

ФАКТОРЫ РАЗНООБРАЗИЯ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКЕ



ПУЩИНО • 1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СОВЕТСКИЙ КОМИТЕТ
ПО ПРОГРАММЕ ЮНЕСКО
«ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА»

РАБОЧАЯ ГРУППА
ПО МАТЕМАТИЧЕСКОМУ
МОДЕЛИРОВАНИЮ
И СИСТЕМНОМУ АНАЛИЗУ

НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ
ЦЕНТР

ФАКТОРЫ РАЗНООБРАЗИЯ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКЕ

Под редакцией

д-ра физ.-мат. наук проф. А.М.МОЛЧАНОВА
и канд. физ.-мат. наук А.Д.БАЗЫКИНА

ПУЩИНО • 1980

УДК 517.9:577.4:575

Сборник в основном посвящен работам в области аналитического моделирования в экологии и популяционной генетике. Особое внимание уделено анализу факторов, ответственных за возникновение и поддержание всевозможных типов разнообразия в экосистемах. В соответствии с природой анализируемого разнообразия статьи сборника разделены на три группы: разнообразие динамических режимов в модельных экосистемах, генетическое разнообразие, пространственная неоднородность экологических и популяционно-генетических систем. Сборник представляет интерес для экологов, генетиков, специалистов по теории биологической эволюции и по математическому моделированию в биологии.

Ответственный за выпуск канд. физ.-мат. наук
Ф.С.БЕРЕЗОВСКАЯ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Непрерывно усиливающиеся воздействия человеческой деятельности на биосферу повлекли за собой в последние десятилетия необратимые изменения многих природных систем. Эти изменения в большинстве случаев, в свою очередь, влекут за собой серьезные неблагоприятные последствия для экономики и благосостояния человека вообще. Прогнозирование результатов человеческих воздействий на природные экосистемы и предотвращение неблагоприятных последствий выросло в последнее время в большую общенаучную проблему, которой занимаются крупнейшие национальные и международные научные организации. Существенный вклад в решение этой проблемы вносит работа, ведущаяся в разных странах в рамках Программы ЮНЕСКО "Человек и биосфера" (МАВ). Важным аспектом этой деятельности являются исследования в области математической экологии и математической популяционной генетики.

В настоящее время эти исследования развиваются в двух тесно связанных, но все же самостоятельных направлениях. Работы первого типа имеют своей целью машинное (вычислительное) описание процессов, идущих в некоторых конкретных экосистемах, и предсказание последствий воздействия на эти экосистемы (портретные или имитационные модели). Такие модели должны, как правило, строиться заново для каждого природного объекта. Работы второго направления посвящены исследованию предельно упрощенных ситуаций и ставят своей целью не столько описание конкретных природных систем, сколько выявление наиболее общих, универсальных закономерностей, лежащих в основе функционирования и структурированности таких систем (аналитические модели).

Все более преодолевается противопоставление этих подходов (имевшее место в недавнем прошлом) и заменяется их разумным сочетанием. Многие эксперименты, невозможные в природных условиях (так как они могут привести к гибели изучаемую систему), вполне можно заменить численным экспериментом на имитационной модели. С другой стороны, необозримость имитационных моделей серьезно смягчается тем обстоятельством, что их поведение в наиболее интересных и важных экстремальных условиях может быть обычно описано простыми аналитическими моделями.

Настоящий сборник, подготовленный Рабочей группой по математическому моделированию и системному анализу Советского комитета по Программе ЮНЕСКО (МАВ), посвящен в основном работам в области аналитического моделирования (хотя в некоторых статьях математические результаты интерпретируются применительно к конкретным природным ситуациям). При составлении этого сборника мы не претендовали на то, чтобы охватить все направления работ, ведущихся в СССР по аналитическому моделированию в экологии. Напротив, акцент сделан лишь на одном, но, на наш взгляд, весьма важном направлении, а именно на вопросах разнообразия в экосистемах. В соответствии с различной природой анализируемого разнообразия статьи в сборнике можно разбить на три основные группы: разнообразие динамических режимов и факторов, ответственных за них, в экосистемах; механизмы поддержания генетического разнообразия; пространственная неоднородность экологических и популяционно-генетических систем.

Исследования этих внешне разнородных проблем с определенной точки зрения могут быть предварены следующим утверждением: учет при моделировании экологических и популяционно-генетических систем (даже в предельно упрощенной форме) существенно нелинейного характера взаимодействий с необходимостью приводит к существованию в таких системах большого разнообразия равновесных состояний, динамических режимов, пространственных структур. Это разнообразие является основной причиной "контринтуитивного" характера реакции систем на внешние воздействия, различного рода пороговых эффектов.

Качественные различия в реакции на одно и то же воздействие похожих (на первый взгляд) систем (или одной и той же системы на похожие, казалось бы, воздействия) имеют источником именно разнообразие, порождаемое существенной

нелинейностью биологических систем. Такого рода явления невозможно понять, оставаясь в рамках представлений о системах, близких к линейным, недалеких от равновесия, пространственно и функционально почти однородных.

Прогнозирование поведения природных систем (особенно в ответ на индустриальные воздействия) должно быть основано на глубоком исследовании нелинейности и вытекающего из нее разнообразия этих систем.

В заключение сделаем два замечания относительно ситуации, сложившейся в настоящее время в математическом моделировании систем надорганизменного уровня (популяций и экосистем):

1. В рамках математической экологии исследуются практически исключительно эволюционно сложившиеся экосистемы, состоящие из неподверженных дальнейшей эволюции популяций. С другой стороны, в рамках популяционной генетики рассматривается эволюция изолированных популяций, как бы изъятых из экосистем. Очевидно, здесь также настала пора синтеза, поскольку структура и функционирование экосистем могут быть глубоко поняты лишь с учетом их эволюционного происхождения, коэволюции составляющих их видов. В то же время темп и направление эволюции отдельных популяций зависят в первую очередь их взаимодействием с другими популяциями, составляющими экосистему.

2. В математической экологии и генетике сложился довольно ограниченный набор постоянно и всеми используемых математических подходов и методов, тогда как традиционно используемые методы в действительности далеко не всегда адекватны сути биологических проблем. В то же время в различных отраслях математики разработаны системы понятий и приемы, которые могут быть полезны в исследовании экологических проблем, но мало знакомы модельерам. Конкретные попытки отчасти заполнить пробелы, указанные в этих замечаниях, нашли отражение в некоторых статьях настоящего сборника.

Д-р физ.-мат. наук А.М. Молчанов,
канд. физ.-мат. наук А.Д. Базыкин

ДИНАМИКА СИСТЕМЫ ХИЩНИК-ЖЕРТВА С УЧЕТОМ НАСЫЩЕНИЯ И КОНКУРЕНЦИИ

А.Д.Базыкин, Ф.С.Березовская, Т.И.Буриев

Научно-исследовательский вычислительный центр
АН СССР, Пушкино

Натуралистам хорошо известно свойство "буферности" или "гибкости" природных экологических систем. Этими не очень четкими терминами обычно обозначают способность системы как бы поглощать, адсорбировать внешние воздействия. Другими словами, пока интенсивность внешнего воздействия не превышает некоторой критической, поведение системы не претерпевает критических изменений. Лишь когда интенсивность воздействия превышает допустимую, система как бы "ломается", переходит в качественно иной режим динамического поведения – например, просто вымирает.

Важность и актуальность исследования буферных свойств природных экологических систем, в частности характер качественных перестроек поведения и особенностей поведения вблизи границ качественных перестроек, по-видимому, не требует специального обоснования. В плане математического моделирования экологических систем это означает акцент на изучении некоторых аспектов, которым до недавнего времени, на наш взгляд, уделялось недостаточное внимание в математической экологии, а именно:

- 1) исследование систем с несколькими притягивающими режимами, в частности – но не исключительно, – с несколькими состояниями устойчивого равновесия с особым вниманием к геометрии сепаратрисных многообразий;
- 2) исследование зависимости динамического поведения систем от значений параметров.

Настоящая работа представляет собой иллюстрацию использования такого подхода к некоторой модельной экологической системе, основанной на биологически правдоподобных предпосылках и обладающей достаточно богатым набором режимов динамического поведения.

Введение

Конкретная цель настоящей работы состояла в полном качественном исследовании системы

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2 \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2, \end{cases} \quad (1)$$

описывающей динамику пары популяций, взаимодействующих по принципу хищник-жертва.

Модель (1) была предложена в работах /1, 2/ и частично исследована в работе /2/. В основу модели (1) положена классическая система Вольтерра-Лотка /3/

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = Ax - By \\ \frac{dy}{dt} = -Cy + Dxy. \end{cases} \quad (2)$$

Модель (2) неоднократно критиковалась, в частности за то, что в ней не учитывается ряд важных биологических эффектов. Однако одновременный учет критических замечаний такого рода привел бы нас к необозримо громоздкой модели, зависящей от весьма большого числа параметров, полное исследование которой было бы невозможно. Поэтому представляется целесообразным последовательное построение и исследование ряда моделей, которые основывались бы на классической вольтерровской и в которых одновременно учитывались бы лишь некоторые из эффектов, существенных для динамики системы хищник-жертва. Такой подход может дать возможность построить полную классификацию динамических режимов, возможных в системе хищник-жертва, и интерпретировать их с биологической точки зрения.

Система (1) представляет собой одну из моделей в таком ряду и возникает в рамках вольтерровской схемы при дополнительном учете трех эффектов:

1. Насыщение хищников. В модели (2) предполагается, что интенсивность выедания жертв хищниками линейно растет с ростом плотности популяции жертв. Это

положение подвергалось наиболее активной критике, и, как показано, например, в /4, 16/, не соответствует данным прямых экспериментов. Для описания зависимости рациона хищника от плотности x популяции жертв могут быть выбраны разные функции. Наиболее существенно, чтобы выбранная функция с ростом x асимптотически стремилась к постоянному значению. В настоящей работе в качестве такой функции взята гипербола $x/(1+px)$. Ниже будут высказаны некоторые соображения в пользу того, что выбор конкретного параметрического вида зависимости малосуществен для динамики системы.

2. Конкуренция жертв. Ограничность внешних ресурсов и следующую из нее невозможность неограниченного размножения популяции жертв естественнее всего учесть, заменив в системе (2) член Ax , описывающий размножение популяции жертвы в отсутствие хищников, "логистическим" членом $Ax \frac{K-x}{K}$, как это впервые было сделано

Костицыным /17/. Заметим, что такая модификация эквивалентна введению в первое уравнение системы (2) отрицательного квадратичного члена $-Ex^2$, описывающего конкуренцию в популяции жертв.

3. Конкуренция хищников. Еиологически важным представляется то обстоятельство, что даже при неограниченном питании плотность популяции хищников не может расти неограниченно; она должна стабилизироваться на некотором уровне за счет недостатка каких-то иных ресурсов, например, просто территории. Конкуренцию за эти ресурсы естественно по аналогии с конкуренцией в популяции жертв ввести в модель посредством отрицательного квадратичного члена $-My^2$ во втором уравнении системы (2). Заметим, что конкуренция хищников за жертву должна описываться качественно иным образом /5/ и в настоящей работе не рассматривается.

§ 1. Постановка задачи

Система (1) зависит от семи параметров. Выбирая естественный масштаб измерения плотностей популяции хищников и жертв и времени, с помощью замены

$$x \rightarrow \frac{A}{\alpha} x, \quad y \rightarrow \frac{A}{B} y, \quad t \rightarrow \frac{1}{A} t$$

$$\gamma = \frac{C}{A}, \quad \alpha = \frac{p\alpha}{A}, \quad \varepsilon = \frac{E}{\alpha}, \quad \mu = \frac{M}{B},$$

можно избавиться от трех параметров, переходя к системе

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -\gamma y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2, \end{cases} \quad (3)$$

зависящей от четырех параметров $\gamma, \alpha, \mu, \varepsilon$.

Полное качественное исследование системы (3) состоит в разбиении четырехмерного пространства параметров на области с различным динамическим поведением (то есть в построении параметрического, или структурного портрета системы), построении фазовых портретов для каждой из областей параметрического портрета и описании всех бифуркаций, происходящих с фазовыми портретами на границах различных областей параметрического портрета.

Сформулированная задача анализа нелинейной четырехпараметрической системы (3) весьма сложна. Для ее решения целесообразным представляется установление некоторой иерархии параметров, то есть построение полного параметрического портрета в форме набора "срезов" параметрических портретов меньшей размерности при фиксированных значениях некоторых из параметров. Напомним, что биологический смысл имеют лишь неотрицательные значения всех параметров.

Прежде всего обратим внимание на то, что то же "обезразмеривание" переводит систему (2) в систему

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy \\ \dot{y} = -\gamma y + xy, \end{cases} \quad (4)$$

зависящую от одного параметра γ . Напомним, что при любых γ система (4) имеет особую точку ($x = \gamma, y = 1$) типа центр и консервативна. Таким образом, систему (3) можно рассматривать как трехпараметрическое возмущение консервативной системы (4). Отсюда видно, что параметр γ по своему "происхождению" отличен от параметров α, μ и ε , параметр γ "унаследован" системой (3) от вольтерровской системы (4), тогда как α, μ и ε – параметры, возмущающие систему (4). Естественно прежде всего рассмотреть систему (3) при фиксированном значении γ (например, $\gamma = 1$).

Итак, исследуем систему

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2. \end{cases} \quad (5)$$

Вначале проанализируем возмущающие эффекты отдельно взятых параметров α , μ и ε , затем – возмущающие эффекты пар $\{\alpha, \mu\}$, $\{\alpha, \varepsilon\}$ и $\{\mu, \varepsilon\}$ и в заключение, наконец, синтезируем полный структурный портрет системы (5).

§ 2. Координатные оси параметрического портрета

Однопараметрические возмущения системы (4) неоднократно исследовались ранее. Мы для полной картины приведем здесь соответствующие фазовые портреты, указав критические значения параметров*.

1. $\alpha = 0, \varepsilon = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy \\ \dot{y} = -y + xy - \mu y^2. \end{cases} \quad (6)$$

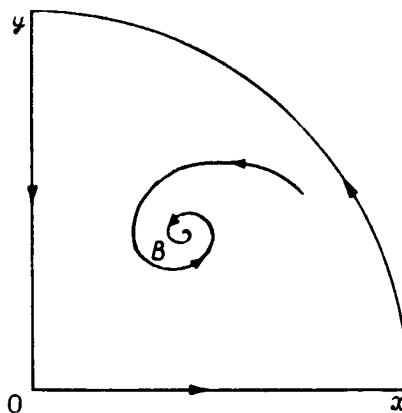


Рис. 1. Фазовый портрет системы (6)

Качественное поведение системы одинаково при любых $\mu > 0$ (рис. 1).

2. $\alpha = 0, \mu = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -y + xy \end{cases} \quad (7)$$

Фазовые портреты системы (7) изображены на рис. 2. Заметим, что нетривиальное равновесие существует лишь при $\varepsilon < 1$.

*Ясно, что когда система зависит лишь от одного параметра, говорить о параметрическом портрете бессмысленно, точнее преждевременно.

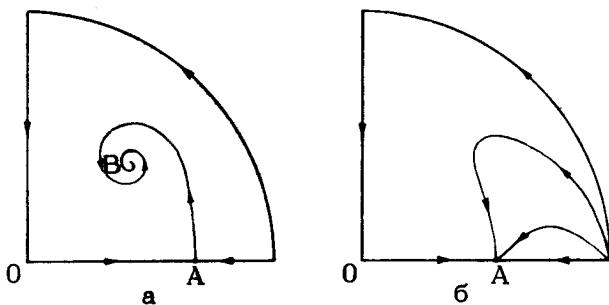


Рис. 2. Фазовые портреты системы (7) при: а) $\varepsilon < 1$,
б) $\varepsilon > 1$

3. $\varepsilon = 0, \mu = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} \\ \dot{y} = -y + \frac{xy}{1+\alpha x} \end{cases}. \quad (8)$$

Фазовые портреты системы (8) для различных значений α приведены на рис. 3*.

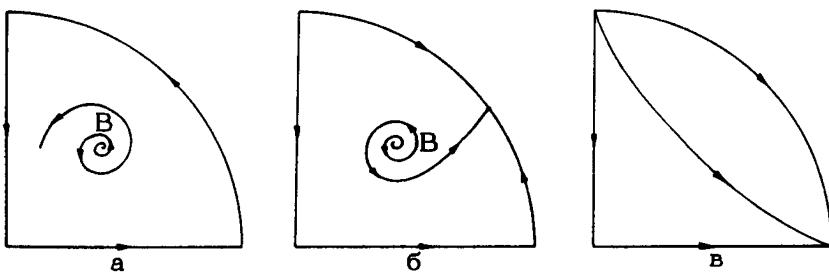


Рис. 3. Фазовые портреты системы (8) при: а) $\alpha < 0$;
б) $0 < \alpha < 1$; в) $\alpha > 1$.

§ 3. Координатные плоскости параметрического портрета

Исследуем двупараметрические возмущения системы (5):

* Заметим, что в работе /1/ при исследовании системы (8) допущена неточность. В /1/ утверждается, что при некоторых α система (8) имеет устойчивый предельный цикл, но не указывается, что этот цикл является бесконечно удаленным.

1. $\alpha = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -y + xy - \mu y^2. \end{cases} \quad (9)$$

Характер фазовых портретов системы (9) не зависит от параметра μ и совпадает с таковым для системы (7) при $\varepsilon > 1$ и $\varepsilon < 1$, соответственно (рис. 2).

2. $\mu = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -y + \frac{xy}{1+\alpha x}. \end{cases} \quad (10)$$

Параметрический и соответствующие фазовые портреты системы (10) изображены на рис. 4.

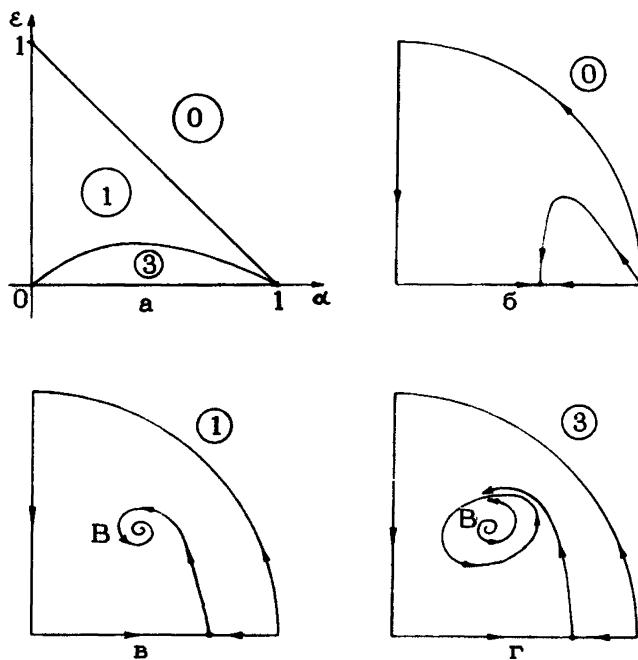


Рис. 4. Параметрический (а) и соответствующие фазовые (б-г) портреты системы (10) (цифры в кружках одновременно обозначают области параметрического портрета и соответствующие им фазовые портреты)

Заметим, что если в системах (6)-(9) нетривиальное равновесие B было либо глобально устойчивым, притягивающим

все траектории системы, либо глобально неустойчивым, когда все траектории уходили на бесконечность, то в системе (10) возможен качественно новый тип поведения. Равновесие B может быть локально неустойчивым, окруженным устойчивым предельным циклом (область ③), ограниченная осью $\alpha=0$ и линией нейтральности $\varepsilon = \frac{\alpha(1-\alpha)}{1+\alpha}$).

3. $\varepsilon = 0$

$$\begin{cases} \dot{x} = x - \frac{xy}{1+\alpha x} \\ \dot{y} = -y + \frac{xy}{1+\alpha x} - \mu y^2. \end{cases} \quad (11)$$

Система (11) подробно исследована в работах /6, 7/. Она обладает более богатым набором фазовых портретов по сравнению с системами (10) и (9) и заслуживает особого внимания. В системе (11), как будет показано ниже, возможны бифуркации, наиболее существенные для понимания характера полного параметрического портрета системы (5). При описании структурного портрета системы (11) вводятся понятия, которые нам понадобятся при анализе полного структурного портрета системы (5).

На рис. 5 приведены структурный и соответствующие фазовые портреты системы (11). Рассмотрим подробнее, каким бифуркациям фазового портрета соответствуют линии на па-

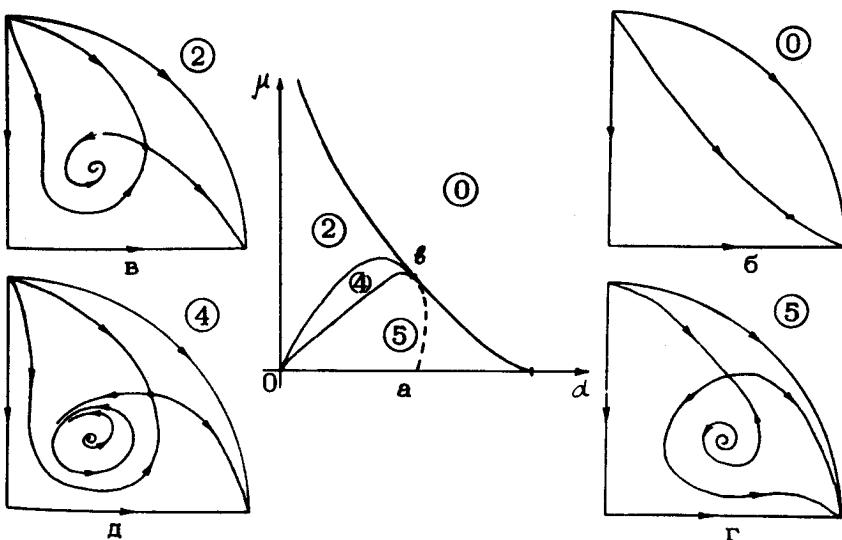


Рис. 5. Структурный (а) и соответствующие фазовые (б-д) портреты системы (11). Объяснения в тексте

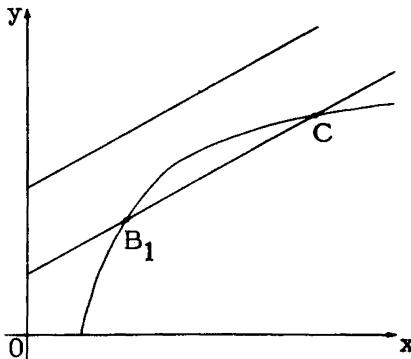


Рис. 6. Два типа расположения нуль-изоклины $\dot{x} = 0$ относительно нуль-изоклины $\dot{y} = 0$ для системы (11)

раметрическом портрете (рис. 5а). Для большей наглядности изобразим два возможных типа взаимного расположения нуль-изоклины системы (рис. 6). Нуль-изоклина $\dot{x} = 0$ состоит из двух ветвей: прямых $x = 0$ и $y = 1 + \alpha x$. Нуль-изоклина $\dot{y} = 0$ состоит из прямой $y = 0$ и гиперболы с горизонтальной асимптотой $y = \frac{1}{\mu} \left(\frac{x}{1 + \alpha x} - 1 \right)$. Прямая $y = 1 + \alpha x$ и гиперболическая ветвь нуль-изоклины $\dot{y} = 0$ могут в случае общего положения либо не иметь общих точек, либо пересекаться дважды. Первый случай соответствует области ① параметрического портрета, когда на фазовом портрете не существует нетривиальных особых точек, второй случай – всем остальным областям, когда на фазовом портрете существуют две особые точки B_1 и C . Линия на структурном портрете, отделяющая область ①, соответствует случаю касания нуль-изоклины, то есть слиянию точек B_1 и C или, другими словами, бифуркации рождения пары точек через седло-узел. Назовем эту линию линией седло-узла B_1C и обозначим символом S . Исследование точек B_1 и C показывает, что точка C всегда седло, а точка B_1 – неседло и может иметь разную устойчивость. Линию в пространстве параметров, на которой точка B_1 меняет устойчивость, назовем линией нейтральности точки B_1 и обозначим символом N_{B_1} . Она проходит через начало координат и касается линии седло-узла в некоторой точке \mathcal{B} . Очевидно, что обе эти линии, S и N_{B_1} , отвечают бифуркациям коразмерности один.

Общая точка \mathcal{B} линий S и N_{B_1} соответствует бифуркации коразмерности два. На фазовом портрете этой параметрической точке отвечает существование равновесия с двумя нулевыми собственными числами (жорданова клетка). Полный параметрический портрет окрестности такой точки при достаточно общих предположениях построен в работе /8/. В ней

показано, что в случае общего положения в точку θ входит кроме линии N_{θ} , также линия P петли сепаратрис седла S , и указано расположение линии P относительно линий S и N_{θ} . Заметим, что продолжением линии N_{θ} , нейтральности точки θ , за точку θ касания с линией седло-узла является еще одна линия, на которой обращается в нуль штур седла S . Эта линия, строго говоря, не бифуркационная, будет полезна в дальнейшем исследовании системы (5). Мы назовем ее линией нейтральности седла и обозначим символом N_S . Можно показать, что на параметрическом портрете системы (11) линия P лежит ниже линии N_{θ} , и имеет общий с ней второй конец в начале координат.

Взаимное расположение трех бифуркационных линий: седло-узла S , нейтральности N_{θ} , и петли сепаратрис P полностью определяет структурный портрет системы (11) (рис. 5а).

Биологическая интерпретация различных фазовых портретов и бифуркаций, происходящих с ними при пересечении границ областей в пространстве параметров, будет дана в заключении статьи при обсуждении возможных режимов динамического поведения в системе (5).

§ 4. Полный параметрический портрет

В предыдущем разделе проведено построение двумерных параметрических портретов на координатных плоскостях параметрического пространства $(\alpha, \mu, \varepsilon)$ системы (5). Для изучения структуры параметрического портрета в целом естественно рассмотреть серию двумерных срезов, параллельных одной из координатных плоскостей параметрического пространства. В качестве опорной координатной плоскости целесообразно выбрать ту, на которой параметрический портрет наиболее сложен, поскольку для понимания общей структуры параметрического портрета относительно простой набор сложно устроенных срезов предпочтительнее сложного набора просто устроенных срезов. В системе (5) наиболее богатым набором бифуркаций характеризуется координатная плоскость $\varepsilon = 0$ параметрического пространства $\{\alpha, \mu, \varepsilon\}$. Ее мы и выбираем в качестве опорной.

Итак, задача состоит в построении набора структурных портретов полной системы (5) в координатах $\{\alpha, \mu\}$ при фиксированных значениях параметра ε .

Вначале рассмотрим, как выглядит этот портрет при малых значениях ε .

85. Особые точки системы

Рассмотрим характер и взаимное расположение нуль-изоклины в системе (5). Второе уравнение системы (5) совпадает с таковым для системы (11) и, соответственно, нуль-изоклина $\dot{y} = 0$ состоит из двух ветвей; оси абсцисс и гиперболы с горизонтальной асимптотой. "Нетривиальная" ветвь нуль-изоклины $\dot{x} = 0$ для системы (11) была прямой, для системы (5) – является параболой, задаваемой уравнением $y = (1 + \alpha x)(1 - \delta x)$.

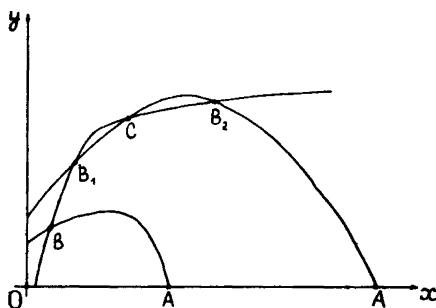


Рис. 7. Возможные типы взаимного расположения нуль-изоклинов системы (5)

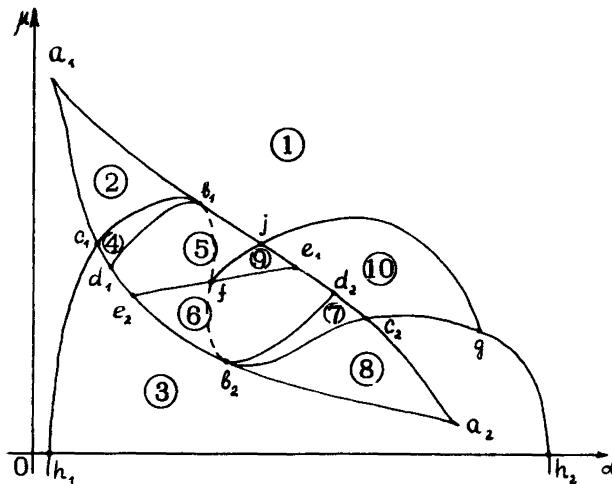


Рис. 8. Параметрический портрет системы (5) для малых ε

Возможны два типа взаимного расположения нуль-изоклинов системы (5), изображенные на рис. 7. Другими словами в случае общего положения внутри первого квадранта фазовой

плоскости имеется либо одна особая точка B , либо три особых точки B_1 , C и B_2 . Точка C - седло, точки B , B_1 и B_2 - неседла. Кроме того на оси абсцисс всегда существует особая точка A седлового типа*.

Слиянию точек B , и C на $\{\alpha, \mu\}$ - параметрическом портрете системы (5), отвечает линия седло-узла S_1 (рис.8), аналогичная линии S на параметрическом портрете системы (11) (рис. 5а). Дополнительно на параметрическом портрете системы (5) появляется линия седло-узла S_2 , отвечающая слиянию точек C и B_2 . Линии S_1 и S_2 имеют две общие точки a_1 и a_2 (рис. 8) и образуют серповидный двуугольник**. Заметим, что при $\varepsilon \rightarrow 0$ нижняя дуга двуугольника "влипает" в координатный угол (α, μ) , причем точка a_1 стремится к $(\alpha=0, \mu=\infty)$, а a_2 к $(\alpha=1, \mu=0)$ (рис.5а). Параметрическая область внутри двуугольника соответствует существованию на фазовом портрете трех нетривиальных равновесий, область вне двуугольника - одного равновесия. Заметим, что вне двуугольника различие между точками B , и B_2 естественно теряет смысл, тогда как для параметрической области внутри двуугольника следует различать "левую нижнюю" точку B_1 , "правую верхнюю" точку B_2 и "промежуточную" точку C .

Параметрические точки a_1 и a_2 , общие для двух линий седло-узлов, отвечают бифуркациям коразмерности два, а именно, одновременному слиянию двух узлов и седла (трехкратной точке).

Перейдем к анализу устойчивости точек B , B_1 и B_2 . При этом будем использовать сведения о характере устойчивости равновесия B в системе (10), отвечающей $\mu=0$ (рис. 4), и равновесия B_1 в системе (11), отвечающей $\varepsilon=0$ (рис.5). Из сопоставления с параметрическим портретом системы (10) (рис. 4а) следует, что линия нейтральности системы (5) должна иметь две общие точки с осью $\mu=0$: h_1 и h_2 . Из сопоставления с рис. 5а и соображений непрерывности следует, что линия нейтральности N_B точки B , выйдя из точки h_1 , должна пересекать линию S_2 седло-узла B_2C (нижнюю границу двуугольника) и касаться линии S_1 седло-узла

*А также седла в бесконечно удаленной части фазовой плоскости.

**В окрестности точек a_1 и a_2 линии S_1 и S_2 образуют полукубическую параболу.

B_1C (верхней границы двуугольника) в точке b_1 , причем внутри двуугольника линия нейтральности отвечает нейтральности точки B_1 .

Заметим, что точка b_1 разбивает линию седло-узла B_1C на две части: верхнюю, от a_1 до b_1 , соответствующую устойчивому седло-узлу B_1C и нижнюю, от b_1 до a_2 , соответствующую неустойчивому седло-узлу B_1C . Поскольку точки a_1 и a_2 имеют коразмерность два, они обязаны быть общими для двух линий седло-узлов одинаковой устойчивости. (Точка, общая для линий устойчивого и неустойчивого седло-узла, требует дополнительного вырождения и имеет более высокую коразмерность)*. Это означает, что линия седло-узла B_2C в окрестности точки a_2 соответствует неустойчивому седло-узлу, в окрестности точки a_1 – устойчивому седло-узлу. Отсюда в свою очередь с необходимостью следует, что на линии S_2 седло-узла должна быть точка b_2 , аналогичная точке b_1 на линии седло-узла B_1C . Точка b_2 отвечает бифуркации коразмерности два и является общей для линии седло-узла B_2C и линии нейтральности точки B_2 .

Теперь уже легко представить себе характер линии нейтральности N в целом. Выходя из точки h_1 , она до точки c , отвечает нейтральности единственного равновесия B . От точки c , до b_1 , она отвечает нейтральности равновесия B_1 . За точкой b_1 , до точки b_2 , она соответствует нейтральности седла C , от точки b_2 до точки c_2 – нейтральности равновесия B_2 и, наконец, выходя в точке c_2 за пределы двуугольника, и до точки h_2 – снова устойчивости единственного равновесия B . Непосредственный расчет (довольно громоздкий) подтверждает правильность проведенных выше логических построений.

§ 6. Предельные циклы

Из точки b_1 внутрь двуугольника выходит линия P_1 петли сепаратрис седла C вокруг точки B_1 . Эта линия входит в линию седло-узла S_2 в точке a_1 и, естественно, не имеет за ней продолжения. Аналогично из точки b_2 должна выходить линия P_2 петли сепаратрис седла C вокруг

*На фазовой плоскости ей отвечает равновесие с эллиптическим сектором.

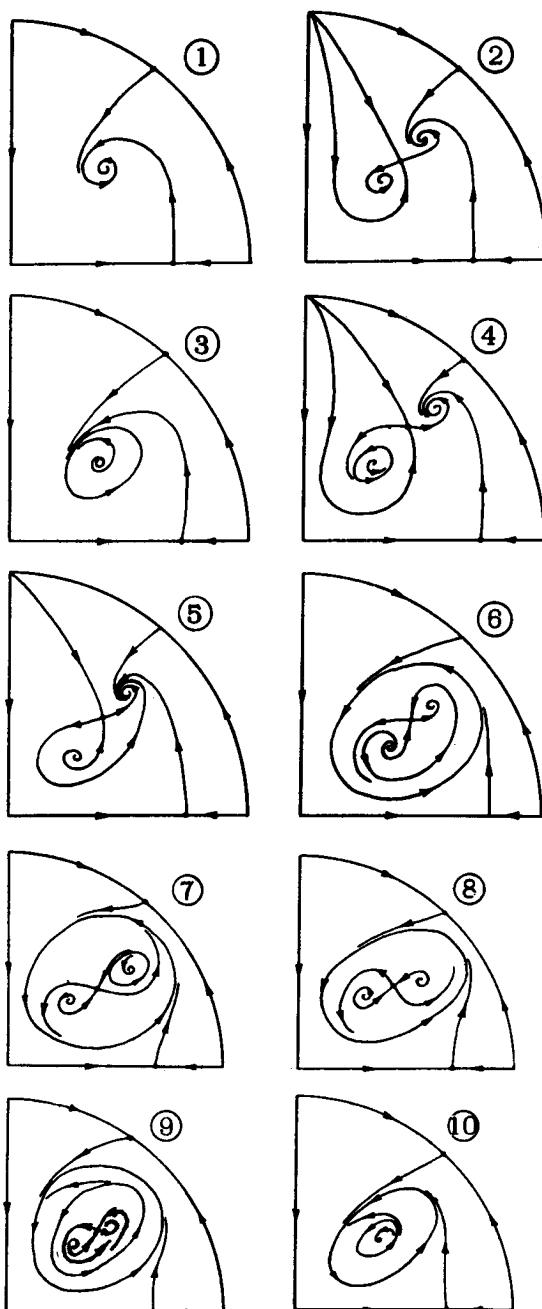


Рис. 9. Набор типичных фазовых портретов системы (5) в конечной части I квадранта для малых ϵ

равновесия B_2 . Эта линия соответственно входит в линию седло-узла S_1 в точке, обозначенной буквой d_2 .

Теперь мы в состоянии нарисовать фазовые портреты для ряда параметрических областей с тем, чтобы проанализировать, существование каких еще бифуркаций следует предположить для построения целостной внутренне непротиворечивой структуры параметрического портрета в целом (рис. 8, 9).

Фазовый портрет в параметрической области ⑥ отличается от портрета в области ⑤ лишь наличием "большого" предельного цикла, заключающего в себе три равновесия. Ясно, что портрет ⑤ в портрет ⑥ может переводить бифуркация рождения "большого" предельного цикла из "большой" петли сепаратрис, охватывающей оба равновесия B_1 и B_2 . Однако этим картина не исчерпывается. Дело в том, что концы линии большой петли сепаратрис должны упираться в линию седло-узла S_1 , в точке e_1 , расположенной между точками d_2 и b_1 , и в линию седло-узла S_2 в точке e_2 , расположенной между точками b_2 и d_1 . Это означает, что линия P большой петли сепаратрис с необходимостью пересекает линию нейтральности седла C в точке, обозначенной буквой f . Из этого следует, что левее точки f большая петля устойчива и на ней действительно происходит бифуркация, переводящая фазовый портрет ⑤ в портрет ⑥. Правее же точки f большая петля сепаратрис неустойчива. Известно, что параметрическая точка коразмерности два, общая для линии петли сепаратрис и линии нейтральности седла, то есть точка нейтральной петли f является, в случае общего положения, также концевой точкой для линии кратных циклов.

Таким образом, переход из области ⑥ в область ⑤ может осуществляться двояко: при переходе левее точки f большой устойчивый цикл просто "лопается" на большой петле сепаратрис; правее точки f - сперва из большой петли (в ⑨) внутри устойчивого цикла рождается неустойчивый, а затем они оба аннигилируют в кратном на линии кратных циклов.

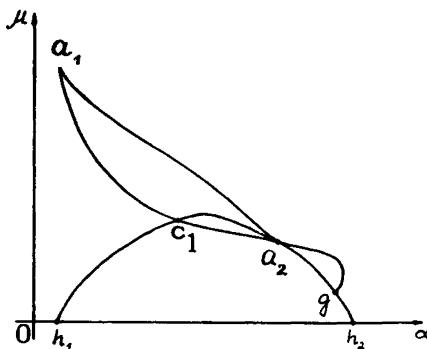
Остается последний вопрос. Где находится второй конец линии кратных циклов? Естественно предположить, что на участке линии нейтральности между точками c_2 и h_2 должна существовать точка g , на которой третья фокусная величина обращается в нуль. Численный анализ подтверждает правильность этого логического заключения. Одновременно из этого следует существование параметрической области ⑩.

