

УДК 539.3

Математическое моделирование динамики соотношения полов в биологических популяциях

В. С. Третьяков, Н. П. Третьяков, А. Я. Терлецкий

*Лаборатория вычислительной физики и математического моделирования
Российский университет дружбы народов
ул. Миклуто-Маклая, д. 6, Москва, Россия, 117198*

В настоящей работе мы используем простую битовую модель для изучения диплоидной популяции с половым размножением, в которой вероятность пола потомка является подверженной мутациям и закрепляемой генетически величиной, т.е. вовлечена в дарвиновский естественный отбор. Изучена динамика соотношения полов в различных условиях отрицательного мутационного фона. Показано, что при высоком уровне негативных мутаций популяция может выжить только при равном соотношении полов, поскольку обладает в этом случае наибольшей генетической разнородностью.

Ключевые слова: простая битовая модель, соотношение полов, негативные мутации, математическое моделирование.

1. Введение

Для изучения эволюции популяций и видов все чаще используется имитационное математическое моделирование [1–3]. Настоящая работа посвящена проблеме соотношения численности полов (СП) у видов с половым размножением. В большом многообразии сложных внутривидовых процессов важную роль играет регуляция половой структуры популяции [4]. В природе достаточно много примеров видов, у которых имеет место неравное соотношение самцов и самок. Известны различные механизмы, детерминирующие этот процесс. Есть виды, у которых соотношение полов определяется деятельностью паразитов. Так, у многих видов насекомых бактерия *Wolbachia* уничтожает мужские особи на стадии личинок. В недавнем исследовании [5], привлёкшем особое внимание к проблеме СП, обнаружен случай чрезвычайно быстрой дарвиновской эволюции у бабочек *Nurolimnas bolina*: за один год (порядка 10 поколений) соотношение мужских и женских особей изменилось от вызванного действием паразита катастрофического соотношения 1:100 до 40:60.

У голоциклических видов насекомых смена партеногенетических поколений самок на поколения, содержащие и самцов и самок, закреплена генетически, однако зависит также от условий внешней среды [6]. У некоторых рыб, например, у *Poecilia sphenops*, соотношение полов зависит от температуры и химического состава воды [7]. В многочисленных исследованиях по рептилиям, амфибиям, рыбам и другим яйцекладущим животным показано, что пол будущей особи может определяться температурой, при которой протекала определённая стадия её зародышевого развития — чем выше температура, тем выше вероятность рождения самки [8, 9]. В популяциях птиц с возрастом особей СП обычно сдвигается в сторону увеличения числа самцов по разным причинам; одно из возможных объяснений состоит в том, что индивидуум с гетерогаметным полом (XY) подвержен повышенной смертности в сравнении с таковым, имеющим гомогаметный набор половых хромосом (XX) по причине экспрессии в фенотипе рецессивных генов, многие из которых обладают негативным эффектом, что и снижает продолжительность жизни особи [9].

Пример генетически обусловленного сдвига приведён в исследовании СП у детей с болезнью Дауна [10], где преобладание мальчиков среди детей со всеми

формами трисомии объясняется различным вкладом нарушений сегрегации хромосом в сперматогенезе, т.е. имеет место диспропорция в первичном СП. На вторичное СП оказывает влияние, в частности, ухудшение условий внутриутробного развития эмбрионов, которое обычно приводит к более частому абортированию эмбрионов мужского пола. Это вызывает сдвиг вторичного СП в сторону более устойчивых и жизнеспособных девочек. Девочки чаще рождаются у возрастных родителей (старше 35 лет), курящих родителей. Таким образом, соотношение полов в популяции может меняться как на этапе до оплодотворения за счёт изменения продукции X и Y сперматозоидов и вероятности их достижения яйцеклетки (так называемая презиготная селекция), так и во время внутриутробного развития.

Проявлением регуляции соотношения полов являются широко известные и статистически доказанные факты увеличения рождаемости мальчиков в странах, участвующих в крупных войнах. В настоящее время исследователи ещё не пришли к единому мнению о механизме этого явления.

