2}{c_{aa} + x(n)} \right)$ –

средневзвешенная по генетическому составу хищника доля (от максимально возможного количества) жертвы, потребляемая в данном сезоне одним хищником.

Аналитическое и численное исследование предложенной модели (8) показало [50], что направление эволюции популяции, как и в классической модели отбора с постоянными приспособленностями генотипов, определяется взаимным расположением приспособленностей генотипов хищника, при этом характер динамики обусловлен уже набором параметров, характеризующих репродуктивные способности жертвы и хищника, а также характеристиками межвидового взаимодействия. То есть при повышенной приспособленности гетерозиготы устанавливается полиморфизм, при промежуточной под действием направленного отбора происходит планомерное вытеснение неоптимального генотипа, а в случае пониженной приспособленности гетерозиготы наблюдается бистабильность двух мономорфных равновесий, в каждом из которых может оказаться популяция, в зависимости от начальных условий. Причем при нестационарной динамике жертвы (что весьма характерно для естественных популяций) область бистабильности в генетически различных мономорфных состояниях хищника характеризуется различной динамикой популяций, составляющих сообщество. При этом бассейны притяжения мономорфных равновесий обладают фрактальной структурой, т.е. небольшое изменение численности хищника или жертвы за счет случайных факторов может привести к закреплению другого аллеля в популяции хищника и смене динамического режима численности сообщества.

Возможность нарушения реализации классических эволюционных сценариев (приведенных выше) связана с тем, что приспособленности генотипов зависят от текущей численности жертвы, которая может стабилизироваться в стационарном состоянии или флуктуировать, не достигая его и изменяя значения приспособленностей различных генотипов хищника. и если хищник неоднороден по плодовитости и приспособленности к ограничению пищевых ресурсов, то в разных фазах динамики жертвы меняется направление отбора в популяции хищника. Таким образом, флуктуации обилия жертвы порождают разнонаправленный естественный отбор у хищника, при котором взаимное расположение приспособленностей его генотипов меняется. Здесь появляются радикально отличающиеся сценарии эволюции хищника, обусловленные различными репродуктивными способностями жертвы. Отметим, что этот эффект возникает в естественной ситуации, когда более плодовитые генотипы хищника более требовательны к обилию пищевых ресурсов (как у песцов). Так, при небольшом уровне воспроизводства в популяции жертвы происходит вытеснение гомозигот с большим репродуктивным потенциалом и требованиями к пищевым ресурсам, что приводит к установлению мономорфизма; при большем репродуктивном потенциале жертвы отбор идет уже против гомозигот, побеждавших в предыдущих условиях, а жертва с еще большей плодовитостью (приводящей к значительным флуктуациям ее популяционной численности) создает хищнику условия, в которых он сохраняет оба аллеля; для такого полиморфизма характерны долгие процессы вытеснения и накопления аллелей, не приводящие к полной потере ни одного из них, и значительно отличающаяся визуально динамика численности в разных фазах этого процесса, что может распознаваться наблюдателем как смена динамического режима в популяции любого из видов сообщества (рис. 6). При этом приспособленность гетерозиготы занимает промежуточное положение, т.е. при больших и малых численностях жертвы максимальными являются приспособленности противоположных гомозигот, и в рамках классической теории естественного отбора установление полиморфизма при таких условиях было бы невозможно.