Итак, построение полного параметрического портрета в координатах $\{\alpha, \mu\}$ для малых ε закончено.

87. Зависимость от ε и γ

Рассмотрим какие события могут происходить с двумерным $\{\alpha, \mu\}$ - срезом полного трехпараметрического портрета системы с ростом ε . Из сопоставления с параметрическим портретом на координатной плоскости $\{\alpha, \mu\}$ (рис.4а) ясно, что при $\varepsilon = \varepsilon_1$ сливаются упирающиеся в ось $\mu = 0$ концы линии нейтральности h_1 и h_2 . Кроме того, ясно, что с ростом ε сближаются точки a_1 и a_2 , и решение соответствующего алгебраического уравнения показывает, что для исследуемой системы (3) при $\varepsilon = \varepsilon_\alpha$ они сливаются, и область существования трех равновесий - параметрический двуугольник - стягивается в точку. Какие перестройки $\{\alpha, \mu\}$ структурного портрета с ростом ε должны предшествовать этому событию? Ясно, что при росте ε слиянию точек a_1 и a_2 должно предшествовать при $\varepsilon = \varepsilon_g$ слияние точек b_1 и b_2 . Поскольку первая из них принадлежит верхней дуге двуугольника, а вторая - нижней, то это слияние может происходить лишь в общей для этих дуг точке, то есть либо в точке a_1 , либо в точке a_2 . Подчеркнем, что при этом одновременно в ту же точку слияния с необходимостью стягиваются и другие параметрические точки, отвечающие бифуркациям коразмерности два, или коразмерности "один плюс один"*, а именно c , (или c_2), $d_{1,2}$, $e_{1,2}$ и f . Таким образом при $\varepsilon = \varepsilon_g$ срез $\{\alpha, \mu\}$ полного параметрического портрета принимает вид, изображенный на рис. 10 (если спра-

Рис. 10. Бифуркация параметрического портрета системы (3) при $\varepsilon = \varepsilon_g$ и $\gamma < \gamma_{kp}$



*Мы говорим, что параметрическая точка имеет коразмерность "один плюс один", если ей соответствуют одновременные бифуркации коразмерности один двух разных фазовых объектов. Например, в точке c , происходит слияние точек b_1 и c и одновременно смена устойчивости B_1 .

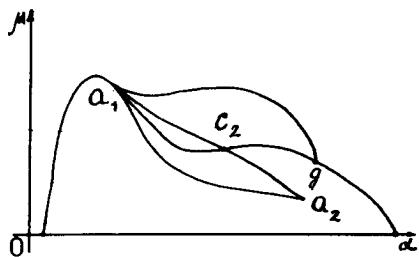


Рис. 11. Бифуркация параметрического портreta системы (3) при $\varepsilon = \varepsilon_\beta$ и $\gamma > \gamma_{kp}$

ведлива гипотеза о слиянии $\alpha_{1,2}$ в точке a_i), или на рис. 11 (если справедлива альтернативная гипотеза). Численный анализ показывает, что для системы (5) ($\gamma = 1$) реализуется первая возможность.

При $\varepsilon_\alpha > \varepsilon > \varepsilon_\beta$ соответствующие структурные портреты изображены на рис. 12 и 13.

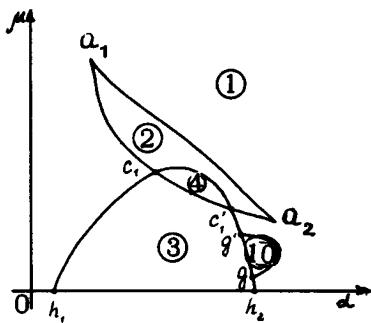


Рис. 12. Параметрический портрет системы (3) при $\varepsilon_\alpha > \varepsilon > \varepsilon_\beta$ и $\gamma < \gamma_{kp}$

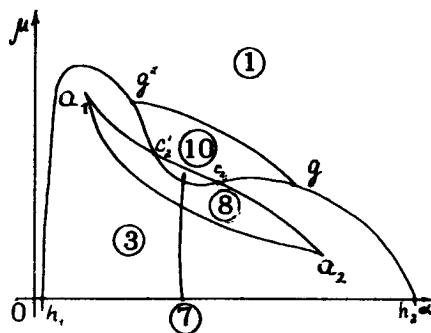


Рис. 13. Параметрический портрет системы (3) при $\varepsilon_\alpha > \varepsilon > \varepsilon_\beta$ и $\gamma > \gamma_{kp}$

Подчеркнем, что бифуркация, происходящая при $\varepsilon = \varepsilon_g$, не сопровождается появлением на параметрическом портрете новых областей.

При дальнейшем росте δ , очевидно, происходят следующие бифуркации: а) слияние точек c_1 и c'_1 (c_2 и c'_2), приводящее к исчезновению области ④ (⑦); б) слияние точек g и g' (g и g''), приводящее к исчезновению области ⑩ (рис. 14, 15); в) слияние a_1 и a_2 — исчезновение области ② (или ⑧); г) слияние h_1 и h_2 — исчезновение области ③. События эти могут происходить, вообще говоря, в различной последовательности.

Здесь представляется уместным сделать одно замечание неформального характера. Понятие параметрического портрета уже проникло в математическое моделирование, однако, существует тенденция рассматривать параметрический портрет как набор более или менее случайным образом взаимно расположенных бифуркационных линий (поверхностей). Приведенное выше исследование является примером ситуации, когда параметрический портрет системы при довольно большой его сложности представляет собой не просто набор бифуркационных линий, а целостную структуру взаимно "пригнанных друг к другу" параметрических областей, полностью оправдывая свое наименование — структурный портрет.

Вернемся теперь к рассмотрению исходной полной системы (3), зависящей кроме параметров α, μ, ε

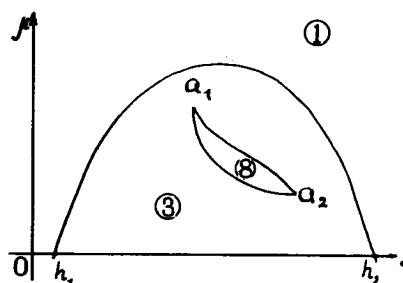


Рис. 14. Параметрический портрет системы (3) при $\varepsilon > \max(\varepsilon_g, \varepsilon_c)$ и $\gamma > \gamma_{kp}$

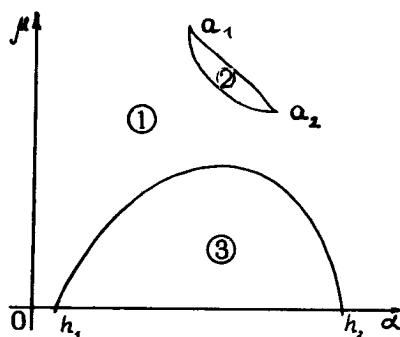


Рис. 15. Параметрический портрет системы (3) при $\varepsilon > \max(\varepsilon_g, \varepsilon_c)$ и $\gamma < \gamma_{kp}$

еще и от параметра γ . Нетрудно убедиться в том, что при любых γ параметрические портреты на координатных плоскостях пространства $\{\alpha, \mu, \varepsilon\}$ сохраняют вид, изображенный на рис. 4а и 5а. Точно так же остаются в силе – и подтверждаются численным анализом – все рассуждения, приведшие к построению среза $\{\alpha, \mu\}$ при малых ε , изображенного на рис. 8. Напрашивается предположение о том, что значения параметра γ определяют лишь характер перестройки, происходящей с ростом ε . Численный анализ подтверждает это предположение. Оказывается, что при $\gamma < \gamma_{cr}$ реализуется ситуация, изображенная на рис. 10, а при $\gamma > \gamma_{cr}$ – на рис. 11.

Итак, полное качественное исследование системы (3), зависящей от четырех параметров, завершено. Построено разбиение четырехмерного параметрического пространства на области, отвечающие разному качественному поведению системы и фазовые портреты для каждой из областей.

§ 8 Описание фазовых портретов и бифуркаций

Параметрическое пространство системы (5) распадается на 10 областей, отвечающих качественно различным фазовым портретам. Динамическое поведение системы в некоторых областях с точки зрения интерпретаций (то есть числа притягивающих равновесий и циклов и характера областей их притяжения) можно считать одинаковым *. Перечислим различные с этой точки зрения режимы динамического поведения, реализующиеся в системе (5). Существуют:

- 1) одно устойчивое равновесие (области ① и ⑤);
- 2) один устойчивый предельный цикл (области ③ и ⑧);
- 3) два устойчивых равновесия (область ②);
- 4) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие вне его (область ④);
- 5) устойчивый предельный цикл и устойчивое равновесие внутри него (области ⑦, ⑥, ⑨, ⑩).

При этом в областях ⑦, ⑨ и ⑩ область притяжения равновесия ограничивается неустойчивым предельным циклом, лежащим внутри устойчивого. Область притяжения равновесия B_2 для параметрической области ⑥ устроена более слож-

*Для интерпретаций могут быть весьма существенными и характеристики фазовых портретов, связанные с особенностями переходных режимов (см., например, /9/), но этот вопрос мы здесь оставляем в стороне.

но. Она представляет собой "улитку", скручивающуюся с неустойчивого фокуса B_1 (рис. 16). Такой тип поведения, хорошо известный в теории динамических систем второго порядка, не обнаруживался до сих пор, насколько нам известно, в экологических моделях. С точки зрения возможных интерпретаций он представляет определенный интерес. Если известно, что в начальный момент фазовая точка системы находится в окрестности точки B_1 , то судить о том, придет ли соответствующая траектория в равновесие B_2 или на устойчивый предельный цикл, окружающий три точки B_1 , C и B_2 , можно лишь на основе вероятностных соображений.

Опишем теперь, интересные с точки зрения интерпретации, бифуркции, которые могут происходить с особыми точками и устойчивыми предельными циклами при изменении параметров системы.

1. При переходе из области (2) в область (1) через линию α, β , происходит жесткий срыв равновесия B_1 , отвечающего относительно малым плотностям популяции хищника и жертвы; при переходе из (2) в (1) через линию α, C , происходит жесткий срыв равновесия B_2 .

2. При переходе из области (1) в область (3) происходит рождение малого предельного цикла, или мягкое рождение автоколебаний вокруг единственного равновесия B . Аналогичное мягкое рождение автоколебаний, но вокруг одного из равновесий, а именно вокруг точки B_1 , происходит при пересечении границы областей (2) и (4).

3. При переходе из области (4) в область (3) происходит жесткий срыв равновесия B_2 с выходом системы на устойчивый предельный цикл вокруг равновесия B .

4. При переходе из области (4) в область (5) устойчивый предельный цикл вокруг точки B_1 "лопается" на петле сепаратрис и единственной притягивающей точкой остается равновесие B_2 .

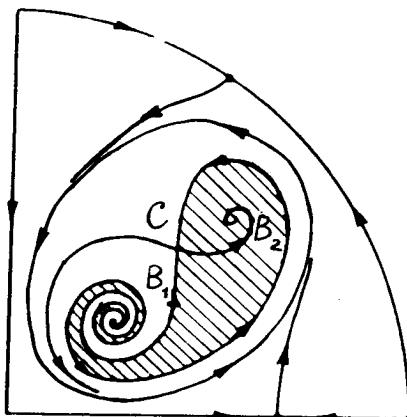


Рис. 16. Область притяжения равновесия B_2 для параметрической области (6) (см. рис. 8)

5. Рассмотрим подробнее бифуркацию, происходящую в системе при пересечении границы областей ⑤ и ③. До сих пор мы везде рассматривали лишь топологический тип равновесия, игнорируя различие между узлом и фокусом. Для понимания бифуркации, происходящей на границе областей ⑤ и ③, существенно, что в окрестности границы точка B_2 является не фокусом, как она изображена на рис. 9, а узлом, и фазовый портрет в целом имеет вид, представленный на рис. 17. При пересечении линии d, e_2 происходит слияние точек С и B_2 и рождение устойчивого предельного цикла из петли седло-узла. Эта хорошо известная в теории динамических систем второго порядка бифуркация не встречалась, насколько нам известно, до сих пор в практике математического моделирования. При движении по параметру в обратном направлении из области ③ в ⑤ период цикла становится равным ∞ при рождении на нем устойчивого седло-узла, расщепляющегося затем на седло и устойчивый узел (точка B_1 , при этом неустойчива).

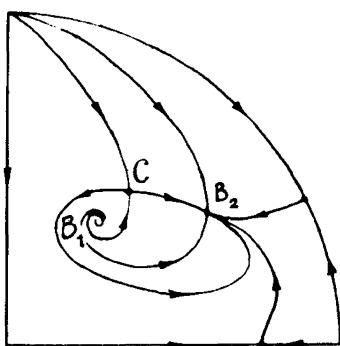


Рис. 17. Фазовый портрет системы в области ⑤ вблизи линии d, e_2 (см. рис. 8)

Заметим, что в числе прочего эта бифуркация интересна тем, что разрушает стереотипное представление об альтернативе между жестким и мягким механизмом возбуждения автоколебаний. При переходе из ⑤ в ③ цикл рождается сразу большим, то есть возбуждение как бы жесткое. Однако при движении в обратном направлении при том же значении параметра движение по циклу останавливается, то есть отсутствует характерное для жесткого механизма возбуждения автоколебаний явление гистерезиса.

6. При переходе из области ⑤ в ⑨, а также из ① в ⑩ происходят разные по механизму, но феноменологически единообразные бифуркации: жесткий срыв автоколебаний и переход системы в устойчивое равновесие, лежащее внутри предельного цикла.

7. Жесткое возбуждение колебаний происходит при переходе из областей ⑥ и ⑩ в ③ и из ⑦ в ⑧.

Итак, хотя на параметрическом портрете содержатся 22 типа различных бифуркационных границ, имеет смысл различать лишь 7 перечисленных выше типов бифуркаций.

З а к л ю ч е н и е

Исследование системы (1) обнаруживает богатый набор динамических режимов и бифуркаций; некоторые из них ранее были неизвестны в задачах математической экологии. Такое сложное поведение не есть особенность конкретного вида системы, но должно быть присуще любым достаточно богатым экологическим моделям, учитывающим зависимость от нескольких параметров и характеризующим одновременным существованием нескольких притягивающих режимов, например, устойчивых равновесий. Методический подход, использованный при исследовании системы (1), в частности, синтез аналитических и вычислительных методов при исследовании качественного поведения, может быть применен при анализе любых аналогичных модельных систем.

П р и л о ж е н и е

1. Общие соображения, используемые при построении параметрического портрета*

Рассмотрим параметрический портрет системы двух дифференциальных уравнений общего вида

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y; \alpha) \\ \dot{y} = Q(x, y; \alpha), \end{cases} \quad (1\text{п})$$

зависящей от некоторого числа параметров ($\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n)$).

Если значения всех параметров фиксированы ($n=0$), то система, вообще говоря, является грубой. Это значит, что число равновесий и предельных циклов у нее конечно, все они однократны и нет сепаратрис, идущих из седла в седло.

В случае $n=1$ для некоторых значений параметра α в системе возможно возникновение бифуркаций коразмерности 1 – слияние однократных равновесий или однократных циклов и т.п. Полное качественное исследование здесь состоит в перечислении точек параметрической прямой, соответствующих перестройкам фазового портрета, и описании всех возможных грубых фазовых портретов.

*Точные формулировки и теоремы см. в /10/.

Пусть теперь $i = 2$. Тогда построение параметрического портрета сводится, в случае общего положения, к изучению бифуркаций коразмерности 1 и 2. Первым на плоскости параметров (α_1, α_2) отвечают линии, вторым – точки пересечения или касания этих линий. Заметим, что пересечение обычно отвечает двум бифуркациям коразмерности 1, происходящим одновременно с двумя различными фазовыми объектами, касание – перестройке (*codim 2*) одного фазового объекта. Пусть известна структура окрестности параметрической точки, отвечающей бифуркации коразмерности 2. Тогда из таких локальных параметрических портретов удается относительно просто (с минимальными вычислениями) "сконструировать" и полный параметрический портрет*.

Если число параметров равно 3, то построение параметрического портрета удобно проводить с помощью его двумерных срезов, то есть рассматривая однопараметрическое семейство двумерных срезов полного параметрического портрета. При некоторых (критических) значениях параметра семейства возможны перестройки двумерных срезов (появление или исчезновение на двупараметрическом срезе некоторых областей и т.п.). Эти перестройки можно назвать бифуркациями параметрического портрета. В случае общего положения, критическим значениям параметра семейства отвечают бифуркации коразмерности 1 в однопараметрическом семействе срезов (сравнить с $i = 1$). Для рассматриваемой системы дифференциальных уравнений это будут, очевидно, бифуркации коразмерности 3. Для отыскания значений параметров, при которых происходят бифуркации коразмерности 3, вспомним, что бифуркациям коразмерности 1 в трехпараметрическом пространстве отвечают поверхности, бифуркациям коразмерности 2 – линии, общие для этих поверхностей, наконец, бифуркациям коразмерности 3 – точки пересечения или касания этих линий. Таким образом, исследование сводится к перечислению всех возможных последовательностей бифуркаций коразмерности 2.

*Заметим, что к настоящему времени полностью изучены лишь некоторые из локальных параметрических портретов (версальных деформаций), вырождений, отвечающих бифуркациям коразмерности 2, например кратного равновесия с двумя нулевыми собственными числами, кратного цикла вблизи равновесия, из которого он рождается.

Задача становится еще более сложной, если число параметров, от которых зависит система, больше трех. В системе, зависящей от n параметров, очевидно, могут возникать бифуркации коразмерности n . Таким бифуркациям будут отвечать точки n -мерного параметрического пространства. Эти точки появляются в результате пересечения (касания) параметрических кривых, отвечающих бифуркациям коразмерности $n-1$. Следовательно возникает задача отыскания и исследования соответствующих параметрических кривых. Кривая в n -мерном параметрическом пространстве задается системой $(n-1)$ уравнения от n переменных-параметров. Если соответствующая система записана, то для отыскания кривой, ею задаваемой, может быть применен стандартный алгоритм, реализованный в /11/.

З а м е ч а н и е. При отыскании бифуркационной кривой бывает полезно использовать следующий прием: увеличить размерность системы, задающей кривую, считая координаты равновесия "независимыми переменными". Например, бифуркационная кривая коразмерности 1 на плоскости (α_1, α_2) , на которой становится нейтральным одно из равновесий системы (1п), получается как проекция на эту плоскость кривой четырехмерного пространства, определяемой из системы уравнений:

$$\begin{cases} P(x, y; \alpha_1, \alpha_2) = 0 \\ Q(x, y; \alpha_1, \alpha_2) = 0 \\ P_x(x, y; \alpha_1, \alpha_2) + Q_y(x, y; \alpha_1, \alpha_2) = 0 \end{cases}$$

2. О нахождении некоторых критических точек параметрического портрета системы

Приведем формулы и опишем алгоритм нахождения некоторых параметрических точек, отвечающих бифуркациям высоких коразмерностей и важных для построения полного структурного портрета системы (3).

2.1. x – координаты нетривиальных особых точек системы (3) удовлетворяют уравнению:

$$v_1 \equiv \mu (1 + \alpha x)^2 (1 - \varepsilon x) + \gamma (1 + \alpha x) - x = 0. \quad (2\text{п})$$

Условие двукратности одной из особых точек системы позволяет написать уравнение:

$$v_2 \equiv 2\mu\alpha(1 + \alpha x)(1 - \varepsilon x) - \mu\varepsilon(1 + \alpha x)^2 + \gamma\alpha - 1 = 0. \quad (3\text{п})$$

Исключая x из системы (2п)–(3п), получим в $\{\alpha, \mu, \varepsilon, \gamma\}$ пространстве уравнение гиперповерхности двукратных фазовых равновесий.

Уравнение линии трехкратных точек в пространстве $\{\alpha, \mu, \varepsilon\}$ (или поверхности трехкратных точек в пространстве $\{\alpha, \mu, \varepsilon, \gamma\}$) можно представить в виде:

$$\begin{aligned} u_1 &\equiv 27\alpha\mu - (1-\gamma\alpha)^2(8+\gamma\alpha) = 0 \\ u_2 &\equiv \varepsilon(8+\gamma\alpha) - \alpha(1-\gamma\alpha) = 0. \end{aligned} \quad (4п)$$

При этом x – координата трехкратного равновесия – находится из уравнения

$$U_3 \equiv 3\alpha\varepsilon x - \alpha + 2\varepsilon = 0. \quad (5п)$$

Из второго уравнения системы (4п) видно, что на плоскости $\{\alpha, \mu\}$ две трехкратные точки будут существовать лишь при $\varepsilon \leq \varepsilon_{\max} = \varepsilon_a(\gamma)$, где $\varepsilon_{\max} = \max \frac{\alpha(1-\gamma\alpha)}{8+\gamma\alpha}$. От-

сюда получаем значение $\varepsilon_a(\gamma) = \frac{(1-\gamma)(9-\sqrt{72})}{\sqrt{72}\gamma} \approx \frac{0.0294}{\gamma}$ (см. § 7).

2.2. Уравнение нейтральности ($S\rho = 0$) равновесия системы (3) представим в виде:

$$w_1 \equiv (1+\gamma-2\varepsilon x)(1+\alpha x) - 1 + \varepsilon x - x = 0. \quad (6п)$$

Решая совместно (6п) и (2п) при $\mu=0$, получим уравнение линии нейтральности в виде:

$$\alpha = \frac{1-\gamma\varepsilon \pm \sqrt{(1-\gamma\varepsilon)^2 - 4\gamma\varepsilon}}{2\gamma}. \quad (7п)$$

Следовательно, на плоскости $\{\alpha, \mu\}$ ось $\mu=0$ будет пересекаться дважды при $(1-\gamma\varepsilon)^2 - 4\gamma\varepsilon > 0$.

Условия слияния точек пересечения дает (см. § 7):

$$\varepsilon_h(\gamma) = \frac{3-2\sqrt{2}}{\gamma}.$$

При всех $\gamma < \varepsilon_a(\gamma) < \varepsilon_h(\gamma)$ (например, для $\gamma = 1$, $\varepsilon_a \approx 0.0294$, $\varepsilon_h \approx 0.172$). Следовательно, при увеличении γ на $\{\alpha, \mu\}$ параметрическом портрете системы сначала пропадет двугольник, а затем линия нейтральности.

2.3. Значение $\varepsilon = \varepsilon_b$, при котором на плоскости $\{\alpha, \mu\}$ линия нейтральности проходит через один из концов двугольника, также зависит от γ и является решением системы:

$$\begin{cases} u_1 = 0 \\ u_2 = 0 \\ w_1 = 0 \\ U_3 = 0, \end{cases} \quad (8п)$$

в которой x определяется из соотношения (5п).

Критическое значение $\gamma = \gamma_{kp}$, при котором $\varepsilon_\beta(\gamma)$ единственно, вычисляется из системы (8п), к которой дописывается уравнение

$$\Delta \equiv (1 - \delta\varepsilon)^2 - 32\gamma\varepsilon = 0, \quad (9п)$$

получающееся при исследовании функции u_2 .

2.4. Интересным представляется вопрос о нахождении при фиксированных ε и γ точки на плоскости $\{\alpha, \mu\}$, отвечающей нелокальной бифуркации коразмерности 2 – образованию кратной петли сепаратрис седла С (точка f на рис. 8).

Обозначим через $P^{\varepsilon\gamma}(\alpha, \mu)$ – функцию расщепления двух сепаратрис седла при фиксированных ε, γ *. Тогда уравнение петли примет вид:

$$P^{\varepsilon\gamma}(\alpha, \mu) = 0. \quad (11п)$$

Согласно критерию Бендиクсона, необходимым условием кратности петли является ее нейтральность, то есть равенство нулю штупра в седле при замыкании сепаратрис. Это позволяет написать еще два уравнения для отыскания точки f :

$$\begin{aligned} u_i &= 0 \\ v_i &= 0. \end{aligned} \quad (12п)$$

Система (11п)–(12п) позволяет вычислить точку f .

2.5. Способом, аналогичным примененному выше, можно записать условия для нахождения всех критических точек параметрического портрета, отвечающих бифуркациям высоких коразмерностей.

Отметим, что те условия, которые связаны с нелокальными бифуркациями, например образованием кратной петли сепаратрис, не имеют явного (формульного) задания. Вследствие этого, а также учитывая громоздкость и сложность получающихся систем уравнений, отыскание бифуркационных точек и кривых приводилось численно. Основной счет проводился на ЭВМ ЕС-1040. При этом были использованы программа интегрирования системы дифференциальных уравнений DRKGS /12/ и программа движения по кривой CURVE /11/, а также комплекс программ по качественному исследованию дифференциальных уравнений для ЭВМ МИР-2 /13-15/.

*Функция $P^{\varepsilon\gamma}(\alpha, \mu)$, очевидно, определяется численно – интегрированием сепаратрис системы до пересечения с некоторой трансверсалью.

3. Об одной из критических точек параметрического портрета системы

Полученный в работе для конкретной системы (1) набор двумерных срезов полного трехмерного параметрического портрета представляет собой, по-видимому, за вычетом некоторых малосущественных деталей, описание общей структуры параметрической окрестности точки, отвечающей бифуркации коразмерности 3 – слиянию на фазовой плоскости трех равновесий (седла и двух неседел). Нормальная форма системы имеет вид:

$$\begin{cases} \dot{x} = y \\ \dot{y} = \varepsilon_1 + \varepsilon_2 x + \varepsilon_3 y - x^3 \pm xy + x^2 y \end{cases} .$$

ЛИТЕРАТУРА

1. АЛЕКСЕЕВ В.В. Влияние фактора насыщения на динамику системы хищник–жертва. – Биофизика, 1973, т. 18, с. 922–926.
2. БАЗЫКИН А.Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса–Ментен. – В сб.: Проблемы математической генетики, Новосибирск, 1974, с. 103–143.
3. ВОЛЬТЕРРА В. Математическая теория борьбы за существование. М., Наука, 1976.
4. ИВЛЕВ В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, Наукова думка, 1977.
5. БАЗЫКИН А.Д., БЕРЕЗОВСКАЯ Ф.С., ДЕНИСОВ Г.А., КУЗНЕЦОВ Ю.А. Влияние эффектов насыщения хищника и конкуренции между хищниками на динамику системы хищник–жертва. – В сб.: Математические модели экологических систем. Владивосток, 1980 (в печати).
6. БАЗЫКИН А.Д., БУРИЕВ Т.И. Динамика системы хищник–жертва при учете конкуренции между хищниками. – В сб.: Тезисы докладов республиканской конференции молодых ученых Узбекской ССР. Самарканд, 1978.
7. БАЗЫКИН А.Д., БУРИЕВ Т.И. Исследование одной двупараметрической модификации системы Вольтерра. – В сб.: Вопросы качественной теории дифференциальных уравнений. Самарканд, 1980 (в печати).
8. БОГДАНОВ Р.И. Версальная деформация особой точки векторного поля на плоскости в случае нулевых собственных чисел. Труды семинара им. И.Г.Петровского, вып. 2. Изд-во МГУ, 1976.

9. НЕДОРЕЗОВ Л.В. Динамика вспышек массовых размножений лесных насекомых-фитофагов. (Математические модели). Канд. дис. Красноярск, 1979.
10. АРНОЛЬД В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М., Наука, 1978.
11. БАЛАБАЕВ Н.К., ЛУНЕВСКАЯ Л.В. Движение по кривой в n -мерном пространстве. Алгоритмы и программы на ФОРТРАНе. Материалы по математическому обеспечению ЭВМ. Пущино, ОНТИ НЦБИ, 1978.
12. Математическое обеспечение ЕС ЭВМ. Пакет научных подпрограмм, вып. 2, Институт математики АН БССР, Минск, 1973.
13. АПОНИН Ю.М., АПОНИНА Е.А., КРЕЙЦЕР Г.П., ШНОЛЬ Э.Э. Избранные алгоритмы и программы для ЭВМ МИР-2. Предельные циклы на плоскости. Пущино, ОНТИ НЦБИ, 1974.
14. БЕРЕЗОВСКАЯ Ф.С., КРЕЙЦЕР Г.П. Избранные алгоритмы и программы для ЭВМ МИР-2. Сложные особые точки системы двух дифференциальных уравнений. Пущино, ОНТИ НЦБИ, 1975.
15. АПОНИН Ю.М., АПОНИНА Е.А. Избранные алгоритмы и программы для ЭВМ МИР-2. Сепаратрисы системы двух дифференциальных уравнений. Пущино, ОНТИ НЦБИ, 1976.
16. HOLLING C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. — Mem. Entomol. Soc. Can., 1965, v. 45, p. 1-60.
17. KOSTITZIN V.A. La biologie mathematique. Paris, 1937.

МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИОННОГО ВОЗНИКНОВЕНИЯ
ДИССИПАТИВНОЙ СТРУКТУРЫ
В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ

А.Д.Базыкин, А.И.Хибник, Е.А.Апонина, А.А.Нейфельд

Научно-исследовательский вычислительный центр
АН СССР, Пущино

Настоящая работа состоит из трех частей. В первом параграфе изучается связь между автоколебательным режимом в локальных экологических системах и устойчивыми стационарными диссипативными структурами в пространственно рас-

пределенных системах. Второй параграф посвящен исследованию вопроса о том, как естественный отбор, действующий в рамках отдельных видов, составляющих экосистему, может влиять на динамику экосистемы в целом. Наконец, третий параграф содержит синтез первых двух: в нем анализируется возможность возникновения устойчивой диссипативной структуры в пространственно распределенной экологической системе за счет дарвиновского естественного отбора, то есть за счет вытеснения одних, менее приспособленных разновидностей, другими, более приспособленными. Существенно, что понятие приспособленности не привносится в модель извне, априорно, а естественно возникает в рамках самой модели.

§ 1. Автоколебания и диссипативная структура в билокальной модели

1. До последнего времени подавляющее большинство работ в области математической экологии посвящено исследованию локальных моделей. В то же время известно, что в функционировании природных экологических систем принципиальную роль играет их пространственная распределенность (см., например, /7/). Похоже, что пространственная структурированность экологических систем зачастую не столько навязывается гетерогенностью внешних абиогенных факторов, сколько обязана своим возникновением механизму биологических межпопуляционных взаимодействий. Такого рода пространственная структурированность на фоне однородных внешних условий, возникающая за счет взаимодействия двух факторов (пространственной диффузии компонент и кинетики их взаимодействия), известна для модельных систем другого уровня организации – химических /1-3/, где подобные структуры получили название диссипативных. Нам представляется уместным сохранить этот термин для аналогичных структур в экологических системах.

Накопленный опыт исследования математических и экспериментальных моделей диссипативных структур свидетельствует о том, что существование диссипативных структур в пространственно распределенных системах (системах диффузия-кинетика) тесно связано с автсколебательными режимами в соответствующих локальных системах (системах с полным перемешиванием). Кроме того, диссипативные структуры возникают, как правило, при сильном различии в коэффициентах диффузии.

2. Представляется естественной следующая постановка эз'

дачии. Рассмотрим некоторую модель элементарной экологической системы (например, модель системы хищник–жертва), зависящую от некоторого параметра α таким образом, что при $\alpha > \alpha_0$ в системе реализуется устойчивое равновесие, а при $\alpha < \alpha_0$ – устойчивый предельный цикл. Запишем сперва эту систему в общей форме

$$\begin{cases} \dot{u} = f(u, v, \alpha) \\ \dot{v} = g(u, v, \alpha), \end{cases} \quad (1)$$

где u и v – плотности популяций жертвы и хищника, соответственно, а α – параметр, характеризующий, например, взаимодействие между хищником и жертвой. Вид функций f и g конкретизируем далее.

Соответствующая математическая модель для пространственно распределенной системы имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v, \alpha) + \mathfrak{D}_u \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} \\ \frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v, \alpha) + \mathfrak{D}_v \frac{\partial^2 v}{\partial r^2}, \end{cases} \quad (2)$$

где \mathfrak{D}_u и \mathfrak{D}_v – коэффициенты диффузии, переменная r изменяется на отрезке $[0, 1]$, на концах отрезка задано условие непроницаемости $\frac{\partial u}{\partial r} \Big|_{r=0,1} = 0$, $\frac{\partial v}{\partial r} \Big|_{r=0,1} = 0$.

Рассмотрим конечномерный вариант системы (2), причем ограничимся простейшим случаем – двухточечной или билокальной схемой:

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = f(u_1, v_1, \alpha) - m_u(u_1 - u_2) \\ \dot{u}_2 = f(u_2, v_2, \alpha) - m_u(u_2 - u_1) \\ \dot{v}_1 = g(u_1, v_1, \alpha) - m_v(v_1 - v_2) \\ \dot{v}_2 = g(u_2, v_2, \alpha) - m_v(v_2 - v_1), \end{cases} \quad (3)$$

где индексы 1 и 2 относятся соответственно к плотностям популяций в первой и второй локальных подсистемах, а коэффициенты m_u и m_v описывают интенсивности обмена особыми между подсистемами.

Предположим, что $m_v \gg 1$, то есть в отношении хищника быстро наступает полное перемешивание (например, в силу его подвижности) – $v_1 \approx v_2$. Тогда по теореме Тихонова /4/ систему (3) можно редуцировать к системе третьего порядка:

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = f(u_1, v, \alpha) - m(u_1 - u_2) \\ \dot{u}_2 = f(u_2, v, \alpha) - m(u_2 - u_1) \\ \dot{v} = \frac{1}{2} [g(u_1, v, \alpha) + g(u_2, v, \alpha)], \end{cases} \quad (4)$$

где $v = \frac{v_1 + v_2}{2}$, $m = m_u$.

Заметим, что система (4) инвариантна относительно замены индексов 1 и 2. Это означает, что плоскость $u_1 = u_2$ является плоскостью симметрии фазового пространства. Искусством стационарным диссипативным структурам распределенной системы (2) в билокальной модели (4) естественно сопоставить стационарные состояния, лежащие вне инвариантной плоскости $u_1 = u_2$.

3. Конкретизируем вид функции φ и ϑ и рассмотрим на примере качественные динамические эффекты, возможные в модели (4). При этом нас устраивает в качестве исходной локальной модели любая модификация классической системы Вольтерра–Лотка, обеспечивающая при некоторых значениях параметров существование предельного цикла. Рассмотрим систему

$$\begin{cases} \dot{x} = ax^2 - \frac{K-x}{K} - bxy \\ \dot{y} = -cy + dxy - \varepsilon y^2, \end{cases} \quad (5)$$

где x – плотность популяции жертвы, y – плотность популяции хищника. В этой системе механизм взаимодействия между популяциями хищника и жертвы предполагается вольтерровским. В отношении динамики популяции жертвы в отсутствии хищника предполагается, что, во–первых, максимальная стационарная плотность определяется внешними ресурсами, а во–вторых, скорость размножения при малых плотностях популяции пропорциональна квадрату плотности /5/. Кроме того, в модели (5) учтена конкуренция в популяции хищника.

Естественный выбор масштаба измерения переменных $x=Ku$, $y=\frac{c}{b}v$, $t=\frac{\tau}{aK}$ приводит (5) к следующему виду (точка означает теперь дифференцирование по τ):

$$\begin{cases} \dot{u} = u^2(1-u) - uv \\ \dot{v} = \gamma v(u-\alpha - \mu v), \end{cases} \quad (6)$$

где $\gamma = d/a$, $\alpha = c/dK$, $\mu = \varepsilon a/(d\beta)$.

Рассмотрим зависимость системы (6) от параметра α , считая везде далее $\gamma=1$ и $\mu < 1$. Система (6) имеет нетривиальное устойчивое равновесие при $\alpha_0 < \alpha < 1$ (рис. 1б) и предельный цикл при $0 < \alpha < \alpha_0$ (рис. 1в), где $\alpha_0 = \frac{(1-\mu)^2}{(2-\mu)^2}$.

При $\alpha > 1$ поведение системы не интересно – хищник всегда вымирает (рис. 1а).

Итак, система (4) приобретает следующий окончательный вид:

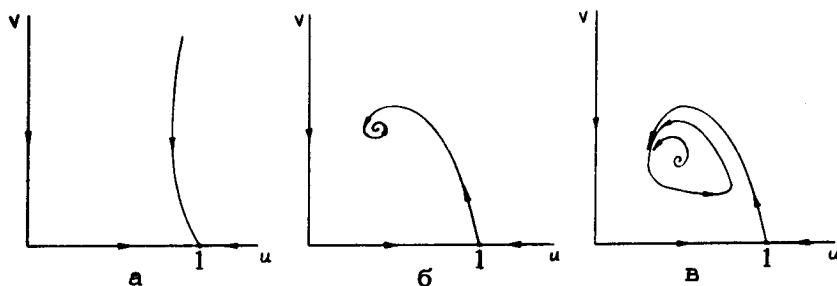


Рис. 1. Фазовые портреты системы (6) при различных значениях параметра: а) $\alpha > 1$, б) $0 < \alpha < 1$, в) $\alpha < 0$.

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = u_1^2(1-u_1) - u_1 v - m(u_1 - u_2) \\ \dot{u}_2 = u_2^2(1-u_2) - u_2 v - m(u_2 - u_1) \\ \dot{v} = v(\frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha - \mu v) \end{cases} \quad (7)$$

Задача состоит в качественном исследовании динамической системы (7) третьего порядка, зависящей от двух параметров α и m , то есть в разбиении плоскости параметров на области, соответствующие различному качественному поведению системы, построении трехмерных фазовых портретов системы для соответствующих областей параметрической плоскости, и описании бифуркаций, происходящих с фазовым портретом при переходе из одной параметрической области в другую.

