

УДК 519.863

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПЕРЕГРУЗКИ У САМОК *Drosophila melanogaster*: СВЯЗЬ С ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ЖИЗНИ

© 2009 г. В. Н. Новосельцев, А. М. Вайсерман\*, Ж. А. Новосельцева, Р. Аркинг\*\*

Институт проблем управления

117699 Москва, ул. Профсоюзная, д. 65

\*ГУ “Институт геронтологии АМН Украины”

04114 Киев, ул. Вышгородская, д. 67

\*\*Университет Уэйн Стейн

Детройт, Мичиган 48202, США

(Wayne State University, Detroit, Michigan 48202, USA)

E-mail: novosels@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.09 г.

Окончательный вариант получен 16.04.09 г.

Концепция индивидуальной репродукции состоит в том, что плодовые мухи генетически предназначены для кладки яиц в максимально возможном темпе. Этот темп поддерживается вплоть до начала старения организма, которое характеризуется экспоненциальным уменьшением скорости репродукции. В зависимости от распределения ресурсов популяция делится на *z*, *s*, *m* и *l*-фенотипы. Основную часть популяции составляют мухи *m*-фенотипа со сбалансированным распределением ресурсов. Мухи фенотипа *z* бесплодны, а *s* умирают, не доживая до старости; мухи фенотипа *l*, у которых распределение смещено в сторону соматического поддержания организма, переживают окончание процесса откладки яиц и умирают, полностью исчерпав свой репродуктивный потенциал. Для двух популяций *D. melanogaster*, состоящих соответственно из 493 и 474 самок, анализируются паттерны индивидуальной репродукции и репродуктивные фенотипы. Показано, что каждому фенотипу соответствует своя кривая смертности, причем часть популяции вымирает “преждевременно” из-за репродуктивных перегрузок.

**Ключевые слова:** репродукция, фенотипическое разнообразие, индивидуальный репродуктивный паттерн, преждевременная смерть.

История жизни организма существенным образом связана с распределением ресурсов на репродуктивную и соматическую компоненты (Новосельцев и др., 2001; Charlesworth, 1980; Partridge, Barton, 1993). Репродукция в организме завершается, когда исчерпывается его репродуктивный ресурс, но умирает организм только тогда, когда заканчивается его соматический ресурс. Концепция индивидуального репродуктивного паттерна, суть которой состоит в том, что плодовые мухи генетически предназначены для кладки яиц в максимально возможном темпе, была сформулирована ранее (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2003). Максимально возможный темп кладки яиц поддерживается в организме вплоть до начала старения, характеризующегося экспоненциальным уменьшением скорости репродукции.

По-видимому, зависимость характера паттерна производства потомства от распределения ресурсов в индивидуальном организме имеет сходный характер у разных видов. Однако среди наиболее распространенных модельных организмов для такого анализа наилучшим образом подходят плодовые мушки, по-

скольку большой объем анализируемых популяций позволяет четко выделить все репродуктивные фенотипы. Подобное выделение в популяциях фенотипов, реализующих различные “репродуктивные стратегии”, было ранее осуществлено нами при анализе данных по средиземноморской плодовой мушке *Ceratitis capitata* (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2004a) и *D. melanogaster* (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2004b).

В настоящей работе продолжено исследование распределения ресурсов на репродуктивную и соматическую компоненты и проведен анализ наступлений “преждевременной” смерти у *D. melanogaster*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Расчеты проведены с использованием данных об индивидуальной репродукции двух популяций *D. melanogaster*, с которыми работали исследовательские группы под руководством Р. Аркинга (Детройт, США) и А. Вайсермана (Киев, Украина) и которые подробно описаны в предыдущих работах