Отметим, что подобный флуктуирующий полиморфизм может существовать в естественных популяциях континентальных песцов, поскольку в отсутствие сверхдоминирования (из-за рецессивного типа наследования пометов большого размера у песца) значительные колебания численности мышевидных грызунов, являющихся их основным пищевым ресурсом, интенсивно меняют условия естественного отбора для своего хищника, и в результате ни один из имеющихся аллелей не исчезает. В свою очередь, неодинаковое давление

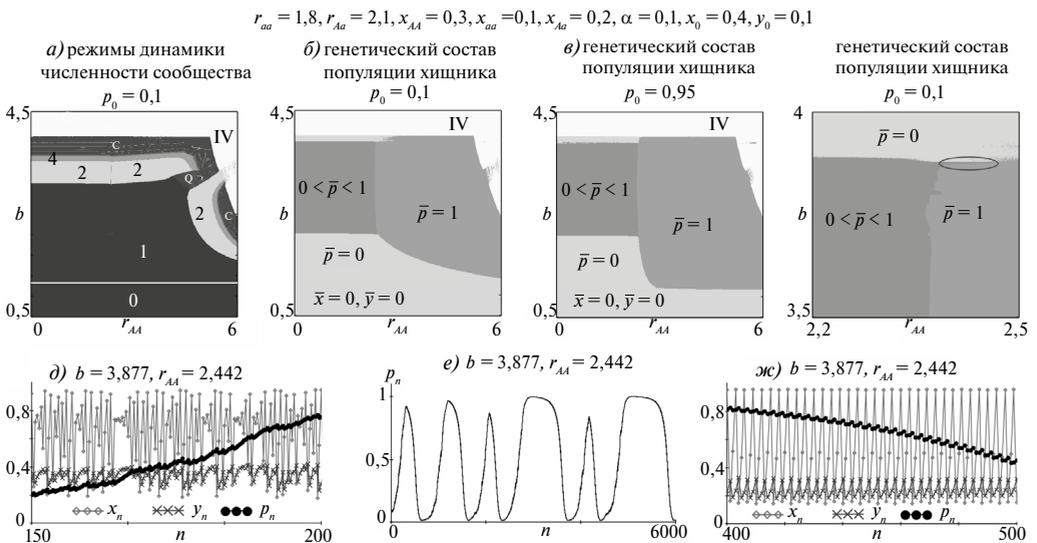


Рис. 6. Полиморфизм хищника: а – карта динамических режимов численности популяций сообщества; б–г – карта генетического состава хищника; д–ж – примеры динамики: полиморфизм хищника и смена динамического режима в популяции жертвы

хищника на популяцию жертвы в разных фазах динамики его генетического состава может влиять уже на характер динамики самой жертвы. Это влияние может быть одной из причин наблюдаемой смены динамического режима в природных популяциях грызунов, сообщения о которых неоднократно появлялись в печати, например изменение цикла в популяциях лемминга *Lemmus lemmus* на юге Норвегии [51] и красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus*, обитающей в Финляндии [52].

Заключение

В данном обзоре предлагается некоторое обобщение экологического и генетического подходов в задачах, традиционно рассматриваемых в математической популяционной биологии. Это обобщение происходит путем объединения математических моделей динамики численности популяций и математических моделей естественного отбора. Показано, что эволюционное изменение частот аллелей, сопровождающееся ростом средней приспособленности популяции, может привести к циклическим и хаотическим режимам динамики ее численности. При этом на фоне колебаний численности появляются условия для возникновения «конкуренции» между генотипами, чувствительными к уровню численности. Действие такого отбора приводит к возникновению сложных режимов динамики уже не только численности, но и генетической структуры популяции. Таким образом, показаны возможные механизмы появления очень сложной временной организации генетического биоразнообразия, весьма чувствительной к внешнему воздействию. Более того, при учете возрастной структуры популяций в моделях возникает мультирежимность, которая не только позволяет объяснить смену режима динамики, но и по-новому взглянуть на общепризнанные представления о существующих закономерностях в динамике популяций. Такая мультирежимность, наблюдаемая при одних и тех же значениях популяционных параметров, в ситуации случайной вариации текущего возрастного и/или генетического состава популяции может привести не только к смене динамического режима за счет эволюционного роста приспособленности особей, но и к смене направления эволюции. Более того, подобные сценарии микроэволюции генетического состава популяции, связанные с колебаниями численности, позволяют объяснять и описывать выраженную генетическую дифференциацию особей разных поколений в популяциях с сезонным характером размножения. В частности, разработанные нами модели позволили объяснить происхождение различий в генетической структуре у смежных поколений тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Такие различия выявлены биологами у многих локальных субпопуляций горбуши. Также наши модели хорошо объясняют полиморфизм (существующего генетического разнообразия) по размеру помета в различных (естественных и искусственных – фермерских) популяциях песцов *Alopex lagopus*. Кроме того, разработанные нами модели позволяют объяснить как возникновение, так и прекращение колебаний численности ряда видов грызунов, которое наблюдается в последнее время во многих северных популяциях Западной Европы (например, исчезновения популяционных циклов полевок в ряде популяций Финляндии и Швеции).

