

УДК 575:502:519.2

## ВЛИЯНИЕ КОРРЕЛЯЦИИ ПРИСПОСОБЛЕННОСТЕЙ ГЕНОТИПОВ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ

А.В. СМИРЯЕВ

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*По современным представлениям, успех эволюции определяется не столько скоростью размножения вида или популяции, сколько устойчивостью ее численности в изменчивых внешних условиях. Обсуждается методическая основа современного анализа жизнеспособности природных популяций (Population viability analysis — PVA). В рамках PVA оценивают вероятности сохранения (или риска вымирания) природной популяции определенного размера в течение определенного времени. Основное внимание в работе уделяется малоизученному влиянию коррелированной реакции приспособленностей (степеней воспроизводства в поколениях) членов популяции на экологическую изменчивость средовых факторов и, как следствие, на стабильность численности популяции.*

*Предложена аналитическая модель для оценки влияния вероятностных параметров приспособленности генотипов на жизнеспособность популяции. Используются математические ожидания, дисперсии и парные корреляции приспособленностей генотипов популяции. На основе предельных теорем теории вероятностей удалось упростить модель. В результате получена оценка дисперсии средней приспособленности популяции, которая необходима для анализа вероятности вымирания популяции. Показано, что эта оценка дисперсии прямо пропорциональна математическому ожиданию парных корреляций. Приведены числовые иллюстративные примеры влияния этого параметра на вероятность вымирания. Указаны необходимые выборочные оценки параметров, достаточные для экспериментального использования предложенной упрощенной модели.*

*Ключевые слова: теория эволюции, анализ жизнеспособности популяций (PVA), экологические колебания среды, изменчивость приспособленности генотипа, корреляции приспособленностей, аналитическая модель.*

По современным представлениям, успех эволюции определяется не столько скоростью размножения вида или популяции, сколько устойчивостью ее численности в изменчивых внешних условиях [4]. Это положение, в частности, развивается в рамках количественного анализа жизнеспособности популяций (Population viability analysis — PVA) [1, 17]. В рамках PVA оценивают вероятности сохранения (или риска вымирания) природной популяции определенного размера в течение определенного времени. Определяют также минимальную численность жизнеспособной популяции, т.е. наименьшего ее размера, при котором популяция сохранится определенное время (или определенное число поколений) с заданной вероятностью. В первом случае оценивается вероятность, во втором — количество особей. Оба подхода предполагают задание «временного горизонта», т.е. времени до которого вероятность

исчезновения или сохранения примет заданное значение [9, 16, 24]. Стабильной по численности считается популяция, для которой риск вымирания не превышает 0,05. Критическая численность популяции ( $\min N$ ) — та, при которой она с вероятностью 95% просуществует не более, например, 100 поколений: т.е. при этой численности риск вымирания — минимум 0,95 [5, 6, 16].

Анализ жизнеспособности популяций приобрел популярность на Западе в 70-80-х гг. прошлого века. В современном виде он учитывает различные взаимодействующие силы, которые влияют на жизнеспособность популяций, и привлекает методы теории эволюции, генетики, экологии, математической статистики и моделирования. PVA используется в природоохранной биологии для оценки риска вымирания природных популяций, поиска и сравнения вариантов восстановления исчезающих видов.

Теорию и методологию PVA нельзя считать окончательно разработанной: в научной литературе по теории эволюции и природоохранной биологии продолжается обсуждение нерешенных проблем. [17]. В частности, дискутируются вопросы получения достаточных экспериментальных данных, обоснованности методик оценки параметров, необходимых для реализации PVA, адекватности математических моделей [1]. Даже при наличии достаточного набора данных PVA пока может давать большие ошибки в оценках вероятности вымирания. Поэтому многие исследователи предпочитают использовать PVA лишь для сравнения эффективности альтернативных схем воздействия на популяции и виды, сравнения планов управления доступными ресурсами и т.п.

В работе основное внимание уделяется малоизученному влиянию коррелированной реакции членов популяции по их приспособленности (по степени воспроизводства в поколениях) на экологическую изменчивость средовых факторов и, как следствие, на стабильность численности популяции.