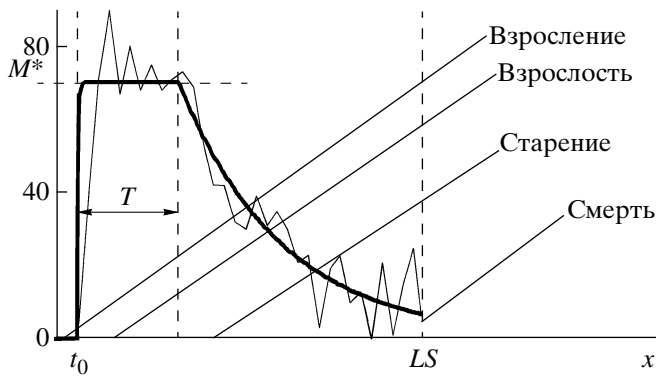


Рис. 1. Паттерн индивидуальной репродукции у мушки *Drosophila* (№ 193 А-популяции).

По оси абсцисс – возраст; по оси ординат – паттерн откладки яиц (по: Новосельцев и др., 2001). Обозначения см. в тексте.

(Вайсерман и др., 2001; Luckinbill et al., 1984; Arking 1987). Популяцию Аркинга (493 мушки) будем называть А-популяцией, а популяцию Вайсермана (474 мушки) – V-популяцией. Мушки А-популяции были собраны в 1983 г. во фруктовых садах штата Мичиган, США, их содержали в стандартных условиях (корм: дрожжи-сахароза-агар с добавлением 0.01%-ной пропионовой кислоты) при температуре 25°C. Использованы данные относительно контрольной группы мух. Мушки V-популяции представляли собой аутбредную линию Oregon-R. Их разведение и содержание осуществляли в стандартных условиях на полноценном корме, который содержал сахар, манку, дрожжи, агар-агар и 10%-ный раствор нипагина, также при температуре 25°C. Условия содержания подробно описаны ранее (Вайсерман и др., 2001; Luckinbill et al., 1984). В исследованиях Аркинга (Arking, 1987) определяли продуктивность, т.е. число отложенных яиц, а в работе Вайсермана и др. (2001) – фертильность (число потомков каждой самки, которые прошли полный цикл развития от яйца до имаго). Отметим, что уровень фертильности, по определению, несколько ниже, нежели таковой плодовитости, поскольку примерно 10% мух умирают на стадии развития (Вайсерман, неопубл. данные), что нужно учитывать при оценке уровней репродуктивной активности в сопоставляемых популяциях.

Для определения зависимых от возраста репродуктивных паттернов использовали данные о числе яиц, откладываемых каждой самкой на протяжении 1 сут, аппроксимированные с помощью метода наименьших квадратов (рис. 1), где  $x \leq t_0$  – стадия взросления,  $t_0 < x \leq T + t_0$  – взрослость,  $T + t_0 < x$  – старение. Старение описывается функцией  $M(x) = M^* \exp[-(x - T - t_0)/\tau]$ , где  $\tau$  – постоянная времени старения. Уровень яйценосения в период взрослости (репродуктивная способность) обозначен как  $M^* = 70.6$  (яиц/сут). Остальные величины:  $t_0 = 2$  сут, дли-

тельность периода взрослости  $T = 9.7$  сут, продолжительность жизни  $LS = 35$  сут, постоянная времени старения  $\tau = 9.9$  сут.

Распределение энергетических ресурсов в ходе онтогенеза плодовых мушек. Введение индивидуального паттерна позволило провести исследование влияния распределения энергетических ресурсов на репродукцию у плодовых мушек. В зависимости от распределения ресурсов ранее было предложено делить популяцию средиземноморской плодовой мушки *Ceratitis capitata* на  $z$ ,  $s$ ,  $m$  и  $l$ -субпопуляции (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2003). Мушки  $z$ -фенотипа (от англ. “zero”) были бесплодны,  $s$ -мушки (от англ. “short” – короткий) жили относительно мало и умирали в разгар откладки яиц, а  $l$ -мушки (от англ. “long” – длинный) доживали до старости и умирали, полностью исчерпав свой репродуктивный потенциал. Основную часть популяции составляли  $m$ -мушки (от англ. “medium” – средний). Распределение мушек по фенотипам делалось на основании свойств репродуктивного паттерна, показанного на рис. 1. Отсутствие репродуктивного “хвоста” служило основанием для отнесения мушки к  $s$ -фенотипу, а наличие длительного пострепродуктивного периода – к  $l$ -фенотипу. Распределение мушек по фенотипам проводили на основании эвристических соображений, а алгоритм выглядел следующим образом:

$z$ -мушки, если  $RS = 0$ ,

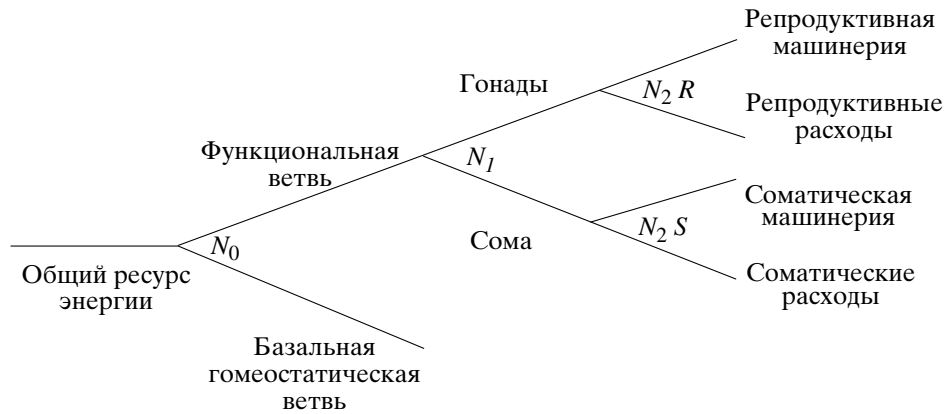
$s$ -мушки, если  $RS > 0$  и  $LS - t_0 - T \leq 3$ ,

$l$ -мушки, если  $RS > 0$  и  $LS - t_{\text{end}} - T > 12$ ,

где  $RS$  – суммарное число яиц, отложенное мухой за время жизни,  $LS$  – продолжительность жизни,  $T$  – продолжительность взрослого периода,  $t_0$  – продолжительность периода до начала откладывания яиц,  $t_{\text{end}}$  – возраст откладывания последнего яйца. Остальные мушки относились к фенотипу  $m$ . В нашей статье использован этот же алгоритм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В процессе развития распределение ресурсов происходит в различных узлах так называемого Y-дерева (van Noordwijk, de Jong, 1986; Novoseltsev et al., 2003), представленного на рис. 2. Фенотипические вариации распределения ресурсов в организме зависят от определенных внешних и внутренних “шумов” (Elowitz et al., 2002; Swain et al., 2002). В то же время динамика процесса дифференцировки зависит как от архитектуры и генетических параметров, так и от “шумов” в генетических цепях (Gurol et al., 2007). Можно поэтому допустить, что и величина суммарного энергетического ресурса организма, и его распределение на выполнение различных физиологических функций могут варьировать в широких пределах. Известно, например, что отдельные индивиды в популяциях плодовых мух сильно раз-



**Рис. 2.** Y-дерево распределения энергетических ресурсов, формирующее историю жизни самки.  $N_0 - N_2$  — узлы дерева,  $R, S$  — репродуктивные и соматические расходы соответственно.

личаются по параметрам репродукции (Aigaki, Ohba, 1984; Carey, 2001). Энергетические ресурсы в нашей статье рассматриваются в единицах мощности (ед. энергии/ед. времени).

Среднепопуляционные данные параметров индивидуальных паттернов репродукции для обеих популяций приведены в таблице. Сравнение А- и V-популяций показывает, что у популяции А распределение энергетических ресурсов организма сдвинуто в сторону репродукции. У нее больше как репродуктивная способность  $M^*$  (60.5 яиц/сут), так и репродуктивный успех  $RS$  (1240 яиц за время жизни). Кроме того, V-популяция имеет более длинный период откладки яиц — 39 сут (против 31 у А-популяции). Наконец, в V-популяции средний пострепродуктивный период (15.7 сут) значительно длиннее, чем у А-популяции (3 сут). Средняя продолжитель-

ность жизни для более плодовитой А-популяции составляет 36.4, а для V-популяции — 59.3 сут.