Предположительно на соотношение полов у водяных насекомых могут влиять разные абиотические и биотические факторы: температура воды, скорость течения, неодинаковая толерантность полов к факторам среды, способность самок находить водоёмы, приближающиеся к экологическому оптимуму вида, а также антропогенные воздействия на экосистемы [11]. Отмечается, что в полевых условиях при изучении популяций животных в их сообществах крайне трудно, а часто и невозможно определить, который из приведённых факторов является решающим. По нашему мнению, это обстоятельство выдвигает имитационное моделирование в число важных методов исследования, поскольку оно позволяет вычлнять один или небольшое число факторов и, «при прочих равных условиях», проверять, сохраняется ли конечный эффект при выключении действия остальных факторов.

В целом, функции полов сформулированы и теоретически обоснованы В. А. Геодакяном ещё в шестидесятых годах прошлого века [12]. Кратко эти функции состоят в том, что женский пол в популяции — это «постоянная память вида», а мужской — «оперативная память». Под этим имеется в виду, что мужской пол призван воспринимать изменения окружающей среды и фиксировать их в половых клетках. Женский пол призван воспринять зафиксированные мужским организмом изменения и перенести их в следующее поколение. Однако, несмотря на такое принципиальное осмысление, половая структура популяции и её динамика остаются наименее изученными аспектами популяционной регуляции [4, 11]. Свидетельством значительной сложности процессов, влияющих на СП, являются доказанные примеры регуляции, когда популяции приспосабливаются, регулируя соотношение полов в новом поколении. По этой причине соотношение полов в популяции может иметь индикаторное значение, поскольку динамика этого показателя носит регуляционный характер и отражает общее состояние популяции в каждый отрезок времени [4].

Приведённые примеры показывают, что природа диспропорции полов в популяциях может быть обусловлена сложным комплексом факторов различного иерархического уровня — от генетических, аналогичных наблюдаемым у более низкоорганизованных животных, до психических и социальных. Это ещё раз подчёркивает значение имитационного моделирования, которое в условиях многофакторности и необходимости отбора различных гипотез, является по-своему незаменимым исследовательским инструментом. Не преувеличивая его значения и не забывая о его абстрактности и схематичности, тем не менее, можно утверждать, что имитационное моделирование должно стать неотъемлемой частью математической обработки практически любого биологического исследования (как это уже произошло с методами математической статистики).

По мнению Р. Хаджеса (R. Hughes), отбор в целом способствует равновероятному СП, однако влияния окружающей среды, а также социальных факторов, могут приводить к дисбалансу в пользу как самцов, так и самок [13]. Биологическая целесообразность увеличения числа мужских или женских организмов в популяции состоит в том, что при благоприятных внешних условиях имеются возможности для увеличения численности популяции, и тогда может преобладать число женских организмов. Когда же условия ухудшаются, необходимость

адаптации к ним требует преобладания мужских организмов. Такое поведение было обнаружено в работе [13] в экспериментах на *Celleporella hyalina*: в колониях, подвергнутых неблагоприятным условиям, наблюдалась отчётливая диспропорция полов в пользу мужских особей. Р. Хаджес предлагает следующую интерпретацию наблюдаемого явления. Формирование женских особей является более затратным для популяции в материальном, энергетическом и временном плане, чем мужских. Таким образом, биологическая целесообразность производства мужских особей и мужских половых продуктов, по мнению Р. Хаджеса, заключается в том, что, если популяция переживает неблагоприятный период, и существует риск, что она не доживёт до созревания яйцеклеток и рождения из них нового поколения, более целесообразным является использовать доступные ресурсы для производства самцов. В этом случае существует вероятность того, что даже в случае гибели популяции мужские половые клетки (сперматозоиды, спермии в пыльце и др.) всё же достигнут другой популяции и оплодотворят её яйцеклетки (cross fertilization). Таким образом, генетическая информация будет сохранена, следовательно, популяция окончательно не погибнет.