### *Изменчивость приспособленности*

При анализе жизнеспособности популяции используется известное из теории эволюции понятие приспособленности (fitness) ее членов-генотипов. Оно включает в себя способность генотипа к выживанию (характеризуется продолжительностью жизни, конкурентоспособностью, скоростью роста и т.д.), а также интенсивность размножения или фертильность (число продуцируемых гамет, жизнеспособность потомков у животных, семян, способных к прорастанию и т.д.). В расчетах используют абсолютную приспособленность (степень приспособленности)  $W_i$ . Этот параметр количественно соответствует коэффициенту воспроизводства  $i$ -го генотипа популяции в двух соседних поколениях [7]. Анализируют также среднюю приспособленность, т.е. степень воспроизводства ( $\bar{W}$ ) всей популяции в соседних поколениях. Далее для простоты ограничимся рассмотрением популяции с неперекрывающимися поколениями: например, популяции однолетних растений.

Параметр  $\bar{W}$  определяется значениями  $W_i$  ее членов-генотипов, взвешенными по  $f_i$  — частотам их вхождения в популяцию:

$$\bar{W} = \sum_i^k f_i \times W_i, \quad (1)$$

где  $k$  — общее число генотипов популяции, определяющих изменчивость показателя их приспособленности.

Обозначим через  $N_e(n)$  эффективную численность особей-генотипов исходного ( $n$ -го) поколения, т.е. численность особей популяции, участвующих в образовании следующего  $n+1$ -го поколения. Вместе с  $N_e(n)$  параметр  $\overline{W}$  позволяет прогнозировать  $N(n+1)$  — численность популяции в следующем поколении:

$$N(n+1) = N_e(n) \times \overline{W} = N_e(n) \times \sum_i^k f_i W_i, \quad (2)$$

Это основа для анализа динамики численности популяции и вероятности ее выживания или гибели за определенный период времени.

Сложность анализа состоит в том, что  $W_i$  — приспособленность любого генотипа в природных популяциях — не постоянная величина. Она существенно зависит от средних условий, возраста, конкуренции и других факторов. Можно сказать, что степень приспособленности является типичным количественным признаком, т.к. ее наследуемость и изменчивость зависят не только от аллельного состава генотипа особи, но и от этих изменчивых факторов. Классическая проблема популяционной и эволюционной биологии — понять, как популяция оптимизирует свою приспособленность в колеблющихся внешних условиях, т.е. понять стратегию реакции на эти колебания [8].

В литературе обычно используется следующая классификация основных факторов, определяющих изменчивость приспособленности и, как следствие, варьирования общей численности популяции:

- Временная изменчивость приспособленности отдельных генотипов в поколениях из-за колебаний экологических условий в поколениях (по годам) [31]. Иногда учитывают вероятности природных катастроф (пожары, ураганы, тайфуны, землетрясения, наводнения или крайняя засуха и проч.).

- Стохастическая изменчивость, которую необходимо учитывать при ограниченной численности популяции [18, 27]: в частности, т.н. демографическая изменчивость в малых популяциях, которая может вызывать дрейф генов и инбредную депрессию [23, 25].

- Пространственная изменчивость из-за неоднородности среды обитания популяции в пространстве с учетом возможной миграции. В частности, подобная изменчивость приспособленности возникает из-за пестроты почвенного плодородия, «пятнистого» характера условий в ареале [18, 26, 30].

- Индивидуальная изменчивость — различия приспособленностей особей, имеющих одинаковый по  $W_i$  генотип. Имеется в виду модификационная изменчивость, обусловленная, например, индивидуальными различиями условий на ранних этапах жизни особей, возрастом и т.п. [22, 31]. Многие исследования доказали изменчивость индивидуального выживания и репродукции. Например, Clutton-Brock et al. [11] показали, что продолжительность жизни, репродуктивный успех самок красного оленя со сходными генотипами варьируется в пределах от 0 до 13 телят.

Сложные эффекты взаимодействия временной, стохастической, пространственной и индивидуальной изменчивости приводят к трудностям при анализе жизнеспособности популяции. Поэтому в РВА широко используют аналитические и компьютерные модели. Более простые аналитические модели требуют принятия жестких, не всегда адекватных упрощенных предположений. Но эти модели позволяют сделать некоторые общие, качественные выводы о факторах, влияющих на вероятность выживания популяций [13, 19]. Во многих работах используют масштабное компьютерное моделирование сложной динамики численности популяций [14, 15].

*Влияние вероятностных параметров приспособленности  
на жизнеспособность популяции*

При моделировании с учетом изменчивых условий среды степень приспособленности каждого генотипа и всей популяции следует рассматривать как случайные величины. Поэтому в литературе используются различные аппроксимации плотности распределения приспособленностей [20, 31]. В простой аналитической модели, используемой далее для прогноза численности популяции в поколениях, достаточно использовать лишь три параметра плотностей распределения случайных величин  $W_i$ , а именно:  $m.o.(W_i)$  — математические ожидания;  $\sigma_i^2$  — дисперсии; а также  $r_{ij}$  — коэффициент корреляции приспособленностей каждой пары генотипов. Далее предполагается, что эти параметры известны из экспериментов. Особое внимание в работе придается влиянию на жизнеспособность популяции последнего малоизученного параметра ( $r_{ij}$ ).