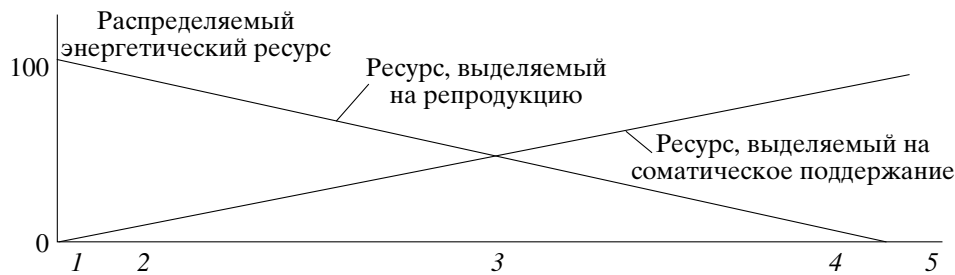
*Различные репродуктивные фенотипы у плодовых мушек.* На рис. 3 представлена схема распределения ресурсов на репродуктивные и соматические функции организма самки плодовой мушки. Если полный ресурс взять за 100%, то репродуктивная его часть может меняться от 100 до 0%, а соматический — от 0 до 100%. В зависимости от того, какая доля общего ресурса выделяется на репродукцию, а какая — на самосохранение, можно выделить несколько фенотипов, различающихся особенностями динамики кладки яиц. Этим фенотипам на рис. 3 соответствуют цифры 1–5.

К первому фенотипу (1) относятся мушки с резким дисбалансом распределения ресурсов в пользу репродукции. Соматический ресурс у них недостаточен для того, чтобы завершить передачу яйцекле-

Сравнение А- и V-популяций *D. melanogaster* по параметрам индивидуальных паттернов репродукции

Параметр <sup>1</sup>	А-популяция	V-популяция	Мушки фенотипа s	
			А-популяция (12.2%)	V-популяция (6.1%)
$M^*$ , яиц/сут	60.5	36.5	59.4	27.2
$T$ , сут	12.8	22.5	18.4	17.5
$t_0$ , сут	2.3	5.0	1.8	5.0
$\tau$ , сут	9.7	7.6	0.22	0.14
$RS$ , яиц	1240	1033	1030	456
$LS$ , сут	36.4	59.3	21.7	24.2

Примечание: <sup>1</sup>см в тексте.



**Рис. 3.** Схема генетического распределения ресурса и фенотипов репродукции у плодовых мушек:

1 – откладки яиц нет, 2 – преждевременная смерть от репродуктивной перегрузки, 3 – нормальная откладка яиц, 4 – большой период после окончания откладки яиц, 5 – большой период до начала откладки яиц.

ток из гермария в овариолы и дожить до появления созревших яиц. Процессы заполнения овариол и созревания яйцеклеток требуют резкого увеличения мощности, и мушки умирают в молодом возрасте по причине ее нехватки. В наших предыдущих работах (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2003) мушки, не снесшие ни одного яйца, обозначены как  $z$ -мухи.