В целом выявленные особенности динамического поведения подобных систем важны с точки зрения пересмотра и развития устоявшихся теоретических представлений, поскольку в таких системах нарушается принцип простого объединения (суперпозиции) результатов двух моделей: плотно-независимого естественного отбора лучших генотипов и плотно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей – колебания частот генов, колебания численности, связанные, в частности, с колебаниями мальтузианского параметра – среднего значения репродуктивного потенциала, и многое другое.

Следует отметить, что для дальнейшего развития эколого-генетического подхода просматриваются серьезные сложности, связанные с качественной верификацией и калибровкой (привязкой к конкретным природным популяциям и сообществам) исследуемых моделей. Для оценки используемых экологических и генетических параметров необходимы данные как экологического, так и генетического мониторинга за естественными биологическими популяциями на длительном временном промежутке. Получить такие данные удовлетворительного

объема и содержания крайне сложно. Вместе с тем достигнутые предварительные результаты позволяют определить вектор будущих исследований и со сдержанным оптимизмом надеяться на достойное их продолжение. В целом же эколого-генетический подход открывает большие перспективы для изучения эволюции естественных популяций, а также прогнозирования изменений, связанных с антропогенным воздействием и изменением климата.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Мальтус Т. Опыт о законе народонаселения. М.: Директмедиа Пабблишинг, 2007. 358 с.
2. Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. London: John Murray, 1859. 440 p.
3. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. 464 с.
4. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
5. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2003. 367 с.
6. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
7. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos // Science. 1974. Vol. 186. P. 645–647.
8. May R.M. Biological diversity: How many species are there? // Nature. 1986. Vol. 324, No. 6097. P. 514–515.
9. Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38. P. 99–113.
10. Pimentel D. Population regulation and genetic feedback // Science. 1968. Vol. 159. P. 1432–1437. <https://doi.org/10.1126/science.159.3822.1432>
11. Birch L.C. Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding // Evolution. 1955. Vol. 9, No. 4. P. 389–399.
12. Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ecology. 1971. Vol. 52, No. 3. P. 469–474.
13. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size // Genetics. 1974. Vol. 76, No. 3. P. 551–556.
14. Gaines M.S., Leroy R., McClenaghan Jr., Rose R.K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* // Evolution. 1978. Vol. 32, No. 4. P. 723–739.
15. Фрисман Е.Я. Изменение характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 4. С. 97–106.
16. Boonstra R., Boag P.T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. 1987. Vol. 41, No. 5. P. 929–947.
17. Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales // Func. Ecol. 2007. Vol. 21, No. 3. P. 387–393.
18. Endler J.A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata* // Evolution. 1980. Vol. 34, No. 1. P. 76–91.
19. Reznick D.N., Bryga H. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*): 1. Phenotypic and genetic changes in an introduction experiment // Evolution. 1987. Vol. 41, No. 6. P. 1370–1385.
20. Reznick D.A., Bryga H., Endler J.A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population // Nature. 1990. Vol. 346, No. 6282. P. 357–359.
21. Stearns S.C. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press, 1992. 264 p.
22. Williams D.W., Liebhold A. Detection of Delayed Density Dependence: Effects of Autocorrelation in an Exogenous Factor // Ecology. 1995. Vol. 76, No. 3. P. 1005–1008.
23. Sinervo B., Svensson E., Comendant T. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection // Nature. 2000. Vol. 406. P. 985–988.
24. Yoshida T., Jones L.E., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston Jr.N.G. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator–prey system // Nature. 2003. Vol. 424. P. 303–306.
25. Pelletier F., Garant D., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics // Phil. Trans. R. Soc. B. 2009. Vol. 364. P. 1483–1489.