Первый параметр важен, т.к. при бóльших значениях  $m.o.(W_i)$  отдельных генотипов увеличится  $m.o.(\bar{W})$  — математическое ожидание степени воспроизводства ( $\bar{W}$ ) всей популяции:

$$m.o.(\bar{W}) = \sum_i^k f_i \times m.o.(W_i) \quad (3)$$

Дисперсия приспособленности генотипа и ее составляющих (способности генотипа к выживанию, интенсивности размножения и т.п.), а также способы экспериментальной оценки дисперсий достаточно изучены в литературе для различных популяций и видов [10, 20, 27, 28, 29]. На  $N(n+1)$  — ожидаемую численность популяции в следующем ( $n+1$ -м) поколении, в соответствии с формулой (2), влияет величина  $\bar{W}$ , которая содержит  $k$  случайных величин  $W_i$ . Дисперсия  $\bar{W}$  далее обозначена как  $\sigma_{\bar{W}}^2$ , а дисперсия случайной величины  $N(n+1)$  — как  $\sigma_{n+1}^2$ . Поскольку выражение (2) для  $N(n+1)$  включает в себя сумму слагаемых, то по известной формуле для дисперсии суммы, содержащих коррелированные случайные величины ( $W_i$ ), получаем:

$$\sigma_{n+1}^2 = [N_e(n)]^2 \times \sigma_{\bar{W}}^2 = [N_e(n)]^2 \times \sum_i^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j \quad (4)$$

Из (4) следует, что при любом известном значении эффективной численности  $N_e(n)$  дисперсия  $\sigma_{n+1}^2$  зависит только от дисперсии  $\sigma_{\bar{W}}^2$ , которая и анализируется далее:

$$\sigma_{\bar{W}}^2 = \sum_i^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j \quad (5)$$

В частности ясно, что увеличение  $\sigma_i^2$  — дисперсий приспособленности ( $W_i$ ) отдельных генотипов популяции, с одной стороны, увеличивает  $\sigma_{\bar{W}}^2$ . Следовательно, снижается стабильность численности всей популяции и, как следствие, ее жизнеспособность: увеличивается вероятность понижения численности  $N(n+1)$  в следующем поколении до критически низкого значения  $\min N$ . С другой стороны, часто экологи-

ческая изменчивость и разнообразие условий в ареале обитания популяции вызывает значимые дисперсии взаимодействия «приспособленность×среда», что было выявлено в экспериментах [23, 26, 30]. Как следствие, поддерживается генетическая изменчивость популяции, т.к. ни один генотип не превосходит по приспособленности остальные во всех внешних условиях. Дисперсии приспособленностей, кроме того, существенно влияют на естественный отбор генотипов популяции в изменчивых экологических условиях.

Третий тип рассматриваемых параметров — это парные корреляции ( $r_{ij}$ ) случайных величин  $W_i$  — приспособленностей отдельных генотипов популяции. Корреляции возникают прежде всего по экологическим причинам: на всю популяцию могут действовать сходные колебания погодных условий в поколениях. Но эти случайные экологические колебания накладываются на генетическую, пространственную, стохастическую и индивидуальную изменчивость, о которых говорилось выше. Понятно, что это должно вызывать снижение сходства реакций генотипов по приспособленности.

Влияние парных корреляций на жизнеспособность популяций в литературе рассмотрено недостаточно. В немногочисленных экспериментальных работах обнаружено, что эти корреляции различаются между собой, но они обычно положительны и могут быть значительно меньше единицы [10, 21]. Из (5) следует, что величины  $r_{ij}$  существенно влияют на дисперсию  $\sigma_{\bar{W}}^2$ , критически важную для выживания популяции.