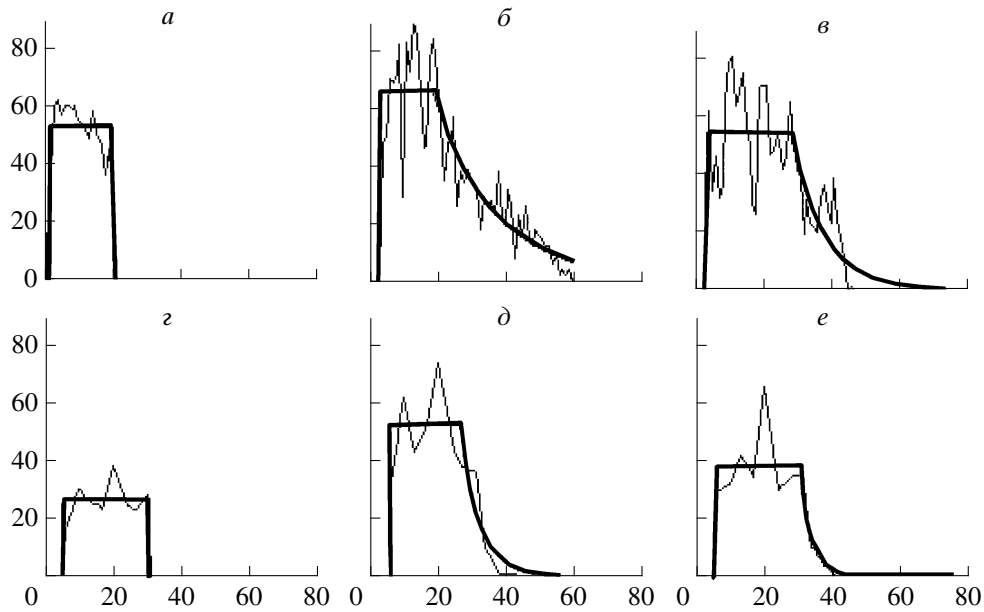
У второго фенотипа ( $s$ -мухи, 2) соматический ресурс больше, его уже достаточно для начала откладывания созревших яиц. Однако этот ресурс заканчивается до завершения процесса несения яиц, и мушки умирают “преждевременно”. В момент смерти они находятся на плато репродуктивного паттерна, и в их овариолах имеются созревшие яйца, погибающие вместе с мушкой (Новосельцев и др., 2007; Novoseltsev et al., 2003). Фенотипы 1 и 2 имеют мушки, умершие “преждевременно”. Для них характерно существенное превышение репродуктивного ресурса над соматическим. Третий фенотип – сбалансированные  $m$ -мухи (3). Ресурсы у них делятся примерно поровну между репродукцией и поддержанием жизни. Они рано начинают откладывать яйца и продолжают этот процесс вплоть до старческого возраста. В момент смерти они или только что исчерпали свой репродуктивный ресурс, или, наоборот, могли бы отложить еще небольшое число яиц. Четвертая часть популяции (4) характеризуется сильным преобладанием соматического ресурса. Такие мушки ( $l$ -мухи) успевают израсходовать репродуктивную энергию и завершить откладывание яиц, продолжая жить даже после окончания этого процесса. Наконец, последний фенотип (5) имеет большой соматический ресурс, существенно превышающий репродуктивный. Репродуктивный ресурс у них настолько мал, что его не хватает даже для обеспечения нормального поступления яиц из гермария в овариолы. Процесс заполнения овариол яйцами затягивается (возможно, до конца жизни). Такие мушки откладывают яйца только в больших возрастах, причем число отложенных яиц невелико. Эти самые слабые в репродуктивном смысле мухи вообще не имеют достаточно энергии для репро-

дукции и, как и  $z$ -мухи, умирают бесплодными, причем бесплодных мух этого типа крайне мало, а отделить их от  $z$ -мух можно только на основании анализа продолжительности жизни.