4. Перейдем к изложению результатов исследования системы (7). На параметрическом портрете имеется 9 областей (рис. 2). При $\alpha > 1$ (область ①) единственное устойчивое равновесие — $u_1 = u_2 = \alpha$, $v = 0$ соответствует вымиранию хищника. В области ① в системе имеется нетривиальное устойчивое равновесие А (характеристические показатели $\lambda_1^A < 0$, $Re \lambda_{2,3}^A < 0$), соответствующее стационарному существованию популяций хищника и жертвы (рис. 3, ①). При даль-

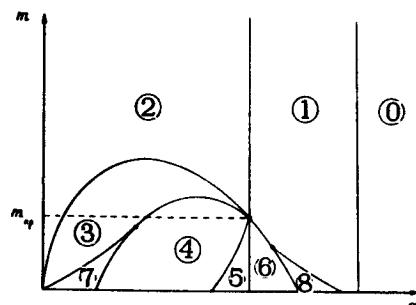


Рис. 2. Параметрический портрет системы (7)

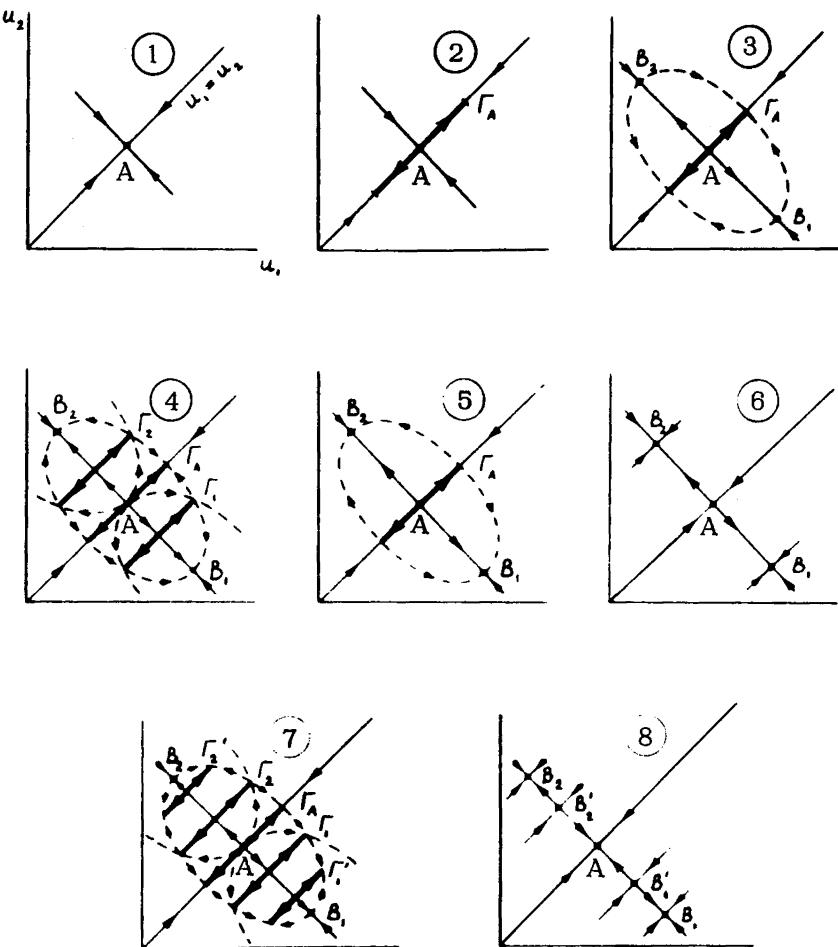


Рис. 3. Схематическое изображение трехмерных фазовых портретов системы (7) для соответствующих областей параметрического портрета. Ось u перпендикулярна плоскости рисунка. Жирные линии соответствуют "проекциям" предельных циклов, пунктирные – интегральным сепаратрисным поверхностям

нейшем уменьшении параметра α и переходе в параметрическую область (2) меняется знак $\operatorname{Re} \lambda_{2,3}$, и в плоскости $u_1 = u_2$ рождается устойчивый предельный цикл Γ_A (рис. 3, (2)). Этот цикл отвечает автоколебательному режиму, при котором

плотности популяции жертвы в двух подпопуляциях совершают синхронные и идентичные колебания. До этого момента последовательности бифуркаций в билокальной системе (7) и в локальной системе (6) полностью совпадают.

При переходе из области (2) в область (3) меняется знак λ_1^A и от точки A отщепляется пара седловых состояний равновесия B_1 и B_2 , характеристические показатели которых $\lambda_1^B < 0$ и $Re \lambda_{2,3}^B > 0$ (рис. 3, (3)). Единственным притягивающим объектом в фазовом пространстве по-прежнему остается устойчивый цикл Γ_A в плоскости $u_1 = u_2$.

Наконец, при переходе в область (4) отрицательными становятся $Re \lambda_{2,3}^B$ и равновесия B_1 и B_2 приобретают устойчивость. При этом от каждого из равновесий B_1 и B_2 отделяется седловая цикл Γ_1 и Γ_2 , соответственно (рис. 3, (4)). Сепаратрисные поверхности циклов Γ_1 и Γ_2 разделяют области притяжения равновесий B_1 и B_2 и цикла Γ_A . Как упоминалось выше, устойчивые стационарные состояния, лежащие вне плоскости $u_1 = u_2$, являются в рамках данной постановки аналогом стационарных диссипативных структур.

При переходе из области (4) в область (5) седловые циклы Γ_1 и Γ_2 сливаются с устойчивым циклом Γ_A , в результате чего цикл Γ_A становится седловым. Притягивающими объектами в фазовом пространстве остаются лишь равновесия B_1 и B_2 (рис. 3, (5)).

При переходе из области (5) в область (6) цикл Γ_A сливается с равновесием A ; это равновесие становится седловым — $\lambda_1^A > 0$, $Re \lambda_{2,3}^A < 0$ (рис. 3, (6)). Наконец, при переходе из области (6) в область (1) цикл бифуркаций завершается: равновесия B_1 и B_2 сливаются с равновесием A .

Переход из области (4) в область (7) связан с потерей устойчивости равновесий B_1 и B_2 , приводящей к образованию двух устойчивых циклов Γ'_1 и Γ'_2 (рис. 3, (7)). Пары циклов Γ_1 и Γ'_1 , Γ_2 и Γ'_2 сливаются на линии кратных циклов*, разделяющей области (4) и (7), и исчезают.

При переходе из области (6) в область (8) равновесие A становится устойчивым, отщепляя два седловых равновесия B'_1 и B'_2 (рис. 3, (8)). При переходе из области (8) в область (1) пары равновесий B_1, B'_1 и B_2, B'_2 сливаются и исчезают.

* Бифуркация слияния пары циклов прослежена численно /6/.

5. Итак, в системе (7) могут реализовываться четыре типа притягивающих режимов:

- а) однородное по пространству равновесие – точка A (в параметрической области (1));
- б) однородные автоколебания – предельный цикл Γ_A (в областях (2)–(4), (7));
- в) стационарная диссипативная структура – точки B_1 и B_2 (в областях (4)–(6), (8));
- г) нестационарная диссипативная структура (неоднородный автоколебательный режим) – циклы Γ'_1 и Γ'_2 (в области (7)). Колебания в смежных подсистемах совершаются при этом вокруг разных средних значений.

Система (7) позволяет проследить как мягкое, так и жесткое возбуждение диссипативной структуры. Первому случаю отвечает непосредственный переход из области (1) в область (6), второму – прохождение через области (1)–(8)–(6) или (1)–(2)–(3)–(4)–(5). Под жестким возбуждением диссипативной структуры понимается потеря устойчивого однородного, стационарного или автоколебательного режима, приводящая к резкому выходу на стационарный неоднородный режим.

Математическую основу проведенного исследования составило изучение бифуркационных событий, происходящих в системе вида (4) в окрестности параметрической точки типа $(0 \pm i\omega)$, то есть точки пересечения линий, отвечающих одному нулевому или паре чисто мнимых собственных значений в однородном по пространству равновесии.

§ 2. Эволюция по параметру

Формальный анализ динамических процессов, происходящих в биологических системах надорганизменного уровня, составляет предмет двух наук: математической популяционной генетики и математической экологии. При этом популяционная генетика изучает, как правило, эволюцию отдельных популяций, взятых вне связи с экологическими условиями их существования. Характер действия естественного отбора при этом обычно просто постулируется. Что касается математической экологии, то она, как правило, имеет дело с системами взаимодействующих популяций, обладающих фиксированными свойствами. При этом эволюция самих популяций, составляющих экосистему не рассматривается, а естественный отбор, возникающий в рамках экосистемы именно в силу

взаимодействия между популяциями, игнорируется. Важным и актуальным представляется синтез факторов отбора, возникающих в результате взаимодействия популяций различных видов, и изучение эволюционных последствий действия таких форм отбора для структуры и функционирования экосистем в целом. Возможность такого подхода иллюстрируется ниже на примере конкретной модельной экосистемы.

В предыдущем параграфе была установлена связь между автоколебательным режимом в локальной экосистеме и диссипативными структурами в распределенной системе. Поэтому естественным следующим шагом при анализе эволюционного возникновения диссипативной структуры является исследование возможности и условий эволюционного возникновения автоколебательного режима в локальной модельной экосистеме.

Рассмотрим ситуацию, описываемую системой (6) при $\mu = 0$, предположив, что существуют две разновидности хищников, отличающиеся лишь значением параметра α . Для простоты картины не будем вдаваться в генетические аспекты ситуации и будем считать разновидности репродуктивно изолированными*.

Рассмотрим систему

$$\begin{cases} \dot{u} = u^2(1-u) - u(v_I + v_{II}) \\ \dot{v}_I = v_I(u - \alpha_I) \\ \dot{v}_{II} = v_{II}(u - \alpha_{II}) \end{cases} \quad (8)$$

Замена $w = v_I + v_{II}$, $z = v_I/v_{II}$ переводит (8) в систему

$$\begin{cases} \dot{u} = u^2(1-u) - uw \\ \dot{w} = w(u-\alpha) + \frac{w}{z+1} \Delta \alpha \\ z = -\Delta \alpha z \end{cases} \quad (9)$$

где $\alpha = \alpha_I$, $\Delta \alpha = \alpha_I - \alpha_{II}$.

Из вида (9) следует, что при $\alpha_I > \alpha_{II}$ в исходном фазовом пространстве $\{u, v_I, v_{II}\}$ интегральная координатная плоскость $v_I = 0$ является отталкивающей, а плоскость $v_{II} = 0$ – притягивающей. В содержательных терминах это означает, что хищник, характеризующийся меньшим значением α , оказывается более приспособленным и при $t \rightarrow \infty$ полностью вытесняет конкурента. Напомним, что $\alpha = c/dK$. Таким образом, более приспособленным оказывается хищник с меньшей смерт-

*Учет менделевования не влияет на окончательный результат.

ностью и более успешно преследующий жертву, что соответствует интуитивному представлению о приспособленности. Итак, естественный отбор в популяции хищника ведет к уменьшению значения параметра α .

К каким последствиям для динамики системы хищник-жертва это приводит? Если $1 > \alpha_I > \alpha_{\bar{I}} > 1/2$, то вытеснение первой разновидности хищника приводит лишь к уменьшению равновесной плотности популяции хищника (рис. 4а). Более интересные события происходят в случае $1 > \alpha_I > 1/2 > \alpha_{\bar{I}} > 0$.

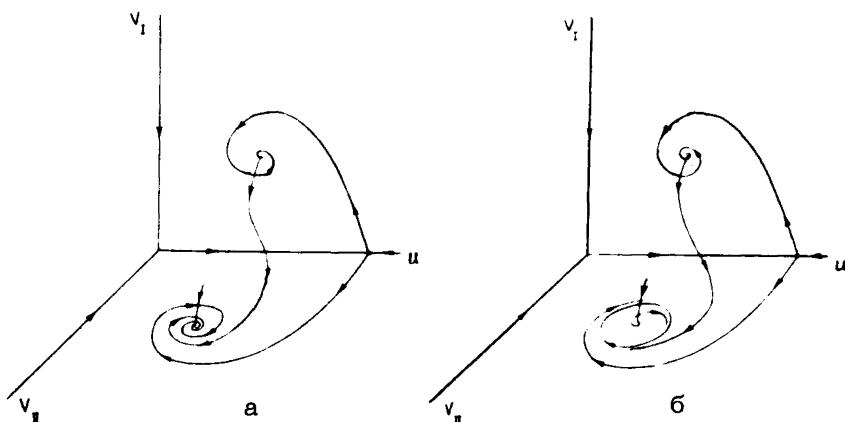


Рис. 4. Фазовые портреты системы (8) при: а) $1 > \alpha_I > \alpha_{\bar{I}} > 1/2$; б) $1 > \alpha_I > 1/2 > \alpha_{\bar{I}} > 0$. Плоскость $v_{\bar{I}} = 0$ – отталкивающая, плоскость $v_I = 0$ – притягивающая. Цикл на рис. 4б глобально устойчив. Эволюция хищника приводит к возникновению в системе автоколебаний

В содержательных терминах ситуацию в целом можно интерпретировать следующим образом. Пусть исходно в популяции хищника присутствует лишь первая разновидность, характеризующаяся значением $\alpha_I > 1/2$, и популяции хищника и жертвы находятся в состоянии устойчивого равновесия. Затем в результате "мутации" возникает некоторая малая концентрация хищников второй разновидности, характеризующихся значением параметра $\alpha_{\bar{I}} < 1/2$, например, меньшей смертностью. Тогда хищники второй разновидности со временем вытесняют своих конкурентов. При этом "победившая" разновидность хищника уже не может устойчиво сосуществовать

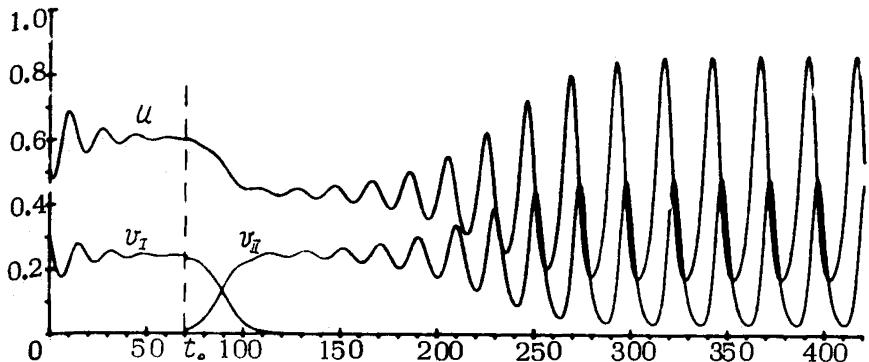


Рис. 5. Возникновение автоколебаний в результате эволюции хищника в системе (8) при $\alpha_1 = 0.6$, $\alpha_{\tilde{q}} = 0.435$. Из начального состояния $u = 0.5$, $v_1 = 0.3$, $v_{\tilde{q}} = 0$ система приходит в равновесие $\bar{u} = 0.6$, $\bar{v}_1 = 0.24$, $\bar{v}_{\tilde{q}} = 0$. В момент t_* в результате "мутации" система переводится в состояние $u = 0.6$, $v_1 = 0.23$, $v_{\tilde{q}} = 0.01$. Вторая разновидность хищника вытесняет первую, и в системе возникают автоколебания

с популяцией жертвы при равновесных плотностях популяций, и в системе возникают устойчивые автоколебания плотностей популяций хищника и жертвы (рис. 5).

Итак, желаемый результат достигнут: на конкретном модельном примере исследована ситуация, когда "дарвиновская" эволюция в одной из входящих в экосистему популяций приводит к изменению характера функционирования экосистемы, а именно к переходу от равновесного состояния к автоколебательному режиму. В такой ситуации естественно, по-видимому, говорить об эволюционном механизме возникновения автоколебаний в экосистеме.

§ 3. Эволюционное рождение диссипативной структуры

Рассмотрим теперь, к чему может приводить "дарвиновская" эволюция по параметру в билокальной системе. Для этого исследуем ситуацию, описываемую системой (7), предположив, аналогично тому как это было сделано в предыдущем параграфе, что существуют две разновидности хищников, отличающиеся лишь значением параметра α . Мы приходим к системе

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = u_1^2(1-u_1) - u_1(v_T + v_{\bar{T}}) - m(u_1 - u_2) \\ \dot{u}_2 = u_2^2(1-u_2) - u_2(v_T + v_{\bar{T}}) - m(u_2 - u_1) \\ \dot{v}_T = v_T \left(\frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha_T - \mu(v_T + v_{\bar{T}}) \right) \\ \dot{v}_{\bar{T}} = v_{\bar{T}} \left(\frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha_{\bar{T}} - \mu(v_T + v_{\bar{T}}) \right), \end{cases} \quad (10)$$

которую исследуем при $\mu < 1$.

Подчеркнем, что арабские и римские индексы в системе имеют принципиально различный смысл. Индексами (1,2) за- нумерованы две подпопуляции жертвы, экологически тождест- венные между собой, а индексами (I, II) – две экологиче- ски различные разновидности в рамках единой популяции хищ- ников.

Снова воспользуемся заменой $w = v_T + v_{\bar{T}}$, $z = v_T/v_{\bar{T}}$, $\alpha = \alpha_I$, $\Delta\alpha = \alpha_T - \alpha_I$. Она приводит систему (10) к виду:

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = u_1^2(1-u_1) - u_1 w - m(u_1 - u_2) \\ \dot{u}_2 = u_2^2(1-u_2) - u_2 w - m(u_2 - u_1) \\ \dot{w} = w \left(\frac{u_1 + u_2}{2} - \alpha - \mu w \right) + \frac{w}{z+1} \Delta\alpha \\ \dot{z} = -\Delta\alpha \cdot z. \end{cases}$$

Очевидно, что в этой ситуации, также как и в ситуации, рас- смотренной в предыдущем параграфе, "побеждает" хищник, ха- рактеризующийся меньшим значением параметра α . Дру- гими словами, естественный отбор ведет к уменьшению α . К каким последствиям для динамики системы в целом это может приводить?

В настоящей работе мы не будем рассматривать все воз- можные динамические события, происходящие в системе (10), а ограничимся лишь наиболее интересным и принципиальным случаем, когда исходные значения параметров α и m та- ковы, что в "экологически однородной" системе (7) сущес- твует лишь одно устойчивое состояние равновесия (область ① на рис. 2 и фазовый портрет на рис. 3, ①). Другими словами, исходное значение параметра α , ха- рактеризующего популяцию хищника, таково, что хищник устойчиво сосущест- вует с жертвами, причем равновесное значение плотности жертв одинаково в обеих подпопуляциях. Билокальная систе- ма при таких значениях параметров ничем не отличается от локальной. Аналогично изложенному в § 2, предположим, что в результате "мутации" возникает малая концентрация хищ- ников второй разновидности, ха- рактеризующихся меньшим зна- чением параметра α . Оказывается, это может приводить к одному из двух качественно различающихся исходов.

Если интенсивность миграции между подпопуляциями жертвы велика ($m > m_{sp}$), то при уменьшении значения параметра α система попадает в параметрическую область ② структурного портрета системы (7). Эта область соответствует автоколебательному режиму, при котором плотности обеих подпопуляций жертвы претерпевают синхронные и тождественные колебания. Другими словами, при достаточно интенсивной миграции между подпопуляциями жертв эволюция хищника приводит к мягкому возникновению автоколебаний, в частности аналогичных возникающим в локальной системе. Интуитивно это понятно: при достаточно интенсивной миграции пары скрещенных подпопуляций ведет себя как единое целое.

Качественно иным образом ведет себя система, если миграция достаточно слабая ($m < m_{sp}$). Предположим, что значение параметра α для первой, исходной разновидности хищника, лежит в параметрической области ①, а для второй, "мутантной", – в параметрической области ⑥. Поскольку область ⑥ отвечает меньшим значениям параметра α , то вторая разновидность хищников будет вытеснять первую. При этом, если для первой разновидности хищников единственным устойчивым режимом поведения системы было стационарное

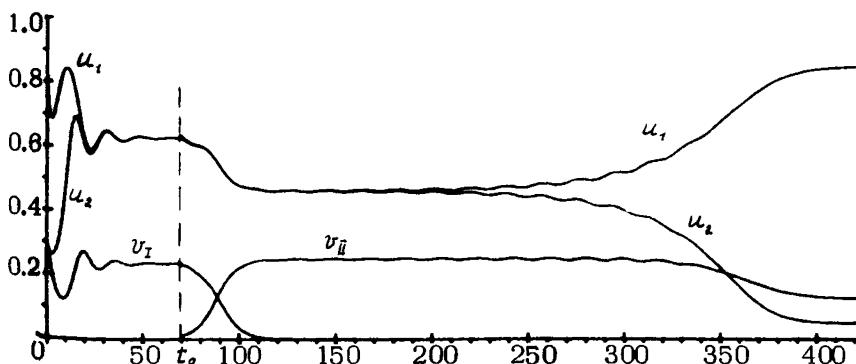


Рис. 6. Возникновение диссипативной структуры в результате эволюции хищника в системе (10) при $\mu = 0.1$, $m = 0.005$, $\alpha_1 = 0.6$, $\alpha_2 = 0.435$. Из начального состояния $u_1 = 0.8$, $u_2 = 0.3$, $v_1 = 0.3$, $v_2 = 0$ система приходит в состояние равновесия. В момент t_o в результате "мутации" система переводится в состояние $v_1 = 0.23$, $v_2 = 0.01$. Вторая разновидность хищника вытесняет первую и в системе возникает диссипативная структура "по жертве"

состояние, при котором плотности обеих подпопуляций жертвы были одинаковы, то для второй разновидности хищников (соответствующих параметрической области ⑥) устойчивым режимом являются стационарные состояния, в которых плотности подпопуляций жертв различны (рис. 6)! Это и означает, что вытеснение хищниками второй разновидности хищников первой влечет за собой возникновение неоднородного стационарного равновесия, то есть диссипативной структуры. Заметим, что в силу симметрии системы в процессе эволюции она "сваливается" в одно из двух равноправных состояний равновесия, причем в какое именно – дело случая.

При значениях параметров, лежащих в области ⑥ вблизи границы с областью ①, равновесные плотности первой и второй подпопуляций жертв различаются мало. В этом случае имеет смысл говорить о механизме мягкого эволюционного возникновения в билокальной системе устойчивой диссипативной структуры из однородного стационарного состояния. Для значений параметров, лежащих в области ⑥ вблизи границы с областью ⑧ значения плотности подпопуляций жертв в состояниях B_1 и B_2 различаются сильно, и поэтому при пересечении этой границы можно говорить о жестком эволюционном рождении диссипативной структуры.

Выводы

1. Проанализирована взаимосвязь между автоколебаниями в локальных системах и диссипативными структурами в пространственно распределенных системах (на примере систем билокальных). Показано, что элементарным математическим объектом, позволяющим понять эту взаимосвязь, является структура параметрической окрестности точки, соответствующей бифуркации коразмерности два ($\lambda_1=0$, $\lambda_{2,3}=\pm i\omega$) для определенного класса систем дифференциальных уравнений третьего порядка.

2. Проанализирована возможность качественной перестройки динамических режимов в экосистемах в результате дарвиновской эволюции в популяциях, составляющих экосистемы. Построен пример мягкого эволюционного рождения автоколебаний.

3. Предложен механизм мягкого и жесткого эволюционного рождения устойчивых стационарных диссипативных структур в экологических системах (на примере конкретной билокальной системы).

ЛИТЕРАТУРА

1. ЖАБОТИНСКИЙ А.М. Концентрационные автоколебания. М., Наука, 1975.
2. НИКОЛИС Г., ПРИГОЖИН И. Самоорганизация в неравновесных системах. М., Мир, 1979.
3. ВАСИЛЬЕВ В.А., РОМАНОВСКИЙ Ю.М., ЯХНО В.Г. Автоволновые процессы в распределенных кинетических системах. — Успехи физических наук, 1979, вып. 4, т. 128, с. 625–666.
4. ТИХОНОВ А.Н. Системы дифференциальных уравнений, содержащие малые параметры при производных. — Математический сборник, 1952, т. 31 (73), №3, с. 575–586.
5. БАЗЫКИН А.Д. Модель динамики численности вида и проблема существования близких видов. — Журнал общей биологии, 1969, т. 30, №3, с. 259–264.
6. ХИБНИК А.И. Периодические решения системы \dot{x} дифференциальных уравнений. Алгоритмы и программы на ФОРТРАНе. Материалы по математическому обеспечению ЭВМ. Пущино, ОНТИ НЦБИ, 1979.
7. STEELE T.H. The structure of Marine Ecosystems. Oxford, Blackwell, 1974.

АСИМПТОТИКА ПЕРИОДИЧЕСКОГО РЕШЕНИЯ УРАВНЕНИЯ ХАЧИНСОНА

Ю.С. Колесов

Ярославский государственный университет

Для описания динамики изменения численности вида, борющегося за общую пищу, Хачинсоном /4/ было предложено уравнение:

$$\dot{N}(t) = r \left[\frac{N(t-h)}{K} \right] N(t), \quad (1)$$

где r, h, K — положительные постоянные. Полагая $N(t)=K \cdot [1+x(\frac{t}{h})]$, переходим от (1) к уравнению:

$$\dot{x}(t) = -\lambda x(t-1) [1+x(t)], \quad (2)$$

где $\lambda=rh$. В работе /5/ показано, что при $\lambda > \frac{\sqrt{5}}{2}$ уравнение (2) имеет периодическое решение $x(t, \lambda)$, которое имеет график, показанный на рисунке /6/.

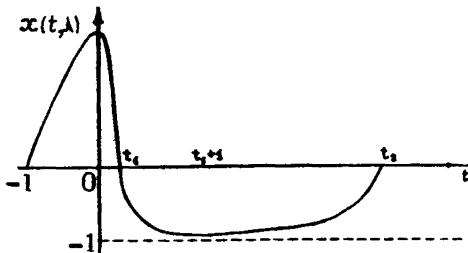


Рис.

Отметим, что из построений работы /5/ следует /1/, в частности, что

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} t_1 = 0, \quad \lim_{\lambda \rightarrow \infty} t_2 = \infty \quad (3)$$

и что

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} [1 + x(t, \lambda)] = 0 \quad (4)$$

при $t_1 + \delta \leq t \leq t_2 - \delta$ и любом $\delta > 0$.

Асимптотика периодического решения $x(t, \lambda)$ уравнения (2) построена в монографии /2/ при условии, что мала разность между λ и $\frac{\pi}{2}$. Ниже строится асимптотика этого решения, которая пригодна при больших значениях λ , а реально — при всех $\lambda > 2$.

1. Существует такое $\lambda_0 > \frac{\pi}{2}$, что при всех $\lambda \geq \lambda_0$ справедливы следующие утверждения.

Теорема 1.

$$t_1 = \frac{1}{\lambda} z_0 + o(e^{-\lambda}), \quad t_2 = \frac{e^\lambda}{\lambda} - 1 + \frac{1}{\lambda} + o(e^{-\lambda}), \quad (5)$$

где z_0 — единственный положительный корень уравнения $z + \lambda = e^z$.

Положим $x_0(t, \lambda) = -1 + e^{\lambda(t+1)} + e^{\lambda + e^{-\lambda}} (e^{-e^{\lambda(t-1)}} - e^{-e^{-2\lambda}})$. (6)

Теорема 2.

$$\max_{-1 \leq t \leq t_2} |x(t, \lambda) - x_0(t, \lambda)| = o(e^{-\lambda}). \quad (7)$$

Теорема 3. Периодическое решение, имеющее асимптотику (7), экспоненциально устойчиво. Более того, к нему неограниченно приближается любое решение, которое положительно на некотором отрезке длины 1.

В теореме 3 не случайно подчеркнуто, что речь идет о периодическом решении с асимптотикой (7), так как уравнение (2) при больших значениях параметра λ имеет еще и быстро осциллирующие периодические решения /1/.

2. Обозначим через $y(t, \lambda)$ решение уравнения (2), которое определено при $t \geq -4$ и которое при $-4 \leq t \leq -3$ тождественно равно некоторой отрицательной постоянной. Эта постоянная однозначно определяется из равенства $y(-1, \lambda) = 0$. При этом оказывается, что

$$y(t, \lambda) = -1 + e^{-2\lambda} + O(e^{-2\lambda}) \quad (8)$$

при $-4 \leq t \leq -3$.

Из формулы

$$x(t, \lambda) = -1 + e^{-\lambda} \int_{-1}^t x(\tau - 1, \lambda) d\tau \quad (9)$$

и равенств (4) и (8) вытекает, что при $-4 \leq t \leq -3$

$$|h(t)| = |x(t, \lambda) - y(t, \lambda)| \leq C e^{-2(1-\delta)\lambda}, \quad (10)$$

где C и δ — некоторые положительные постоянные, причем постоянную δ можно выбрать достаточно малой, увеличивая λ .

Оценим функцию $h(t)$ при $-3 \leq t \leq 1 + \delta$.

Имеем последовательно

$$h(t) = -\lambda [1 + y(t, \lambda)] h(t-1) - \lambda x(t-1, \lambda) h(t), \quad (11)$$

$$h(t) = \lambda \int_t^{-1} e^{\lambda s} \int_s^{t-1} x(s-1, \lambda) ds [1 + y(\tau, \lambda)] h(\tau-1) d\tau. \quad (12)$$

Ниже буквой C будем обозначать различные постоянные, точные значения которых для нас несущественны, а буквой δ — достаточно малые положительные постоянные.

Из формулы (12) заключаем, что

$$\max_{-2 \leq t \leq -1} |h(t)| \leq C e^{-(1-\delta)\lambda} \max_{-3 \leq t \leq -2} |h(t)|, \quad (13)$$

$$\max_{-3 \leq t \leq -2} |h(t)| \leq C e^{-2(1-\delta)\lambda} [\max_{-3 \leq t \leq -2} |h(t)| + \max_{-4 \leq t \leq -3} |h(t)|]. \quad (14)$$

Из (10) и (14) следует, что

$$\max_{-3 \leq t \leq -2} |h(t)| \leq C e^{-4(1-\delta)\lambda} \quad (15)$$

Отсюда и в силу (13)

$$\max_{-2 \leq t \leq -1} |h(t)| \leq C e^{-5(1-\delta)\lambda} \quad (16)$$

Пусть теперь $-1 \leq t \leq 0$. Из формулы (9), переписанной для $y(t, \lambda)$, вытекает, что

$$1 + y(t, \lambda) \leq e^{\lambda(t+1)} \quad (17)$$

при рассматриваемых значениях t . Поэтому из формулы (12) следует оценка

$$\max_{-1 \leq t \leq 0} |h(t)| \leq C e^{-\lambda(1-\delta)\lambda} \quad (18)$$

Перейдем к случаю $0 \leq t \leq 1$. Непосредственно проверяется, что

$$\max_{-1 \leq t \leq 0} |y(t, \lambda) - x_o(t, \lambda)| = O(e^{-\lambda}). \quad (19)$$

Поэтому при $-1 \leq t \leq 0$

$$x(t, \lambda) \geq -1 + C e^{\lambda(t+1)} \quad (20)$$

Используя неравенство (20), формулу

$$h(t) = h(0) e^{-\lambda \int_0^t x(\tau-1, \lambda) d\tau} - \lambda \int_0^t e^{-\lambda \int_\tau^t x(s-1, \lambda) ds} [1 +$$

$$+ y(\tau, \lambda)] h(\tau-1) d\tau$$

и оценку $1 + y(t, \lambda) \leq C e^{\lambda}$, справедливую при $0 \leq t \leq 1$, получаем, что

$$\max_{0 \leq t \leq 1} |h(t)| \leq C e^{-\lambda(1-\delta)\lambda} \quad (21)$$

На отрезке $[1, 1+\delta]$ функция $h(t)$ оценивается аналогично.

Из всех этих оценок и формулы для $y(t, \lambda)$, которую не представляет труда написать, вытекает справедливость (7) для $-1 \leq t \leq 1+\delta$.

Установленные факты уже позволяют доказать теорему 1. В самом деле, первое из равенств (5) теперь очевидно. Для доказательства же второго из равенств (5) замечаем, что

$$\int_{-1}^{t_2} x(t, \lambda) dt = 0$$

и поэтому

$$S_2 < \int_{-1}^{t_1} x(t, \lambda) dt < S_1 , \quad (22)$$

где

$$S_1 = - \int_{t_1}^{1+t_1} x(t, \lambda) dt - (t_2 - t_1 - 4) x(t_1 + 1, \lambda) - \int_{t_2-3}^{t_2} x(t, \lambda) dt ,$$

$$S_2 = - \int_{t_1}^{1+t_1} x(t, \lambda) dt - (t_2 - t_1 - 4) x(t_2 - 3, \lambda) - \\ - \int_{t_2-3}^{t_2} x(t, \lambda) dt .$$

Имеем

$$\int_{t_1}^{1+t_1} x(t, \lambda) dt = -1 + \frac{1}{\lambda(x_0 + \lambda)} + O(e^{-\lambda}) ,$$

$$\int_{t_1}^{t_1} x(t, \lambda) dt = -1 - t_1 + \frac{e^\lambda}{\lambda} - \frac{1}{\lambda(x_0 + \lambda)} + O(e^{-\lambda}) ,$$

$$\int_{t_2-3}^{t_2} x(t, \lambda) dt = \int_{-4}^{-1} x(t, \lambda) dt = -3 + \frac{1}{\lambda} + O(e^{-\lambda}) ,$$

$$x(t_2 - 3, \lambda) = x(-4, \lambda) = -1 + O(e^{-3(1-\delta)\lambda}) ,$$

$$x(1+t_1, \lambda) = -1 + O(e^{-e^{\gamma\lambda}}) ,$$

где δ и γ — положительные постоянные, причем $\delta \leq \frac{1}{3}$. Отметим, что при определении асимптотики $x(1+t_1, \lambda)$ была использована асимптотика функции $x(t, \lambda)$ при $-1 \leq t \leq 0$. Из (22) и приведенных формул второе равенство (5) получается совсем просто и останавливаться на этом подробнее не будем.

Приведем одно утверждение, связанное с теорией экспоненциальной дихотомии решений дифференциальных уравнений, из которого очевидным образом будет следовать конец доказательства теоремы 2 и доказательство теоремы 3.

Рассмотрим дифференциальное уравнение

$$\varepsilon h(t) = a(t, \varepsilon) h(t) + b(t, \varepsilon) h(t-1) , \quad (23)$$

зависящее от малого параметра ε . Будем считать, что

$$0 < \delta \leq t \leq T(\varepsilon),$$

где $T(\varepsilon) \rightarrow \infty$ при $\varepsilon \rightarrow 0$. Функции $\alpha(t, \varepsilon)$ и $\beta(t, \varepsilon)$ будем предполагать непрерывными по совокупности переменных и, кроме того, будем предполагать, что

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_{\delta \leq t \leq T(\varepsilon)} \alpha(t, \varepsilon) = 1,$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_{\delta \leq t \leq T(\varepsilon)} \beta(t, \varepsilon) = 0.$$

Пусть $1 + \delta < t \leq T(\varepsilon)$. Будем говорить, что при этих значениях t для решений уравнения (23) имеет место экспоненциальная дихотомия, если выполнены следующие условия.

Существуют проекторы $P_+(\tau, \varepsilon)$ и $P_-(\tau, \varepsilon)$ в $C(-1, 0)$, которые непрерывны по $\tau \in (1 + \delta, T(\varepsilon))$ в сильной топологии, которые равномерно ограничены и которые расщепляют пространство начальных условий в прямую сумму двух подпространств $E_+(\tau, \varepsilon)$ и $E_-(\tau, \varepsilon)$, инвариантных относительно траекторий уравнения (23). При этом если $x_+(\tau + s, \varepsilon) \in E_+(\tau, \varepsilon)$, то при $t \geq \tau$

$$\max_{-1 \leq s \leq 0} |x_+(t + s, \varepsilon)| \leq M_+ e^{-\frac{\gamma_+}{\varepsilon}(t - \tau)} \max_{-1 \leq s \leq 0} |x_+(\tau + s, \varepsilon)|.$$

Если же $x_-(\tau + s, \varepsilon) \in E_-(\tau, \varepsilon)$, то решения с этими начальными условиями продолжимы в сторону убывания времени и при $t \leq \tau$

$$\max_{-1 \leq s \leq 0} |x_-(t + s, \varepsilon)| \leq M_- e^{-\frac{\gamma_-}{\varepsilon}(t - \tau)} \max_{-1 \leq s \leq 0} |x_-(\tau + s, \varepsilon)|.$$

Здесь $M_+, M_-, \gamma_+, \gamma_-$ — некоторые положительные постоянные.

Как оказывается, при сформулированных выше условиях для решений уравнения (23) имеет место экспоненциальная дихотомия. Доказательство легко получается, если, например, воспользоваться схемой обоснования аналогичного утверждения, изложенного в работе /3/.

Доказательство теоремы 2 теперь завершается так. Непосредственно проверяется, что $y(t, \lambda)$ отличается от $x_o(t, \lambda)$ на величину $O(e^{-\lambda})$ и при $0 \leq t \leq 1 + \delta$. Функция $x_o(t, \lambda)$ не является решением уравнения (2). Поэтому для разности $h(t) = x(t, \lambda) - x_o(t, \lambda)$ получается уравнение вида:

$$\varepsilon h(t) = \alpha(t, \varepsilon) h(t) + \beta(t, \varepsilon) h(t-1) + f(t, \varepsilon), \quad (24)$$

где $\varepsilon = \frac{1}{\lambda}$, а функции $a(t, \varepsilon)$ и $b(t, \varepsilon)$ удовлетворяют указанным выше условиям, если положить $T(\varepsilon) = t_2 - 1$. Функция $f(t, \varepsilon)$ есть $O(e^{-\lambda})$ при $1 + \delta \leq t \leq T(\varepsilon)$, а функция $h(t)$ – равномерно относительно t, ε ограниченное решение (24). Такое решение можно записать, используя функцию Грина /3/. Из соответствующего представления и будет следовать справедливость (7) при $1 + \delta \leq t \leq t_2 - 1$. При $t_2 - 1 \leq t \leq t_2$ (7) будет выполнено в силу того, что

$$x_o(t + t_2 + 1, \lambda) = -1 + e^{\lambda(t+1)} + O(e^{-\lambda}) = x(t, \lambda) + O(e^{-\lambda})$$

при $-2 \leq t \leq -1$.

Отметим, что завершить доказательство теоремы 2 и провести доказательство теоремы 3 можно было бы и непосредственно, используя примерно те же рассуждения, что и при выводе оценок (15), (16), (18), (21).

Отметим еще, что асимптотическое равенство (7) осмысленно в основном лишь при $-1 \leq t \leq t_1$, и при $t_2 - 1 \leq t \leq t_2$, так как при остальных значениях t его можно существенно усилить. Развитая выше техника (в частности, утверждение об экспоненциальной дилемме решений уравнений вида (23)) позволяет это сделать, хотя красивого утверждения здесь не выйдет в силу разнорядковой близости между $x(t, \lambda)$ и $x_o(t, \lambda)$ на различных участках изменения t .

3. Часто, применяя различные асимптотические методы, говорят о чуде малого параметра. Это обстоятельство связано с тем, что колебательные режимы во многих задачах (например, в радиофизике) близки к гармоническим. Периодическое решение уравнения (2) совсем иного рода: при увеличении λ от $\frac{\pi}{2}$ оно быстро теряет гармоническую форму и (как это следует из численного анализа, изложенного в работе /6/), начиная с $\lambda \geq 2$, хорошо аппроксимируется на периоде функцией /3/. Это означает, что в данном случае уместнее говорить о чуде большого параметра.