Для иллюстрации вначале рассмотрим крайне упрощенную ситуацию. Пусть дисперсии приспособленностей у всех генотипов равны между собой:  $\sigma_i^2 = \sigma^2$ ; частоты всех  $k$  генотипов, составляющих популяцию, также одинаковы:  $f_i = 1/k$ . Сравним два контрастных варианта. Первый — отсутствие парных корреляций случайных величин  $W_i$ , т.е.  $r_{ij} = 0$  для любой пары генотипов  $i$  и  $j$ . Это означает, что реакции по приспособленности у генотипов, составляющих популяцию, в ответ на общие экологические колебания внешних условий не коррелируют между собой. Второй вариант: все  $r_{ij} = 1$ , т.е. реакции совершенно «синхронны» по направлению. Тогда из формулы (5) после преобразований получаем:

$$\text{в первом варианте — } \sigma_{\bar{W}}^2 = \sum_i^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j = \sigma^2/k,$$

$$\text{во втором — } \sigma_{\bar{W}}^2 = \sum_i^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j = \sigma^2.$$

Во втором варианте дисперсия  $\sigma_{\bar{W}}^2$  в  $k$  раз больше, чем в первом, что очень существенно, особенно при большом числе генотипов ( $k$ ), определяющих изменчивость приспособленности в популяции.

В реальности, как отмечалось выше, коэффициенты корреляции  $r_{ij}$  обычно меньше единицы, но больше нуля и различаются между собой для разных пар генотипов. Кроме того, дисперсии  $\sigma_i^2$  и частоты  $f_i$ , входящие в (5), также могут различаться у генотипов популяции. Чтобы приблизительно оценить влияние на жизнеспособность популяции парных корреляций приспособленностей в реальных промежуточных ситуациях, примем следующие два модельных предположения:

а) коэффициенты корреляции  $r_{ij}$  [их общее число при  $i > j$  равно  $k(k-1)/2$ ] — это независимые реализации случайной величины с математическим ожиданием  $\bar{r}$  и дисперсией  $\sigma_{\bar{r}}^2$ ;

б)  $k$  — число генотипов в популяции велико, и каждый из них вносит не слишком большой вклад ( $f_i\sigma_i$ ) в общую дисперсию  $\sigma_{\bar{r}}^2$ , представленную в формуле (5).

Последнее предположение может вызвать сомнение, поскольку некоторые генотипы, определяющие изменчивость могут, казалось бы, встречаться в популяции значительно чаще или реже, чем другие. Однако это справедливо скорее для качественных признаков. Признак же «Степень приспособленности», как отмечалось выше, принадлежит не качественным признакам, а к количественным. Они обычно полигенны: значит, в популяции имеется большое количество различных генотипов. Приспособленность генотипов, конечно, различна, но подвержена сильной пространственной и модификационной изменчивости. С учетом отмеченного в литературе существенного взаимодействия «Приспособленность×среда» нет основания ожидать подавляющего частотного вхождения в популяцию некоторых из генотипов из-за естественного отбора.

Кроме того, один ( $i$ -й) генотип может присутствовать в разных локальных участках общего изменчивого по условиям ареала популяции. Поэтому, если его частота  $f_i$  все же значительно больше остальных, то этот генотип можно методически рассматривать как несколько генотипов с меньшими, чем  $f_i$ , частотами, и несколько отличными друг от друга дисперсиями  $\sigma_i$ . В результате из-за большего сходства реакции частей такого пространственно «разделенного» генотипа, возможно, несколько увеличится математическое ожидание  $\bar{r}$  для всей популяции, но модельные предположения станут более корректными.

Преобразуем формулу (5) для параметра  $\sigma_{\bar{r}}^2$  следующим образом:

$$\begin{aligned} \sigma_{\bar{r}}^2 &= \sum_i^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j = \sum_i^k f_i^2 \sigma_i^2 + 2 \sum_{i > j}^k \sum_j^k r_{ij} f_i \sigma_i f_j \sigma_j = \\ &= \frac{1}{k^2} \sum_i^k k^2 f_i^2 \sigma_i^2 + 2 \frac{1}{k(k-1)} \sum_{i > j}^k \sum_j^k r_{ij} k f_i \sigma_i (k-1) f_j \sigma_j \end{aligned} \quad (6)$$

Рассмотрим первую часть преобразованного выражения (6):

$$\frac{1}{k^2} \sum_i^k k^2 f_i^2 \sigma_i^2 = \frac{1}{k} \left[ \frac{1}{k} \sum_i^k (k f_i)^2 \sigma_i^2 \right]$$

Допустим, что при большом общем числе генотипов с неконтрастными частотами  $f_i$  в популяции эти частоты сходны, т.е. близки к  $1/k$ . Тогда каждая величина  $(k f_i)^2$  близко к 1, а выражение в квадратных скобках приближается к  $\sigma^2$ , т.е. к среднему арифметическому дисперсий  $\sigma_i^2$ . Поэтому первая часть суммы (6) приблизительно равна  $\frac{1}{k} \sigma^2$ .