Вышеприведённая гипотеза о механизме биологической целесообразности увеличения производства популяцией мужских особей в ответ на неблагоприятные внешние условия представляется достаточно неоднозначной. Она могла бы иметь место в случае, когда естественный отбор на уровне целых популяций привёл к генетическому закреплению подобного поведения. При отборе на уровне отдельных особей в популяции более естественным является традиционное предположение о том, что адаптация к неблагоприятным условиям происходит путём увеличения частоты генетических рекомбинаций, что и диктует необходимость увеличения числа мужских особей [14]. Иными словами, в различных условиях экспериментально наблюдаются различные стратегии поведения популяции. При высоком уровне негативных мутаций перед популяцией основной задачей является выживание. Поэтому особенно важна реализация всех возможных комбинаций родительских генов. Это возможно при равном соотношении полов. При благоприятных условиях более выгодной была бы стратегия развития популяции, направленная на максимально возможное воспроизведение. При этом соотношение полов изменилось бы таким образом, что самок было бы больше самцов. Целью нашей работы является проверка этой гипотезы при помощи компьютерного моделирования развития популяции.

В имитационном моделировании биологической эволюции популярной является модель Пенна [15], описывающая генетическую структуру с помощью последовательностей нулей и единиц, где единицы означают повреждение генома (мутации). В своём первоначальном варианте модель включала в себя лишь один «ген» (битовый массив), структурированный по возрасту особи, и модель описывала процесс старения и эволюционную адаптацию популяции к высокому уровню летальных мутаций следующим образом: повреждения генома сдвигались в сторону больших возрастов. Таким образом, популяция выживала за счёт того, что молодые особи были генетически здоровыми и успевали дать потомство, после чего быстро погибали. Успех модели Пенна связан с тем, что тем самым она объяснила и воспроизвела характерную особенность жизненного цикла многих рыб (лососёвые, осетровые), которые после миграции к местам своего рождения и метания икры погибают в результате катастрофически быстро развивающихся процессов старения. Впрочем, подобное поведение, в менее утрированной форме и с разным временным масштабом, свойственно практически всем видам живых организмов, т.е. модель Пенна была, по существу, первым крупным успехом имитационного моделирования, сумевшим воспроизвести некоторое универсальное свойство живой природы.

В дальнейшем модель Пенна использовалась в качестве базовой для разнообразных модельных исследований эволюционной динамики популяций, в том числе в области исследования эволюции полового размножения, например, [6, 16].

Следует отметить, что существует класс простых битовых моделей, впервые предложенный Редфилдом [17], в которых каждый индивид представлен несколькими числами, например, минимальным репродуктивным возрастом и максимальным возрастом жизни. Мутации в такой модели описываются изменением

этих величин. Интересно, что многие результаты, полученные в такой упрощённой модели, совпадают с результатами более сложной модели Пенна. Так, при моделировании развития популяции, размножающейся партеногенезом и обычным половым путём, было показано, что при благоприятных условиях более выгодной стратегией развития является стратегия, направленная на максимальное воспроизводство, и, соответственно, популяция состоит только из партеногенетических самок. При неблагоприятных условиях популяция, чтобы выжить, вынуждена размножаться обычным половым путём, и состоит как из самцов, так и из самок. Это было показано как при использовании модели Пенна [6], так и с помощью простой битовой модели [17].

В настоящей работе мы используем простую битовую модель для изучения диплоидной популяции с половым размножением, в которой вероятность пола потомка является подверженной мутациям и закрепляемой генетически величиной, т.е. вовлечена в дарвиновский естественный отбор. Изучена динамика СП в различных условиях отрицательного мутационного фона.

2. Модель

Для описания развития раздельнополой диплоидной популяции с меняющейся вероятностью пола потомка мы использовали модифицированную простую битовую модель [17].

Каждый самец в нашей модели представлен двумя парами чисел: минимальным репродуктивным возрастом (МР) и максимальным возрастом жизни (МЖ). Отличие от модели Редфилда [17] состоит в том, что самки представлены, помимо пар МР и МЖ, также ещё одной парой чисел — вероятностью пола потомка (вероятностью рождения самки ВС). Таким образом, в нашей модели наследование пола сцеплено с полом. Вероятность рождения самца составляет разность между 1 и вероятностью рождения самки.

На каждом временном шаге выживание индивида определяется его возрастом — возраст должен быть меньше или равен хотя бы одному из двух чисел МЖ. Для согласования с моделью Пенна [15], максимально возможное значение МЖ в нашей модели составляет 32 условных года. Помимо смертей, обусловленных достижением МЖ, на каждом временном шаге особь может также погибнуть с вероятностью

$$P = \frac{N}{N_{\max}}, \quad (1)$$

где N — численность популяции, т.е. общее количество самцов и самок в данный момент времени.