В заключение отметим, что уравнение (1), вероятно, может служить основной и для моделирования экономических процессов. В самом деле, если h – время оборота капитала, а параметр r – некоторая характеристика производительности труда, то тогда периодическое изменение $N(t)$ – это спады и подъемы производства, то есть кризисы. Из предыдущего анализа следует, что общий характер изменения функции $N(t)$ хорошо согласуется с известными описаниями кризисов в экономике.

ЛИТЕРАТУРА

1. КАЩЕНКО С.А. О периодических решениях уравнения $\dot{x}(t) = -x(t-1)[1+x(t)]$. – В кн.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1978.
2. КОЛЕСОВ Ю.С., ШВИТРА Д.И. Автоколебания в системах с запаздыванием. Вильнюс, Изд-во Мокслас, 1979.
3. КОЛЕСОВ Ю.С. Обзор результатов по теории устойчивости решений дифференциально-разностных уравнений с почти периодическими коэффициентами. – В кн.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1977.
4. HUTCHINSON G.E. Circular causal systems in ecology. Ann. N.Y. Acad. Sci., 1948, v. 50, p. 221–246.
5. JONES G.S. The existence of periodic solutions of $f'(x) = -\alpha f(x-1)[1+f(x)]$. – J. Math. Anal. Appl., 1962, v. 5, p. 435–450.
6. JONES G.S. On the nonlinear differential difference equation $f'(x) = -\alpha f(x-1)[1+f(x)]$. – J. Math. Anal. Appl., 1962, v. 4, p. 440–469.

ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ОДНОЙ СИСТЕМЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНО-РАЗНОСТНЫХ УРАВНЕНИЙ, МОДЕЛИРУЮЩЕЙ ЗАДАЧУ ХИЩНИК-ЖЕРТВА

Ю.С.Колесов, Е.П.Кубышкин

Ярославский государственный университет

В работе /1/ была предложена новая математическая модель известной задачи хищник–жертва и было отмечено, что поведение решений соответствующей системы дифференциально–разностных уравнений может быть весьма сложным. Ниже приводятся некоторые данные численного анализа, которые, подтверждая эту точку зрения, имеют глубокий биологический смысл.

1. Исследуемая система уравнений имеет вид:

$$\dot{N}_1(t) = r_1 \left[1 + \alpha \left(1 - \frac{N_2(t)}{K_2} \right) - \frac{N_1(t-h_1)}{K_1} \right] N_1(t), \quad (1)$$

$$\dot{N}_2(t) = r_2 \left[\frac{N_1(t)}{K_1} - \frac{N_2(t-h_2)}{K_2} \right] N_2(t), \quad (2)$$

где

$$r_1(1+\alpha) = r_1^o. \quad (3)$$

Здесь $N_1(t)$ и $N_2(t)$ – количество особей в популяциях жертвы и хищника, K_1 и K_2 – их средние размеры, r_1 и r_2 – малтузианские коэффициенты линейного роста, параметр α характеризует давление популяции хищника на популяцию жертвы, причем предполагается, что при изменении α коэффициент r_1 меняется в соответствии с равенством (3), в правой части которого стоит коэффициент линейного роста жертвы при отсутствии хищника. В работе /1/ уравнения (1)–(2) были выведены в предположении, что сопротивление внешней среды для каждого вида есть его внутренняя характеристика. Отсюда из (3) следует, что $K_1 = K_1^o(1+\alpha)^{-1}$, где K_1^o – средний размер популяции жертвы при отсутствии хищника.

Полагая

$$N_j(t) = K_j [1 + x_j(t)] \quad (j = 1, 2),$$

перейдем к системе динамических уравнений:

$$\dot{x}_1(t) = r_1 [-x_1(t-h_1) - \alpha x_2(t)] \cdot [1 + x_1(t)], \quad (4)$$

$$\dot{x}_2(t) = r_2 [x_1(t) - x_2(t-h_2)] \cdot [1 + x_2(t)]. \quad (5)$$

Предположим, что в системе (4)–(5)

$$h_j = h(1 + \delta_j), \quad r_j = \frac{K_j}{2h} + \varepsilon_j, \quad r_1 \alpha = \mu \quad (j = 1, 2),$$

где $|\delta_j|, |\varepsilon_j|, \mu \ll 1$. При этих условиях система (4)–(5) имеет в окрестности нуля фазового пространства экспоненциально устойчивое инвариантное четырехмерное многообразие, на котором поведение ее решений описывается системой обыкновенных уравнений /1/:

$$\dot{\xi}_k = \varphi_k (\xi_1, \xi_2, \tau_1, \tau_2, \varepsilon_1, \varepsilon_2, \delta_1, \delta_2, \mu), \quad (6)$$

$$\tau_k = 1 + c_k (\xi_1, \xi_2, \tau_1, \tau_2, \varepsilon_1, \varepsilon_2, \delta_1, \delta_2, \mu), \quad (7)$$

где $k = 1, 2$. Правые части системы (6)–(7) выписаны в работе /2/. Эта система достаточно сложна. В связи с этим допустим, что имеет место естественная /3/ разнорядковость малых параметров. Именно, пусть $\varepsilon_1, \delta_1 \sim \varepsilon^3, \varepsilon_2, \delta_2 \sim \varepsilon, \mu \sim \varepsilon^4$. При этом условии после некоторых нормировок ξ_1, ξ_2 и t и выделения медленных переменных получаем относительно простую сингулярно–возмущенную систему из трех

уравнений. Из ее анализа была получена исходная информация о характере поведения решений системы (4)–(5), которая использовалась при ее численном интегрировании. Сразу же отметим, что асимптотический метод здесь работает довольно плохо. Например, в системе (4)–(5) возможны чисто нелокальные бифуркации при значениях параметров, при которых можно было бы ожидать хорошего совпадения с асимптотической теорией.

2. Перейдем к изложению результатов численного интегрирования системы (4)–(5).

В дальнейшем всюду предполагается, что

$$r_1 = \frac{\pi}{2 h_1} + 0,12187.$$

Пусть сначала

$$h_1 = 2,25, \quad h_2 = 1,83, \quad r_2 = 0,3.$$

Эти числовые данные взяты из работы /1/ и соответствуют сообществу рысь–зайцы. На рис. 1–3 показана динамика изменения стационарных режимов системы (4)–(5) при увеличении параметра α . На этих рисунках (и на последующих) график $x_1(t)$ дан сплошной линией, а $x_2(t)$ – пунктирной. Отметим, что здесь при дальнейшем увеличении α стационары системы (4)–(5) сваливаются в нулевое состояние равновесия.

На рис. 4–6 рассмотрен случай $r_2 = 0,4$. Здесь при увеличении параметра α стационары устанавливаются на определенном уровне и при дальнейшем увеличении α практически не меняются.

На рис. 7–10 рассмотрен случай $r_2 = 0,5$. Здесь при увеличении α сначала амплитуды стационаров уменьшаются, а затем начинают возрастать.

Наконец, на рис. 11–14 рассмотрен случай $r_2 = 0,6$. Появился новый момент: при малых значениях α функция $x_2(t)$ имеет меньше пиков. В остальном – все как в предыдущем случае.

Рис. 15–18 относятся к случаю

$$h_1 = 1,8, \quad h_2 = 2,4, \quad r_2 = 0,7.$$

Функция $x_2(t)$ здесь сначала меняется нерегулярным образом. При увеличении α она постепенно регуляризуется и убывает по амплитуде. График функции $x_1(t)$ при этом портится. При значительном увеличении α функции $x_1(t)$ и $x_2(t)$ становятся периодическими, но их амплитуды сильно вырастают.

3. Наиболее важный вывод из предыдущего можно сформулировать так: имеются оптимальные характеристики популяций хищника и жертвы, при которых это сообщество наиболее стабильно. Следует, однако, отметить, что хищник в целом находится в худшем положении: в процессе эволюции у жертвы больше возможностей выбрать выгодное для себя соотношение параметров.

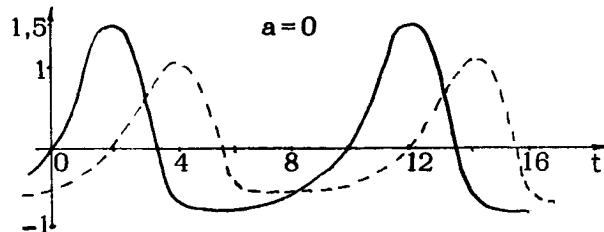


Рис. 1

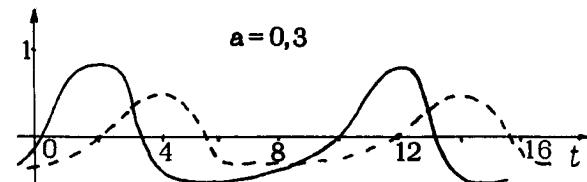


Рис. 2

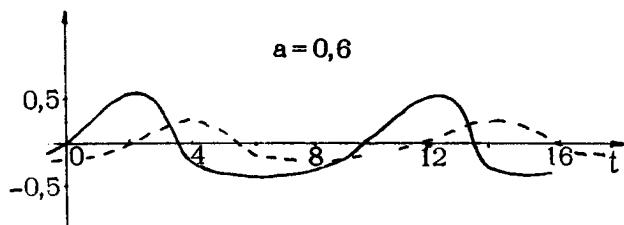


Рис. 3

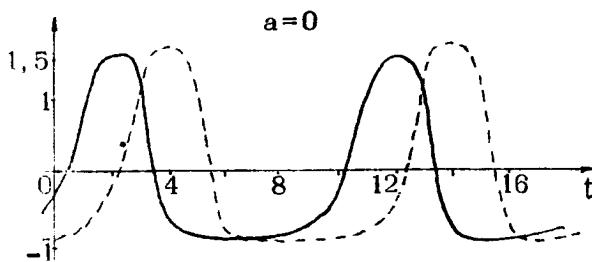


Рис. 4

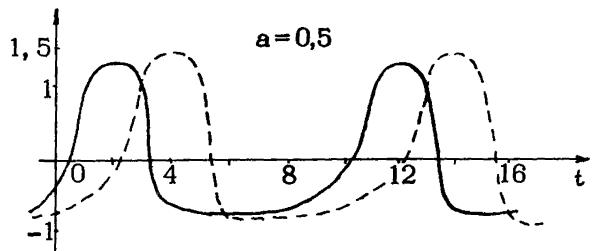


Рис. 5

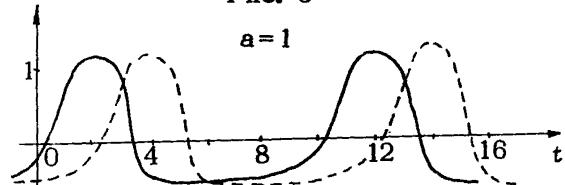


Рис. 6

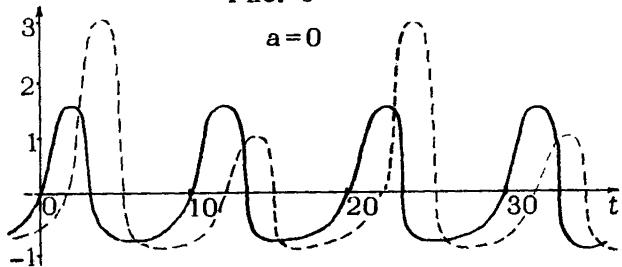


Рис. 7

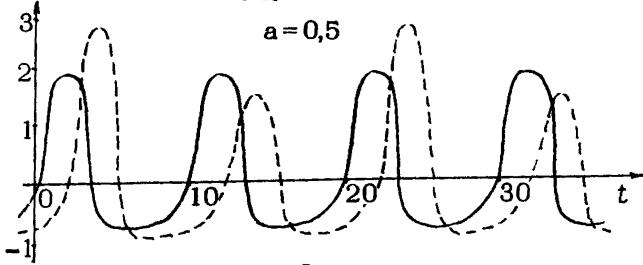


Рис. 8

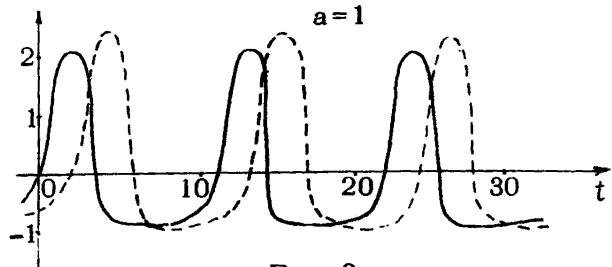


Рис. 9

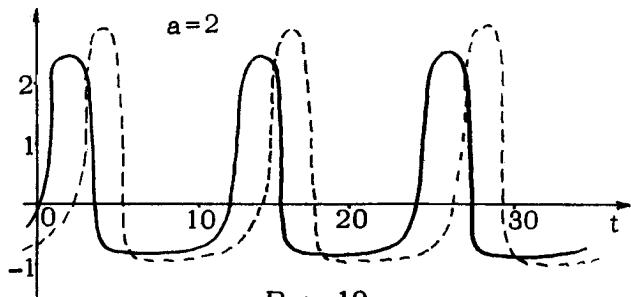


Рис. 10

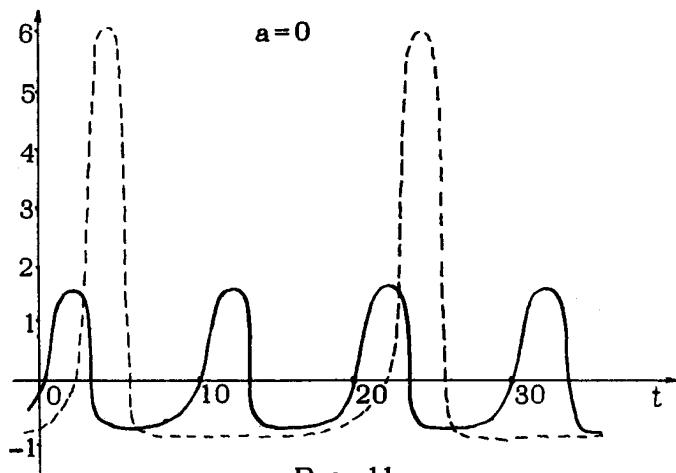


Рис. 11

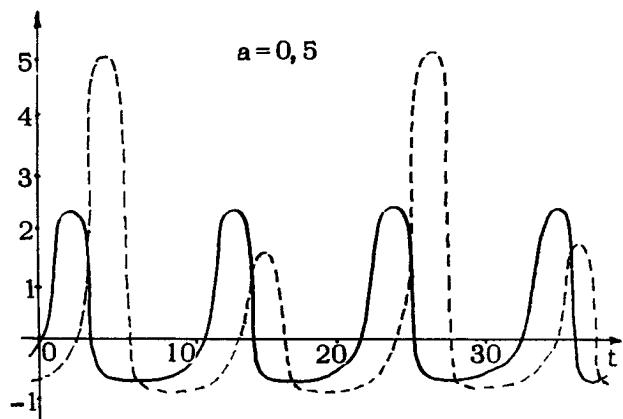


Рис. 12

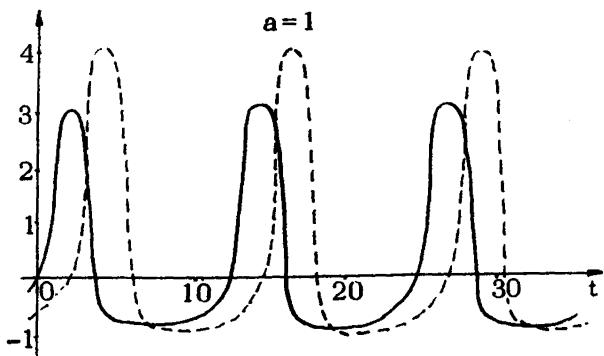


Рис. 13

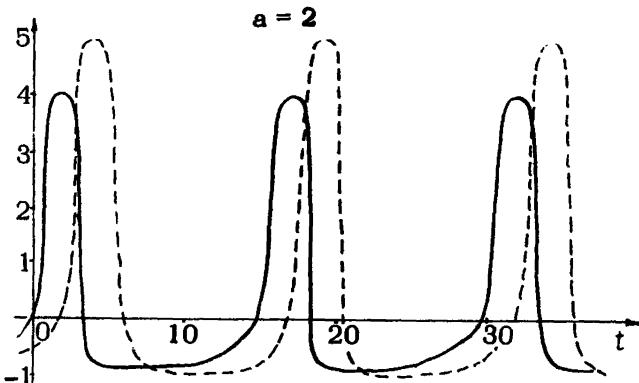


Рис. 14

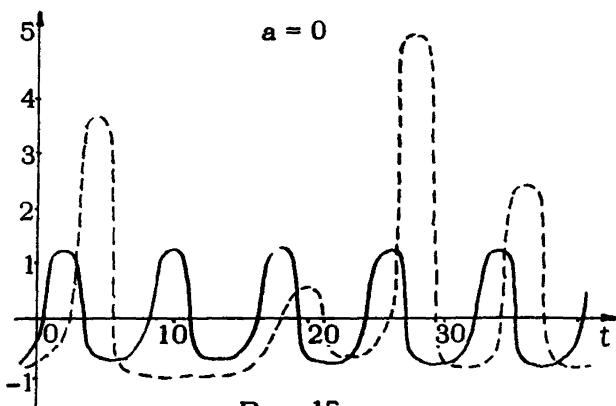


Рис. 15

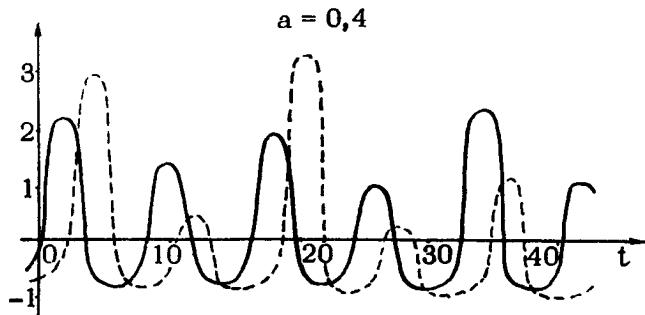


Рис. 16

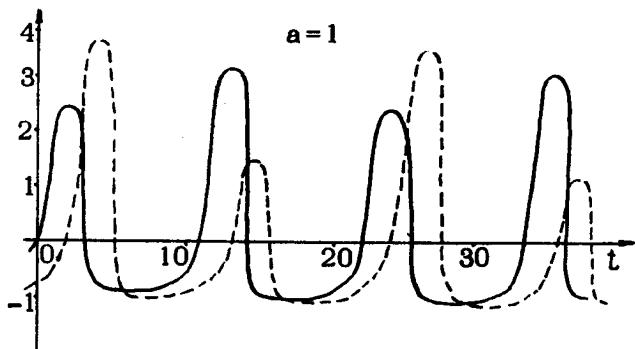


Рис. 17

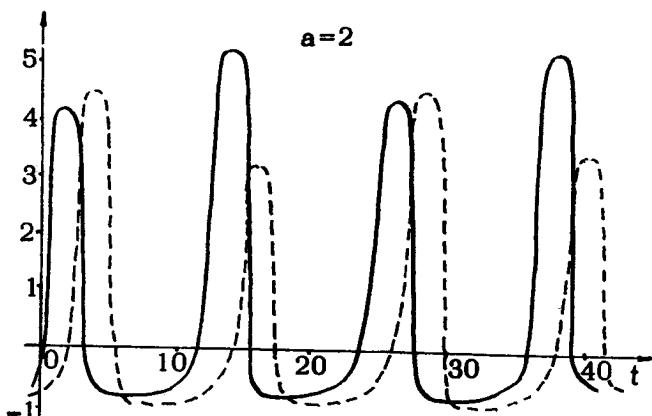


Рис. 18

В заключение отметим, что проведенный анализ, конечно, не является исчерпывающим. Несомненно, система (4)–(5) обладает еще многими неожиданными свойствами.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. КОЛЕСОВ Ю.С. Математические модели экологии. – В кн.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979.
2. КОЛЕСОВ Ю.С., КУБЫШКИН Е.П. Двухчастотный подход к задаче хищник–жертва. – В кн.: Исследования по устойчивости и теории колебаний. Ярославль, 1979.
3. КОЛЕСОВ Ю.С., КОЛЕСОВ В.С., ФЕДИК И.И. Автоколебания в системах с распределенными параметрами. Киев, Наукова думка, 1979.

О ПОЛИМОРФИЗМАХ В ПОПУЛЯЦИЯХ С БРАЧНЫМИ ПАРАМИ

О.З.Каганова

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР

В в е д е н и е

Вопрос о механизмах возникновения и поддержания генетического разнообразия, наблюдаемого в природе, – один из центральных в популяционной генетике. В значительной степени это вопрос о механизмах поддержания полиморфизма. Одна из концепций в этой области – "балансовая" гипотеза /8/ – может быть в тезисной форме представлена так: уравновешивающий отбор на фоне потока мутаций. История популяционной генетики такова, что ее понятийный аппарат формировался во многом в сфере математического моделирования – несмотря на явный разрыв между сложностью рассматриваемых биологических явлений и крайней упрощенностью моделей. В частности, заметную роль сыграло классическое уравнение динамики гена под действием постоянного отбора в однолокусной двухаллельной системе /1/:

$$\dot{p} = p(1-p) [(g_{11} - g_{12})p + (g_{12} - g_{22})(1-p)]. \quad (1)$$

Именно оно послужило основой для большинства расчетов в рамках "балансовой" гипотезы, а также источником представ-

дения о том, что для поддержания устойчивого полиморфизма при постоянном отборе необходимо и достаточно, чтобы имело место сверхдоминирование (гетерозиготы более приспособлены, чем гомозиготы:

$$g_{12} > g_{11}, \quad g_{12} > g_{22}. \quad (2)$$

В то же время, требование сверхдоминирования является, как указывает Р. Левонтин /8/, одним из существенных недостатков "балансовой" гипотезы, так как оно плохо согласуется с фактическими данными.

Как известно /1/, уравнение (1) выводится в предположении, что эиготы формируются при слиянии гамет из обще-популяционного их пула. Считается, что такое допущение приемлемо и при описании популяций с попарным оплодотворением особей (например, /9, 10/). Раньше мы показали /5/, что на самом деле (если имеется отбор по плодовитости генотипов) уравнение (1) является неточным для популяций с оплодотворением в пределах брачных пар. Но такой тип размножения широко распространен. Поэтому представляет интерес исследование динамики генетической структуры в рамках предложенной нами модели, где попарный характер оплодотворения учитывается явным образом. Для некоторых типов постоянного отбора такое исследование уже проведено /4, 6, 7/. Цель данной статьи - изложение и обсуждение результатов, связанных с проблемой полиморфизма.

Рассматривается панмиксная двуполая диплоидная популяция с одним двухаллельным аутосомным геном, с неперекрывающимися поколениями и размножающаяся с образованием брачных пар. Пусть $x(t)$, $y(t)$, $z(t)$ - численности генотипов AA_1 , A_1A_2 , A_2A_2 в каждом из полов. Коэффициенты жизнеспособности $\alpha_{i,j,k}$ - это доли доживающих до следующего цикла размножения потомков с генотипом A_iA_k , сформированных у родительской пары $\varphi\{A_iA_j\} \times \sigma\{A_kA_\ell\}$. Самки A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 produцируют гаметы в количестве $2h_{11}$, $2h_{12}$, $2h_{22}$, соответственно, а самцы - много большие количества. Тогда динамика численностей генотипов описывается уравнениями /5/ (момент времени t в правых частях для краткости опущен):

$$\begin{aligned} x(t+1) - x(t) = & \frac{1}{N} \left\{ \alpha''_{11,11} h_{11} x^2 + \frac{1}{2} [\alpha''_{11,12} h_{11} + \alpha''_{12,11} h_{12}] xy + \right. \\ & \left. + \frac{1}{4} \alpha''_{12,12} h_{12} y^2 \right\} - x \end{aligned}$$

$$y(t+1) - y(t) = \frac{1}{N} \left\{ \frac{1}{2} [\alpha_{11,12}^{12} h_{11} + \alpha_{12,11}^{12} h_{12}] xy + \frac{1}{2} \alpha_{12,12}^{12} h_{12} y^2 + \right. \\ \left. + \frac{1}{2} [\alpha_{12,22}^{12} h_{12} + \alpha_{22,12}^{12} h_{22}] yz + [\alpha_{11,22}^{12} h_{11} + \alpha_{22,11}^{12} h_{22}] xz \right\} - y$$

$$x(t+1) - x(t) = \frac{1}{N} \left\{ \frac{1}{4} \alpha_{12,12}^{22} h_{12} y^2 + \frac{1}{2} [\alpha_{12,22}^{22} h_{12} + \alpha_{22,12}^{22} h_{22}] yz + \alpha_{22,22}^{22} h_{22} z^2 \right\} - x,$$

где $N = x + y + z$

Система (3) позволяет исследовать различные типы отбора на уровне особей.

§ 1. Отбор по жизнеспособности и плодовитости особей

Рассмотрим модель (3), считая, что коэффициенты жизнеспособности эигот зависят только от их собственного гено-типа: $\alpha_{i,i,k}^{ik} = \alpha^{ik}$. Тогда она описывает те же формы отбора, что и классическое уравнение (1). Как известно из [1],

$$y_{ic} = \alpha^{ik} h_{ik}, \quad i=1,2, \quad k \geq i. \quad (4)$$

Так как нас интересует динамика генетической структуры популяции, то естественно в (3) перейти к частотам генотипов. Возьмем частоты гомозигот — $x/N, z/N$ (оставляя за ними прежние обозначения x, z). Кроме того, вместо разностных уравнений исследуется их дифференциальный аналог. Уравнения для частот гомозигот легко получаются из (3) и имеют вид:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{4} \alpha^{11} h_{12} + \frac{1}{4} (2\alpha^{11} h_{11} - \alpha^{11} h_{12} - 2\alpha^{12} h_{12} - \alpha^{22} h_{12}) x - \frac{1}{2} \alpha^{11} h_{12} z - \\ - \frac{1}{4} (\alpha^{11} h_{12} + 2\alpha^{12} h_{11} - 2\alpha^{12} h_{12} - 2\alpha^{22} h_{12}) x^2 - \frac{1}{2} (\alpha^{11} h_{11} - \alpha^{11} h_{12} - \alpha^{12} h_{12} + \\ + \alpha^{12} h_{22} + \alpha^{22} h_{22}) xz + \frac{1}{4} \alpha^{11} h_{12} z^2 - \frac{1}{4} (2\alpha^{11} h_{11} - \alpha^{11} h_{12} - \\ - 2\alpha^{12} h_{11} + \alpha^{22} h_{12}) x^3 + \frac{1}{2} (\alpha^{11} h_{11} - \alpha^{12} h_{11} - \alpha^{12} h_{22} + \alpha^{22} h_{22}) x^2 z - \\ - \frac{1}{4} (\alpha^{11} h_{12} - 2\alpha^{12} h_{22} - \alpha^{22} h_{12} + 2\alpha^{22} h_{22}) xz^2 \\ \frac{dz}{dt} = \frac{1}{4} \alpha^{22} h_{12} - \frac{1}{2} \alpha^{22} h_{12} x - \frac{1}{4} (\alpha^{11} h_{12} + 2\alpha^{12} h_{12} + \alpha^{22} h_{12} - 2\alpha^{22} h_{22}) z + \\ + \frac{1}{4} \alpha^{22} h_{12} x^2 - \frac{1}{2} (\alpha^{11} h_{11} + \alpha^{12} h_{11} - \alpha^{12} h_{12} - \alpha^{22} h_{12} + \alpha^{22} h_{22}) xz +$$

$$+\frac{1}{4}(2\alpha''h_{12}+2\alpha'^2h_{12}-2\alpha'^2h_{22}-\alpha^{22}h_{12})x^2-\frac{1}{4}(2\alpha''h_{11}-\alpha''h_{12}-2\alpha'^2h_{11}+\alpha^{22}h_{12})xz+\frac{1}{2}(\alpha''h_{11}-\alpha'^2h_{11}-\alpha'^2h_{22}+\alpha^{22}h_{22})x^2z^2-\frac{1}{4}(\alpha''h_{12}-2\alpha'^2h_{22}-\alpha^{22}h_{12}+2\alpha^{22}h_{22})z^3. \quad (5)$$

Система (5) рассматривается в ограниченной области фазовой плоскости: $0 \leq x \leq 1$, $0 \leq z \leq 1$, $x+z \leq 1$, — "треугольнике частот". Все параметры неотрицательны. Заменой масштаба времени $\tau = \frac{1}{4}\alpha'^2 h_{12} t$ система (5) сводится в общем случае к четырехпараметрической. Пусть, например, $\alpha'^2 h_{12} \neq 0$. Обозначим

$$\alpha''/\alpha'^2 = m_1, \quad \alpha''/\alpha'^2 = m_2, \quad h_{11}/h_{12} = k_1, \quad h_{22}/h_{12} = k_2. \quad (6)$$

Замена $\tau = \frac{1}{4}\alpha'^2 h_{12} t$ приводит (5) к виду:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= m_1 + (2m_1k_1 - m_1 - 2 - m_2)x - 2m_1z - (m_1 + 2k_1 - 2 - 2m_2)x^2 - \\ &- 2(m_1k_1 - m_1 - 1 + k_2 + m_2k_2)xz + m_1z^2 - (2m_1k_1 - m_1 - 2k_1 + \\ &+ m_2)x^3 + 2(m_1k_1 - k_1 - k_2 + m_2k_2)x^2z - (m_1 - 2k_2 - \\ &- m_2 + 2m_2k_2)xz^2 \quad (7) \\ \frac{dz}{d\tau} &= m_2 - 2m_2x - (m_1 + 2 + m_2 - 2m_2k_2)z + m_2x^2 - 2(m_1k_1 + k_1 - \\ &- 1 - m_2 + m_2k_2)xz + (2m_1 + 2 - 2k_2 - m_2)z^2 - (2m_1k_1 - m_1 - 2k_1 + \\ &+ m_2)x^2z + 2(m_1k_1 - k_1 - k_2 + m_2k_2)xz^2 - (m_1 - 2k_2 - m_2 + 2m_2k_2)z^3. \end{aligned}$$

Достаточные условия существования хотя бы одного устойчивого полиморфизма. Точки $(1, 0)$ и $(0, 1)$ фазовой плоскости являются стационарными для системы (7) при любых значениях параметров; они соответствуют гомозиготизации популяции по генотипу A_1A_1 и A_2A_2 . Стационарные точки внутри треугольника частот соответствуют полиморфизмам. Достаточным условием существования хотя бы одного устойчивого полиморфизма в системе (7) является одновременное выполнение неравенств (для простоты предполагается, что $m_1, m_2, k_1, k_2 \neq 0$):

$$k_1 < \frac{1}{2m_1 - 1}, \quad k_2 < \frac{1}{2m_2 - 1}.$$

Эти неравенства задают четырехмерные области пространства параметров; проекции их на плоскости (m_1, k_1) и (m_2, k_2) соответственно показаны на рис. 1.

Условие сверхдоминирования, обеспечивающее существование устойчивого полиморфизма в рамках классической модели, можно записать в виде (см. (2), (4) и (6)): $k_1 < 1/m_1$, $k_2 < 1/m_2$. Проекции задаваемых этими неравенствами четырехмерных областей на плоскости (m_1, k_1) и (m_2, k_2) показаны на рис. 1.

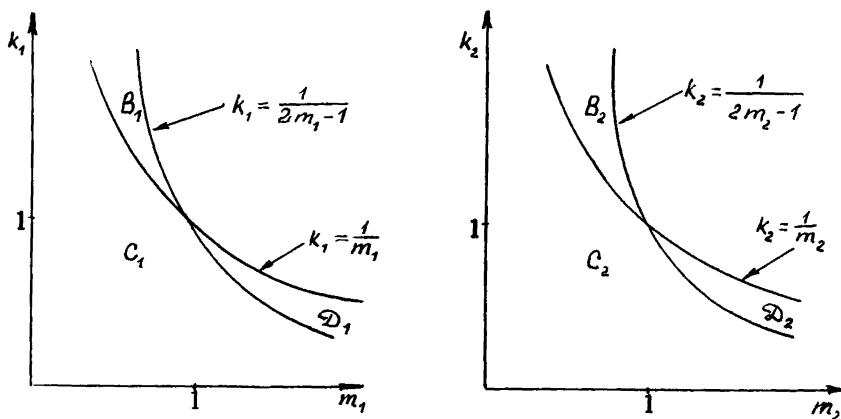


Рис. 1. Проекции на плоскости (m_1, k_1) и (m_2, k_2) четырехмерных областей пространства параметров, в которых у системы (7) и в классическом уравнении (1) существует устойчивый полиморфизм. Объяснения в тексте

Из рис. 1 видно, что для модели (7) сверхдоминирование по приспособленности не является ни необходимым, ни достаточным условием существования устойчивого полиморфизма. Действительно, если параметры лежат в области $B_1 \cap B_2$, то в классической модели существует лишь неустойчивый полиморфизм, а в модели (7) есть устойчивый; если параметры из области $B_1 \cap C_1$ или $B_2 \cap C_2$, то в классической модели нет полиморфизма, а в (7) устойчивый полиморфизм по-прежнему есть; наконец, если параметры принадлежат области $D_1 \cap D_2$, то в классической модели есть устойчивый полиморфизм, тогда как в (7) достаточные условия его существования

ния не выполнены, и численный счет подтверждает, что его действительно нет.

Таким образом, в предложенной модели сверхдоминирование не является фактором, обязательным для поддержания полиморфизма при постоянном отборе по плодовитости и жизнеспособности. В частности, отбор против частично домinantных вредных генов (то есть в ситуации $g_{11} > g_{12} > g_{22}$, где аллель {2} можно считать мутантным) вовсё не обязательно ведет к снижению генотипической изменчивости, как это принято считать /8/.

Основные виды фазовых портретов системы (7) показаны на рис. 2. (Случай, когда в исходной системе (5) $\alpha^{12} h_{12} = 0$,

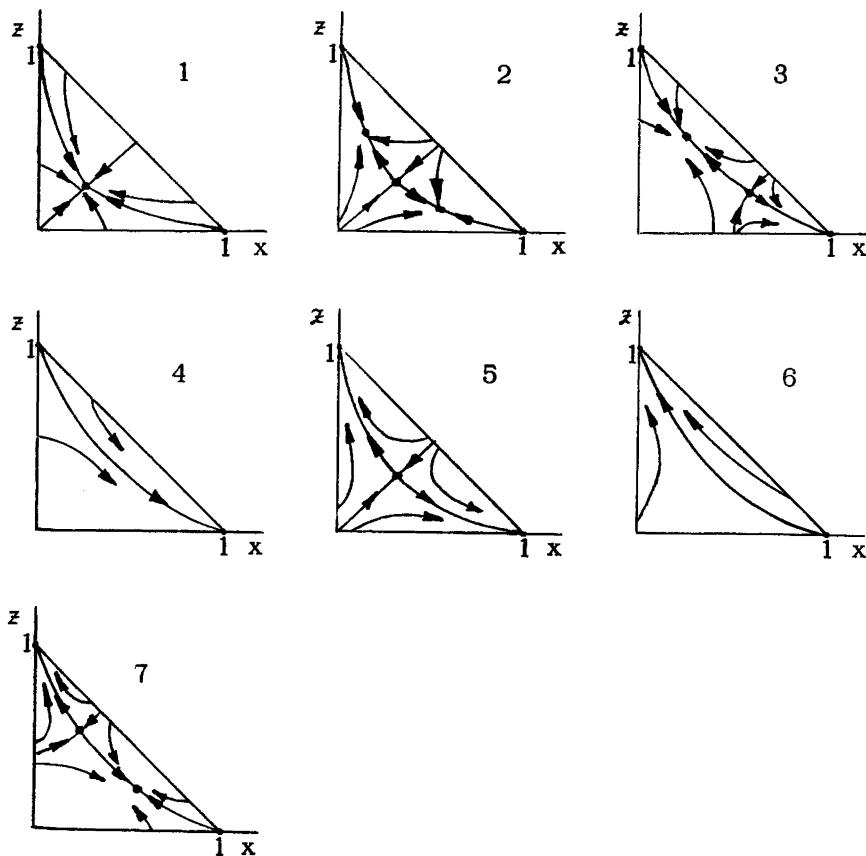


Рис. 2. Фазовые портреты при отборе по жизнеспособности зигот и плодовитости самок (система (7))

ничего принципиально нового по сравнению с динамикой (7) не дает, поэтому в дальнейшем отдельно не обсуждается). Как видно из рис. 2, четыре из семи типов динамики знакомы по классической модели, а именно: тип 1 – выход к единственному устойчивому полиморфизму; типы 4 и 6 – гомозиготизация популяции по генотипам A_1A_1 и A_2A_2 , соответственно, при любых начальных условиях; тип 5 – гомозиготизация по A_1A_1 или A_2A_2 – в зависимости от начальных частот генотипов. Три оставшихся фазовых портрета – 2, 3 и 7 – являются принципиально новыми и означают наличие множественных полиморфизмов. Возможные их интерпретации будут приведены ниже.

Построение структурного портрета в общем четырехпараметрическом случае трудно, поэтому здесь приводятся два частных структурных портрета, а также некоторые комментарии к общему случаю.

Доминирование. Один из аллелей (аллель {1}) является полностью доминантным при формировании обоих признаков, за которые ответственен данный ген: $\alpha^{11} = \alpha^{12} \neq \alpha^{22}$, $h_{11} = h_{12} \neq h_{22}$. Тогда в системе (7) $m_1 = k_1 = 1$ и она становится двухпараметрической. Исследование доминирования представляет интерес по двум причинам. Во-первых, такая форма взаимодействия аллелей считается широко распространенной, по крайней мере, при существующей "разрешающей способности" методов популяционных исследований. Во-вторых, с математической точки зрения, это критический, негрубый случай, так что исследование его может дать информацию о динамике системы при более сложных, чем полное доминирование, типах взаимодействия аллелей /11/.