Рассуждая аналогично (при большом числе  $k$  все произведения  $k f_i \approx 1$ ), вторую часть выражения (6) можно упростить:

$$\frac{2}{k(k-1)} \sum_{i > j}^k \sum_j^k r_{ij} \sigma_i \sigma_j.$$

Поскольку значения  $\sigma_i$  считаем известными для любого  $i$ , а  $r_{ij}$  — независимые случайные величины (предположение а), то дисперсия выражений  $r_{ij}\sigma_i\sigma_j$  ограничена значением  $\sigma_r^2 \times \max \sigma_i^2$ . Тогда, в соответствии с обобщенной теоремой Чебышева [2], при увеличении  $k$  среднее арифметическое  $k(k-1)/2$  случайных величин  $r_{ij}\sigma_i\sigma_j$  сходится по вероятности к их математическому ожиданию:

$$\frac{2\bar{r}}{k(k-1)} \sum_{i>j}^k (\sigma_i\sigma_j) = \bar{r} \overline{\sigma_i\sigma_j}.$$

Следовательно, все выражение (6) приблизительно равно:

$$\sigma_{\bar{W}}^2 \approx \frac{1}{k} \overline{\sigma^2} + \frac{2\bar{r}}{k(k-1)} \sum_{i>j}^k (\sigma_i\sigma_j) = \frac{1}{k} \overline{\sigma^2} + \bar{r} \overline{\sigma_i\sigma_j},$$

где  $\overline{\sigma^2}$  — среднее значение всех  $\sigma_i^2$  в популяции, а  $\overline{\sigma_i\sigma_j}$  — среднее парных произведений их среднеквадратических отклонений.

Отметим, что при больших значениях  $k$  и  $\bar{r} > 0$  первая часть этой суммы мала по сравнению со второй частью и сравнительно слабо влияет на величину  $\sigma_{\bar{W}}^2$ . Далее в расчетах ею пренебрегаем. Тогда приближительная оценка дисперсии случайной величины  $\bar{W}$  упрощается:

$$\sigma_{\bar{W}}^2 \approx \bar{r} \overline{\sigma_i\sigma_j}. \quad (7)$$

Если снова использовать предположение, что при большом числе  $k$  все частоты  $f_i \approx 1/k$ , то из (3):

$$m.o.(\bar{W}) = \sum_i^k f_i \times m.o.(W_i) \approx \sum_i^k (m.o.W_i) / k = \overline{m.o.W}. \quad (8)$$

Далее вместо  $m.o.(\bar{W})$  используем приближительную оценку  $\overline{m.o.W}$ .

Итак, получены приближительные оценки математического ожидания (8) и дисперсии (7) случайной величины  $\bar{W}$ . Для дальнейшего упрощения используем центральную предельную теорему [2]. Применительно к выражению (1) она могла бы означать, что при большом числе генотипов ( $k$ ) в популяции распределение случайной величины  $\bar{W}$  приближается к нормальному. Но эта классическая теорема была доказана при условии слабой зависимости случайных величин, в данном случае  $W_i$  — приспособленностей генотипов. Однако в последние годы появились работы, направленные на уточнение и смягчение этого ограничения [3]. Для простоты будем считать, что распределение случайной величины  $\bar{W}$  близко к нормальному.

На рисунке сопоставлены плотности нормального распределения  $\bar{W}$  двух популяций при одинаковых значениях  $m.o.W$  и  $\sigma_i\sigma_j$ , но двух разных средних значений корреляций:  $\bar{r}_1$  (штрих-пунктир) меньше чем  $\bar{r}_2$  (сплошная линия).

Теперь можно оценить количественно  $\alpha$  — вероятность вымирания популяции в результате снижения ее численности в  $n+1$ -м поколении до заданного критически низкого уровня  $\min N(n+1)$ . Из (2) следует, что эта вероятность равна вероятности снижения случайной величины  $\bar{W}$  до уровня:

$$\min \bar{W} = \min N(n+1) / N_e(n) = m.o.(\bar{W}) - C_a \sigma_{\bar{W}},$$

откуда

$$C_\alpha = [m.o.(\sigma_{\bar{W}}) - \min N(n+1)/N_e(n)] / \sigma_{\bar{W}}. \quad (9)$$

Вероятность  $\alpha$  определяется по  $C_\alpha$  из обычной таблицы квантилей для нормального распределения: например, если  $C_\alpha = 1,65$ , то  $\alpha = 1 - 0,95 = 0,05$ .