Выражение (1) называется фактором Верхольста и моделирует ёмкость N_{\max} экологической ниши и конкуренцию особей за ограниченные пищевые и другие ресурсы [15, 16].

Если особь выжила и её возраст соответствует репродуктивному (возраст индивида больше или равен хотя бы одному из двух чисел МР и не превышает значения максимального репродуктивного возраста), то особь принимает участие в размножении. За один временной шаг («год») самец и самка могут только один раз принять участие в размножении. В процессе мужского гаметогенеза происходит случайный выбор одной из двух копий генома (одной из двух пар чисел МР и МЖ) и далее в модели реализуется один из двух вариантов:

1 вариант: негативные мутации в гамете (прибавление единицы к МР и вычитание от МЖ), с вероятностью P_1 ;

2 вариант: отсутствие мутации в гамете.

В процессе женского гаметогенеза, помимо описанных выше мутаций, меняется также вероятность ВС. ВС увеличивается на 10% или уменьшается на 10%. Увеличение или уменьшение происходит равновероятно.

После гаметогенеза случайным образом формируются пары мужских и женских гамет, которые соединяются, и образуется новый индивид, пол которого

определяется вероятностью ВС. Если пол потомка женский, то потомок наследует ВС. Если мужской — ВС не наследуется. На этом очередной шаг временного цикла модели завершается.

Параметрами модели являются:

- T_{\max} — предельное время наблюдения за популяцией;
- N_{\max} — максимально допустимый размер популяции;
- N_o — начальная численность популяции;
- M — максимальный репродуктивный возраст;
- P_1 — вероятность негативных мутаций.

3. Результаты и обсуждение

На рис. 1–6 представлено развитие популяции при различной степени угнетения негативными мутациями (от 0% до 54 % вероятности негативных мутаций).

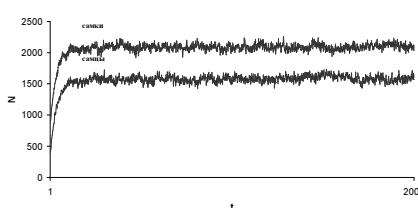


Рис. 1. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 0\%$

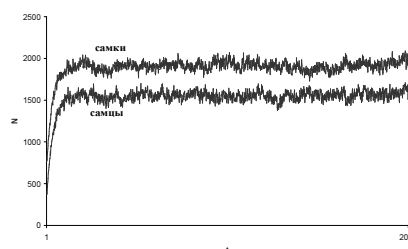


Рис. 2. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 14\%$

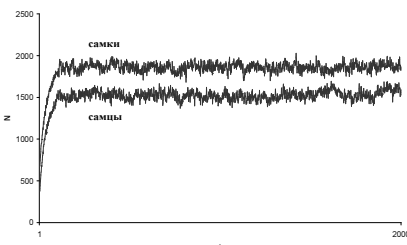


Рис. 3. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 24\%$

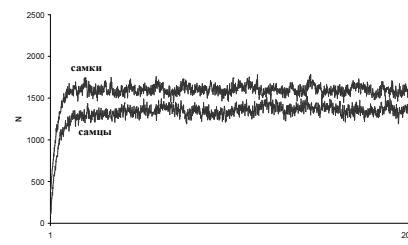


Рис. 4. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 34\%$

Выравнивание соотношения полов происходит при вероятности негативных мутаций 54 %. Видно, что при отсутствии мутаций самок больше чем самцов. Это обусловлено тем, что субпопуляции самцов и самок конкурируют за ограниченные ресурсы, что описывается фактором Верхольста (1). И самки имеют определённое преимущество, поскольку наследуют вероятность пола потомка. Однако по мере увеличения гнёта негативных мутации (по мере увеличения вероятности негативных мутаций) популяция может выжить только при достижении соотношения полов 50% : 50%. Это связано с тем, что только в этом случае при размножении реализуются все возможные комбинации генов. Действительно, нами было установлено, что генетическая разнородность популяции наивысшая при равном соотношении количества самцов и количества самок.

Интересно отметить, что, как видно из рис. 6, переход от состояния с неравной численностью полов к состоянию с равной численностью происходит практически мгновенно, скачком, это напоминает фазовый переход в физических системах.