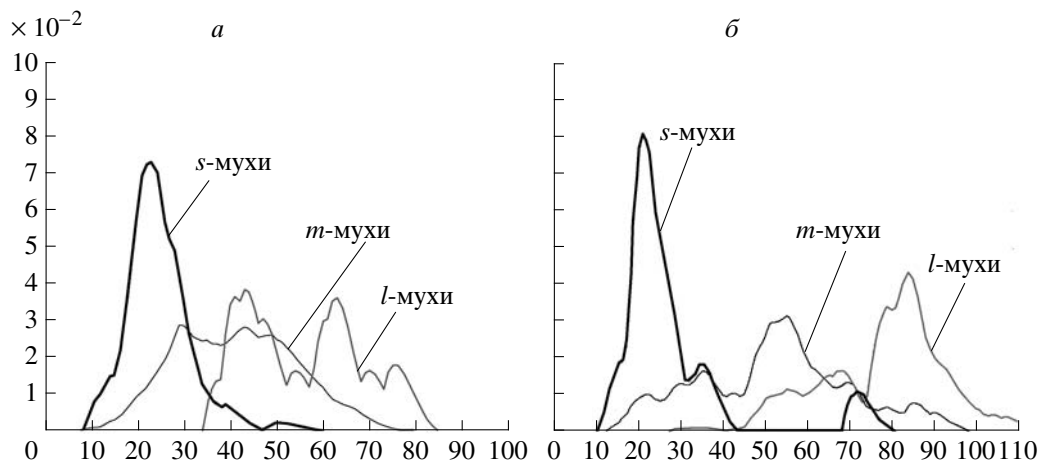
*Паттерны репродукции у D. melanogaster.* В идеальном случае жизненный цикл организма плодовых мушек включает в себя все три стадии репродукции (рис. 1). Первая стадия была названа взрослением (период, когда яйцеклетки поступают в овариолы и идет процесс их созревания). Далее следует стадия здоровья (или взрослости), когда репродуктивная машина организма работает “на полную мощность”, реализуя максимальный генетически заданный темп кладки яиц. Наконец, наступает третья стадия – период старения. Этот период начинается, когда репродуктивный ресурс снижается настолько, что поддержание генетически заданного темпа кладки яиц становится невозможным. Темп кладки яиц экспоненциально снижается. Жизненный цикл заканчивается смертью, когда исчерпывается соматический ресурс организма.

Типичные репродуктивные паттерны для А- и V-популяций *D. melanogaster* представлены на рис. 4 (для V-популяции откладку яиц фиксировали один раз в 3 сут, начиная с 5-х). Основную часть мух в обеих популяциях составляет  $m$ -фенотип (доля  $m$ -мух в А-популяции составляет 85,2, а в V-популяции – 48,3%);  $l$ -фенотип составляет 45,6 и 2,2 % в популяциях V и А соответственно. Доля бесплодных мух в А-популяции составляет 0,4 %, о V-популяции такие данные отсутствуют. Смерть от репродуктивных перегрузок имеет место в обеих популяциях. Доля  $s$ -мух сравнительно невелика: в V-популяции – 6,1, в А-популяции 12,2 %.

Классификация мушек по фенотипам подтверждает, что у А-популяции распределение ресурсов организма в среднем сдвинуто в сторону откладки яиц, а у V-популяции – в сторону поддержания жизни. Действительно, доля  $s$ - и  $m$ -мух в А-популяции самая большая, тогда как у V-популяции доля  $l$ -мух превышает все остальные.



**Рис. 4.** Репродуктивные фенотипы у дрозофилы: *a*–*в* – А-популяция, *г*–*е* – V-популяция. (—) – записи откладки яиц по суткам, (—) – их трехстадийные аппроксимации с помощью метода наименьших квадратов. Представлены мушки № 226, 29, 2 из А-популяции и № 357, 290, 58 из V-популяции. Фенотипы: *a*, *г* – *s*; *б*, *д* – *m*; *в*, *е* – *l*. По оси абсцисс – возраст, сут; по оси ординат – число яиц/сут.



**Рис. 5.** Кривые распределения смертей для *s*-субпопуляций, а также других субпопуляций в популяциях А (*a*) и V (*б*). По оси абсцисс – возраст, сут; по оси ординат – доля умирающих мух, %.