С учетом (7, 8) окончательно приближительная оценка  $C_\alpha$ :

$$C_\alpha \approx [\overline{m.o.W} - \min N(n+1)/N_e(n)] / (\bar{r} \overline{\sigma_i \sigma_j})^{0,5}. \quad (10)$$

На рисунке слева от жирной вертикальной черты находятся доли плотности нормального распределения  $\bar{W}$ , т.е. оценки вероятности  $\alpha$  — вымирания популяции для двух значений  $\bar{r}$  ( $\bar{r}_1 < \bar{r}_2$ ). Можно утверждать, что увеличение средней степени коррелированности параметров  $W_i$  — приспособленностей генотипов существенно повышает эту вероятность.

Действительно, допустим, например, что  $\min \bar{W} = \min N(n+1)/N_e(n) = 0,5$ , т.е. критически низкая численность популяции будет достигнута, если из-за плохих экологических условий в  $n$ -м поколении численность популяции в следующем  $n+1$ -м поколении сократится в два раза. Тогда при среднемноголетнем значении  $m.o.W = 1$ , дисперсии  $\sigma_i \sigma_j = 0,12$  и средней коррелированности приспособленностей генотипов популяции  $\bar{r}_2 = 0,8$  значение  $C_\alpha$  составит 1,59. По таблице для нормального распределения получаем: вероятность вымирания популяции после такого снижения составит  $\alpha \approx 6\%$ . Популяцию нельзя считать стабильной по численности. Если же при прочих равных параметрах  $\bar{r}_1 = 0,4$ , т.е. вдвое ниже  $\bar{r}_2$ , то  $C_\alpha = 2,27$  и  $\alpha \approx 1\%$ . Вероятность вымирания популяции гораздо меньше 0,05, она стабильна.

### Заключение

Проведенный анализ показывает, что степень коррелированности реакций генотипов по их приспособленности в ответ на колебания экологических условий в поколениях существенно влияет на вероятность выживания популяции. Величины коэффициентов парных корреляций приспособленности генотипов зависят не только от сходства их аллельного состава, но также от стохастической и пространственной изменчивости. Последняя обусловлена сложным влиянием разнообразия условий в ареале обитания популяции. Кроме того, корреляции снижаются из-за индивидуальной модификационной изменчивости особей популяции со сходными генотипами.

Из выражений (9) следует, что для определения вероятности вымирания популяции в рамках PVA достаточно иметь репрезентативные выборочные оценки па-

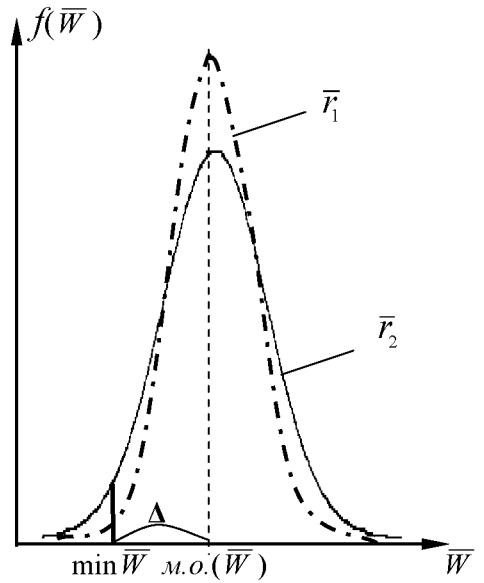


Рис. Плотность распределения случайной величины  $\bar{W}$  при двух значениях  $\bar{r}$ :  $\bar{r}_2 > \bar{r}_1$ .  $\Delta = C_\alpha \sigma_{\bar{W}} \approx C_\alpha (\bar{r} \overline{\sigma_i \sigma_j})^{0,5}$ ;  $m.o.(W) \approx m.o.W$ . Пояснения — в тексте



параметров  $m.o.(\bar{W})$  и  $\sigma_{\bar{W}}$ . Другой вариант — при использовании приближительной формулы (10) потребуются оценки  $m.o.(W_i)$  и  $\sigma_i$  хотя бы для части случайных величин  $W_i$ , а также оценка математического ожидания  $\bar{r}$  для их пар.

Учитывая возникновение проблем перенаселения при увеличении численности популяции до известного предельно высокого уровня  $\max N(n+1)$ , можно в рамках предложенной методики аналогичным образом оценить вероятность перенаселения.