Структурный портрет системы (7) для данного случая показан на рис. 3. Возможны три типа качественного поведения. Правее кривой aa для области, задаваемой неравенствами

$$k_2 \geq \frac{1}{2m_2 - 1}, \quad m_2 > \frac{1}{2}, \quad k_2 \neq 1 \text{ при } m_2 = 1, \quad (8)$$

имеет место тип 6 (рис. 2). Левее кривой bb , в области, задаваемой неравенствами

$$0 \leq k_2 \leq \frac{2 - m_2}{m_2}, \quad k_2 \neq 1 \text{ при } m_2 = 1,$$

реализуется тип 4 (рис. 2). Между кривыми aa и bb для области

$$k_2 > \frac{2 - m_2}{m_2} \text{ при } m_2 < 2, \quad k_2 \geq 0 \text{ при } m_2 > 2; k_2 < \frac{1}{2m_2 - 1} \quad (9)$$

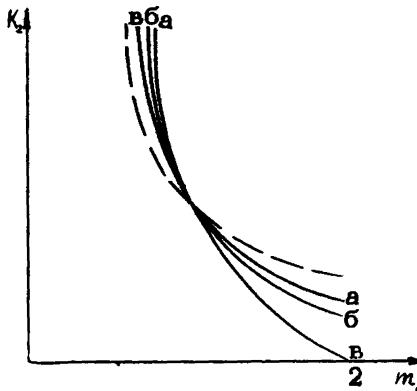


Рис. 3. Структурные портреты системы (7) при доминировании (кривые аа и вв) и в симметричном случае (кривые аа и бб). Обозначено:

$$aa - k_2 = \frac{1}{2m_2 - 1}; \quad bb - k_2 = \frac{1}{m_2}; \quad vv - k_2 = \frac{2 - m_2}{m_2}$$

реализуется тип 1 (рис. 2). Координаты полиморфизма при этом режиме неизвестны.

Негрубость системы заключается в том, что стационарная точка $(1, 0)$ является сложной (седло-узлом). При отсутствии отбора ($m_2 = k_2 = 1$) поведение модели совпадает с классическим.

Отметим основные свойства системы (подробнее – в /6/):

1. В отличие от классического случая, поведение модели определяется не произведением показателей жизнеспособности и плодовитости, а каждым из этих параметров в отдельности. При этом относительная жизнеспособность (m_2) может оказаться (в качестве фактора, предопределяющего равновесную генетическую структуру популяции) более существенной, чем относительная плодовитость (k_2). Действительно, есть интервалы значений m_2 ($m_2 < \frac{1}{2}$; $m_2 > 2$), для которых некоторые режимы динамики генетической структуры заранее невозможны, независимо от значений k_2 (рис. 3). Значения же параметра k_2 могут быть компенсированы параметром m_2 так, что реализуется любой из трех возможных типов динамики.

2. При определенных соотношениях между параметрами (неравенства (9)) в модели (7) есть устойчивый полиморфизм. Как известно, в классической модели полиморфизм

при доминировании невозможен. В то же время примеров полиморфизма по двухаллельным доминантным генам в природных популяциях известно достаточно много /3, 13, 19/. До сих пор эти факты объяснялись действием более сложных форм отбора: отбором, переменным во времени /13/ или зависящим от частоты гена. Как видим, в принципе, механизмом поддержания полиморфизма при доминировании может быть и простой постоянный отбор. Однако при слабых различиях в действии аллелей (а именно такую ситуацию Р.Левонтин считает наиболее распространенной /8/), то есть при параметрах, близких к $m_2=1$, $k_2=1$, область полиморфизма очень узка (рис. 3). Это означает, что для поддержания полиморфизма требуется тонкая сбалансированность плодовитости и жизнеспособности. Полиморфизм возможен и при сильных проявлениях аллелей; в частности, даже при полной стерильности самок одного из фенотипов полиморфизм существует, если жизнеспособность этого фенотипа более чем вдвое превышает жизнеспособность второго фенотипа.

3. Величиной, представляющей интерес при наличии устойчивого полиморфизма, является гетерозиготность популяции (то есть доля гетерозигот) /8/. Так как координаты полиморфизма неизвестны, зависимость этой величины от параметров оценивалась с помощью машинного счета. Установлено, что максимально возможная при фиксированном m_2 гетерозиготность медленно убывает с ростом m_2 и при наименее реалистичных, то есть близких к единице, значениях этого параметра имеет величину порядка 50%.

Симметричный случай. Предполагается неразличимость гомозигот по обоим признакам, детерминированным данным геном: $\alpha^{11}=\alpha^{22}\neq\alpha^{12}$, $h_{11}=h_{22}\neq h_{12}$. При этом

$$m_1=m_2, \quad k_1=k_2 \quad (10)$$

и система (7) сводится к двухпараметрической. Структурный портрет для этого случая показан на рис. 3. Возможны три основных типа качественного поведения. Правее кривой aa , для области, задаваемой неравенствами (8), реализуется тип 5 (рис. 2); единственный полиморфизм $P_1=(m_2/2(1+m_2), m_2/2(1+m_2))$ неустойчив. Между кривыми aa и bb для области, определяемой неравенствами

$$\frac{1}{m_2^2} < k_2 < \frac{1}{2m_2-1} \quad \text{при } m_2 > \frac{1}{2}, \quad \frac{1}{m_2^2} < k_2 \quad \text{при } m_2 \geq \frac{1}{2},$$

реализуется режим 2 (рис. 2); при нем полиморфизм P_1 неустойчив, и существуют еще два полиморфизма $P_2=(a+b, a-b)$,

$P_2'(\alpha-\delta, \alpha+\delta)$, где $\alpha = \frac{2-m-mk}{2(1-m)(1-k)}$, $\delta = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{m^2 k - 1}{k(1-m)^2}}$, которые устойчивы и к одному из которых выходит популяция, в зависимости от начальных частот генотипов. Область, левее кривой bb , задается неравенствами

$$0 < k_2 \leq \frac{1}{m_2^2},$$

и в ней реализуется режим 1 (рис. 2); при этом полиморфизм P_1 устойчив.

В силу фенотипической неразличимости гомозигот полиморфизмы P_1 и P_2' неразличимы по частотам фенотипов, так как в этих точках сумма частот гомозигот одинакова. Однако система (7) при условиях симметрии (10) является грубой, поэтому при нарушении симметрии, когда все три фенотипа различны, возможность режима динамики с двумя устойчивыми полиморфизмами сохраняется. Значение потенциальной множественности устойчивых полиморфизмов в рамках модели постоянного отбора заключается в следующем. Обнаружение в разных, часто соседних, популяциях одного вида заметных различий в частотах генотипов по одному и тому же полиморфному локусу является обычным результатом популяционных исследований /3, 8/. Это разнообразие генотипических частот объясняют или дрейфом генов, или отбором, переменным по пространству. Наши результаты показывают, что устойчивые различия генетического состава могут возникнуть и под действием постоянного отбора – за счет случайных различий в начальных условиях. Более подробно, механизм явления мог бы быть следующим. Первоначально все популяции находились вблизи единственного полиморфного состояния (область левее bb на рис. 3 и рис. 2, тип 1). Затем произошло изменение условий среды, приведшее к сдвигу параметров m_2, k_2 в область между aa и bb (рис. 3), и, следовательно, к возникновению двух устойчивых полиморфизмов. В силу имевшегося в разных популяциях случайного разброса частот генотипов около стационарного состояния, после смены режима популяции случайным образом распределяются между равновесиями P_2 и P_2' . При различиях всех трех фенотипов это даст гетерогенную пространственную картину по рассматриваемому локусу.

Остановимся кратко на условиях, при которых в данном случае возможны множественные полиморфизмы. Во-первых, требуется, чтобы при формировании признаков ген проявлялся противоположным образом в разных генотипах ($m_2 > 1$,

$k_2 < 1$ или $m_2 < 1, k_2 > 1$) – аналогично случаю полиморфизма при доминировании. Во-вторых, при слабых различиях аллелей (то есть в окрестности $m_2=1, k_2=1$) область множественных полиморфизмов крайне узка, еще уже, чем область полиморфизма при доминировании (рис. 3). Поддержание такой тонкой сбалансированности жизнеспособности и плодовитости в природных популяциях в течение длительных промежутков времени кажется маловероятным. В-третьих, множественные полиморфизмы и при сильных проявлениях аллелей и, в частности, при одном из экстремальных (полной стерильности гетерозиготных самок) также возможны.

Сравним модели (7) и (1) для симметричного случая. Линия бифуркации $k_2 = 1/m_2$ модели (1) показана на рис. 3 пунктиром. При $k_2 < 1/m_2$ (сверхдоминирование) в этой модели существует устойчивый полиморфизм, при $k_2 > 1/m_2$ – неустойчивый. Нетрудно показать, что полиморфизм в (1) совпадает в симметричном случае с P_1 модели (7) с точностью до выбора переменных. Из рис. 3 видно, что нарушение условия сверхдоминирования не мешает в модели (7) реализовываться всем трем возможным при симметрии типам динамики, в том числе с множественными полиморфизмами. Особенно существенны различия в предсказаниях этих двух моделей в областях:

$$m_2 < 1, \frac{1}{m_2} < k_2 < \frac{1}{2m_2 - 1} \quad \text{и} \quad m_2 > 1, \frac{1}{2m_2 - 1} < k_2 < \frac{1}{m_2}.$$

Здесь одна из моделей обещает существование устойчивого полиморфного состояния популяции, а другая – гомозиготизацию.

Таким образом, применение при описании популяций с попарным оплодотворением обычного харди-вайнберговского приближения (то есть, другими словами, замена системы (7) классическим уравнением (1)) может привести к качественному искажению динамики генетической структуры популяции. Полученные результаты, касающиеся возможности поддержания полиморфизма за счет постоянного отбора при отличающихся от сверхдоминирования типах взаимодействия аллелей, открывают, видимо, новые возможности для расчетов, основанных на "балансовой" гипотезе.

Замечания об общем случае в системе (7). В предыдущем обсуждении не фигурировали фазовые портреты 3 и 7 с рис. 2: они невозможны ни при доминировании, ни в симметричном случае. Получить их можно, если например, нарушить симметрию хотя бы по одному параметру:

$m_1 \neq m_2$, $k_1 = k_2$. Но, как показывают предварительное аналитическое и численное исследования, в таком трехмерном пространстве параметров области, для которых реализуются эти режимы, имеют вид тоненьких прослоек между областями "классического" фазового поведения. Тем не менее, отмечу два момента, связанных с интерпретацией этих типов динамики: 1. Известны примеры, когда двуххаллельный локус оказывается полиморфным в одних популяциях и мономорфным – в других /8/. Формально это соответствует фазовым портретам 3 и 7, и, значит, может, в принципе, объясняться действием постоянно отбора – аналогично тому, что описано выше при обсуждении симметричного случая. 2. Бифуркации $3 \rightarrow 4$ и $7 \rightarrow 6$ (рис. 2) – простейшие с математической точки зрения: узел и седло сливаются и исчезают. Однако для популяциониста возможность и исход такого события не совсем, по-видимому, очевидны. Допустим, наблюдается полиморфизм по некоторому локусу. Если считать, что он поддерживается отбором, то интуитивно должно казаться, что небольшие изменения параметров отбора приведут к небольшим сдвигам частот генотипов, а при непрерывном возрастании преимущества какого-нибудь из генотипов будет непрерывно возрастать его частота в популяции. Но мы видим, что при обсуждаемых бифуркациях непрерывное изменение параметра может иметь скачкообразные, "катастрофические" последствия: устойчивый полиморфизм, при котором все генотипы были представлены с достаточно заметной частотой, вдруг исчезает, и происходит гомозиготизация популяции. Аналогичный скачок, но только из одного устойчивого полиморфизма в другой, возможен в несимметричном случае при бифуркации $2 \rightarrow 1$ (рис. 2).

§ 2. Одна из форм эмбрионального отбора, связанного с несовместимостью мать–потомок

Введенная в модели (3) зависимость коэффициентов жизнеспособности зигот от генотипов родителей позволяет рассматривать формы отбора, связанные с успешностью взаимодействия родителей и потомства, и, в частности, эмбриональный отбор. По-видимому, у млекопитающих довольно широко распространено следующее явление: эмбрионы, имеющие по некоторым локусам генотип, отличающийся от материнского, обладают повышенной жизнеспособностью /2, 16, 18/. В модели (3) этот эффект удобнее представить как меньшую жиз-

неспособность эигот одинакового с матерью генотипа:

$$\alpha_{ij,ke}^{ik} = \alpha^{ik} \text{ при } j \neq k \text{ и } \alpha_{ik,ke}^{ik} = \alpha_{ik} \alpha^{ik} \text{ при } j = k.$$

Здесь коэффициенты α^{ik} описывают обычный отбор, зависящий от собственного генотипа эиготы, а α_{ik} характеризуют эмбриональный отбор против тех эигот, чей генотип совпадает с материнским. Потенциальная плодовитость всех самок считается одинаковой и равной $2h$. Дифференциальные уравнения для частот гомозигот, получаемые из (3), имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{4} \alpha^{11} h + \frac{1}{4} (2\alpha_{11} \alpha^{11} - \alpha^{11} - 2\alpha_{12} \alpha^{12} - \alpha^{22}) h x - \frac{1}{2} \alpha^{11} h z - \\ &\quad \frac{1}{4} (\alpha^{11} + 2\alpha^{12} - 2\alpha_{12} \alpha^{12} - 2\alpha^{22}) h x^2 - \frac{1}{2} (\alpha_{11} \alpha^{11} - \alpha^{11} - \alpha_{12} \alpha^{12} + \\ &\quad + \alpha^{12} + \alpha_{22} \alpha^{22}) h x z + \frac{1}{4} \alpha^{11} h z^2 - \frac{1}{4} (2\alpha_{11} \alpha^{11} - \alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \\ &\quad + \alpha^{22}) h x^3 + \frac{1}{2} (\alpha_{11} \alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \alpha_{22} \alpha^{22}) h x^2 z - \frac{1}{4} (\alpha^{11} - \\ &\quad - 2\alpha^{12} - \alpha^{22} + 2\alpha_{22} \alpha^{22}) h x z^2, \quad (11) \\ \frac{dz}{dt} &= \frac{1}{4} \alpha^{22} h - \frac{1}{2} \alpha^{22} h x - \frac{1}{4} (\alpha^{11} + 2\alpha_{12} \alpha^{12} + \alpha^{22} - 2\alpha_{22} \alpha^{22}) h z + \frac{1}{4} \alpha^{22} h x^2 - \\ &\quad - \frac{1}{2} (\alpha_{11} \alpha^{11} + \alpha^{12} - \alpha_{12} \alpha^{12} - \alpha^{22} + \alpha_{22} \alpha^{22}) h x z + \frac{1}{4} (2\alpha^{11} + 2\alpha_{12} \alpha^{12} - \\ &\quad - 2\alpha^{12} - \alpha^{22}) h z^2 - \frac{1}{4} (2\alpha_{11} \alpha^{11} - \alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \alpha^{22}) h x^2 z + \frac{1}{2} (\alpha_{11} \alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \\ &\quad + \alpha_{22} \alpha^{22}) h x z^2 - \frac{1}{4} (\alpha^{11} - 2\alpha^{12} - \alpha^{22} + 2\alpha_{22} \alpha^{22}) h x^3. \end{aligned}$$

Система (11) исследована в двух грубых частных случаях.

I. Имеется только эмбриональный отбор, а обычного отбора по жизнеспособности нет: $\alpha^{11} = \alpha^{12} = \alpha^{22} = 1$. При этом

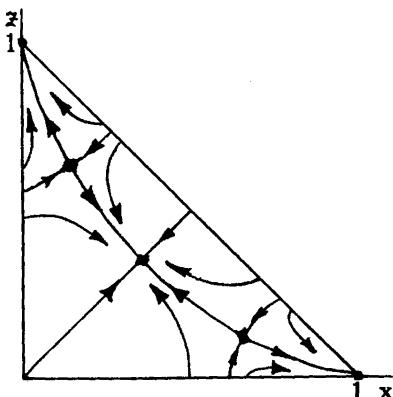


Рис. 4. Фазовый портрет при наличии трех полиморфизмов в случае эмбрионального отбора (система (11))

система (11) сводится к трехпараметрической. Возможные в ней грубые типы фазовых портретов совпадают с изображенными на рис. 2, за одним исключением: вместо типа 2 существует фазовый портрет, показанный на рис. 4. Он обладает максимальным из всех рассмотренных вариантов разнообразием устойчивых стационарных состояний – в зависимости от начальных частот генотипов возможны гомозиготизация популяции по $A_1 A_1$ или $A_2 A_2$ или выход к устойчивому полиморфизму.

Координаты полиморфизмов найдены для этой системы лишь в симметричном случае $\alpha_{11} = \alpha_{22}$ (они приведены ниже, в п. II).

Пространство параметров представляет собой единичный куб. Изображение и описание структурного портрета дано в /4/. Здесь отмечу лишь его важнейшие свойства:

1. Области, для которых реализуются три "неклассических" режима динамики со множественными полиморфизмами, узки по сравнению с другими областями – их суммарный объем составляет около 1% объема пространства параметров. Условия на параметры, определяющие эти области, аналитически найдены только при симметрии и имеют вид:

$$\max \{0, \alpha_{11} + (\alpha_{11} - 1)/\sqrt{\alpha_{11}}\} < \alpha_{12} < 2\alpha_{11} - 1$$

(при этом реализуется фазовое поведение с рис. 4).

2. Область, для которой в системе есть единственный и устойчивый полиморфизм, задается неравенствами:

$$\alpha_{12} \geq \max \{0, 2\alpha_{11} - 1\}, \quad \alpha_{12} \geq \max \{0, 2\alpha_{22} - 1\}. \quad (12)$$

Они существенно отличаются от аналогичных неравенств, $\alpha^{12} > \alpha^{11}, \alpha^{12} > \alpha^{22}$, при обычном отборе по жизнеспособности. Степень различий можно представить следующим образом. Допустим, действует эмбриональный отбор названного типа, но значения параметров выбираются случайно. Тогда вероятность того, что при заданном наборе $(\alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{22})$ будет существовать единственный и устойчивый полиморфизм, равна объему области, задаваемой условиями (12) в единичном кубе, то есть $7/12$. Допустим теперь, что значения параметров выбираются так же случайно, но при обычном отборе. В этом случае вероятность существования устойчивого полиморфизма равна $1/3$. Сравнение этих вероятностей показывает, что рассматриваемая форма эмбрионального отбора является почти вдвое более "безопасной", чем обычный отбор по жизнеспособности – в том смысле, что потеря одного из аллелей после слу-

чайной флюктуации параметров (а такие флюктуации – явление, видимо, обычное в природе) почти вдвое менее вероятна. Приведенное сравнение имеет отношение к вопросу о закреплении мутантных аллелей. Действительно, если рассмотренная ситуация хотя бы в некоторой степени сохраняется при переходе к полиаллельности и, если названная форма эмбрионального отбора в самом деле обеспечивается действием иммунных механизмов, как утверждается во многих работах, то тогда доля полиморфных локусов среди отвечающих за иммунную совместимость и среди тесно сцепленных с ними должна быть выше, чем среди локусов, определяющих собственную жизнеспособность особей. Кроме того, по этим локусам совместимости должно, видимо, существовать большее число аллелей (в силу большей легкости закрепления новых мутантных вариантов).

Рассматриваемая здесь форма эмбрионального отбора была уже объектом моделирования /14, 16, 17/, но ни в одной из этих работ не проведен сколько-нибудь полный качественный анализ точной модели. П.Халлом /17/ исследовано хардивайнберговское приближение: условия (12) получены в качестве необходимых и достаточных для существования устойчивого полиморфизма и показано, что возможными типами динамики являются 1-, 3-, 4-, и 7-й (то есть "классические") с рис. 2. Таким образом, мы видим, что замена точной модели (11) приближенной, построенной для данной формы отбора по образцу модели (1), ведет к ликвидации режимов, существующих для узких областей пространства параметров, но самых богатых с динамической точки зрения.

II. Действуют обе формы отбора, и эмбриональный, и обычный, но в симметричном случае, когда гомозиготы не-различимы: $\alpha_{11} = \alpha_{22}$, $\alpha^{11} = \alpha^{22}$. Обозначим $\alpha^{11}/\alpha^{12} = \alpha^{22}/\alpha^{12} = m$, (предполагается, что $\alpha^{12} \neq 0$; противный случай ничего принципиально нового по сравнению с этим не содержит). Тогда заменой масштаба времени $\tau = \frac{1}{4}\alpha^{12}ht$ система (11) сводится к трехпараметрической с параметрами $\alpha_{11}, \alpha_{12}, m_1$.

Новых грубых типов качественного поведения – по сравнению с действием только эмбрионального отбора – не появляется. Возможны три режима динамики: типы 1 и 5 (рис. 2) и с множественными полиморфизмами – рис. 4. При этом координаты полиморфизмов таковы: $P_i = (x_i, x_i)$, где x_i – корень уравнения

$$4(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12} - m_1 + 1)x^2 - 2(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12} - 2m_1)x - m_1 = 0;$$

$$P_2 = (c+d, c-d), \quad P'_2 = (c-d, c+d), \quad \text{где}$$

$$c = \frac{(1-\alpha_{11}m_1) - d_{11}(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12})}{2(1-\alpha_{11}m_1)(1-d_{11})}, \quad d = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{(1-\alpha_{11}m_1)^2 - \alpha_{11}(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12})^2}{(1-\alpha_{11}m_1)^2(1-\alpha_{11})}}.$$

(Очевидно, что при $m=1$ это координаты полиморфизмов из предыдущего n^1 , когда действует только эмбриональный отбор и имеется симметрия $\alpha_{11} = \alpha_{22}$).

Область множественных полиморфизмов, как и при других формах отбора, узка. Она задается неравенствами:

$$\begin{aligned} \alpha_{11}m_1 + \frac{\alpha_{11}m_1 - 1}{\sqrt{\alpha_{11}}} &< \alpha_{12} < 2\alpha_{11}m_1 - 1 \quad \text{при } \frac{1}{\alpha_{11}(1+\sqrt{\alpha_{11}})} < m_1 < \frac{1}{\alpha_{11}}, \\ 0 \leq \alpha_{12} &< 2\alpha_{11}m_1 - 1 \quad \text{при } \frac{1}{2\alpha_{11}} < m_1 < \frac{1}{\alpha_{11}(1+\sqrt{\alpha_{11}})}. \end{aligned}$$

Условия, при которых имеет место единственный и устойчивый полиморфизм, задаются неравенствами:

$$\begin{aligned} \alpha_{12} &> 2\alpha_{11}m_1 - 1 \quad \text{при } \frac{1}{2\alpha_{11}} < m_1 < \frac{1}{2} \\ \alpha_{12} &\geq 0 \quad \text{при } m_1 < \frac{1}{2\alpha_{11}}. \end{aligned} \tag{13}$$

Интуитивно они далеко не очевидны. Пусть, например, $\alpha_{12}=0$, $m_1>1$, $m_1 < \frac{1}{2}\alpha_{11}$. Неравенства (13) выполнены и устойчивый полиморфизм существует, и это при том, что у гетерозигот эмбриональный отбор по несовместимости действует интенсивнее, чем у гомозигот ($\alpha_{12} < \alpha_{11}$), и отбором по жизнеспособности они выбраковываются сильнее ($m_1>1$ означает, что $\alpha'^2 < \alpha''$).

Из анализа структурного портрета в данном случае видно, что популяционные последствия совместного действия двух форм отбора могут качественно отличаться от результатов действия, по крайней мере, одной из них.

Возможность существования множественных полиморфизмов при постоянном отборе указана в работе /15/. Там рассматривалось взаимодействие трех форм отбора: эмбрионального, но другого типа, чем здесь (а именно, отбора по резус-несовместимости), по плодовитости и обычного – по жизнеспособности.

8.3. Наиболее сложная картина динамики генотипов двухаллельного гена под действием постоянного отбора

Все предыдущее рассмотрение начиналось с биологической постановки задачи: бралась та или иная форма отбора, интерес к которой основывался на биологических соображениях,

и проводился анализ математической модели. Но исчерпать таким образом все варианты комбинаций параметров в модели (3) почти нереально, тем более, что в общем виде эта модель включает в себя еще отбор на уровне гамет /5/. Поэтому представляет интерес выяснение чисто математического вопроса: какова наиболее сложная грубая картина динамики в рамках модели (3) при произвольных параметрах (речь идет по-прежнему о дифференциальном аналоге исходной модели). Под "сложностью" естественно понимать прежде всего число стационарных состояний. При такой постановке задачи удобно ввести формальные параметры a_i :

$$\begin{aligned}\Delta x &= \frac{1}{N} \left\{ a_1 x^2 + a_2 xy + a_3 y^2 \right\} - x \\ \Delta y &= \frac{1}{N} \left\{ a_4 xy + a_5 y^2 + a_6 xz + a_7 zx \right\} - y \\ \Delta z &= \frac{1}{N} \left\{ a_8 y^2 + a_9 yz + a_{10} z^2 \right\} - z.\end{aligned}\quad (14)$$

Есть основания считать (хотя это не доказано), что наиболее сложное фазовое поведение может быть реализовано в симметричном случае. Имеется в виду симметрия фазового портрета относительно прямой, необходимыми и достаточными условиями которой являются равенства:

$$a_1 = a_{10}, \quad a_2 = a_9, \quad a_3 = a_8, \quad a_4 = a_7. \quad (15)$$

Другими словами, предполагается, что установить максимальную сложность модели (14) можно в рамках ограничений (15).

Для симметричного случая задача решена. Во-первых, показано, что в системе возможно не более пяти полиморфных стационарных состояний. При этом, в силу теоремы Пуанкаре о чередовании на изоклине седел и узлов и требования грубости фазового портрета, существует только одна схема расположения стационарных состояний (рис. 5). Во-вторых, получен численный пример, когда действительно реализуется этот тип динамики. Значе-

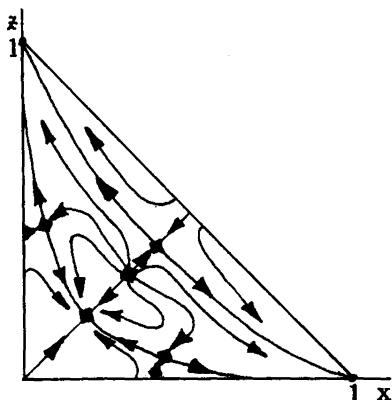


Рис. 5. Наиболее сложный фазовый портрет, возможный при постоянном отборе

ния параметров: $\alpha_1 = 0,8$; $\alpha_2 = 0,1$; $\alpha_3 = 0,1$; $\alpha_4 = 0$; $\alpha_5 = 1$; $\alpha_6 = 0,1$. Координаты полиморфизмов: $x = z = 0,465$; $x = z = 0,353$; $x = z = 0,100$; $x = 0,475$; $z = 0,057$ и $x = 0,057$; $z = 0,475$. Как видно из рис. 5, среди пяти полиморфизмов устойчив только один, так что с биологической точки зрения такая динамика генетической структуры качественно довольно близка к изображенной на рис. 4. Встает задача интерпретации данного численного примера в терминах содержательных параметров $\alpha_{ij,ke}^{ik}$ и h_{ij} модели (3). Оказывается, что для получения указанных значений α_i необходимо вводить зависимость коэффициентов α от всех трех пар индексов (при этом можно считать $h_{ij} = \text{const}$) — никакая более простая комбинация коэффициентов α и h не дает нужных значений.

До сих пор предполагалось, что популяция панмиксна. Допустим, однако, что коэффициенты α представимы в виде $\alpha_{ij,ke}^{ik} = \alpha^{ik} \beta_{ij,ke}$, тогда α^{ik} можно по-прежнему считать жизнеспособностями, а $\beta_{ij,ke}$ интерпретировать как вероятности возникновения брачных пар $\varphi\{A_i A_j\} \cdot \sigma\{A_k A_e\}$. Такая интерпретация параметров рассматривалась Ю.М.Свирижевым /19/ и А.С.Кондрашовым (личное сообщение). При этом многие полученные выше результаты можно считать следствием взаимодействия соответствующей системы избирательного скрещивания (при определенной системе брачных отношений) с другими факторами отбора.

Выводы

Рассмотрена модель динамики генотипов двухallelльного гена под действием разных форм постоянного отбора в панмиксной популяции, размножающейся при попарном оплодотворении. Особое внимание уделено условиям существования устойчивых полиморфизмов.

1. При отборе по жизнеспособности зигот и плодовитости самок оказывается, что:

- а) сверхдоминирование по приспособленности не является ни необходимым, ни достаточным условием существования устойчивого полиморфизма;
- б) возможен полиморфизм при доминировании;
- в) кроме режимов динамики генотипов, известных по классической модели, могут существовать два принципиально новых: с двумя полиморфизмами, из которых один устойчив, и с тремя полиморфизмами, из которых устойчивы два; реали-

зуются эти режимы в сравнительно узких областях пространства параметров.

2. Для эмбрионального отбора, при котором потомки с генотипом, отличающимся (по данному локусу) от материнского, обладают повышенной жизнеспособностью, установлено следующее:

а) кроме "классических" режимов динамики возможны два новых: с двумя полиморфизмами, из которых устойчив один, и с тремя полиморфизмами, из которых устойчив тоже один; реализуются эти режимы для узких областей пространства параметров;

б) область параметров, для которых имеется единственный и устойчивый полиморфизм, почти вдвое больше аналогичной области при обычном отборе по жизнеспособности; это позволяет предсказать, что, во-первых, среди локусов, ответственных за этот эмбриональный отбор (считается, что это локусы иммунной совместимости), доля полиморфных должна быть выше, чем среди локусов, ответственных за собственную жизнеспособность зигот, и, во-вторых, в них должно быть больше аллельных вариантов.

3. При одновременном действии названного эмбрионального отбора и обычного отбора по жизнеспособности оказывается, что:

а) новых, по сравнению с действием одного эмбрионального отбора, режимов динамики не возникает;

б) реализующаяся динамика генотипов может качественно отличаться, по крайней мере, от одного из тех двух режимов, которые существовали бы при действии каждой из этих форм отбора по отдельности.

4. Показано, что наиболее сложной формой динамики генотипов двухаллельного гена при постоянном отборе является случай существования пяти полиморфизмов, из которых один устойчив. Возникнуть такой режим динамики может, если жизнеспособность зигот зависит не только от собственного генотипа, но и от генотипов обоих родителей.

Я благодарна А.М.Молчанову за идею исследовать симметричный случай, А.С.Кондрашову – за полезные обсуждения, а М.Д.Корзухину – за неизменное идейное, а частично и фактическое, соавторство.

ЛИТЕРАТУРА

1. ГИМЕЛЬФАРБ А.А., ГИНЗБУРГ Л.Р., ПОЛУЭКТОВ Р.А. и др. Динамическая теория биологических популяций. М., Наука, 1974, 456 с.
2. ЕВСИКОВ В.И., МОРОЗОВА Л.М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать-потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. I. Эмбриональное развитие мышей при межлинейных пересадках бластоидов. — Генетика, 1977, т. 13, № 5, с. 826—839.
3. ИЩЕНКО В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., Наука, 1978, с. 147.
4. КАГАНОВА О.З. Популяционные последствия действия одной формы эмбрионального отбора (математическая модель). — Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1979, вып. 2, № 10.
5. КАГАНОВА О.З., КОРЗУХИН М.Д. Динамика генотипов в моногамной популяции. — В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем., т. 1, Л., Гидрометеоиздат, 1978, с. 137—152.
6. КАГАНОВА О.З., КОРЗУХИН М.Д. Динамика генотипов в популяциях с брачными парами. I. Доминирование. II. Достаточные условия полиморфизма. — Генетика, в печати.
7. КАГАНОВА О.З., КОРЗУХИН М.Д. Динамика генотипов в популяциях с брачными парами. III. Симметричный случай (неразличимость гомозигот). — Генетика, в печати.
8. ЛЕВОНТИН Р. Генетические основы эволюции. М., Мир, 1978, 340 с.
9. ЛИ Ч. Введение в популяционную генетику. М., Мир, 1978, с. 13.
10. МЕТТЛЕР Л., ГРЕГГ Т. Генетика популяций и эволюция. М., Мир, 1972, с. 66.
11. МОЛЧАНОВ А.М. Критические точки биологических систем. — В сб.: Математическое моделирование в биологии. М., Наука, 1975, с. 142—153.
12. СВИРЕЖЕВ Ю.М. Математические уравнения популяционной генетики. Автореф. докт. дис., М., 1972.
13. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., СВИРЕЖЕВ Ю.М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata*. — Пробл. кибернетики, 1965, т. 16, с. 137—146.
14. CLARKE B., KIRBY D.R.S. Maintenance of histocompatibility polymorphism. — Nature, 1966, v. 211, p. 999.
15. FELDMAN M.W., NABHOLZ M., BOD-

MER W.F. Evolution of the Rh polymorphism: A model for the interaction in incompatibility, reproductive compensation and heterozygote advantage. - Amer. J. Hum. Genet., 1969, v. 21, p. 171-193.

16. HALL P. Partial incompatibility not affecting total litter size in the mouse. - Genetics, 1964, v. 50, No 4, p. 563-570.

17. HALL P. Equilibrium of frequency produced by partial incompatibility of offspring with dam. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1964, v. 51, No 3, p. 461-464.

18. McLAREN A. Antigenic disparity: does it affect placental size, implantation, or population genetics? In: Immunobiology of trophoblast. Ed. R.G. Edwards and all., Cambridge University Press, 1975, p. 255-264.

19. WATANABE T.K. Persistence of a visible mutant in natural population of *Drosophila melanogaster*. - Ugehraky gzaccu. - Japan J. Genetics., 1969, v. 44, No 1, p. 15-22.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ БРАЧНЫХ ПАР И ЗИГОТ В МОНОГАМНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

М.Д.Корзухин, Г.П.Корзухина

Лаборатория мониторинга природной среды и климата
АН СССР; Кардиологический центр АМН СССР

Генетические следствия избирательности при встречах гамет или избирательного скрещивания особей составляют предмет постоянного внимания математической генетики*. Причина заключается в том, что явление избирательности наряду с инбридингом, всевозможными пространственными эффектами и т.д. входит в число основных причин, нарушающих равновероятность встреч гамет в их популяционном пуле (панмиксию гамет). Реальные популяции всегда в той или иной мере не панмиксны. Вопрос заключается в том, какие именно механизмы нарушения панмиксии ответственны за те или иные наблюдаемые генетические эффекты. Естественно воз-

*Введение в предмет можно найти в книгах /4,7/, а подробную библиографию последних работ - в статьях /9,10/.

никает и обратная задача – к каким генетическим эффектам в принципе могут приводить определенного рода нарушения панмиксии и какой степени этого нарушения достаточно для возникновения новых генетических эффектов.

Среди подобных эффектов одним из основных является возможность поддержания устойчивого полиморфизма в случае, когда невозмущенная строго панмиксная популяция не имеет такого полиморфизма /3/. Несмотря на обилие различных математико-генетических моделей, наблюдается, согласно Левонтину, явная нехватка механизмов, могущих удовлетворительно объяснить широкое распространение полиморфных локусов в природных популяциях.

Испытание, в этом отношении, возможностей избирательного скрещивания особей и избирательного слияния гамет является, наряду с построением модели, основной целью работы. Для уменьшения громоздкости модели избирательности для особей и гамет приведены отдельно; они очевидным образом могут быть объединены в рамках единой модели.

О задаче избирательного скрещивания

1. Общая постановка задачи об избирательном скрещивании особей весьма проста: популяция разбита на r типов особей (в отличие от модели, рассматривающей бесконечное число типов /7/); каждая возможная семья (не обязательно моногамная) из q особей типа i_1, i_2, \dots, i_q образуется со своим, так или иначе определяемым предпочтением $\varepsilon_{i_1, i_2, \dots, i_q}$; каково количество P_{i_1, i_2, \dots, i_q} образовавшихся семей каждого типа в зависимости от начальных условий и величин ε .

Специфика конкретной проблемы избирательности, а значит и соответствующий вид модели, задается, по-видимому, следующими понятиями (параметрами):

а) системой скрещивания; в принципе, она может быть весьма специфической, но наиболее распространенные системы – моногамия (семья самец-самка), полигамия (семья самец – несколько самок), промискуитет (оплодотворение самок из пула самцов без образования семьи);

б) стратегией скрещивания особи в ходе брачного сезона; именно она задает ту или иную систему предпочтений при образовании семьи;

в) участием в процессе размножения или вытеснением из него за счет нехватки самцов или самок соответствующего

генотипа; при определенной системе скрещивания этот параметр может зависеть от стратегии скрещивания, а иногда (при моногамии) определяется просто исходным соотношением самцов и самок; степень участия не вводится явно в существующие модели, а является результатом расчетов.

В принципе, вероятности образования пар могут меняться в ходе брачного сезона (это, заметим, предполагает множественность встреч особей) по мере исчерпания брачных партнеров нужных типов или накопления мотивации к образованию хоть какой-нибудь пары. В имеющихся моделях избирательного скрещивания с частичной избирательностью (то есть с отсутствием полного запрета на скрещиваемость определенных групп) используемая техника построения модели фактически предполагает изменение предпочтений – это было показано *Scudo* и *Karlin* /12/. Обычно строится "кусочная" модель с предположением о двукратности встреч за брачный сезон. На первом шаге, например, особи проявляют свои предпочтения в выборе партнера и какой-то части удается реализовать свой любовный идеал; на втором шаге оставшаяся часть популяции образует пары уже без предпочтений, "с первым встречным". При подобном построении эволюция предпочтений является побочным следствием применяемого аппарата; кроме того, вид модели зависит от того, существует ли стадия избирательности случайному скрещиванию или нет. Все это оставляет впечатление искусственности и побуждает к выработке моделей с более механизмыми и явно оговоренными предпосылками. В моделях описанного типа таким же побочным следствием оказывается степень участия особей в процессе размножения – в нем могут участвовать все или часть особей в зависимости от вида модели и ее параметров.

Как ни естественно предположение о той или иной степени неучастия и о смене предпочтений в ходе брачного сезона, с методической точки зрения желательно исследование ситуации с участием всех особей в процессе размножения и с постоянной стратегией скрещивания (заметим, что при пропорциональном изменении вероятностей образования пар система предпочтений не меняется). Помимо модельных соображений, есть основания считать, что при небольших предпочтениях в образовании пар у особей не будет особых оснований менять свою брачную стратегию.