*Репродуктивные перегрузки у D. melanogaster и кривые смертности.* Большая интенсивность откладки яиц мушек в А-популяции, по-видимому, является причиной увеличения доли *s*-мух (12.2%) по сравнению с V-популяцией (6.1%). У этих мух смерть наступает от “репродуктивного перенапряжения” еще до начала периода экспоненциального спада темпа откладывания яиц. Графики распреде-

ления мух по возрасту смерти демонстрируют, что, хотя алгоритм распределения мух по фенотипам основан исключительно на параметрах репродукции, распределение мух по продолжительности жизни “распалось” на соответствующие классы и расположилось по возрастам “в правильном порядке”, начиная с *s*- и кончая *l*-фенотипом (рис. 5). Конечно, отдельные фенотипы в популяции четких границ не

имеют, плавно перетекая один в другой. Тем не менее, каждый паттерн представлен компактной группой индивидов.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл мухи, включающий в себя все три стадии, которые представлены на рис. 1, требует сбалансированного распределения энергетических затрат организма на репродуктивный и соматический ресурсы. Такой жизненный цикл реализуется в *m*-фенотипе, наиболее характерном для популяций мух разных видов (Aigaki, Ohba, 1984; Carey et al., 1998). Но в соответствии с различиями в распределении ресурсов у плодовых мушек существуют и большие различия в параметрах индивидуальных паттернов репродукции. В тех случаях, когда распределение ресурсов между репродукцией и жизнеобеспечением нарушается, жизненный цикл может состоять из двух или даже из одной стадии. Для таких историй жизни характерна “ранняя” смерть от репродуктивных перегрузок, когда организм не доживает до следующей стадии.

Во многих публикациях речь шла только о преждевременной смерти  $\lambda$ -мух. Обычно таких бесплодных мух оказывалось меньше 10%. Так, в популяции луковых мушек *Delia antiqua* (Spencer, Miller, 2002) одна мушка из 70 спаренных и шесть из 70 виргинных не откладывали яиц. Также не откладывали яйца от 3 до 6% восточных фруктовых мушек *Bactrocera dorsalis* (Shelley, 2003). В популяции *Ceratitis capitata* из 1000 мушек 6.4% особей не несли яиц (Carey et al., 1998). Разумеется, и в случае бесплодных  $\lambda$ -мух надо говорить о “преждевременной” смерти, вызываемой репродуктивными перегрузками. Такие перегрузки возникают на стадии взросления, когда овариолы начинают заполняться яйцеклетками, расход мощности резко возрастает и  $\lambda$ -мухи умирают, не достигнув взрослой стадии и не начав откладку яиц.

Проанализированная в нашей статье зависимость паттернов производства потомства от распределения ресурсов в индивидуальном организме имеет общий характер. Такой подход применим не только к популяциям плодовых мушек, но и к любому виду животных, обладающему большим фенотипическим разнообразием (в частности, к млекопитающим).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайсерман А.М., Кошель Н.М., Войтенко В.П. Взаимосвязь репродуктивной активности и продолжительности жизни *Drosophila melanogaster* // Пробл. старения и долголетия. 2001. Т. 10. № 1. С. 11–22.

Новосельцев В.Н., Новосельцева Ж.А., Яшин А.И. Математические модели истории жизни и баланса ресурсов // Успехи геронтологии. 2001. № 7. С. 52–64.

Новосельцев В.Н., Новосельцева Ж.А., Яшин А.И. Анализ истории жизни у плодовых мушек // Геронтология *in silico*: становление новой дисциплины / Под ред. Марчука Г.И. и др. Гл. 9. М.: БИНОМ. Лаб. знаний, 2007. С. 255–317.

Aigaki T., Ohba S. Individual analysis of age-associated changes in reproductive activity and lifespan of *Drosophila virilis* // Exp. Gerontol. 1984. V. 19. P. 13–23.

Arking R. Successful selection for increased longevity in *D. melanogaster*: analysis of the survival data and presentation of a hypothesis on the genetic regulation of longevity // Ibid. 1987. V. 22. P. 199–220.

Carey J.R. Insect biogerontology // Ann. Rev. Entomol. 2001. V. 46. P. 79–110.