26. Mallet J. The struggle for existence. How the notion of carrying capacity, K , obscures the links between demography, Darwinian evolution and speciation // *Evolutionary Ecology Research*. 2012. Vol. 14. P. 627–665.
27. Bertram J., Masel J. Density-dependent selection and the limits of relative fitness // *Theor. Popul. Biol.* 2019. Vol. 129. P. 81–92.
28. Ellner S. Environmental fluctuations and the maintenance of genetic diversity in age or stage-structured populations // *Bull. Math. Biol.* 1996. Vol. 58, No. 1. P. 103–127.
29. Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. *Evolution*. N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 649 p.
30. Yamamichi M., Ellner S.P. Antagonistic coevolution between quantitative and Mendelian traits // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2016. Vol. 283. 20152926.
31. Yamamichi M., Hosono M. Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect // *Evolution*. 2017. Vol. 71, No. 2. P. 449–457.
32. Ратнер В.А. Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974. 456 с.
33. Ахенович Т.И., Зорколтсева И.В., Акбердин И.Р., Бекетов С.В., Каштанов С.Н., Захаров И.А., Бородин П.М. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) // *Heredity*. 2007. Vol. 98, No. 2. P. 99–105.
34. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
35. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // *Генетика*. 2009. Т. 45, № 9. С. 1277–1286.
36. 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.
37. Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторковский Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В. и др. Генетическая дифференциация горбуши // *Генетика*. 1989. Т. 25, № 7. С. 1261–1274.
38. Пустовойт С.П. Тридцать лет гипотезе флуктуирующих стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Известия ТИНРО*. 2017. Т. 188. С. 162–172.
39. Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // *Environmental Biology of Fishes*. 2017. Vol. 100, No. 10. P. 1355–1372.
40. Ефремов В.В. Аллозимная изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина // *Вопросы ихтиологии*. 2002. Т. 42, № 3. С. 409–417.
41. Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Режимы динамики популяции с неперекрывающимися поколениями с учетом генетической и стадийной структур // *Компьютерные исследования и моделирование*. 2020. Т. 12, № 5. С. 1165–1190.
42. Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland // *J. Zool.* 1996. Vol. 240. P. 457–474.
43. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings // *J. Anim Ecol.* 1999. Vol. 68. P. 34–49.
44. Elmhagen B., Tannerfeldt M., Verucci P., Angerbjörn A. The arctic fox (*Alopex lagopus*) – an opportunistic specialist // *J. Zool.* 2000. Vol. 251. P. 139–149.
45. Володин И.А., Калашникова М.В., Клинкава Е.С. и др. Структура поселения песца *Alopex lagopus beringensis* на северной оконечности острова Беринга // *Зоологический журнал*. 2012. Т. 91, № 10. С. 1231–1231.
46. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование отбора по ограниченному полом признаку: к вопросу о существовании полиморфизма по размеру помета в естественных популяциях песцов // *Генетика*. 2021. Т. 57, № 2. С. 229–240.
47. Turelli M., Schemske D.W., Bierzychudek P. Stable two-allele polymorphisms maintained by fluctuating fitnesses and seed banks: protecting the blues in *Linanthus parryae* // *Evolution*. 2001. Vol. 55. P. 1283–1298.
48. MacArthur R.H., Wilson E.O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1967.
49. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: the complex effect of age structure and maternal selection // *Journal of Theoretical Biology*. 2021. Vol. 512. 110564.
50. Жданова О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Эволюция хищника в модели взаимодействующих видов: к вопросу о существовании полиморфизма по размеру помета в естественных популяциях песцов // *Генетика*. 2022. Т. 58, № 1. С. 99–115.

51. Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H. et al. Linking climate change to lemming cycles // *Nature*. 2008. Vol. 456. P. 93–97.
52. Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia // *Nordic Mountain Birch Ecosystems*/Ed. F.E. Wielgolaski. New York: Parthenon, 2001. P. 262–278.

REFERENCES

1. Malthus T.R. *An Essay on the Principle of Population*. London: Yale University Press; 2018. 448 p.
2. Darwin C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray; 1859. 440 p.
3. Riznichenko G.Yu., Rubin A.B. *Biofizicheskaya dinamika produktsionnykh protsessov*. Moscow; Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy; 2004. 464 s. (In Russ.).
4. Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. *Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv*. Moscow: Nauka; 1978. 352 s. (In Russ.).
5. Bazykin A.D. *Nelineynaya dinamika vzaimodeystviyushchikh populyatsiy*. Moscow; Izhevsk: In-t Kompyut. Issled.; 2003. 367 s. (In Russ.).
6. Shapiro A.P., Luppov S.P. *Rekurrentnye uravneniya v teorii populyatsionnoi biologii*. Moscow: Nauka; 1983. 132 s. (In Russ.).
7. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*. 1974;186:645–647.
8. May R.M. Biological diversity: How many species are there? *Nature*. 1986;324(6097):514–515.
9. Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 1960;38:99–113.
10. Pimentel D. Population regulation and genetic feedback. *Science*. 1968;159:1432–1437. <https://doi.org/10.1126/science.159.3822.1432>
11. Birch L.C. Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding. *Evolution*. 1955;9(4):389–399.
12. Charlesworth B. Selection in density-regulated populations. *Ecology*. 1971;52(3):469–474.
13. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size. *Genetics*. 1974;76(3):551–556.
14. Gaines M.S., Leroy R., McClenaghan Jr., Rose R.K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster*. *Evolution*. 1978;32(4):723–739.
15. Frisman E.Ya. *Izmeneniya kharaktera dinamiki chislennosti populyatsii: mekhanizmy perekhoda k khaosu. Vestnik of the FEB RAS*. 1995;(4):97–106. (In Russ.).
16. Boonstra R., Boag P.T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus*. *Evolution*. 1987;41(5):929–947.
17. Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales. *Func. Ecol.* 2007;21(3):387–393.
18. Endler J.A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*. 1980;34(1):76–91.
19. Reznick D.N., Bryga H. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*): 1. Phenotypic and genetic changes in an introduction experiment. *Evolution*. 1987;41(6):1370–1385.
20. Reznick D.A., Bryga H., Endler J.A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*. 1990;346(6282):357–359.
21. Stearns S.C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press; 1992. 264 p.
22. Williams D.W., Liebhold A. Detection of Delayed Density Dependence: Effects of Autocorrelation in an Exogenous Factor. *Ecology*. 1995;76(3):1005–1008.
23. Sinervo B., Svensson E., Comendant T. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*. 2000;406:985–988.
24. Yoshida T., Jones L.E., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston Jr.N.G. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator–prey system. *Nature*. 2003;424:303–306.
25. Pelletier F., Garant D., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009;364:1483–1489.
26. Mallet J. The struggle for existence. How the notion of carrying capacity, K, obscures the links between demography, Darwinian evolution and speciation. *Evolutionary Ecology Research*. 2012;14:627–665.