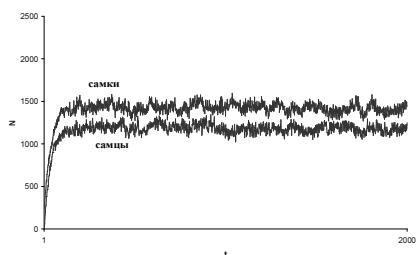


Рис. 5. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 44\%$

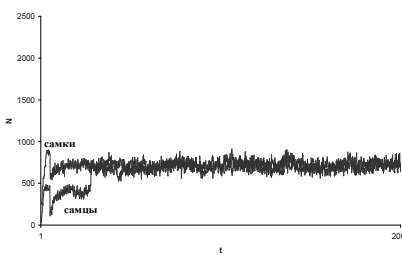


Рис. 6. Развитие популяции при вероятности негативных мутаций $P_1 = 54\%$

Можно предположить, что рассматриваемый процесс и является, по сути, фазовым переходом.

Литература

1. Алексеев В. Р., Казанцева Т. И. Использование индивидуально-ориентированной модели для изучения роли материнского эффекта в смене типов размножения у *Cladocera* // Журнал общей биологии. — Т. 68, № 3. — 2007. — С. 231–240.
2. Марков А. В., Коротаев А. В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журнал общей биологии. — Т. 68, № 1. — 2007. — С. 3–18.
3. Недорезов Л. В., Волкова Е. В. О влиянии зимних условий на динамику численности популяции с неперекрывающимися поколениями: модельный подход // Журнал общей биологии. — Т. 66, № 6. — 2005. — С. 484–490.
4. Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. — М.: Наука, 1984. — С. 232 – 238.
5. Charlaf S. et al. Extraordinary Flux in Sex Ratio // Science. — Vol. 317. — 2007. — Pp. 214–223.
6. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. — М.: Высшая школа, 1981.
7. Соколов В. Е. Жизнь животных. — М.: Просвещение, 1983. — Т. 4.
8. Culey R., Thompson M. Where did Sea Snakes Come from? // Nature Australia. — Vol. 27. — 2002. — Pp. 192–198.
9. Балацкий Н. Н. Материалы 10-й Всесоюзной орнитол. конф. Витебск, 17-20 сент. Ч. 1. — Минск, 1991.
10. Ковалева Н. В., Бутомо И. В., Кёрблейн А. Соотношение полов при болезни Дауна. Цитология и генетика // Исследование больных с кариологически подтвержденным диагнозом. — Т. 35, № 6. — 2001. — С. 43–49.
11. Богач Я. Жуки-стафилиниды — биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Автореферат дисс. доктора биол. наук. — М., 1988. — С. 40–44.
12. Геодакян В. А. Эволюционная теория пола // Природа. — 1998.
13. Hunter E., Hughes R. N. Marine Ecology-Progress Series // Environmental and Genetic Components of Variation in Sexual Allocation by an Epialgal Bryozoan. — Vol. 120. — 1995. — Pp. 193–201.
14. Смит Д. Эволюция полового размножения. — М.: Мир, 1981.
15. Penna T. J. P. A Bit-String Model for Biological Aging // J. Stat. Phys. — Vol. 78. — 1995. — Pp. 1629–1636.
16. Oliveira S. M. Evolution, Ageing and Speciation: Monte Carlo Simulations of Biological Systems // Brazilian Journal of Physics. — Vol. 296. — 2004. — Pp. 191–201.
17. Redfield R. J. Male Mutation Rates and the Cost of Sex for Females // Nature. — Vol. 369. — 1994. — Pp. 145 – 154.

UDC 539.3

Mathematical Modeling of Sexual Ratio of Biological Populations

V. S. Tretyakov, N. P. Tretyakov, A. Ya. Terletsky

*Laboratory for Computational Physics and Mathematical Modeling
Peoples' Friendship University
Miklukho-Maklaya str., 6, Moscow, Russia, 117198*

Using a modified simple model proposed by Redfield we try to explain population dynamics of species with changing sexual ratio. In the model the probability of offspring's sex is represented by a number in parents' genes and so that can be an adopted parameter to the current environment. According to our results the population can survive under harsh condition only if the number of males and the number of females are equal, only in this case the population possesses more genetic viability.