Carey J.R., Liedo P., Müller H.-G. et al. Relationship of age patterns of fecundity to mortality, longevity, and lifetime reproduction in a large cohort of Mediterranean fruit fly females // J. Gerontol. 1998. V. 53. P. B245–B251.

Charlesworth B. Evolution in age-structured populations. Cambridge: Univ. Press, 1980. 430 p.

Elowitz M.B., Levine A.J., Siggia E.G. et al. Stochastic gene expression in a single cell // Science. 2002. V. 297. P. 1183–1186.

Guroi M.S., Kulkarni R.P., Dworkin J. et al. Tunability and noise dependence in differentiation dynamics // Ibid. 2007. V. 315. P. 1716–1719.

Luckinbill L.S., Arking R., Clare M.J. et al. Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster* // Evolution. 1984. V. 38. P. 996–1003.

Novoseltsev V.N., Novoseltseva J.A., Yashin A.I. What does a fly's individual fecundity pattern look like? The dynamics of resource allocation in reproduction and ageing // Mech. Age. Devel. 2003. V. 124. P. 605–617.

Novoseltsev V.N., Carey R.J., Novoseltseva J.A. et al. Systemic mechanisms of individual reproductive life history in female Medflies // Ibid. 2004a. V. 125. P. 77–87.

Novoseltsev V.N., Arking R., Carey J.A. et al. How an individual fecundity looks in *Drosophila* and Medflies // Ann. N.Y. Acad. Sci. 2004b. V. 1019. P. 577–580.

Partridge L., Barton N. Evolution of aging: testing the theory using *Drosophila* // Genetica. 1993. V. 91. P. 89–98.

Shelley T.E. Fecundity of female oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae): effects of methyl eugenol-fed and multiple mates // Ann. Entomol. Soc. Am. 2003. V. 93. P. 599–564.

Spencer J.L., Miller J.R. Lifetime ovipositional patterns of mated and virgin onion flies, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) // J. Insect Physiol. 2002. V. 48. P. 171–180.

Swain P.S., Elowitz M.B., Siggia E.G. Intrinsic and extrinsic contributions to stochasticity in gene expression // Proc. Natl. Acad. Sci. 2002. V. 99. P. 12795–12800.

van Noordwijk A.J., de Jong G. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics // Am. Nat. 1986. V. 128. P. 137–142.

## Reproductive Overload in *D. melanogaster* Females – Its Connection with Longevity

V. N. Novoseltsev <sup>a</sup>, A. M. Weiserman <sup>b</sup>, Zh. A. Novoseltseva <sup>a</sup>, R. Arking <sup>c</sup>

<sup>a</sup> Institute of Control Sciences, Profsoyuznaya ul. 65, Moscow, 117699 Russia

<sup>b</sup> Institute of Gerontology, Academy of Medical Sciences of the Ukraine, Vyshgorodskaya ul. 67, Kiev, 04114 Ukraine

<sup>c</sup> Wayne State University, Detroit, Michigan 48202, USA

E-mail: novosels@yandex.ru

**Abstract**—The conception of individual reproduction is that fruit flies are genetically designed to oviposit at the highest possible rate. This rate is maintained right up to the moment when the organism begins to age, and the senescence is characterized by the reproduction rate falling exponentially. The population can be divided into *z*, *s*, *m*, and *l*-phenotypes depending on their resource allocation. The main part of the population consists of *m*-phenotype flies with a balanced resource allocation. The flies with *z*-phenotype are infecund; *s* flies do not reach senility; and *l* flies, in which the allocation is biased toward somatic organism maintenance, outlast the period of oviposition and die only after they have completely used up their reproductive potential. Individual reproductive patterns and reproductive phenotypes are analyzed for two *D. melanogaster* populations consisting of 493 and 474 flies. It is shown that there is a mortality curve for each phenotype, and that a part of the population dies out “prematurely” due to reproductive overload.

*Key words:* reproduction, phenotypic diversity, individual reproductive pattern, premature death.