Потребуется модификация модели, если отказаться от предположения, что в популяции при большом числе ( $k$ ) различных генотипов, определяющих изменчивость приспособленности, частоты  $f_i$  близки к  $1/k$ . Например, компьютерное моделирование показало, что если два генотипа имеют одно и то же значение  $m.o.(W_i)$  — среднемноголетней приспособленности, но различные дисперсии ( $\sigma_i^2$ ), то большую вероятность сохраниться в поколениях имеет генотип с низкой дисперсией [12]. Следовательно, в результате естественного отбора более стабильные генотипы могут иметь большую частоту  $f_i$  в популяции.

В подобных случаях для приближительной оценки дисперсии  $\sigma_{\bar{W}}^2$ , представленной в формуле (6), недостаточно использовать выражения  $\sigma^2$ ,  $\sigma_i \sigma_j$  и  $m.o.W$ . С учетом различия частот  $f_i$  генотипов они усложняются:  $k^2 f^2 \sigma^2$ ,  $k^2 f_i \sigma_i f_j \sigma_j$  и  $k f m.o.W$ . Для определения таких выражений необходимо, кроме оценок  $\bar{r}$ ,  $m.o.(W)$  и  $\sigma_i$ , иметь репрезентативные оценки  $f_i (i=1 \dots k)$  — частот присутствия этих  $k$  генотипов в популяции.

Модель допускает обобщение на более сложные ситуации. Например, можно предположить перекрывание поколений с учетом возрастного состава популяции или учесть стохастическую изменчивость, связанную с ограниченной эффективной численностью популяции в  $n$ -м поколении.

### Библиографический список

1. Анализ жизнеспособности популяций (PVA). Wikipedia. [https://en.wikipedia.org/wiki/Population\\_viability\\_analysis](https://en.wikipedia.org/wiki/Population_viability_analysis).
2. Вентцель Е.С. Теория вероятностей. Изд. 6-е. М.: Наука, 1999. 540 с.
3. Гринь А.Г. О минимальном условии слабой зависимости в центральной предельной теореме для зависимых случайных величин // Математические структуры и моделирование. 2007. Вып. 17. С. 13–18.
4. Карпов В.Э. Эволюционное моделирование. Проблемы формы и содержания // Новости искусственного интеллекта. 2003. № 5. С. 35–46.
5. Мурзин В.С., Мурзин Н.С. Критическая численность популяций и сопутствующий риск их гибели на примере мезофауны // Проблемы анализа риска. 2009. 6. № 2. С. 74–81
6. Рапопорт И.В. Экология. Элементы моделирования 2004. [http://edu.dygups.ru/METDOC/ENF/BGD/EKOL/UMK\\_DO/6/ITEM2\\_1.HTML](http://edu.dygups.ru/METDOC/ENF/BGD/EKOL/UMK_DO/6/ITEM2_1.HTML).
7. Смирнов А.В., Кильчевский А.В. Генетика популяций и количественных признаков // М.: Изд-во «КолосС», 2007. 270 с.
8. Acar M., Mettetal J., van Oudenaarden A. Stochastic switching as a survival strategy in fluctuating environments // Nat. Genetics. 2008. V. 40. P. 471–475.
9. Beissinger S.R., McCullough D.R., editors. Population viability analysis. 2002. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 577 p.
10. Chang Shu Mei. The contribution of spontaneous mutation to variation in environmental response in *Arabidopsis thaliana*: responses to nutrients // Evolution. 2003. V. 57. P. 984–994.

11. Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D. Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes. University of Chicago Press, 1982. 400 p.
12. Gillespie J. Polymorphism in patchy environments // *Am. Nat.* 1974. V. 108. № 960. P. 145–151.
13. Goodman D. Viable Populations for Conservation. CrossRef. in: M.E. Soule (Ed.) Cambridge University Press. 1987. P. 11–34.
14. Gravner J., Pitman D., Gavrilets S. Percolation on fitness landscapes: Effects of correlation, phenotype, and incompatibilities // *J. Theor. Biol.* 2007. 248. P. 627–645.
15. Harris R.B., Maguire L.A., Shaffer M. L. Sample sizes for simulating minimum viable population size // *Conservation Biology*. 1987. N 1. P. 72–76.
16. Holsinger Kent E. Lecture 15 — PVA. Minimum Viable Population Models, Estimating Population Persistence Probabilities, Review. 2003 [http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/fw662/web\\_docs/Lecture%2015%20PVA.pdf](http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/fw662/web_docs/Lecture%2015%20PVA.pdf).
17. Holsinger Kent E. Population viability analysis. Stockholm: RFMULA, 2006. <http://darwin.eeb.uconn.edu/ceb310/lecture-notes/pva.pdf>.
18. Lande R. Genetics and demography in biological conservation // *Science*. 1988. 16. 241. P. 1455–60.
19. Leigh E.G. Jr. The average lifetime of a population in a varying environment // *Theor. Biol.* 1981. 90. P. 213–239.
20. Lof M.E., Reed T.E., McNamara J.M., Visser M.E. Timing in a fluctuating environment: environmental variability and asymmetric fitness curves can lead to adaptively mismatched avian reproduction // *Proc. R. Soc. B.* 2012. 279. P. 3161–3169.
21. Malcom J.W., Hernandez K.M., Likos R., Wayne T., Leibold M.A., Juenger T.E. Extensive cross-environment fitness variation lies along few axes of genetic variation in the model alga, *Chlamydomonas reinhardtii* // *New Phytol.* 2015. V. 205. № 2. P. 841–51.
22. Mazer S. J. Genetic and environmental influences on life history, floral traits, and sex allocation in *Raphanus sativus* (*Brassicaceae*; wild radish). Susan Mazer Lab <https://labs.eemb.ucsb.edu/mazer/susan/research/04/>.
23. Melbinger A., Massimo V. The impact of environmental fluctuations on evolutionary fitness functions // *Scientific Reports* 5, 2015. Article number: 15211 Published online: 19. <http://www.nature.com/articles/srep15211>.
24. Morris W.F., Doak D.F. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. 2002. 480 p.
25. Morten E. A., O'Brien J. Global amphibian declines, loss of genetic diversity and fitness: A Review // *Diversity*. 2010. № 2. P. 47–71.
26. Orr H. Allen. Fitness and its role in evolutionary genetics // *Nat. Rev. Genet.* 2009. V. 10. № 8. P. 531–539.
27. Res H., Akzakaya it. Estimating the variance of survival rates and fecundities // *Animal Conservation*. 2002. V. 5. P. 333–336.
28. Shpak M. Evolution of Variance in Offspring Number: the Effects of Population Size and Migration. <http://SemelparityRewrite.nb>.
29. Stratton D.A. Genotype-by-environment interactions for fitness of *Erigeron annuus* show fine-scale selective heterogeneity // *Evolution*. 1994. V. 48, № 5. P. 1607–1618.
30. Stratton D.A. Spatial scale of variation in fitness of *Erigeron annuus* // *Am. Nat.* 1995. V. 146. № 4. P. 608–624.
31. White G.C. Population viability analysis: data requirements and essential analyses. P. 288–331 in Boitani L., Fuller T.K., eds. *Research Techniques in Animal Ecology*. 2000. Columbia University Press, New York, New York, USA.

# THE INFLUENCE OF CORRELATIONS OF GENOTYPES FITNESS ON POPULATION VIABILITY

A. V. SMIRYAEV

(Russian Timiryazev State Agrarian University)

*According to the modern concepts success of evolution is determined not so much by the speed of propagation of species or populations as stability of its numbers in changeable environments. We discuss the methodological basis of modern population viability analysis (PVA). Within PVA the probabilities of preservation (or extinction risk) of a natural population of a certain size during certain time is estimated. The main attention is paid to the little-studied influence correlation reactions of fitness (of degree reproduction in generations) of population members to the ecological variability of environmental factors and, as a consequence, influence on the stability of the population.*

*An analytical model for assessing the impact of probabilistic parameters of genotypes fitness on the viability of the population has been developed. Mathematical expectations, variances and pair correlations of genotypes fitness of the population are used. We were able to simplify the model on the basis of the limit theorems of probability theory. As a result, it is possible to estimate the variance of average fitness of the population, which is necessary for the analysis of probability of the population extinction. It is shown that the estimate of the variance is directly proportional to the mathematical expectation of pair correlations. Numerical illustrative examples of the influence of this parameter on the probability of extinction are presented. Necessary sample estimates of the parameters that are sufficient for the experimental use of the proposed simplified model are indicated.*

*Key words: evolution theory, population viability analysis (PVA), the environmental fluctuations, the variability of the genotype fitness, correlations of fitness, analytical model.*

**Смиряев Анатолий Владимирович** — д. б. н., проф. кафедры генетики, биотехнологии, селекции и семеноводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-08-94; e-mail: genetics@timacad.ru).

**Smiryayev Anatoly Vladimirovich** — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Genetics, Biotechnology, Plant Breeding and Seed Production, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; tel.: +7 (499) 976-40-72; e-mail: genetics@timacad.ru).