2. Требование участия всех особей в образовании пар налагивает сильные ограничения на вид и свойства возможной

модели. Рассмотрим для примера популяцию с одним двух-аллельным геном, имеющую три типа особей. При отсутствии отбора, мутаций, избирательности и т.д., при единичном коэффициенте размножения и при случайности встреч особей менделевское расщепление дает следующие итерационные уравнения для численностей особей одного из полов — x, y, z ($n = x + y + z$):

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= [x^2 + xy + \frac{1}{4}y^2]/n; \\y_{t+1} &= [xy + \frac{1}{2}y^2 + yz + 2xz]/n; \\z_{t+1} &= [\frac{1}{4}y^2 + yz + z^2]/n.\end{aligned}\quad (1)$$

Слагаемые $x^2/n, \dots, z^2/n$ равны, очевидно, числам пар, образованных при встречах особей

$$x+x \rightarrow P_{11}, \dots, z+z \rightarrow P_{33}. \quad (2)$$

В этом случае

$$x_{t+1} + y_{t+1} + z_{t+1} = x_t + y_t + z_t,$$

то есть все особи участвуют в образовании пар.

При наличии избирательности, то есть при разных скоростях процессов (2), кажется естественным каждое слагаемое в (1) умножить на соответствующий "коэффициент предпочтения" и написать систему

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= [\alpha_{11}x^2 + \alpha_{12}xy + \frac{1}{4}\alpha_{22}y^2]/n; \\y_{t+1} &= [\alpha_{12}xy + \frac{1}{2}\alpha_{22}y^2 + \alpha_{23}yz + 2\alpha_{13}xz]/n; \\z_{t+1} &= [\frac{1}{4}\alpha_{22}y^2 + \alpha_{23}yz + \alpha_{33}z^2]/n,\end{aligned}\quad (3)$$

как это было предложено Свирежевым /6/. Требование полного участия особей в размножении ограничивает возможные значения α_{ik} , делая их зависящими от x, y, z , то есть α_{ik} оказываются не элементарными коэффициентами предпочтения. Действительно, полное участие в размножении означает, что выполняются законы сохранения:

$$\begin{aligned}\alpha_{11} + \frac{1}{2}\alpha_{12} + \frac{1}{2}\alpha_{13} &= x; \\\frac{1}{2}\alpha_{12} + \alpha_{22} + \frac{1}{2}\alpha_{23} &= y; \\\frac{1}{2}\alpha_{13} + \frac{1}{2}\alpha_{23} + \alpha_{33} &= z,\end{aligned}\quad (4)$$

что накладывает очевидную связь на α_{ik} . Независимо от приведенного построения, из общих соображений ясно, что и при неполном участии особей в размножении изменение веро-

ятности, например ρ_{11} , должно отразиться на числе образованных пар. Кроме того, легко построить примеры, когда условия (4) дают отрицательные значения a_{ik} . Таким образом, формальная модель (3) с $a_{ik} = \text{const}$ малопригодна для описания избирательности.

Модель избирательного скрещивания

1. В нашей работе (являющейся развитием соответствующих тезисов работы /2/) рассматривается популяция с моногамной системой скрещивания и с одинаковым количеством самцов и самок каждого типа в начале брачного сезона.

Основой предлагаемой модели является двухстадийное рассмотрение динамики популяции на протяжении одного поколения: на первой стадии (в течение брачного сезона) происходит образование брачных пар ρ_{ik} ; предполагается постоянство системы предпочтений в ходе всего брачного сезона и множественность встреч особей, позволяющая написать соответствующую систему дифференциальных уравнений, рассматриваемую на "внутреннем" времени $0 \leq t < \infty$. На второй стадии происходят собственно генетические процессы – образование гамет и зигот, их отбор и т.д.; здесь могут использоваться как дифференциальные, так и разностные уравнения уже во "внешнем" времени – числе поколений T ; эти уравнения используют найденные на каждом шаге числа пар как заданные функции частот генотипов (типов особей) и предпочтений. Ниже приводится модель первой стадии – избирательного скрещивания.

В отличие от имеющихся в литературе моделей, формулируемых для конкретной системы предпочтений (особи с одинаковыми фенотипами скрещиваются с большей вероятностью, чем особи с разными; гомозиготы скрещиваются только друг с другом и т.п.), предлагаемая модель образования пар опирается с максимально общей при введенных ограничениях системой предпочтений, а именно, каждая пара имеет свою вероятность образования. Для простоты предположим, что вероятности образования пар

$$q_i + o_k^i \rightarrow \rho_{ik} \quad \text{и} \quad q_k + o_i^k \rightarrow \rho_{ki} \quad (5)$$

одинаковы.

При введенных предположениях динамика чисел особей n_1, \dots, n_r (n_i – суммарное число самцов и самок типа i) и образованных пар ρ_{ik} в течение одного брачного

сезона описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}\dot{n}_i &= -S_{i1} n_i n_1 - \dots - S_{ir} n_i n_r; \\ \dot{P}_{ik} &= (2 - \delta_{ik}) S_{ik} n_i n_k,\end{aligned}\quad (6)$$

где S_{ik} – константа скорости образования пар (5), δ_{ik} – символ Кронекера. Начальные условия $n_i(0) = n_{io}$, $P_{ik}(0) = 0$. Задача состоит в нахождении предельного числа образованных пар в зависимости от констант S_{ik} и начальных условий, то есть вида функций

$$P_{ik}(S_{je}, n_{mo}) = \lim_{t \rightarrow \infty} P_{ik}(t, S_{je}, n_{mo}).$$

Система (6) имеет r очевидных линейных интегралов

$$n_i + \frac{1}{2} P_{ii} + \frac{1}{2} \sum_k P_{ik} = n_{io}. \quad (7)$$

При отсутствии избирательности в образовании пар $S_{ik} = 1$ и система (6) легко интегрируется

$$n_i(t) = \frac{n_{io}}{1 + n_o t}; \quad P_{ik}(t) = (2 - \delta_{ik}) n_{io} n_{ko} \frac{t}{1 + n_o t}, \quad (8)$$

где $n_o = \sum n_{io}$. Из последнего получаем число образованных пар, которое удобно записать, введя начальные частоты особей каждого типа $q_{io} = n_{io} / n_o$:

$$P_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n_o q_{io} q_{ko}.$$

Из (8) получается зависимость от t суммарной численности

$$n(t) = \frac{n_o}{1 + n_o t}. \quad (9)$$

2. Используя (9) в качестве нулевого приближения, можно получить решение системы (6) для случая слабой избирательности при образовании пар, то есть при

$$S_{ik} = 1 + \varepsilon_{ik},$$

$|\varepsilon_{ik}| \ll 1$. Для этого удобно перейти к новым переменным $q_i(t)$, $n(t)$, в которых система (6) имеет вид:

$$\begin{aligned}\dot{q}_i &= n q_i (\sum_j \varepsilon_{jk} q_j q_k - \sum_k \varepsilon_{ik} q_k); \\ \dot{n} &= -n^2 (1 + \sum_j \varepsilon_{jk} q_j q_k); \\ \dot{P}_{ik} &= (2 - \delta_{ik})(1 + \varepsilon_{ik}) n^2 q_i q_k.\end{aligned}\quad (10)$$

Поскольку при $\varepsilon = 0$ $q_i(t) = q_{io}$, решение для n с точностью до ε получается, если в уравнение для \dot{n} подставить $q_i = q_{io}$, а в правые части \dot{q}_i – полученное решение $n(t, \varepsilon, q_{io})$ и $q_i = q_{io}$:

$$\dot{n} = -n^2(1 + \sum \varepsilon_{jk} q_{j0} q_{k0}); \quad (11)$$

$n(t) = n_0 / (1 + At)$,
где $A = 1 + \sum \varepsilon_{jk} q_{j0} q_{k0}$; система для q_i принимает вид
 $\dot{q}_i = \frac{n_0 q_{i0}}{1 + At} (\sum \varepsilon_{jk} q_{j0} q_{k0} - \sum \varepsilon_{ik} q_{k0})$,

откуда

$$q_i(t) = q_{i0} + n_0 q_{i0} (\sum \varepsilon_{jk} q_{j0} q_{k0} - \sum \varepsilon_{ik} q_{k0}) \frac{\ln(1+At)}{A}. \quad (12)$$

Подставив (11) и (12) в уравнения (10) для \dot{P}_{ik} , оставляя члены порядка ε и интегрируя по частям, получим решение:

$$P_{ik}(t) = (2 - \delta_{ik}) q_{i0} q_{k0} n_0^2 \left\{ -\frac{1}{A(1+At)} - n_0 \frac{\ln(1+At)+1}{A^2(1+At)} \times \right. \\ \left. \times [2 \sum \varepsilon_{je} q_{j0} q_{eo} - \sum (\varepsilon_{je} + \varepsilon_{ke}) q_{eo}] + C \right\},$$

где постоянная интегрирования

$$C = \left\{ n_0 [2 \sum \varepsilon_{je} q_{j0} q_{eo} - \sum (\varepsilon_{je} + \varepsilon_{ke}) q_{eo}] + A \right\} / A^2.$$

При $t \rightarrow \infty$ получаем искомые количества образовавшихся пар для случая слабой избирательности

$$P_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n_0 q_{i0} q_{k0} \{1 + [\sum \varepsilon_{je} q_{j0} q_{eo} - \sum (\varepsilon_{je} + \varepsilon_{ke}) q_{eo} + \varepsilon_{ik}]\}. \quad (13)$$

3. Полезно рассмотреть некоторые частные случаи.

3.1. При $r = 2$ образуется три типа пар и из (13) получаем:

$$P_{11} = n_0 q_{10}^2 [1 + (\varepsilon_{11} - 2\varepsilon_{12} + \varepsilon_{22})(1 - q_{10})^2]; \\ P_{12} = 2 n_0 q_{10} q_{20} [1 - (\varepsilon_{11} - 2\varepsilon_{12} + \varepsilon_{22}) q_{10} (1 - q_{10})]; \\ P_{22} = n_0 q_{20}^2 [1 + (\varepsilon_{11} - 2\varepsilon_{12} + \varepsilon_{22}) q_{10}^2]. \quad (14)$$

(В дальнейшем слагаемые с ε_{je} – поправки к значениям P_{ik} при $\varepsilon = 0$ – будем обозначать через Δ_{ik} , то есть полагать $P_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n_0 q_{i0} q_{k0} (1 + \Delta_{ik})$). Отклонения ε_{11} , ε_{12} , ε_{22} входят в (14) в виде суммы, то есть при малых ε и при $r = 2$ имеется всего один параметр $\mu = (\varepsilon_{11} - 2\varepsilon_{12} + \varepsilon_{22})$, однозначно определяющий величины P_{ik} . Как будет видно из дальнейшего, подобное параметрическое вырождение свойственно лишь случаю $r = 2$; оно снимается при $r > 2$ и ε_{je} начинают входить неаддитивно.

Преимущественное образование пар P_{12} (рост ε_{12}), как и следовало ожидать, увеличивает P_{12} и уменьшает P_{11} , P_{22} . Однако влияние роста ε_{11} (и в силу симметрии – ε_{22}) не столь очевидно: преимущественное образование P_{11}

приводит не только к уменьшению P_{12} , но и к росту P_{22} (на демографическом языке – если белые предпочитают вступать в брак с белыми, то число браков между черными тоже возрастет, хотя черные могут и не предпочитать вступать в брак друг с другом).

Заметим, что вид зависимости $\mu(\varepsilon_{11}, \varepsilon_{12}, \varepsilon_{22})$ наводит на мысль о том, что плоскость $\mu = 0$ в пространстве параметров является выделенной в том смысле, что и при больших отклонениях ε от 1 поправки к P_{ik} будут минимальными при $\mu = 0$. Численное интегрирование системы (10) при конечных ε подтвердило это предположение.

3.2. Случай $r = 3$ имеет уже все свойства общего случая. Ввиду симметрии исходной системы (10) относительно перестановок

$$(\varepsilon_{ik} \longleftrightarrow \varepsilon_{je}, \quad q_i \longleftrightarrow q_j, \quad q_k \longleftrightarrow q_e),$$

в поправках достаточно привести лишь члены с ε_{11} и ε_{12} :

$$\Delta_{11} = \varepsilon_{11}(1 - q_{10})^2 - 2\varepsilon_{12}q_{20}(1 - q_{10}) + \dots;$$

$$\Delta_{12} = -\varepsilon_{11}q_{10}(1 - q_{10}) + \varepsilon_{12}[2q_{10}q_{20} + (1 - q_{10} - q_{20})] + \dots;$$

$$\Delta_{13} = -\varepsilon_{11}q_{10}(1 - q_{10}) + \varepsilon_{12}q_{20}(2q_{10} - 1) + \dots;$$

$$\Delta_{22} = \varepsilon_{11}q_{10}^2 - 2\varepsilon_{12}q_{10}(1 - q_{20}) + \dots;$$

$$\Delta_{23} = \varepsilon_{11}q_{10}^2 + \varepsilon_{12}q_{10}(2q_{20} - 1) + \dots;$$

$$\Delta_{33} = \varepsilon_{11}q_{10}^2 + 2\varepsilon_{12}q_{10}q_{20} + \dots.$$

Из столбца с ε_{11} видно, что

а) все поправки зависят только от q_{10} ;

б) увеличение ε_{11} приводит к подавлению образования пар P_{12}, P_{13} и к стимулированию образования пар, не содержащих индекса 1;

в) поправки к P_{12}, P_{13} и к P_{22}, P_{23}, P_{33} соответственно равны между собой.

Зависимость поправок от ε_{12} не столь однозначна. Увеличение ε_{12} всегда приводит к росту P_{12} и к уменьшению P_{11} и P_{22} ; однако, P_{13} и P_{23} могут расти или уменьшаться в зависимости от начальных условий.

В случае произвольных r сохраняются все свойства и вид поправок, зависящих от ε_{11} . Члены с ε_{12} дают поправки 4 типов:

$$\Delta_{12} = \varepsilon_{12}[2q_{10}q_{20} + (1 - q_{10} - q_{20})];$$

$$\Delta_{11} = -2\varepsilon_{12}q_{20}(1 - q_{10}); \quad \Delta_{22} = -2\varepsilon_{12}q_{20}(1 - q_{10});$$

$$\Delta_{11} = \varepsilon_{12} q_{20} (2q_{10} - 1); \quad \Delta_{21} = \varepsilon_{12} q_{10} (2q_{20} - 1), \quad i \neq 1, 2;$$

$$\Delta_{ik} = 2\varepsilon_{12} q_{10} q_{20}, \quad i, k \neq 1, 2.$$

За исключением промежуточного случая с ρ_{ii}, ρ_{ii} сохраняется отмеченная выше закономерность рассматриваемой системы "конкурирующих реакций": преимущественное образование пар определенного типа подавляет образование "соседних" и стимулирует образование "отдаленных" по индексам пар.

Требование $\rho_{ik} \geq 0$ накладывает ограничения на значения ε_{ik} независимо от точности приближения, которую дают формулы (15). Члены с ε_{11} в Δ_{12}, Δ_{13} дают $\varepsilon_{11} \leq 4$, а члены с ε_{12} в Δ_{11}, Δ_{22} дают $\varepsilon_{12} \leq 5$. Из ограничений, касающихся нескольких ε_{ik} , отметим

$$\varepsilon_{12} = \varepsilon_{11} + \varepsilon_{22} - 2\varepsilon_{12} \geq -1 \quad (16a)$$

(следует из $\rho_{11} \geq 0$ при $q_1 = q_3 = 0, q_2 = 1$) и аналогичные

$$\varepsilon_{13} = \varepsilon_{11} + \varepsilon_{33} - 2\varepsilon_{13} \geq -1; \quad (16b)$$

$$\varepsilon_{23} = \varepsilon_{22} + \varepsilon_{33} - 2\varepsilon_{23} \geq -1. \quad (16c)$$

4. Представляет интерес исследование зависимости ρ_{ik} от одной, двух и т.д. констант S_{je} во всем диапазоне их изменения, без предположения о слабой избирательности. Здесь возможно получение ряда аналитических результатов, из которых мы приведем здесь один, касающийся зависимости $\rho_{ik}(S_{11})$.

Избирательность только при образовании пар ρ_{11} дает следующий вид общей системы (10):

$$\dot{q}_1 = -\varepsilon_{11} n q_1^2 (1 - q_1);$$

$$\dot{q}_i = \varepsilon_{11} n q_1^2 q_i, \quad i = 2, \dots, r;$$

$$\dot{n} = -n^2 (1 + \varepsilon_{11} q_1^2);$$

$$\dot{\rho}_{11} = (1 + \varepsilon_{11}) n^2 q_1^2;$$

$$\dot{\rho}_{1i} = n^2 q_1 q_i, \quad i = 2, \dots, r;$$

$$\dot{\rho}_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n^2 q_i q_k, \quad k \neq 1, \dots, r.$$

Деление каждого из уравнений для \dot{q}_i на \dot{q}_1 дает $r - 1$ первых интегралов

$$q_i = q_{i0} \frac{q_{10}}{1 - q_{10}} \cdot \frac{1 - q_1}{q_1}.$$

Подставив их в правые части $\dot{\rho}_{j1}$, получим

$$\dot{P}_{ii} = (1 + \varepsilon_{11}) n^2 q_{10}^2 ;$$

$$\dot{P}_{ii} = q_{10} \frac{q_{10}}{1 - q_{10}} n^2 (1 - q_1), \quad i \geq 2;$$

$$\dot{P}_{ik} = q_{10} q_{ko} \left(\frac{q_{10}}{1 - q_{10}} \right)^2 \left(\frac{1 - q_1}{q_1} \right)^2 n^2, \quad i, k \geq 2.$$

Считая $n(t)$ и $q_i(t)$ известными, мы после интегрирования по времени получим, очевидно, три типа поправок – для P_{ii} , P_{ii} и P_{ik} , соответственно. Поскольку два уравнения для q_1 и n образуют замкнутую систему, а n влияет лишь на масштаб P_{ik} , поправки будут зависеть только от q_{10} и ε_{11} , а числа образованных пар имеют вид:

$$P_{ii} = n_0 q_{10}^2 [1 + \Delta_1(q_{10}, \varepsilon_{11})];$$

$$P_{ii} = 2 n_0 q_{10} q_{10} [1 + \Delta_2(q_{10}, \varepsilon_{11})], \quad i \geq 2;$$

$$P_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n_0 q_{10} q_{ko} [1 + \Delta_3(q_{10}, \varepsilon_{11})], \quad i, k \geq 2.$$

Воспользуемся теперь линейными законами сохранения (7) при $t = \infty$, то есть при $n_i = 0$; подставив в них последние выражения, получим 3 уравнений на Δ_1 , Δ_2 , Δ_3 , из которых лишь два оказываются независимыми:

$$q_{10} \Delta_1 + (1 - q_{10}) \Delta_2 = 0;$$

$$q_{10} \Delta_2 + (1 - q_{10}) \Delta_3 = 0.$$

Считая Δ_3 заданным и введя новую функцию $\Delta = \Delta_3 / q_{10}^2$, получим окончательно:

$$P_{ii} = n_0 q_{10}^2 [1 + (1 - q_{10})^2 \Delta(q_{10}, \varepsilon_{11})];$$

$$P_{ii} = 2 n_0 q_{10} q_{10} [1 - q_{10}(1 - q_{10}) \Delta(q_{10}, \varepsilon_{11})], \quad i \geq 2;$$

$$P_{ik} = (2 - \delta_{ik}) n_0 q_{10} q_{ko} [1 + q_{10}^2 \Delta(q_{10}, \varepsilon_{11})] \quad i, k \geq 2.$$

Итак, поправки к P_{ik} при избирательности только между особями одного фенотипа – дающими пару P_{ii} и при любой степени этой избирательности определяются только одной функцией $\Delta = \Delta(q_{10}, \varepsilon_{11})$.

При избирательности в образовании P_{12} поправки, как можно показать, зависят от трех различных функций с аргументами q_{10} , q_{20} , ε_{12} .

Некоторые генетические следствия предпочтений при скрещивании

1. Рассматриваться будет лишь простейший, модельный случай двухаллельного аутосомного гена. Для упрощения исследования уравнений генной динамики будем предполагать, что генная структура достаточно медленно меняется от поколе-

ния к поколению, так что можно использовать непрерывное время T и дифференциальные уравнения.

Введем доли генотипов {11}, {12}, {22} в популяции:

$$u = x/n, \quad v = y/n, \quad w = z/n$$

и выпишем, согласно (15), числа образовавшихся пар для нашего случая $r=3$ при слабой избирательности:

$$\begin{aligned} P_{11} &= n u^2 [1 + \varepsilon_{11}(1-u)^2 - 2\varepsilon_{12}uv(1-u) + \dots + \varepsilon_{33}w^2]; \\ P_{12} &= 2nuv[1 - \varepsilon_{11}u(1-u) + \varepsilon_{12}(2uv+w) + \dots + \varepsilon_{33}w^2]; \\ P_{13} &= 2nuw[1 - \varepsilon_{11}u(1-u) + \varepsilon_{12}v(2u-1) + \dots + \varepsilon_{33}w(1-w)]; \\ P_{22} &= nv^2[1 + \varepsilon_{11}u^2 - 2\varepsilon_{12}u(1-v) + \dots + \varepsilon_{33}w^2]; \\ P_{23} &= 2nvw[1 + \varepsilon_{11}u^2 + \varepsilon_{12}u(2v-1) + \dots - \varepsilon_{33}w(1-w)]; \\ P_{33} &= nw^2[1 + \varepsilon_{11}u^2 + 2\varepsilon_{12}uv + \dots + \varepsilon_{33}(1-w)^2], \end{aligned} \quad (17)$$

где для краткости опущены члены с $\varepsilon_{13}, \varepsilon_{22}, \varepsilon_{23}$, получающиеся из выписанных соответствующей перестановкой индексов и переменных. Подставим выражения (17) в правые части итерационных уравнений, описывающих динамику генотипов {11, 12, 22} при наличии отбора эигот.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \alpha_{11} (P_{11} + \frac{1}{2}P_{12} + \frac{1}{4}P_{22}) - x; \\ \dot{y} &= \alpha_{12} (\frac{1}{2}P_{12} + \frac{1}{2}P_{22} + \frac{1}{2}P_{23} + P_{33}) - y; \\ \dot{z} &= \alpha_{22} (\frac{1}{4}P_{22} + \frac{1}{2}P_{23} + P_{33}) - z, \end{aligned} \quad (18)$$

где $\alpha_{11}, \alpha_{12}, \alpha_{22}$ – коэффициенты отбора (возможна также их интерпретация как коэффициентов размножения, то есть плодовитостей /1/). Система (18) принимает вид:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \alpha_{11} n p^2 - x + \alpha_{11} n H; \\ \dot{y} &= 2\alpha_{12} n pq - y - 2\alpha_{12} n H; \\ \dot{z} &= \alpha_{22} n q^2 - z + \alpha_{22} n H, \end{aligned} \quad (19)$$

где введены частоты p, q аллелей {1}, {2}

$$p = (x + \frac{1}{2}y)/n \equiv u + \frac{1}{2}v; \quad q \equiv 1 - p = w + \frac{1}{2}v,$$

и обозначено

$$\begin{aligned} H &= \varepsilon_{11}u^2q^2 + \frac{1}{4}\varepsilon_{22}v^2(p-q)^2 + \varepsilon_{33}w^2p^2 - \varepsilon_{12}uvg(p-q) - \\ &- 2\varepsilon_{13}uwpq + \varepsilon_{23}vwpr(p-q). \end{aligned} \quad (20)$$

(Аргументы v, w функции H очевидным образом выражаются через p, u : $v = 2(p-u)$, $w = 1+u-2p$). При отсутствии избирательности, $\varepsilon_{ik} = \text{const}$, $H \equiv 0$.

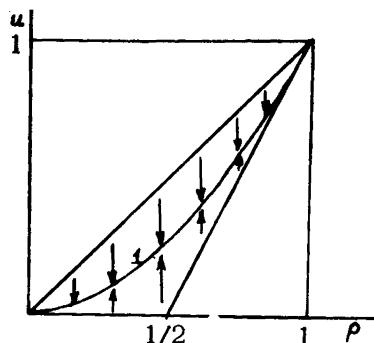
В системе (19) естественно перейти к новым переменным P, u, n , в которых уравнения, описывающие изменение

генетической структуры, отделяются от (опущенного ниже) уравнения для численности:

$$\begin{aligned}\dot{\rho} &= \rho q [\rho (\alpha_{11} - 2\alpha_{12} + \alpha_{22}) - (\alpha_{22} - \alpha_{12})] + [(\alpha_{11} - \alpha_{12}) - \rho (\alpha_{11} - \\ &- 2\alpha_{12} + \alpha_{22})] H; \\ \dot{u} &= \alpha_{11} \rho^2 - (\alpha_{11} \rho^2 + 2\alpha_{12} \rho q + \alpha_{22} q^2) u + \alpha_{11} H - (\alpha_{11} - \\ &- 2\alpha_{12} + \alpha_{22}) u H.\end{aligned}\quad (21)$$

Фазовое пространство этой системы представляет собой треугольник, ограниченный прямыми $u=0$, $\rho-u=0$, $1+u-2\rho=0$ (рис. 1). Система (21) позволяет исследовать генетические последствия взаимодействия отбора и слабой избирательности.

Рис. 1. Фазовое пространство системы (21). Показано направление движений при отсутствии отбора и при произвольной слабой избирательности; L — кривая $\dot{u}=0$ (25), при отсутствии избирательности превращающаяся в распределение Харди—Вайнберга $u=\rho^2$.



Иногда нам будет удобно использовать обозначения:

$$\alpha_1 = \alpha_{11} - \alpha_{12}, \quad \alpha_2 = \alpha_{22} - \alpha_{12}.$$

2. При отсутствии избирательности, $H \equiv 0$, уравнение для $\dot{\rho}$ в системе (21) перестает зависеть от u и превращается в широко известное "классическое" уравнение для частоты двухаллельного гена при наличии отбора зигот /5/. Стационарные точки

$$(0, 0) \text{ и } (1, 1) \quad (22)$$

существуют всегда, а точка

$$\rho_c = \frac{\alpha_{22} - \alpha_{12}}{\alpha_{11} - 2\alpha_{12} + \alpha_{22}}, \quad u_c = \frac{\alpha_{11} (\alpha_{22} - \alpha_{12})^2}{(\alpha_{11} - 2\alpha_{12} + \alpha_{22})(\alpha_{11} \alpha_{22} - \alpha_{12}^2)} \quad (23)$$

("полиморфизм") — лишь при $(\alpha_1 > 0, \alpha_2 > 0)$ или при $(\alpha_1 < 0, \alpha_2 < 0)$. Устойчивость точек (22), (23) также совпадает с классической ситуацией.

3. При отсутствии отбора, $\alpha_{ik} = \alpha$, и при произвольной избирательности имеем из (21)

$$\begin{aligned}\dot{p} &= 0; \\ \dot{u} &= \alpha p^2 - \alpha u + \alpha H.\end{aligned}\tag{24}$$

Частота аллеля сохраняется, $p(T) = \text{const}$, что является известным свойством избирательного скрещивания, в ходе которого имеющиеся гены лишь перераспределяются между различными генотипами. Уравнение $\dot{u} = 0$ позволяет найти поправку к равновесному значению, возникающему за счет "чистой" избирательности:

$$f(p, u) = p^2 - u + H(p, u, \varepsilon_{ik}) = 0, \tag{25}$$

то есть поправку к соотношениям Харди-Вайнберга /8/

$$u = p^2, \quad v = 2pq, \quad w = q^2.$$

Квадратичная по u функция (25) имеет единственный корень. Действительно, из вида $H(p, u)$ (20) следует, что

$$f(p, p) = p^2 - p + H(p, p) = pq(1 + pq\varepsilon_{ss}) \leq 0$$

всегда за счет $\varepsilon_{ss} \geq -1$. По этой же причине

$$f(p, 0) = p^2 [1 + (2p-1)^2 \varepsilon_{23}] \geq 0;$$

$$f(p, 2p-1) = q^2 [1 + (2p-1)\varepsilon_{12}] \geq 0,$$

откуда нетрудно получить, что при всех значениях p уравнение (25) имеет один и только один корень, лежащий в фазовом треугольнике системы, то есть что кривая $\dot{u} = 0$ лежит строго внутри него, а также что эта кривая устойчива (рис. 1).

4. Полный анализ общего случая не проведен. В этом случае основная система (21) по-прежнему имеет две угловые стационарные точки (22). Как легко установить, функция H в этих точках обращается в 0 вместе со своими первыми производными, так что устойчивость угловых точек по первому приближению такова же, как и в классическом случае.

По этой причине решающим обстоятельством для поведения системы является число и знак устойчивости возможных полиморфизмов. Нами были исследованы случаи строгого доминирования ($\alpha_1 = 0$ и $\alpha_2 = 0$), симметричного ($\alpha_1 = \alpha_2$) и антисимметричного ($\alpha_1 = -\alpha_2$) отклонения гомозигот от гетерозигот. Ни в одном из них полиморфизм не обнаружен.

Было доказано также, что при малом отклонении параметров от строгого доминирования система (21) ведет себя так же, как и в классической ситуации отсутствия избирательности, то есть что происходит рождение полиморфизма при одинаковых знаках α_1, α_2 и не происходит при разных. Та-

ким образом, бифуркационными значениями параметров по-прежнему являются $a_1=0$ или $a_2=0$. Это невлияние слабой избирательности на рождение полиморфизмов из угловых точек объясняется квадратичностью функции H по величине малого отклонения ω от точек (22).

$$H(\omega, \omega) \sim H(1-\omega, 1-\omega) \sim O(\omega^2).$$

5. Резюмируем. Для двухаллельного гена при слабой избирательности в образовании брачных пар, с постоянством системы предпочтений и полным участием особей в репродуктивном процессе исследованные случаи не дают полиморфных состояний, новых по сравнению с классической панмиксной ситуацией. Отбор оказывается "сильнее" такой избирательности. В частности, полиморфизм не может возникнуть при отсутствии отбора и при произвольной системе слабых предпочтений.

Один случай сильной избирательности

Под сильной избирательностью естественно понимать близкую к 0 или к ∞ скорость образования тех или иных типов пар, то есть ситуацию, когда какие-либо $S_{ik} \rightarrow 0$ или $S_{ik} \rightarrow \infty$. В то время как условие слабой избирательности $|\varepsilon_{ik}| << 1$ позволяет получить общий вид (13) числа образованных пар, при сильной избирательности основная система (10) может быть решена лишь в небольшом числе частных случаев. Не имея возможности анализировать здесь все подобные случаи, мы рассмотрим лишь один из них, а именно случай:

$$S_{11} \rightarrow \infty; S_{12}, \dots, S_{33} = 1,$$

по-прежнему в системе с тремя типами особей:

$$\begin{aligned}\dot{n}_1 &= -S_{11}n_1^2 - n_1n_2 - n_1n_3; \\ \dot{n}_2 &= -n_1n_2 - n_2n_3; \\ \dot{n}_3 &= -n_1n_3 - n_2n_3; \\ \dot{\Lambda}_k &= (2 - \delta_{ik}) S_{ik} n_i n_k.\end{aligned}$$

Не останавливаясь на технике нахождения величин $P_{ik}(T \rightarrow \infty)$, сразу приведем результат:

$$P_{11} = \mu, P_{12} = P_{13} = 0, P_{22} = \frac{\nu^2}{1-\mu}, P_{23} = \frac{2\nu\mu\nu}{1-\mu}, P_{33} = \frac{\mu\nu^2}{1-\mu},$$

где μ, ν, ν – по-прежнему частоты генотипов. Подстановка в уравнения генной динамики (18) и переход к переменным P, μ дает систему:

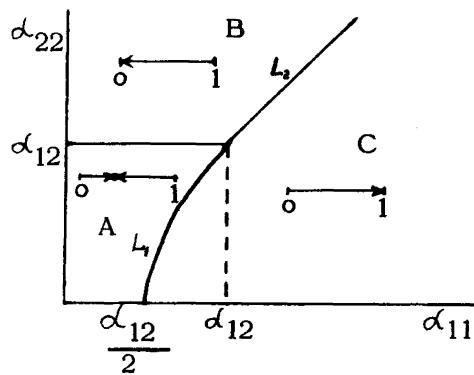


Рис. 2. Разбиение плоскости параметров системы (26) на области с тремя типами поведения частоты ρ , изображенными схематически на отрезке $(0,1)$: А - устойчивый полиморфизм, В - вытеснение аллеля {1}, С - вытеснение аллеля {2}; L_1 - кривая $\alpha_{11}\alpha_{22} - 2\alpha_{11}\alpha_{12} + \alpha_{12}^2 = 0$; L_2 - прямая $\alpha_{11} = \alpha_{22}$

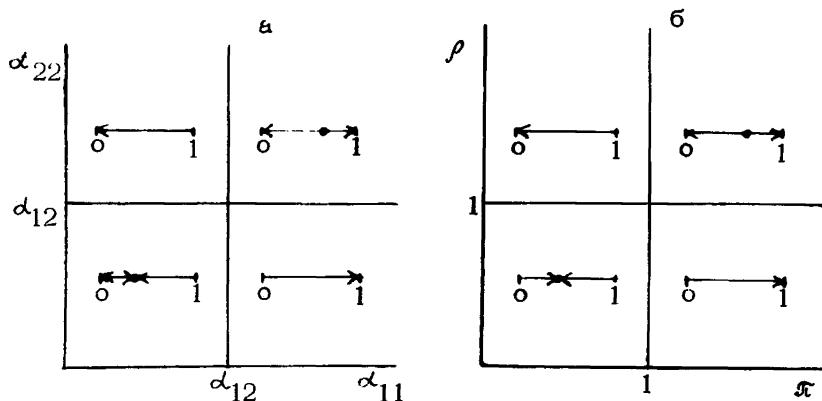


Рис. 3. Типы поведения частоты ρ гена в классической модели панмиксной двухаллельной популяции (а) и в модели избирательного образования зигот в моногамной двухалльной популяции (б). α_{ik} - коэффициенты отбора зигот в панмиксной популяции, ξ, ρ - коэффициенты избирательного образования зигот в моногамной популяции

$$\dot{p} = \frac{q}{1-u} [\alpha_{11}(u - u^2 + \frac{1}{4}v^2) + \frac{1}{2}\alpha_{12}v(1-2p) - \alpha_{22}pq]; \quad (26)$$

$$\dot{u} = \frac{1}{1-u} [\alpha_{11}(1-u)(u - u^2 + \frac{1}{4}v^2) - \alpha_{12}uvp - \alpha_{22}uq^2],$$

где $v = 2(p-u)$, $q = 1-p$.

Изложим результат качественного исследования. Система (26) всегда имеет два угловых положения равновесия (22). Кроме того, возможен один полиморфизм:

$$p^* = (\alpha_{11} - \alpha_{12})(\alpha_{22} - \alpha_{12})/E, \quad u^* = \alpha_{11}(\alpha_{22} - \alpha_{12})^2/E,$$

$E = 2\alpha_{11}(\alpha_{22} - \alpha_{12}) - \alpha_{12}(\alpha_{11} - 2\alpha_{12} + \alpha_{22})$, который реализуется в области А (рис. 2). При существовании полиморфизма (то есть при $0 \leq p^*$, $u^* \leq 1$) он всегда устойчив, а угловые точки – неустойчивы. В областях В, С (рис. 2) вытесняется один из аллелей. Как видно, по сравнению с классической картиной (рис. 3а), область неустойчивого полиморфизма исчезла, а область устойчивого – сократилась. Как и в классической модели, для возникновения устойчивого полиморфизма требуется эффект сверхдоминирования.

Избирательность при слиянии гамет

Мы по-прежнему рассматриваем моногамную популяцию, в которой оплодотворение происходит в пределах пары $\{\varphi, \sigma\}$. Используется следующая модель избирательности при образовании зигот. К моменту оплодотворения каждая самка $\{ik\}$ имеет γ_i^{σ} гамет типа i и γ_k^{σ} гамет типа k (гомозиготы $\{ii\}$ имеют $2\gamma_i^{\sigma}$ гамет); то же справедливо для самцов. Для всех i, k имеет место сильное неравенство в количествах гамет;

$$\gamma_k^{\sigma} >> \gamma_i^{\sigma}. \quad (27)$$

Предполагается, что в конце процесса оплодотворения все γ^{σ} оплодотворены (подразумевается, что вероятности слияния гамет любых типов отличны от нуля).

Процесс оплодотворения описывается системой кинетических уравнений типа (6), то есть каждая зигота образуется, вообще говоря, со своей константой скорости.

Для двухаллельной системы число различных типов родительских пар $\varphi_{je} + \sigma_{ik}$ равно, очевидно, девяти. Однако условие полной оплодотворяемости гамет самок вместе с условием (27) приводит к тому, что во всех парах с гомозиготными самцами число образовавшихся зигот не зависит от константы скорости оплодотворения – последняя влияет толь-

ко на скорость образования зигот. Таким образом, избирательность будет проявляться лишь в конкуренции гамет в трех типах пар - с гетерозиготными самцами σ_{12}^{σ} .

Рассмотрим процесс оплодотворения в паре $g_{11}^{\sigma} + \sigma_{12}^{\sigma}$. Кинетические уравнения, описывающие динамику чисел гамет g_i^{σ} и зигот, имеют вид:

$$\begin{aligned}\dot{g}_1^{\sigma} &= -S_{11} g_1^{\sigma} g_1^{\sigma}; \\ \dot{g}_2^{\sigma} &= -S_{12} g_1^{\sigma} g_2^{\sigma}; \\ \dot{g}_1^{\sigma} &= -S_{11} g_1^{\sigma} g_1^{\sigma} - S_{12} g_1^{\sigma} g_2^{\sigma}; \\ \dot{x}_{11} &= S_{11} g_1^{\sigma} g_1^{\sigma}; \\ \dot{x}_{12} &= S_{12} g_1^{\sigma} g_2^{\sigma};\end{aligned}$$

(начальные условия $g_{12}^{\sigma}(0) = \gamma_{12}^{\sigma}$, $g_1^{\sigma}(0) = 2\gamma_1^{\sigma}$, $x_{ik}(0) = 0$).