27. Bertram J., Masel J. Density-dependent selection and the limits of relative fitness. *Theor. Popul. Biol.* 2019;129:81–92.
28. Ellner S. Environmental fluctuations and the maintenance of genetic diversity in age or stage-structured populations. *Bull. Math. Biol.* 1996;58(1):103–127.
29. Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. *Evolution*. N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2007. 649 p.
30. Yamamichi M., Ellner S.P. Antagonistic coevolution between quantitative and Mendelian traits. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2016;283. 20152926.
31. Yamamichi M., Hosono M. Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. *Evolution*. 2017;71(2):449–457.
32. Ratner V.A. *Dinamicheskaya teoriya biologicheskikh populyatsii*. Moscow: Nauka; 1974. 456 s. (In Russ.).
33. 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;98(2):99–105.
34. Dazho R. *Osnovy ehkologii*. Moscow: Progress; 1975. 416 s. (In Russ.).
35. Frisman E.Y., Zhdanova O.L. Evolutionary transition to complex population dynamic patterns in a two-age population. *Russ. J. Genet.* 2009;45(9):1124–1133.
36. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. The emergence of complex dynamics during the evolution of a structured limited population. *Russ. J. Genet.* 2020.56(7):747–757.
37. Zhivotovskii L.A., Glubokovskii M.K., Viktorovskii R.M., Bronevskii A.M., Afanas'ev K.I., Efremov V.V. et al. Geneticheskaya differentsiatsiya gorbushi. *Genetika*. 1989;25(7):1261–1274. (In Russ.).
38. Pustovoit S.P. Tridsat' let gipoteze flyuktuiruyushchikh stad gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Izvestiya TINRO*. 2017;188:162–172. (In Russ.).
39. Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *Environmental Biology of Fishes*. 2017;100(10):1355–1372. (In Russ.).
40. Efremov V.V. Allozimmaya izmenchivost' gorbushi (*Oncorhynchus gorbuscha*) Sakhalina. *Voprosy Ikhtologii*. 2002;42(3):409–417. (In Russ.).
41. Neverova G.P., Frisman E.YA. Rezhimy dinamiki populyatsii s neperekryvayushchimisya pokoleniyami s uchetom geneticheskoi i stadiinnoi struktur. *Computer Research and Modeling*. 2020;12(5):1165–1190. (In Russ.).
42. Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *J. Zool.* 1996;240:457–474.
43. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *J. Anim. Ecol.* 1999;68:34–49.
44. Elmhagen B., Tannerfeldt M., Verucci P., Angerbjörn A. The arctic fox (*Alopex lagopus*) – an opportunistic specialist. *J. Zool.* 2000;251:139–149.
45. Volodin I.A., Kalashnikova M.V., Klinkova E.S. et al. Structure of arctic fox (*Alopex lagopus beringensis*) colonies in the northern extremity of Bering Island. *Biology Bulletin*. 2013;40(7):614–625.
46. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Mathematical modeling of selection by sex-limited trait: to the question of maintenance of litter size polymorphism in natural populations of arctic foxes. *Russ. J. Genet.* 2021;57(2):227–237.
47. Turelli M., Schemske D.W., Bierzychudek P. Stable two-allele polymorphisms maintained by fluctuating fitnesses and seed banks: protecting the blues in *Linanthus parryae*. *Evolution*. 2001;55:1283–1298.
48. MacArthur R.H., Wilson E.O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press; 1967.
49. Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: the complex effect of age structure and maternal selection. *J. Theor. Biol.* 2021;512. 110564.
50. Zhdanova O.L., Neverova G.P., Frisman E.Y. Predator evolution in a model of interacting species: to the question about maintaining polymorphism by litter size in natural populations of arctic fox. *Russ. J. Genet.* 2022. 58(1):94–108.
51. Kausrud K.L., Myrsetrud A., Steen H. et al. Linking climate change to lemming cycles. *Nature*. 2008;456:93–97.
52. Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia. In: F.E. Wielgolaski (Ed.). *Nordic Mountain Birch Ecosystems*. New York: Parthenon; 2001. P. 262–278.