Решение этих кинетических уравнений радикально облегчается условием (27), согласно которому изменением величин g_{12}^{σ} можно пренебречь, так что уравнения становятся линейными. В результате легко получить количество образовавшихся зигот $x_{ik} = x_{ik}(T=\infty)$

$$x_{11} = 2\gamma_1^{\sigma} \frac{\pi \gamma_1^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}}; \quad x_{12} = 2\gamma_1^{\sigma} \frac{\gamma_2^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}},$$

где

$$\pi = S_{11} / S_{12}. \quad (28)$$

Для процесса $g_{12}^{\sigma} + \sigma_{12}^{\sigma}$ аналогично имеем

$$\begin{aligned}x_{11} &= \gamma_1^{\sigma} \frac{\pi \gamma_1^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}}; & x_{22} &= \gamma_2^{\sigma} \frac{\pi \gamma_2^{\sigma}}{\gamma_1^{\sigma} + \pi \gamma_2^{\sigma}}; \\ x_{12} &= \gamma_1^{\sigma} \frac{\gamma_2^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}} + \gamma_2^{\sigma} \frac{\gamma_1^{\sigma}}{\gamma_1^{\sigma} + \pi \gamma_2^{\sigma}},\end{aligned}$$

где

$$\rho = S_{22} / S_{12}. \quad (29)$$

И, наконец, для процесса $g_{22}^{\sigma} + \sigma_{12}^{\sigma}$

$$x_{12} = 2\gamma_2^{\sigma} \frac{\gamma_1^{\sigma}}{\gamma_1^{\sigma} + \rho \gamma_2^{\sigma}}, \quad x_{22} = 2\gamma_2^{\sigma} \frac{\pi \gamma_2^{\sigma}}{\gamma_1^{\sigma} + \rho \gamma_2^{\sigma}}.$$

Остальные 6 комбинаций самок и гомозиготных самцов образуют число зигот согласно менделевскому расщеплению.

Умножив числа образованных зигот в каждой паре на число соответствующих панмиктически образованных пар $-x^2/n$, $xy/n, \dots, z^2/n$, и сложив полученные величины, можно получить итерационные уравнения для численностей генотипов (одного пола, то есть все x_{ik} умножены на 1/2):

$$\dot{x} = \frac{\gamma_1^{\sigma}}{n} \left[x^2 + \left(\frac{\pi \gamma_1^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}} + \frac{1}{2} \right) xy + \frac{1}{2} \frac{\pi \gamma_1^{\sigma}}{\pi \gamma_1^{\sigma} + \gamma_2^{\sigma}} y^2 \right] - x;$$

$$\dot{y} = \frac{1}{n} \left[\left(\frac{\gamma_1^q \gamma_2^{\sigma^*}}{\pi \gamma_1^{\sigma^*} + \gamma_2^{\sigma^*}} + \frac{1}{2} \gamma_2^q \right) xy + \frac{1}{2} \left(\frac{\gamma_1^q \gamma_2^{\sigma^*}}{\pi \gamma_1^{\sigma^*} + \gamma_2^{\sigma^*}} + \frac{\gamma_1^q \gamma_2^{\sigma^*}}{\gamma_1^{\sigma^*} + \rho \gamma_2^{\sigma^*}} \right) y^2 + \left(\frac{\gamma_2^q \gamma_1^{\sigma^*}}{\gamma_1^{\sigma^*} + \rho \gamma_2^{\sigma^*}} + \frac{1}{2} \gamma_1^q \right) yz + (\gamma_1^q + \gamma_2^q) xz \right] - y;$$

$$\dot{z} = \frac{\gamma_1^q}{n} \left[\left(\frac{\rho \gamma_2^{\sigma^*}}{\gamma_1^{\sigma^*} + \rho \gamma_2^{\sigma^*}} + \frac{1}{2} \right) yz + \frac{1}{2} \frac{\rho \gamma_2^{\sigma^*}}{\gamma_1^{\sigma^*} + \rho \gamma_2^{\sigma^*}} y^2 + z^2 \right] - z.$$

В целях исследования эффекта чистой избирательности гамет положим $\gamma_i^q = 1$, $\gamma_i^{\sigma^*} = \gamma^{\sigma^*}$. Перейдя затем к частотам генотипов, получим итоговую систему:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= u^2 + \left(\frac{\pi}{\pi+1} + \frac{1}{2} \right) u(1-u-w) + \frac{1}{2} \frac{\pi}{\pi+1} (1-u-w)^2 - u; \\ \dot{w} &= w^2 + \left(\frac{\rho}{\rho+1} + \frac{1}{2} \right) w(1-u-w) + \frac{1}{2} \frac{\rho}{\rho+1} (1-u-w)^2 - w. \end{aligned} \quad (30)$$

Как легко показать, стационарная точка $(1,0)$ неустойчива при $\pi < 1$ и устойчива при $\pi > 1$; аналогично, стационарная точка $(0,1)$ неустойчива при $\rho < 1$ и устойчива при $\rho > 1$. Неустойчивость угловых точек при $(\pi, \rho) < 1$ однозначно указывает на существование при этом хотя бы одного устойчивого полиморфизма. Аналогично, хотя бы один неустойчивый полиморфизм существует при $(\pi, \rho) > 1$.

В общем случае различных π, ρ установить число полиморфизмов не удалось. Однако в симметричном случае $\pi = \rho$ легко находятся координаты единственного полиморфизма:

$$u^* = w^* = \frac{\pi}{1+3\pi},$$

а также знак его устойчивости: (u^*, w^*) устойчиво при $\pi < 1$ и неустойчиво при $\pi > 1$.

Таким образом, избирательность при слиянии гамет в моногамной популяции легко обеспечивает поддержание устойчивого полиморфизма без участия каких-либо других факторов – для этого вероятности образования обоих гомозигот должны быть меньше вероятности образования гетерозиготы. Если принять в качестве правдоподобной гипотезы единственность существования полиморфизма при $(\pi, \rho) > 1$ и при $(\pi, \rho) < 1$, то поведение частоты гена в моногамной популяции становится замечательным образом аналогичным поведению этой частоты в панмиктической (для гамет) популяции под действием отбора зигот – параметры α_{11}/α_{12} и α_{22}/α_{12} следует соотнести с π (28) и ρ (29) (рис. 3 а, б).

ЛИТЕРАТУРА

1. КАГАНОВА О.З., КОРЗУХИН М.Д. Динамика генотипов в моногамной популяции. – В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., Гидрометеоиздат, 1978, с. 137–152.
2. КОРЗУХИН М.Д., КАГАНОВА О.З. Опыт построения теории избирательного скрещивания. – В кн.: III Всесоюз. конф. по биологической и медицинской кибернетике (тезисы докл.). Москва–Сухуми, 1978, т. 3, с. 276–279.
3. ЛЕВОНТИН Р. Генетические основы эволюции. М., Мир, 1978.
4. ЛИ Ч. Введение в популяционную генетику. М., Мир, 1978.
5. МОРАН П. Статистические процессы эволюционной теории. М., Наука, 1973.
6. СВИРЕЖЕВ Ю.М. Математические уравнения популяционной генетики. Автореф. докт. дис. М., 1972.
7. CROW H., KIMURA Y. An Introduction to Population Genetics Theory. N.Y. - London, Harper and Row, 1970.
8. FISHER R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. - Trans. Roy. Soc. Edinb., 1918, v. 52, p. 339–433.
9. HARDY G.H. Mendelian proportions in a mixed populations. - Science, 1908, v. 28, p. 49–50.
10. O'DONALD P. Theoretical aspects of sexual selection. - Theor. pop. biol., 1977, v. 12, p. 298–334.
11. PROUT T., BUNDGAARD J. The population genetics of sperm displacement. - Genetics, 1977, v. 85, No 1, p. 95–124.
12. SCUDO F.M., KARLIN S. Assortative mating based on phenotype. I. Two alleles with dominance. - Genetics. 1969, v. 63. p. 479–498.

О РОЛИ АССОРТАТИВНОГО СКРЕЩИВАНИЯ В ПРОЦЕССЕ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ. I. АНАЛИТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

А.С. Кондрашов, А.М. Молчанов

Научно-исследовательский вычислительный
центр АН СССР, Пущино

Введение

Целью предлагаемой читателю работы является изучение активной роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования. В этой статье мы рассмотрим ряд аналитических моделей. В другой /5/ сходные модели исследуются с помощью ЭВМ. Не обсуждая в данной работе вопрос о возможности симпатрического видообразования, который, как известно, остается спорным, мы ограничимся рассмотрением возможных интерпретаций изучаемых моделей.

Исследователи симпатрического видообразования обычно главной его причиной считают дезруптивный отбор. Такой отбор может создавать в популяции полиморфизм с преобладанием крайних, по некоторому признаку, особей /18/. Процесс видообразования завершится, если различные крайние формы не будут скрещиваться между собой — ассортативность скрещивания должна закрепить действие отбора. Поэтому предсуществование в популяции системы ассортативного скрещивания — необходимое условие симпатрического видообразования. Кроме того, по мнению некоторых авторов, роль ассортативного скрещивания в процессе видообразования может быть более активной. Так, Бриз /8/ пишет, что "ассортативное скрещивание само по себе может быть толчком к дивергенции и видообразованию". Еще раньше Райт /26/ показал, что ассортативное скрещивание увеличивает генотипическую дисперсию популяции, что также может быть шагом по пути к видообразованию. Однако подробного исследования активной роли ассортативного скрещивания в процессе видообразования не проводилось.

Говоря о симпатрическом видообразовании, обычно имеют в виду "видообразование в пределах территории расселения одного дема" /6/. Эта формулировка является недостаточно определенной. Действительно, рассмотрим систему двух демов, связанных потоком мигрантов, интенсивность которого равна: а) 20%, б) 2% и в) 0,2%. Несколько, что считать об-

ластью расселения особей, родившихся в одном из демов в каждом из этих случаев.

Мы предлагаем более однозначное определение. Симпатрическое видеообразование – процесс, при котором две или несколько репродуктивно изолированных групп особей образуются из одной популяции, в которой вероятность скрещивания между любой парой разнополых особей одного возраста зависит только от их генотипов, то есть от генетически определенных экологических, этологических и иных свойств, но не от места их рождения. Противоположная ситуация, когда на некоторой стадии будущие виды полностью разобщены географически, называется аллопатрическим видеообразованием. Промежуточные случаи, когда видеообразование идет внутри непрерывного, но географически структурированного генофонда, удобно объединять термином "парапатрическое видеообразование" /9/. Надо отметить, что, согласно нашей терминологии, многие работы о симпатрическом видеообразовании следует отнести к парапатрическому видеообразованию, например /10, 14/ и многие другие.

Вслед за Левонтином, Кирком и Кроу мы будем называть ассортативным такое непанмиктическое скрещивание, удовлетворяющее нашему определению симпатрии, в процессе которого частоты генотипов среди размножающихся особей и в популяции в целом равны, вследствие чего частоты аллелей не меняются со временем. Если это не так, мы будем говорить не об ассортативном, а о селективном скрещивании. Многие модели "ассортативного" скрещивания описывают, в этой терминологии, именно селективное скрещивание, что приводит к несохранению частот аллелей.

В настоящей работе найдены условия, при которых популяция распадается на репродуктивно изолированные группы особей за счет действия только ассортативного скрещивания. Кроме того, изучается поведение популяции при условиях, близких к вызывающим такой распад.

Модели

Модели, которые мы рассмотрим, обладают несколькими общими свойствами. Отбор во всех моделях отсутствует, и единственным фактором, действующим на популяцию, является ассортативное скрещивание. Мы изучали простейший случай, в котором каждая особь участвует в размножении ровно один раз. Поколения будут считаться неперекрывающимися. Эффекты конечной численности, мутации, сцепление и прост-

ранственная структура популяций учитываться не будут.

Ситуацию, в которой популяция распадается на нескрещивающиеся между собой группы особей, мы будем условно называть видообразованием. Если популяция близка к видообразованию, мы будем говорить о предвидообразовании. Во всех случаях предполагается, что между особями некоторых генотипов имеет место полная репродуктивная изоляция, так как иначе распад популяции на виды невозможен.

Отметим, что простое соображение, принадлежащее Фишеру /11/, позволяет полностью изучить поведение любой однолокусной модели ассортативного скрещивания, допускающей распад популяции на виды. Применительно к нашей задаче рассуждение Фишера выглядит следующим образом.

Рассмотрим однолокусную популяцию с аллелями A_0 и A_1 . В качестве необходимого условия видообразования предположим, что скрещивание $A_0A_0 \times A_1A_1$ невозможно. Тогда в нашей популяции гетерозиготные особи могут возникать в следующих трех скрещиваниях: $A_0A_0 \times A_0A_1$, $A_0A_1 \times A_1A_1$ и $A_0A_1 \times A_0A_1$. При этом доля гетерозиготных особей в потомстве от первого и второго скрещиваний равна 50% и совпадает с долей гетерозигот среди особей, вступающих в эти скрещивания. В результате третьего скрещивания также возникает 50% гетерозигот, так что доля их среди потомства вдвое меньше, чем среди родителей. Таким образом, в любом поколении доля гетерозиготных особей в нашей популяции меньше, чем в предыдущем, на число, равное половине частоты скрещивания $A_0A_1 \times A_0A_1$. Поэтому, если исключить ситуацию, в которой такое скрещивание невозможно, репродуктивная изоляция между различными гомозиготами приводит, при отсутствии отбора и селективного скрещивания, к видообразованию.

Отметим, что в работах /13, 16, 19, 22/ был сформулирован ряд однолокусных моделей ассортативного скрещивания*, из анализа которых следует, что доля гетерозиготных особей в популяции стремится к нулю, если и только если скрещивание между различными гомозиготами невозможно.

* В работе /22/ принятому нами определению ассортативности удовлетворяют модели I, III и V, а в работе /16/ – I и модель, представленная в табл. 6. При анализе последней модели авторы допустили ошибку, утверждая, что частоты аллелей меняются от поколения к поколению, хотя в действительности они постоянны.

Таким образом, в однолокусном случае необходимое и достаточное условия видообразования совпадают. Нетрудно доказать, что если между различными гетерозиготами имеет место не полная, а только приближающаяся к полной репродуктивная изоляция, то конечным состоянием популяции будет предвиdeoобразование.

Теперь мы рассмотрим четыре конкретные модели ассортативного скрещивания. Первые две из них однолокусные и их свойства полностью вытекают из приведенного выше рассуждения. Модели 3-я и 4-я являются двухлокусными аналогами 1-й и 2-й, соответственно. Именно анализ 3-й и 4-й моделей представляет самостоятельный интерес. 1-я и 2-я модели приводятся здесь, чтобы облегчить рассмотрение их двухлокусных аналогов. Механизм ассортативности, действующий в 1-й и 3-й моделях мы будем условно называть экологическим, а во 2-й и 4-й – этологическим.

1-я модель

Предположим, что в однолокусной диаллельной популяции различные гомозиготы размножаются в разных местах или в разное время, образуя две субпопуляции. Субпопуляцию, содержащую особей A_0A_0 , мы будем называть первой, а особей A_1A_1 – второй. Для простоты будем считать, что в каждой субпопуляции размножается половина гетерозигот. Обе субпопуляции панмиктичны. Номер субпопуляции, в которой размножается особь, зависит только от генотипа этой особи, но не от того, в какой субпопуляции она родилась. Поэтому наша модель соответствует условиям симпатрии и не предполагает наличия пространственной структуры. Сходная ситуация описана в книге Завадского /4/.

Рассмотрим некоторое (n -е) поколение. Обозначим частоты генотипов A_0A_0 , A_0A_1 и A_1A_1 через x , y и z . Тогда $x + y + z = 1$. Частоты генотипов в следующем ($n+1$)-м поколении, как и всюду в дальнейшем, мы будем обозначать заглавными буквами. Особи с генотипом A_0A_0 возникают в первой субпопуляции в скрещиваниях $A_0A_0 \times A_0A_0$ (с вероятностью 1), $A_0A_0 \times A_0A_1$ (с вероятностью 0,5) и $A_0A_1 \times A_0A_1$ (с вероятностью 0,25), и во второй субпопуляции – в скрещивании $A_0A_1 \times A_0A_1$. Частота скрещивания $A_0A_0 \times A_0A_0$ внутри первой субпопуляции равна $x^2(x + \frac{1}{2}y)^{-2}$, что составляет $x^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$ относительно всей популяции. Частоты трех других скрещиваний относительно всей популяции

равны соответственно $xy(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$, $\frac{1}{4}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$, $\frac{1}{4}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}$. Проводя аналогичные рассуждения для генотипов A_0A_1 и A_1A_1 мы получаем систему:

$$\begin{cases} X = (x^2 + \frac{1}{2}xy + \frac{1}{16}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + \frac{1}{16}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} \\ Y = (\frac{1}{2}xy + \frac{1}{4}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + (\frac{1}{2}xy + \frac{1}{4}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1} \\ Z = \frac{1}{16}y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + (x^2 + \frac{1}{2}xy + \frac{1}{16}y^2)(x + \frac{1}{2}y)^{-1}. \end{cases} \quad (1)$$

Легко видеть, что

$$X + Y + Z = x + y + z = 1 \quad (2)$$

$$X - Z = x - z \quad (3)$$

$$X + Z = x + z + \frac{1}{8}[y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1} + y^2(x + \frac{1}{2}y)^{-1}] \quad (4)$$

Смысл соотношения (2) очевиден. (3) означает сохранение частот аллелей. (4) показывает, что частота гетерозигот, как этого и следовало ожидать, убывает до нуля при любом исходном состоянии популяции. Легко показать, что свойства рассматриваемой модели не изменяются качественно при любых предположениях относительно распределения гетерозиготных особей по субпопуляциям.

2-я модель

Рассмотрим однолокусную диаллельную популяцию, в которой особи всех генотипов размножаются в одном месте и в одно время и поколения не перекрываются. В каждом поколении процесс самовоспроизведения этой популяции состоит из циклов, следующих друг за другом. Каждый цикл можно разделить на два этапа: 1. Все особи, не принявшие в предыдущих циклах участия в скрещивании (в частности, вся популяция перед первым циклом), случайным образом объединяются в пары. 2. Некоторые особи, образовавшие пары, скрещиваются между собой, а остальные пары распадаются. Если особи, образовавшие пару, имеют одинаковый генотип, скрещивание происходит всегда; если одна из них гомозиготна, а другая гетерозиготна, скрещивание происходит с вероятностью α ; если встретились различные гомозиготы, скрещивание невозможно. Особи, входившие в состав распавшихся пар, ищут себе партнеров в последующих циклах. Процесс продолжается неограниченно, так что рано или поздно каждая особь вступает в скрещивание. Потомство от скрещиваний, имевших место во всех циклах внутри поколения, снова образует единую популяцию – следующее поколение. Такого рода

система скрещивания может, вероятно, иметь место в популяциях с высокой плотностью, в которой действуют прекопулятивные изолирующие механизмы*.

Предположение о неограниченном числе циклов необходимо для того, чтобы наша модель описывала ассортативное, а не селективное скрещивание. Поскольку число "непроизвзаимодействовавших" особей быстро убывает от цикла к циклу, это предположение не кажется нам противоречивым.

Сохранив прежние обозначения для частот генотипов во всей популяции, обозначим долю i -го поколения, которую составляют особи с генотипами A_0A_0 , A_0A_1 и A_1A_1 не вступившие в скрещивание до i -го цикла, через x_i , y_i и z_i , соответственно. Очевидно, что $x_i = x$, $y_i = y$ и $z_i = z$.

В i -м цикле пары $A_0A_0 \times A_0A_0$, $A_0A_0 \times A_0A_1$ и $A_0A_1 \times A_0A_1$ возникают с частотами $x_i^2 P_i^{-2}$, $2x_i y_i P_i^{-2}$ и $y_i^2 P_i^{-2}$, соответственно, где $P_i = x_i + y_i + z_i$. Принимая во внимание менделевские расщепления в скрещиваниях, легко видеть, что в i -м цикле потомки с генотипом A_0A_0 возникают с частотой $(x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) P_i^{-1}$, что составляет $(x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) P_i^{-1}$, относительно всей популяции. Особь с генотипом A_0A_0 , не вступившая в скрещивание до i -го цикла, не примет участия в скрещивании также и в i -м цикле с вероятностью $[(1-\alpha)y_i + z_i]P_i^{-1}$. Повторяя проведенные выше рассуждения для генотипов A_0A_1 и A_1A_1 мы получаем систему:

$$\begin{aligned} X &= \sum_{i=1}^{\infty} (x_i^2 + \alpha x_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) \cdot P_i^{-1} \\ Y &= \sum_{i=1}^{\infty} [\frac{1}{2} y_i^2 + \alpha y_i (x_i + z_i)] \cdot P_i^{-1} \\ Z &= \sum_{i=1}^{\infty} (z_i^2 + \alpha z_i y_i + \frac{1}{4} y_i^2) \cdot P_i^{-1} \\ x_{i+1} &= [(1-\alpha)y_i + z_i] \cdot P_i^{-1} \cdot x_i \\ y_{i+1} &= [(1-\alpha)(x_i + z_i)] \cdot P_i^{-1} \cdot y_i \\ z_{i+1} &= [(1-\alpha)y_i + x_i] \cdot P_i^{-1} \cdot z_i \\ x_i &= x, y_i = y, z_i = z. \end{aligned} \tag{5}$$

Можно показать, что

$$X + Y + Z = x + y + z = 1 \tag{6}$$

*Если предположить, что в каждом поколении имеет место только один "цикл", мы получим известную модель "действующих масс", описанную в табл. 4 в работе /16/. Эта модель относится к селективному скрещиванию.

$$X - Z = x - z \quad (7)$$

$$X + Z = x + z + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{\infty} y_i^2 p_i^{-1}. \quad (8)$$

Доказательство этих соотношений дано в приложении 1. Таким образом, частоты аллелей в нашей модели сохраняются, а концентрация гетерозигот стремится к нулю. Этот процесс идет тем быстрее, чем меньше α .

3-я модель

Эта модель является двухлокусным аналогом первой модели. Популяция полиморфна по двум локусам A и B, с аллелями "0" и "1" в каждом. Частоты аллелей в локусах A и B равны. Во время размножения популяция подразделена на две панмиктические субпопуляции. В первой из них размножаются все особи генотипа $A_0A_0B_0B_0$, доля α особей, имеющих три аллеля "0" в геноме, доля β , имеющих два аллеля "0", и доля γ , имеющих один аллель "0". Оставшиеся особи образуют вторую субпопуляцию. Таким образом, единственной "фенотипической" характеристикой особи является число аллелей "0" в ее геноме.

Будем считать, что

$$\alpha \geq \beta \geq \gamma \geq 0. \quad (9)$$

Похожая ситуация была описана у златоглазок в работах Таубера и Таубера /23, 24/.

Формальное исследование модели приведено в приложении 2, здесь полученные результаты даны без доказательств.

Поскольку отбор и селективное скрещивание отсутствуют, частоты аллелей в обоих локусах остаются постоянными. Очевидно, что если в какой-то момент популяция состоит только из особей $A_0A_0B_0B_0$ и $A_1A_1B_1B_1$, то в дальнейшем никаких изменений не произойдет. В других случаях поведение популяции зависит от значений α , β и γ . Оказывается, что видообразование является единственным возможным конечным состоянием популяции, только когда выполнено одно из условий:

$$\alpha = 1, \beta = 1, \gamma \in [0,1] \quad (10)$$

$$\alpha = 1, \gamma = 0, \beta \in [0,1] \quad (11)$$

$$\beta = 0, \gamma = 0, \alpha \in [0,1]. \quad (12)$$

Как легко видеть, эти условия означают, что существует константа K такая, что особи, имеющие число аллелей "0" мень-

ше, чем K , размножаются в одной субпопуляции, а больше, чем K , - в другой. В случае (10) $K = 1$, в случае (11) $K = 2$, и в случае (12) $K = 3$. В дальнейшем мы будем говорить, что видообразование в этой модели происходит за счет "эффекта порога". Если значения параметров близки к заданным условиям (10), (11) или (12), то видообразование оказывается неустойчивым, и конечным состоянием популяции будет предвидообразование. При прочих значениях параметров видообразование также неустойчиво. Поведение модели при условиях, далеких от тех, которые приводят к видообразованию, изучено в другой работе /5/.

4-я модель

Рассмотрим двухлокусную диаллельную популяцию, сохранив обозначения предыдущей модели. Частоты аллелей в обоих локусах равны.

Образование пар и скрещивание происходит так же, как и во 2-й модели. При этом, если особи, образовавшие пару, имеют в своих геномах одинаковое число аллелей "0", скрещивание происходит всегда; если различие в числе аллелей "0" составляет 1, 2 и 3, скрещивание происходит с вероятностями α , β и γ , соответственно; если различие максимальное (4), скрещивание невозможно. Предполагаем, что α , β и γ удовлетворяют (9).

Математический анализ этой модели приведен в приложении 3. Как и в модели 3, частоты аллелей сохраняются, и видообразование всегда является стационарным состоянием. Популяция стремится к этому состоянию при любых условиях, если

$$\gamma = 0, \beta = 0, \alpha \in [0,1]. \quad (13)$$

Отметим, что видообразование в многолокусных моделях с полной ассортативностью (что в нашем случае означает $\alpha = \beta = \gamma = 0$) наблюдал еще Райт. Наш результат показывает, что требование полной ассортативности не является необходимым для видообразования, по крайней мере, в двухлокусной модели. Поэтому мы будем в дальнейшем говорить о видообразовании за счет сильной ассортативности. Если $\gamma \neq 0$ и $\beta \neq 0$, то видообразования не происходит. Случай $\gamma = 0$ и $\beta \neq 0$ остался неразобранным, хотя, по-видимому, и здесь видообразование является неустойчивым состоянием популяции /5/. Как и в 3-й модели, при значениях параметров, близких к

вызывающим видообразование, популяция со временем достигает состояния предвидообразования, в котором и пребывает неограниченно долго.

О б с у ж д е н и е

Создаваемые для изучения процесса симпатрического видообразования модели ассортативного скрещивания должны удовлетворять некоторым требованиям.

Во-первых, поскольку видообразование сопряжено с качественной перестройкой популяции, модели должны допускать изменение частот генотипов в широком диапазоне. Поэтому для изучения видообразования неприменима теория Фишера /11/, развитая затем Ветта и Смиттом /25/ и рядом других авторов. Эта теория основана на предположении, что признак, определяющий ассортативность скрещивания, все время распределен в популяции нормально. Естественно, в процессе видообразования это условие нарушается.

Во-вторых, в модели должно предполагаться, что особи по крайней мере двух генотипов полностью репродуктивно изолированы друг от друга. Из-за этого требования к проблеме симпатрического видообразования неприменима модель О'Дональда /19/ и сходные с ней модели из работ /16, 22/. В этих моделях предполагается, что некоторая часть особей скрещивается ассортативно, а в остальной части популяции имеет место панмиксия. Предположение о существовании двух изолированных генотипов сводит эту модель к тривиальному случаю полной ассортативности. К этому же случаю сводится теория Райта /27/, основанная на предположении о постоянной корреляции между вступающими в скрещивание особями. Действительно, в простейшем случае видообразованию соответствует распад популяции на две репродуктивно изолированные группы особей, каждая из которых мономорфна. В этих условиях корреляция между вступающими в скрещивание особями равна единице. Таким образом, поскольку значение корреляции предполагается постоянным, распад на виды в модели Райта возможен только в случае полной ассортативности скрещивания.

Таким образом, мы можем сформулировать третье требование: степень ассортативности скрещивания должна зависеть от состояния популяции. По мнению Райта /27/, к которому мы присоединяемся, степень ассортативности должна возрастать с ростом генетической дисперсии популяции, то есть по

мере приближения популяции к распаду на виды. При этом желательно, чтобы зависимость степени ассортативности от генетической дисперсии возникала в модели естественным образом, а не задавалась произвольно.

Наконец, отметим, что для подробного исследования модель должна содержать достаточное количество параметров. Эффекты, обнаруженные нами в двухлокусных моделях, вряд ли могли быть найдены, если бы мы характеризовали ассортативное скрещивание одним числом.

Создавая описанные в нашей работе модели, мы пытались выполнить сформулированные выше требования. Заметим, что возможны два типа моделей. Во-первых, можно предположить, что неспособные скрещиваться между собой особи не встречаются во время размножения. Тогда, если разобщенность особей во время размножения является единственным фактором, нарушающим панмиксию, мы приходим к модели экологической изоляции. Во-вторых, с другой стороны, если экологическая изоляция отсутствует и неспособные скрещиваться особи могут встречаться во время размножения, мы придем к модели этологической изоляции. Таким образом, любой механизм ассортативного скрещивания, способный обеспечить видообразование, можно в некотором смысле рассматривать как комбинацию двух крайних вариантов – экологического и этологического.

Разумеется, наши модели экологической и этологической изоляции – не единственно возможные. Некоторые другие варианты этих двух механизмов изоляции будут рассмотрены в другой работе /5/.

Создание моделей этологической изоляции наталкивается на определенные трудности, вызванные тем, что, хотя во время размножения встречаются особи, неспособные скрещиваться, все они должны найти себе подходящих партнеров. Предположение о бесконечном числе "актов поиска" партнера – один из вариантов преодоления этой трудности. В качестве другого варианта можно предположить, например, что в первом столкновении различные скрещивания происходят с заданными вероятностями, а оставшиеся особи скрещиваются только с партнерами своего генотипа /16/ (VI модель). С нашей точки зрения, однако, это предположение более искусственно.

По-видимому, любая избирательность при скрещивании приводит к тому, что особи некоторых фенотипов вступают в размножение с большей вероятностью, чем другие. Поэтому

му ассортативное скрещивание следует рассматривать как один из предельных вариантов селективного скрещивания. Рассмотрение этой асимптотической ситуации сильно облегчается за счет сохранения частот аллелей, что приводит к уменьшению числа уравнений в аналитических моделях.

Рассмотренные нами модели, как и любые другие модели, описывающие только ассортативное скрещивание, не могут претендовать на полное описание происходящих в природе процессов. Локусы, существенно влияющие на выбор партнера при размножении, не могут не контролироваться отбором. Полиморфизм по таким локусам выгоден, если на популяцию действует дезруптивный отбор /18/. При этом отбор должен привести к тому, что частоты аллелей в различных локусах, контролирующих ассортативность скрещивания, будут близкими, поскольку в противном случае эффективного механизма ассортативности скрещивания не возникнет /12/. Таким образом, частный случай совпадения частот аллелей во всех локусах, рассмотренный нами, представляется наиболее интересным.

Полученные нами результаты показывают, что ассортативное скрещивание может активно участвовать в процессе симпатического видеообразования. Степень этого участия зависит от генетического механизма, который определяет ассортативность скрещивания.

Если различий в одном локусе достаточно для полной (или почти полной) репродуктивной изоляции, то видеообразование (или предвиdeoобразование) является единственным возможным результатом ассортативного скрещивания.

В двухлокусных моделях видеообразование наблюдалось в двух разных ситуациях.

В модели экологической изоляции распад популяции происходил за счет порогового эффекта, то есть в случае, когда особи, имеющие число аллелей "0" в геноме больше некоторого значения, репродуктивно изолированы от тех особей, у которых число аллелей "0" меньше этого значения. Легко видеть, что в таком случае, если частоты аллелей во всех локусах равны, видеообразование будет наблюдаться в любой модели ассортативного скрещивания. Действительно, популяция фактически распадается на две субпопуляции - "богатую" и "бедную" аллелем "0", причем особи с малым числом аллелей "0" в геноме, выщепляющиеся в "богатой" популяции, мигрируют в "бедную" популяцию, и наоборот. Это создает поток генов между субпопуляциями, который приводит к увеличению различий в частотах аллелей между ними, пока не

возникнут два клона, состоящие из особей крайних генотипов. В многолокусных моделях конечные стадии этого процесса идут очень медленно, поскольку особи, переходящие из одной субпопуляции в другую, будут появляться редко.

В модели этологической изоляции распад популяции происходил в случае "сильной ассортативности", когда различие между особями, достаточное для репродуктивной изоляции, было меньше максимально возможного.

Здесь уместно отметить, что, по нашим предварительным результатам, гены, вызывающие возникновение ассортативного скрещивания по типу эффекта порога или "сильной ассортативности", получают наибольшее преимущество при действии на популяцию дизерптивного отбора. Таким образом, при условиях, делающих симпатическое видеообразование возможным естественно ожидать возникновения именно таких форм ассортативного скрещивания, которые в наибольшей степени способствуют этому процессу. Подробнее эти результаты будут изложены в отдельной работе.

Заметим, что в обоих случаях, когда в двухлокусных моделях наблюдалось видеообразование, для полной изоляции между некоторыми особями было достаточно различий только в одном локусе. В наших моделях видеообразование наблюдалось в "исключительных" случаях, когда на параметры были наложены условия типа равенства. Целью анализа таких экстремальных ситуаций было показать те механизмы, за счет которых ассортативное скрещивание может быть эффективным фактором видеообразования. В пользу правомерности этого подхода говорит тот факт, что при условиях, близких к вызывающим видеообразование, единственным возможным устойчивым состоянием популяции было предвиdeoобразование, которое, таким образом, наблюдалось в случае общего положения.

Этот результат представляет, кроме того, самостоятельный интерес. По-видимому, сходные ситуации наблюдали Мина и Васильева /7/ на ленках в бассейне Лены, Канеширо и Вал /15/ - на гавайских дрозофилах, Раванко /21/ - на видах гравилата, а также некоторые другие исследователи. Разумеется, мы не утверждаем, что в этих случаях ассортативное скрещивание являлось единственной причиной предvideoобразования.

К сожалению, о генетических основах репродуктивной изоляции между близкими видами известно мало. В ряде работ показано, что репродуктивная изоляция может возникать за счет различий в двух локусах /23, 24/ и даже в одном /1/.

В этом случае ассортативное скрещивание может быть главной причиной видообразования. Кроме того, Гроссман и Евгеньев /3/ обратили внимание на то, что в процессе симпатического видообразования большую роль может играть изоляция за счет инверсий или групп тесно сцепленных генов. Роль групп сцепленных генов в определении признаков, способных обеспечить репродуктивную изоляцию, доказана экспериментально. По-видимому, наличие такого сцепления может значительно увеличить роль ассортативного скрещивания в видообразовании.

В большинстве случаев, однако, репродуктивная изоляция между близкими видами вызвана различиями более чем в двух локусах. Отвечающие этой ситуации многолокусные модели ассортативного скрещивания частично изучены в следующей работе /5/.

Авторы благодарны А.С.Розанову, А.Д.Базыкину, М.В.Мине и О.З.Кагановой за ценные советы при формулировке моделей и их исследовании и И.И.Ильину за постоянный интерес к работе.

Приложение 1

Докажем, например, соотношение (8).

$$\begin{aligned} X+Z &= \sum_{i=1}^{\infty} [x_i^2 + z_i^2 + \alpha y_i(x_i+z_i) + \frac{1}{2} y_i^2] \cdot p_i^{-1} = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} [x_i \cdot (1-x_{i+1}) + z_i \cdot (1-z_{i+1}) + \frac{1}{2} y_i^2 \cdot p_i^{-1}] = X+Z + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{2} y_i^2 p_i^{-1}. \end{aligned}$$

Равенства (6) и (7) доказываются аналогично.

Приложение 2

На схеме приведены все возможные генотипы и указан порядок, в котором мы будем нумеровать их частоты в n -м поколении.

$A_0 A_0 B_0 B_0$	$A_0 A_0 B_1 B_0$	$A_0 A_0 B_1 B_1$
$A_1 A_0 B_0 B_0$	$A_1 A_0 B_1 B_0$	$A_1 A_0 B_1 B_1$
$A_1 A_1 B_0 B_0$	$A_1 A_1 B_1 B_0$	$A_1 A_1 B_1 B_1$

x_1	x_2	x_3
x_4	x_5	x_6
x_7	x_8	x_9

Частоты генотипов в $(n+1)$ -м поколении мы будем обозначать большими буквами. Для упрощения записи уравнений введем обозначения: $\alpha_1 = \alpha$, $\beta_1 = \beta$, $\gamma_1 = \gamma$, $\delta_1 = 1$, $\alpha_2 = 1 - \alpha$, $\beta_2 = 1 - \beta$, $\gamma_2 = 1 - \gamma$, $\delta_2 = 0$, $y_1^k = \delta_k \cdot x_1$, $y_2^k = \alpha_k \cdot x_2$, $y_3^k = \beta_k \cdot x_3$,

$$y_4^k = \alpha_k \cdot x_4, \quad y_5^k = \beta_k \cdot x_5, \quad y_6^k = \gamma_k \cdot x_6, \quad y_7^k = \delta_k \cdot x_7, \quad y_8^k = \epsilon_k \cdot x_8,$$

$$y_9^k = \hat{\alpha}_{3-k} \cdot x_9,$$

$$S_k = \sum_{i=1}^k y_i^k.$$

Рассуждая так же, как и при выводе уравнений (1), и учитывая менделевские расщепления в двухлокусных скрещиваниях, мы получим систему:

$$\left\{ \begin{array}{l} X_1 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [y_1^2 + \frac{1}{4}(y_2^2 + y_4^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_4) + \frac{1}{2}y_1y_5 + y_1(y_2 + y_4)] \\ X_2 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [\frac{1}{2}y_2^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_2(y_1 + y_3) + 2y_1y_3 + \frac{1}{2}y_2(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_2y_5 + \\ + \frac{1}{2}y_1y_5 + y_1y_6 + \frac{1}{2}y_3y_5 + y_3y_4 + \frac{1}{2}y_5(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_4y_6] \\ X_3 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [y_3^2 + \frac{1}{4}(y_2^2 + y_6^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{2}y_2y_6 + y_3(y_2 + y_6) + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_6) + \frac{1}{2}y_3y_5] \\ X_4 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [\frac{1}{2}y_4^2 + \frac{1}{8}x_5^2 + y_4(y_1 + y_7) + 2y_1y_7 + \frac{1}{2}y_4(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_4y_5 + \frac{1}{2}y_4y_6 + \\ + y_1y_8 + \frac{1}{2}y_5y_7 + y_2y_7 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_2y_8] \\ X_5 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [\frac{1}{4}y_5^2 + \frac{1}{2}y_5(y_1 + y_2 + y_3 + y_4 + y_5 + y_6 + y_7 + y_8 + y_9) + y_1(y_6 + y_8) + \\ + y_9(y_2 + y_4) + y_3(y_4 + y_8) + 2y_3y_7 + y_7(y_2 + y_6) + \frac{1}{2}y_2(y_4 + y_6) + y_2y_8 + \\ + \frac{1}{2}y_8(y_4 + y_6) + y_4y_6] \\ X_6 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [\frac{1}{2}y_6^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_6(y_3 + y_9) + 2y_3y_9 + \frac{1}{2}y_6(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_6y_5 + \frac{1}{2}y_3y_5 + \\ + y_3y_8 + \frac{1}{2}y_5y_9 + y_2y_9 + \frac{1}{4}y_5(y_2 + y_8) + \frac{1}{2}y_2y_8] \\ X_7 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [y_7^2 + \frac{1}{4}(y_4^2 + y_8^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + \frac{1}{2}y_4y_8 + y_7(y_4 + y_8) + \frac{1}{4}y_5(y_4 + y_8) + \frac{1}{2}y_7y_5] \\ X_8 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [\frac{1}{2}y_8^2 + \frac{1}{8}y_5^2 + y_8(y_7 + y_9) + 2y_7y_9 + \frac{1}{2}y_8(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_8y_5 + \frac{1}{2}y_7y_5 + \\ + y_7y_6 + \frac{1}{2}y_5y_9 + y_4y_9 + \frac{1}{4}y_5(y_4 + y_6) + \frac{1}{2}y_4y_6] \\ X_9 = \sum_{k=1}^2 S^{-1} [x_9^2 + \frac{1}{4}(y_6^2 + y_8^2) + \frac{1}{16}y_5^2 + y_9(y_6 + y_8) + \frac{1}{4}y_5(y_6 + y_8) + \frac{1}{2}y_5y_9 + \\ + \frac{1}{2}y_6y_8] \end{array} \right. \quad (14)$$

(верхний индекс в правых частях опущен).

После тривиальных, но громоздких преобразований можно получить соотношения:

$$X_1 + X_2 + X_3 - X_7 - X_8 - X_9 = x_1 + x_2 + x_3 - x_7 - x_8 - x_9 = C_1 \quad (15)$$

$$X_1 + X_4 + X_7 - X_3 - X_6 - X_9 = x_1 + x_4 + x_7 - x_3 - x_6 - x_9 = C_2 \quad (16)$$

$$\sum_{i=1}^9 X_i = \sum_{i=1}^9 x_i = 1. \quad (17)$$

Соотношения (15) и (16) означают сохранение частот аллелей в обоих локусах. Это свойство системы (14) соответствует отсутствию отбора и селективного скрещивания. Из формул (15) и (16) видно, что если $C_1 \neq C_2$, то предположение о том, что $(x_1 + \dots + x_8 = 0, x_1 + x_9 = 1)$, приводит к противоречию, то есть популяция никогда не сможет распасться на виды $A_0 A_0 B_0 B_0$ и $A_1 A_1 B_1 B_1$ (содержательную интерпретацию этого свойства можно найти в работе Гхая /12/). Поскольку нас будет интересовать видообразование, везде в дальнейшем мы полагаем $C_1 = C_2 = C$. В этом случае любая точка отрезка $x_1 + \dots + x_8 = 0, x_1 \geq 0, x_9 \geq 0, x_1 + x_9 = 1$ является положением равновесия. В каждом конкретном случае популяция может достигнуть только одного из них, в зависимости от начального значения C , так как если $x_1 + x_9 = 1$, то $x_1 - x_9 = 0$.

Наша задача – изучение устойчивых равновесий системы (14) – они соответствуют видообразованию. При этом нас интересует только поведение траекторий системы в положительном октанте. Традиционным приемом решения задач такого рода является построение функции Ляпунова. Оказывается, что при некоторых значениях параметров для системы (14) удается построить дискретные аналоги этих функций.

Складывая соответствующие уравнения системы (14), получаем:

$$\text{если } \beta = 0, \gamma = 0, \text{ то } X_1 \geq x_1; \quad (18)$$

$$\text{если } \alpha = 1, \gamma = 0, \text{ то } X_1 + \frac{1}{2}(X_2 + X_4) \geq x_1 + \frac{1}{2}(x_2 + x_4); \quad (19)$$

$$\text{если } \alpha = 1, \beta = 1, \text{ то } X_9 \geq x_9. \quad (20)$$

Причем знак равенства имеет место только, если $x_1 + x_9 = 1$. Поэтому, учитывая (17), можно заключить, что в этих случаях видообразование является устойчивым в целом состоянием популяции.

В общем случае в системе (14) удается построить локальную функцию Ляпунова. Сделаем замену переменных:

$$x_2 + x_4 = \varepsilon t_1, \quad x_2 - x_4 = \varepsilon t_2, \quad x_6 + x_8 = \varepsilon t_3, \quad x_6 - x_8 = \varepsilon t_4 \quad (21)$$

$$x_3 + x_7 = \varepsilon u, \quad x_3 - x_7 = \varepsilon v, \quad x_5 = \varepsilon w.$$

Теперь, сложив 1-е и 9-е уравнения системы и оставляя линейные по ε члены, мы получаем

$$X_1 + X_9 = x_1 + x_9 - \varepsilon [(u + \frac{1}{2}w) + \gamma_1 t_3 + \alpha_2 t_1] + \dots \quad (22)$$

Ввиду (17) это соотношение гарантирует неустойчивость точки $(X_2 + \dots + X_8 = 0, X_1 + X_9 = 1)$, если $\gamma_1 \neq 0$ и $\alpha_2 \neq 0$, что означает невозможность видообразования в этом случае.

Нам осталось изучить случаи $\alpha_1 = 1, \gamma_1 \neq 0, \beta_1 \in (0, 1)^*$ и $\alpha_1 \neq 1, \gamma_1 = 0, \beta_1 \in (0, 1)$. Ввиду симметрии задачи мы можем ограничиться рассмотрением первого случая. Разложим в ряд систему (14) в окрестности точки $(X_2 + \dots + X_8 = 0, X_1 + X_9 = 1)$, перейдя при этом к переменным (21) и исключив за счет условий (15)–(17) переменные x_1, x_9 и u .

$$\left\{ \begin{array}{l} T_1 = t_1 + \beta_1 w + \gamma_1 t_3 + 2\beta_1 u + 0 + 0 + \dots \\ W = 0 + \frac{1}{2}w + \gamma_1 t_3 + 0 + 0 + 0 + \dots \\ T_3 = 0 + \beta_2 w + \gamma_2 t_3 + 2\beta_2 u + 0 + 0 + \dots \\ U = 0 + 0 + 0 + 0 + 0 + 0 + \dots \\ T_2 = 0 + 0 + 0 + 0 + (1 - \beta_1)t_2 + (\gamma_1 - \beta_1)t_4 + \dots \\ T_4 = 0 + 0 + 0 + 0 + (-\beta_2)t_2 + (\gamma_2 - \beta_2)t_4 + \dots \end{array} \right. \quad (23)$$

Из (17) следует, что точка $(X_2 + \dots + X_8 = 0, X_1 + X_9 = 1)$ в системе (14) устойчива только тогда, когда в системе (23) начало координат устойчиво.

Матрица линейной части системы (23) состоит из двух "блоков". Собственные числа "блока", соответствующего 5-й и 6-й строкам, всегда меньше 1. Поэтому устойчивость определяется собственными числами другого блока. Они равны:

$$\lambda_1 = 1, \lambda_{2,3} = \frac{1}{4} \pm \sqrt{\left(\frac{1}{4} - \frac{1}{2}\right)^2 + \beta_1 - \beta_2}, \lambda_4 = 0.$$

Легко видеть, что при $\beta_1 > \frac{1}{2}, \lambda_2 > 1$ начало координат в системе (23) неустойчиво.

В случае $\beta_1 = \frac{1}{2}$ матрица линейной части системы (23) имеет кратное собственное число $\lambda_1 = \lambda_2 = 1$. После приведения ее к нормальной форме мы получаем жорданову клетку:

$$\begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{2}(1 - \beta_1) \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Таким образом, мы получили ситуацию общего положения. Наличие жордановой клетки в матрице системы (23) свидетельствует о неустойчивости стационарной точки.

*Здесь $\beta_1 \neq 1$, так как случай $\alpha_1 = 1, \beta_1 = 1$ разобран, и $\beta_1 \neq 0$, так как мы полагаем, что $\gamma_1 < \beta_1$.

При $\beta_1 < \frac{1}{2}$ система в линейном приближении нейтральная: матрица имеет одно собственное число $\lambda_1 = 1$. Для определения устойчивости необходимо рассмотреть резонансные квадратичные члены, в нашем случае – только те, которые содержат t_1^2 .

Приводим коэффициенты при этих членах в соответствующих уравнениях системы (23).

$$\vec{h} = \begin{pmatrix} -(1+c)^{-1} \\ [4 \cdot (1+c)]^{-1} \\ 0 \\ [4 \cdot (1+c)]^{-1} \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Матрица A системы (23) имеет при $\beta_1 < \frac{1}{2}$ шесть линейно независимых собственных векторов и может быть приведена к диагональной форме

$$A^1 = S^{-1} A S.$$

Для определения устойчивости важен знак выражения /2/:

$$\sum_j S_{1,j}^{-1} \cdot h_j,$$

которое в нашем случае равно:

$$(1+c)^{-1} \cdot [-1 \cdot (1-\beta)^{-1}] > 0.$$

Таким образом, начало координат неустойчиво при всех значениях параметров, кроме задающих пороговый эффект.

Поведение системы (14) при близких к вызывающим видообразование условиях также исследуется с помощью функций Ляпунова. Пусть, например, $\alpha_1 = 1-\delta$, $\gamma_1 = \varepsilon$. Тогда, складывая 1, 2 и 4 уравнения системы (14), можно показать, что если частоты всех генотипов – величины одного порядка, то выполнено неравенство (19). Легко показать, что если фазовая точка не находится в малой окрестности точки $X_1 + X_9 = 1$, то значения всех переменных – величины одного порядка. С другой стороны, как показано выше, в этом случае точка $X_1 + X_9 = 1$ неустойчива. Поэтому конечное состояние популяции достигается при $X_1 + X_9 = 1-\delta$, то есть имеет место предвидообразование. Аналогичные рассуждения можно провести и в двух других случаях.

Приложение 3

Будем обозначать частоты генотипов также, как в предыдущем приложении. Тогда, учитывая мендельевские расщепления в двухлокусных скрещиваниях и рассуждая, как при вы-

воде системы (5), мы получим:

$$\begin{cases} X_1 = \sum_{i=0}^{\infty} [x_i^2 + \frac{1}{4}(x_2 + x_4)^2 + \frac{1}{16}x_5^2 + \alpha x_6(x_2 + x_4) + \frac{1}{4}\alpha x_8(x_2 + x_4) + \frac{1}{2}\beta x_1 x_5] \cdot P_i^{-1} \\ X_9 = \sum_{i=0}^{\infty} [x_9^2 + \frac{1}{4}(x_6 + x_8)^2 + \frac{1}{16}x_5^2 + \alpha x_9(x_6 + x_8) + \frac{1}{4}\alpha x_5(x_6 + x_8) + \frac{1}{2}\beta x_9 x_5] \cdot P_i^{-1} \end{cases} \quad (24)$$

Здесь для краткости $x_i = x_{4i}, \dots, x_9 = x_{9i}$, $P_i = x_{1,i} + \dots + x_{9,i}$.

Мы приводим только первое и последнее уравнения системы, остальные легко написать по аналогии с соответствующими уравнениями системы (14). Рекуррентные соотношения, связывающие частоты генотипов особей, не вступивших в скрещивание до i -го и $(i+1)$ -го циклов можно записать общей формулой:

$$z_{i+1} = z_i [(1-\alpha)g_1 + (1-\beta)g_2 + (1-\gamma)g_3 + g_4] \cdot P_i^{-1},$$

здесь z - любая из x_1, \dots, x_9 , g_k - суммарная частота генотипов, число "0" в которых отличается на K от числа "0" в генотипе, частота которого обозначена через z .

Можно показать, что соотношения (15)-(17) выполняются в системе (24). Складывая уравнения для X_1 и X_9 и применяя прием, описанный в приложении 1, можно получить, что если $t_1 = x_2 + x_4$, $t_3 = x_6 + x_8$, то

$$X_1 + X_9 = x_4 + x_8 + \sum_{i=0}^{\infty} [\frac{1}{4}(t_1^2 + t_3^2) + \frac{1}{8}x_5^2 + \frac{1}{4}\alpha x_5(t_1 + t_3) - \beta(x_1 + x_9)(\frac{1}{2}x_6 + x_3 + x_7) - \gamma x_1 t_3 - \gamma x_9 t_1]. \quad (25)$$

Отсюда следует, что при $\beta = \gamma = 0$, все частоты, кроме x_1 , x_3 , x_7 , x_9 стремятся к 0. Кроме того, поскольку $c_1 = c_2 = c$, если все частоты, кроме x_1 , x_3 , x_7 и x_9 равны 0, то $x_3 = x_7$. Это значит, что $x_3 = x_7 = 0$, так как в противном случае, как следует из системы (24), $x_6 \neq 0$. Таким образом, в этом случае происходит видообразование.

С другой стороны, если $\gamma \neq 0$, из (25) следует, что точка $X_1 + X_9 = 1$ неустойчива. Доказательство основано на том, что при $X_1 + X_9 = 1 - \varepsilon$ рекуррентные формулы для всех переменных "расцепляются" и каждая переменная, в главном члене, преобразуется через себя. Так, если сделать замену переменных $x_k = \varepsilon w_k$ для $K = 2, \dots, 8$, то, например, выражение для w_5 в главном члене имеет вид:

$$w_{5,i+1} = w_{5,i} \cdot [1 - \beta] + \dots,$$

это позволяет явно вычислить главный член правой части (25) как сумму геометрических прогрессий и показать, что при любых фиксированных $\beta \neq 0$ и $\gamma \neq 0$ при достаточно малом ε $x_1 + x_9 < x_1 + x_9$.

Случай $\gamma = 0$, $\beta \neq 0$ остался неразобранным. Здесь матрица линеаризации системы (24) в окрестности точки $X_1 + X_9 = 1$ имеет кратное собственное число, равное 1, которому соответствуют два линейно независимых собственных вектора. Вычисление резонансных квадратичных членов, определяющих устойчивость, наталкивается на аналитические трудности, которые авторам преодолеть не удалось.

Отметим в заключение, что наша модель этологической изоляции является дискретным аналогом модели из работы Корзухина и Корзухиной (см. наст. сб., с. 82). Эти модели были сформулированы независимо.

ЛИТЕРАТУРА

1. АЛЕКСАНДРОВ Д.А., СЕРГИЕВСКИЙ С.О. Об одном варианте симпатического видеообразования у моллюсков. – В сб.: Моллюски. Основные результаты их изучения. 1979.
2. АРНОЛЬД В.И. Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений. М., 1970.
3. ГРОССМАН А.И., ЕВГЕНЬЕВ М.Б. К вопросу о симпатическом видеообразовании. – Журн. общ. биол. 30 (5), 1969.
4. ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видеообразование. М., 1970.
5. КОНДРАШОВ А.С. О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатического видеообразования (см. наст. сб., с. 121), 1980.
6. МАЙР Э. Популяция, вид, эволюция. М., 1974.
7. МИНА М.В., ВАСИЛЬЕВА Е.Д. Обнаружение симпатических форм ленка в бассейне Лены. Бюл. МОИП, 1979, т. 84, вып. 5, с. 21.
8. BREESE E.L. The Genetical Consequences of Assortative Mating. – Heredity 10 (3), 1956, p. 323–343.
9. BUSH G.L. Models of Animal Speciation. – Ann. Rev. Ecol. Syst., 1975, p. 339–364.
10. DICKINSON H., ANTONOVICS J. Theoretical Consideration of Sympatric Divergents. – Amer. Natur., 1973, v. 107, p. 256–274.
11. FISHER R.A. The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance.

- ce.-Trans. Roy. Soc. Edin., 1918, v. 52, p. 399.
12. GHAI G.L. Limiting Distribution under Assortative Mating. - Genetics, 1973, v. 75 (4).
13. GHAI G.L. Analysis of Some Nonrandom Mating Models. - Theor. Pop. Biol., 1974, v. 6, p. 76-91.
14. HURD L.E., EISENBERG R.H. Divergent Selection for Geotactic Response and Evolution of Reproductive Isolation in Sympatric and Allopatric Population of Houseflies.- Amer. Natur., 1975, v. 109, No 967.
15. KANESHIRA VAL. Natural Hybridisation between a Sympatric Pair of Hawaiian Drosophila.- Amer. Natur. VIII, 1977, No 981.
16. KARLIN S., SCUDO F.M. Assortative Mating Based on Phenotype II. Two Autosomal Alleles without Dominance. - Genetics., 1969, v. 63, p. 499-510.
17. LEWONTIN R., KIRK D., CROW J. Selective Mating, Assortative Mating and Inbreeding: Definitions and Implications.-Eugen. Quart., 1966, 15 (2).
18. MAYNARD SMITH J. Sympatric Speciation. - Amer. Natur., 1966, v. 100, No 637.
19. O'DONALD. Assortative Mating in Population in which Two Alleles are Segregating. - Heredity., 1960, v. 15, p. 79-85.
20. OIKARINEN A., LUMME J. Selection against Photoperiodic Reproductive Diapause in *Drosophila Littoralis*.- Hereditas., 1979, v. 90, p. 119-125.
21. RAVANKO O. Observation from Unifom Experimental Plot on Introgression between *Geum Urbanum* And. *G. Rivale* in SW Finland. - Ann. Bot. Fennici., 1979, v. 16, p. 43-49.
22. SCUDO F.M., KARLIN S. Assortative Mating Based on Phenotype I. Two Alleles with Dominance.-Genetics, 1969, v. 63, p. 479-498.
23. TAUBER C.A., TAUBER M.J. Sympatric Speciation Based on Allelic Change at Three Loci: Evidence from Natural Populations in Two Habitats.-Science., 1977, v. 197, No 430, p. 1298-1300.

24. TAUBER C.A., TAUBER M.J. A genetic Model for Sympatric Speciation Through Habitat Diversification and Seasonal Isolation. - Nature, 1977, v. 268 (5622), p. 702-705.
25. VETTA A., SMITH C.A.B. Comments on Fisher's Theory of Assortative Mating. - AHG, 1974, v. 38, p. 243-248.
26. WRIGHT S. Systems of Mating III Assortative Mating Based on Somatic Resemblance Genetics, 1921, v. 6, p. 144.
27. WRIGHT S. Evolution and the Genetics of Populations, v. 2, The Theory of Gene Frequencies. 1969, p. 110.

О РОЛИ АССОРТАТИВНОГО СКРЕЩИВАНИЯ В ПРОЦЕССЕ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ. II. ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

А.С.Кондрашов

Научно-исследовательский вычислительный центр
АН СССР, Пушкино

Введение

В предыдущей работе (см. наст. сб., с. 101) были рассмотрены аналитические модели, демонстрирующие активное участие ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования. В настоящем исследовании сходные модели изучаются с помощью численных экспериментов на ЭВМ. Использовавшаяся для этого программа во многом сходна с описанной в работе В.В.Меншуткина /5/. Поскольку поведение популяций, в которых репродуктивная изоляция достигается за счет различий в одном локусе, было полностью изучено аналитически, основное внимание будет уделено многолокусным моделям.

В аналитических моделях ассортативное скрещивание возникало за счет двух различных механизмов – экологического и этологического. В первом случае мы наблюдали видообразование* за счет эффекта порога, во втором – за счет эффекта сильной ассортативности. В настоящей работе мы рас-

*Здесь и далее мы используем терминологию из предыдущей работы.

смотрим два других сочетания механизма ассортативности и эффекта, вызывающего видеообразование.

Аналитически было показано, что в двухлокусных моделях видеообразование происходит только при некоторых экстремальных значениях параметров, а при значениях параметров, близких к вызывающим видеообразование, конечное состояние популяции также близко к нему. В настоящей работе мы оценим "ширину" зоны предвиdeoобразования в пространстве параметров, а также изучим поведение популяции при далеких от вызывающих видеообразование условиях.

Кроме того, будут рассмотрены четырехлокусные модели, аналитическое описание которых чрезвычайно громоздко.

Модели, изучаемые в предыдущей и настоящей работах, очень сходны. Отличие заключается в том, что машинная модель дискретна и подвержена действию случайных флюктуаций. За счет этого в наших численных экспериментах наблюдались изменения частот аллелей, хотя при аналитическом рассмотрении частоты сохраняются. По этой же причине мы, строго говоря, не можем по результатам машинного эксперимента отличить видеообразование от предвиdeoобразования. Последняя трудность усугубляется тем, что, как и следовало ожидать, конечные стадии распада популяции на виды идут очень медленно.

Описание модели

Написанная нами программа имитировала популяцию диплоидных организмов с неперекрывающимися поколениями. В разных опытах число локусов, которыми характеризовались эти организмы, могло составлять 1, 2 или 4. Все локусы были диаллельными, один из аллелей каждого локуса мы будем обозначать "0", другой "1".

В процессе размножения потомство получало от обоих родителей по одному аллелю каждого локуса. Выбор аллеля, который особь передавала потомству, был случайным. Сцепление и мутации отсутствовали. В результате каждого скрещивания возникали два потомка, которые имели одинаковые генотипы.

Каждая особь участвовала в размножении не более одного раза. Особи, которые имели в общем списке нечетный номер, выбирали при помощи случайного числа партнера из особей с четными номерами, не участвовавших до этого в скрещивании. Затем в действие вступал один из двух механизмов

ассортативности. При этом, как и в аналитических моделях, единственной характеристикой особи, влияющей на фенотип, было число аллелей "0" в ее геноме.

Первый механизм ассортативности имитировал экологическую изоляцию. В момент размножения особи делились на несколько субпопуляций. Вероятности, с которыми особи данного фенотипа относились к каждой из субпопуляций, в процессе опыта не менялись. Принадлежность каждой конкретной особи определялась с помощью случайного числа. Скрещивания между особями, относящимися к разным субпопуляциям, были невозможны.

Второй механизм имитировал этологическую изоляцию. При этом все особи составили единую популяцию. Вероятность того, что между данной парой особей произойдет скрещивание, определялась фенотипами потенциальных партнеров. Если встречались особи с одинаковым фенотипом, скрещивание происходило всегда, если различие было максимально возможным, скрещивания не происходило. Если скрещивание произошло, начиналось формирование потомства данной пары особей. В противном случае особь с нечетным номером искала другого партнера или погибала, если скрещивание ни с одной из неучаствовавших в размножении особей с четными номерами не осуществилось.

После того, как все особи данного поколения вступили в скрещивание или погибли, начиналось следующее поколение.

Во всех опытах исходная популяция создавалась с помощью датчика случайных чисел и ее генетическая структура, как и следовало ожидать, подчинялась закону Харди-Вайнберга. Начальные частоты аллелей "0" во всех локусах были равны и составляли, в разных опытах, 30 или 50%. Поскольку результаты в обоих случаях были сходными, мы будем рассматривать только те опыты, в которых исходная частота аллелей "0" равна 50%.

Начальная численность популяции составляла 800 особей. В течение опыта она несколько снижалась за счет того, что некоторые особи не находили партнеров для размножения. Однако это снижение было невелико, и в конце эксперимента численность популяции была не менее 700 особей. Таким образом скрещивание, имевшее место в наших опытах, было почти чисто ассортативным, селективная компонента была невелика.

Все эксперименты длились 100 поколений. В большинстве случаев мы ставили по 5 опытов в идентичных условиях. Все

повторности давали сходные результаты. Мы будем для наглядности приводить в таблицах данные тех опытов, в которых случайные блуждания частот аллелей были невелики.

Работа была проведена в Научно-исследовательском вычислительном центре АН СССР на машине ЕС-1040.

Результаты машинных экспериментов.

Однолокусные модели

Если репродуктивная изоляция достигалась за счет различий в одном локусе, во всех случаях наблюдалось видообразование (табл. 1). При этом в первых поколениях происходило быстрое снижение численности гетерозигот. Затем этот процесс замедлялся, однако к 100-му поколению популяция во всех опытах состояла только из гомозиготных особей. В табл. 1 приведены изменения частот генотипов в ходе эксперимента. Здесь, как и во всех других таблицах, на пересечении i -го столбца и j -й строки находится частота особей с $i-1$ аллелями "0", в поколении, номер которого указан в j -й строке.

Т а б л и ц а 1

Однолокусная модель этологической изоляции.

(Вероятность скрещивания между гомо- и гетерозиготой равна $1/2$)

N	1	2	3
1	0,238	0,503	0,259
3	0,338	0,279	0,383
5	0,380	0,207	0,413
10	0,434	0,119	0,447
20	0,448	0,082	0,470
50	0,501	0,012	0,487
100	0,511	0,000	0,489

Перейдем теперь к описанию экспериментов с многолокусными популяциями.

Таблица 2

Двухлокусная модель экологической изоляции

N	a					B				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	0,065	0,240	0,393	0,247	0,055	0,051	0,220	0,396	0,267	0,066
3	0,077	0,240	0,382	0,231	0,070	0,058	0,220	0,395	0,267	0,060
5	0,067	0,241	0,383	0,233	0,076	0,090	0,240	0,305	0,262	0,103
10	0,096	0,273	0,278	0,264	0,089	0,131	0,231	0,204	0,264	0,170
20	0,095	0,241	0,347	0,237	0,080	0,157	0,200	0,186	0,257	0,200
50	0,072	0,175	0,358	0,265	0,130	0,159	0,223	0,212	0,243	0,163
100	0,113	0,245	0,315	0,229	0,098	0,162	0,253	0,184	0,250	0,151
	$\alpha = \frac{3}{4}$	$\beta = \frac{1}{2}$	$\gamma = \frac{1}{4}$			$\alpha = \frac{3}{8}$	$\beta = \frac{1}{2}$	$\gamma = \frac{1}{8}$		

N	c				
	1	2	3	4	5
1	0,059	0,271	0,360	0,235	0,075
3	0,108	0,247	0,325	0,229	0,081
5	0,126	0,287	0,275	0,219	0,093
10	0,230	0,205	0,170	0,208	0,187
20	0,329	0,163	0,088	0,178	0,242
50	0,365	0,155	0,055	0,179	0,246
100	0,491	0,074	0,006	0,072	0,357
	$\alpha = 1$	$\beta = \frac{1}{2}$	$\gamma = 0$		

Таблица 3

Четырехлокусная модель экологической изоляции

N	a							b		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0,004	0,031	0,116	0,221	0,286	0,210	0,104	0,023	0,005	
3	0,010	0,025	0,135	0,192	0,237	0,208	0,125	0,058	0,010	
5	0,020	0,097	0,128	0,156	0,139	0,225	0,145	0,070	0,020	
10	0,033	0,120	0,159	0,141	0,074	0,139	0,165	0,134	0,035	
20	0,053	0,123	0,128	0,104	0,060	0,108	0,220	0,126	0,078	
50	0,127	0,168	0,111	0,026	0,032	0,058	0,143	0,218	0,119	
100	0,181	0,208	0,096	0,017	0,016	0,042	0,102	0,189	0,149	
	$\alpha_l = 1, l \leq 3; \alpha_4 = \frac{1}{2}; \alpha_i = 0, i \geq 5$									
N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0,003	0,040	0,104	0,210	0,292	0,206	0,116	0,023	0,007	
3	0,006	0,051	0,094	0,207	0,253	0,239	0,118	0,025	0,007	
5	0,005	0,062	0,139	0,219	0,208	0,180	0,137	0,033	0,017	
10	0,013	0,086	0,123	0,144	0,203	0,198	0,127	0,091	0,015	
20	0,023	0,096	0,147	0,158	0,165	0,168	0,142	0,080	0,021	
50	0,019	0,092	0,118	0,206	0,142	0,189	0,132	0,089	0,013	
100	0,014	0,065	0,098	0,189	0,149	0,202	0,189	0,088	0,016	
	$\alpha_0 = \alpha_1 = \alpha_2 = 0; \alpha_3 = \frac{3}{4}; \alpha_4 = \frac{1}{2}; \alpha_5 = \frac{1}{4}; \alpha_6 = \alpha_7 = \alpha_8 = 0$									

Экологическая изоляция

Наибольший интерес представляет для нас изменение конечного состояния популяции по мере приближения значений параметров к задающим пороговый эффект (табл. 2). Здесь, как и в предыдущей работе, α , β и γ обозначают доли размножающихся в I-й субпопуляции особей с тремя, двумя и одним аллелем "0" в геноме. Оставшиеся особи образуют II-ю субпопуляцию. В случае аддитивного действия генов (а) ассортативное скрещивание приводит к небольшому увеличению числа крайних особей. С другой стороны, в случае эффекта порога (с), по-видимому, происходит распад популяции на виды, причем, как и следовало ожидать, конечные стадии этого процесса идут очень медленно. В промежуточном случае (в) популяция стремится к предвидообразованию.

Аналогично ведет себя популяция и в случае, когда значения параметров приближаются к задающим два других возможных порога: $\alpha = \beta = 1$ и $\gamma = 0$. Зона предвидообразования также оказывается достаточно широкой.

Рассмотрим теперь четырехлокусную модель, в которой особи также распределены между двумя субпопуляциями. Обозначим долю размножающихся в I-й субпопуляции особей с i аллелями "0" в геноме через α_i . Тогда, если действие генов аддитивно, то есть $\alpha_i = \frac{i}{g}$, то конечное состояние нашей популяции практически неотличимо от распределения Харди-Вайнберга (данные не приводятся). В случае эффекта порога при любом его положении происходит видообразование, причем скорость этого процесса еще меньше, чем в случае двух локусов (табл. 3а). Однако, даже при близких к задающим порог значениях параметров, действие ассортативного скрещивания малозаметно (табл. 3в). Вероятно, зона предвидообразования не исчезает, но делается очень узкой.

Для изучения эффекта сильной ассортативности в случае экологической изоляции мы предположили, что в момент размножения особи распределены не по двум, а по нескольким субпопуляциям. Рассмотрим опыт, в котором полиморфные по двум локусам особи распределялись по трем субпопуляциям. Особи, имеющие в геноме только аллели "0", размножались в I-й субпопуляции, особи с одним аллелем "1" распределялись поровну между субпопуляциями I и II, с двумя — с вероятностью 0,5 размножались во II-й и с вероятностью 0,25 в I-й и III-й, с тремя — распределялись поровну между II-й и III-й и со всеми "1" — размножа-

Т а б л и ц а 4

Двухлокусная модель экологической изоляции
с тремя субпопуляциями

N	1	2	3	4	5
1	0,058	0,242	0,384	0,251	0,065
3	0,064	0,263	0,349	0,215	0,109
5	0,110	0,230	0,294	0,222	0,144
10	0,219	0,156	0,184	0,220	0,221
20	0,251	0,161	0,148	0,182	0,258
50	0,238	0,163	0,194	0,141	0,264
100	0,282	0,164	0,122	0,178	0,254

лись только в III субпопуляции. Как видно из табл. 4, конечным состоянием популяции было предвиообразование.

Увеличивая число субпопуляций до четырех, а также меняя распределение особей по субпопуляциям, можно подобрать условия, при которых происходит распад популяции на виды. В четырехлокусной модели существенные отличия конечного состояния популяции от распределения Харди-Вайнберга возникали, если число субпопуляций было больше четырех. Однако из-за большого количества возможных вариантов детальное исследование этой ситуации проведено не было.

Этологическая изоляция

Рассмотрим сначала действие эффекта сильной ассортативности. Будем обозначать через α , β и γ вероятности скрещивания внутри пары, составленной из особей, различающихся по числу аллелей "0" в геноме на 1, 2 и 3, соответственно. В предыдущей работе остался неисследованным случай ($\beta \neq 0$, $\gamma = 0$). Как следует из табл. 5а, в этом случае популяция, по-видимому, не распадается на виды, хотя, как уже отмечалось, мы не можем отличить наблюдающееся при малых β предвиообразование от видообразования. При $\gamma \neq 0$ также возможно предвиообразование, если β и γ малы.

Таблица 5

Двухлокусная модель этологической изоляции

N	a					B				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	0,061	0,244	0,393	0,241	0,061	0,063	0,245	0,401	0,219	0,072
3	0,085	0,238	0,308	0,268	0,081	0,152	0,249	0,264	0,175	0,160
5	0,134	0,219	0,284	0,257	0,106	0,218	0,171	0,231	0,162	0,218
10	0,153	0,228	0,254	0,206	0,159	0,352	0,082	0,107	0,134	0,325
20	0,140	0,201	0,239	0,227	0,193	0,433	0,061	0,035	0,058	0,413
50	0,208	0,213	0,192	0,188	0,199	0,469	0,009	0,004	0,002	0,516
100	0,227	0,217	0,170	0,216	0,170	0,480	0,000	0,000	0,000	0,520
	$\gamma = 0$, $\beta = \frac{1}{2}$, $\alpha = 1$					$\gamma = 0$, $\beta = 0$, $\alpha = 1$				

Таблица 6

Четырехлокусная модель этологической изоляции

N	a								B
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1	0,001	0,035	0,101	0,247	0,258	0,218	0,104	0,030	0,006
3	0,007	0,058	0,133	0,231	0,206	0,196	0,106	0,050	0,013
5	0,015	0,058	0,136	0,117	0,235	0,116	0,134	0,063	0,016
10	0,028	0,092	0,130	0,184	0,197	0,144	0,120	0,077	0,028
20	0,024	0,086	0,127	0,154	0,190	0,192	0,143	0,055	0,029
50	0,033	0,109	0,130	0,157	0,155	0,160	0,155	0,066	0,035
100	0,050	0,091	0,150	0,141	0,142	0,144	0,133	0,106	0,043
			$\alpha_o = 1$,	$\alpha_1 = \frac{3}{8}$,	$\alpha_2 = \frac{3}{4}$,	$\alpha_3 = \frac{f}{8}$,	$\alpha_l = 0$,	$l \geq 4$	

N	a								B
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1	0,006	0,035	0,118	0,204	0,260	0,228	0,120	0,028	0,001
3	0,023	0,058	0,138	0,199	0,217	0,151	0,144	0,060	0,010
5	0,036	0,086	0,142	0,183	0,167	0,160	0,132	0,074	0,020
10	0,070	0,106	0,137	0,153	0,114	0,135	0,122	0,103	0,060
20	0,126	0,145	0,104	0,096	0,096	0,104	0,079	0,132	0,118
50	0,202	0,146	0,116	0,060	0,039	0,060	0,148	0,164	0,216
100	0,261	0,180	0,045	0,027	0,014	0,034	0,079	0,144	
			$\alpha_o = 1$,	$\alpha_1 = \frac{7}{8}$,	$\alpha_2 = \frac{3}{4}$,	$\alpha_l = 0$,	$l \geq 3$		

Таблица 7

Двухлокусная модель этологической изоляции.
Эффект порога

N	a					B				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	0,068	0,241	0,368	0,270	0,053	0,071	0,268	0,384	0,198	0,079
3	0,156	0,217	0,257	0,229	0,141	0,115	0,235	0,320	0,233	0,097
5	0,132	0,266	0,174	0,248	0,180	0,153	0,264	0,204	0,256	0,123
10	0,226	0,210	0,119	0,234	0,211	0,203	0,269	0,123	0,227	0,178
20	0,283	0,193	0,081	0,182	0,260	0,218	0,248	0,162	0,203	0,169
50	0,383	0,100	0,029	0,093	0,202	0,242	0,242	0,087	0,230	0,199
100	0,427	0,077	0,009	0,084	0,403	0,381	0,201	0,064	0,140	0,214

Как и следовало ожидать, при $\alpha = 0$ и $\gamma = 0$ происходил распад популяции на виды (табл. 5в). В случае аддитивного действия генов, то есть при $\alpha = \frac{3}{4}$, $\beta = \frac{1}{2}$ и $\gamma = \frac{1}{4}$, конечное состояние популяции было очень близко к наблюдавшемуся в аддитивном случае при экологической изоляции (данные не приводятся).

Перейдем к описанию опытов с четырехлокусными моделями. Обозначим через α_i вероятность скрещивания внутри пары, образованной особями, количество аллелей "0" в геномах которых отличается на i . Оказалось, что если $\alpha \neq 0$ при $i > 5$ (сюда же относится и аддитивный случай $\alpha_i = 1 - \frac{i}{8}$), то влияние ассортативного скрещивания на состояние популяции несущественно (данные не приводятся). Если "максимально допустимое" расстояние между партнерами равно 3, распределение особей по генотипическим классам делается плосковершинным (табл. 6а). Если $\alpha_i = 0$ при $i \geq 3$, по-видимому, наблюдается видообразование (табл. 6в).

В предыдущей работе приведены доводы в пользу того, что пороговый эффект вызывает видообразование в любой модели ассортативного скрещивания. Для иллюстрации этого факта мы предположили, что в двухлокусной популяции скрещивание внутри пары происходит всегда, кроме случая, когда одна особь имеет больше двух аллелей "0" в геноме, а другая меньше. Из табл. 7а видно, что популяция распадалась на виды. Для изучения предвидообразования мы предположили, что скрещивание с вероятностью $\frac{1}{3}$ происходит также, когда один из партнеров имеет 3, а другой 1 аллель "0" (табл. 7в).

В четырехлокусной модели также наблюдалось видообразование за счет эффекта порога, причем зона предвидообразования оказалась несколько более широкой, чем в случае экологической изоляции (данные приводятся).

Обсуждение

Результаты машинных экспериментов, приведенные в настоящей работе, полностью согласуются с данными аналитического исследования. Кроме того, имитационный подход позволил изучить ряд новых вопросов.

Во всех опытах популяция стремилась к своему конечному состоянию неравномерно. Большая часть пути к равновесию преодолевалась за первые несколько поколений, а затем темп изменений резко замедлялся. Это свойство мо-

делей ассортативного скрещивания неоднократно отмечалось разными авторами /6/.

В многолокусных моделях при "аддитивном" действии генов влияние ассортативности скрещивания на генетическую структуру популяции было невелико. По-видимому, наши модели в этом случае близки к модели Райта /7, 8/ с соответствующим коэффициентом корреляции.

Машинные эксперименты показали, что оба эффекта, за счет которых может происходить видеообразование, действуют и при экологическом и при этологическом механизмах ассортативности. Следует отметить, что между пороговым эффектом и "сильной ассортативностью" есть сходство - в обоих случаях некоторые особи сильно репродуктивно изолированы друг от друга за счет малых различий. В то же время, в случае эффекта сильной ассортативности, близкие по фенотипам особи имеют близкие "спектры потенциальных партнеров", тогда как в случае эффекта порога при переходе от одного фенотипа к другому "спектр потенциальных партнеров" иногда меняется скачкообразно, а иногда не меняется вообще. Мы предполагаем, что эффекты порога и "сильной ассортативности" являются двумя крайними ситуациями, в которых ассортативное скрещивание может существенно приближать многолокусную популяцию к видеообразованию, и любой конкретный случай можно, в определенном смысле, рассматривать как комбинацию этих двух эффектов. Напомним, что в предыдущей работе сделано аналогичное предположение об экологическом и этологическом механизмах ассортативности.

В двухлокусных моделях видеообразование наблюдалось при экстремальных значениях параметров. Однако при условиях "общего положения" существует достаточно широкая зона предвиообразования.

В четырехлокусных моделях также наблюдалось видеообразование. Однако скорость его была меньше, а условия - менее реалистичны, чем в случае двух локусов. Существенно и то, что зона предвиообразования в четырехлокусной популяции в случае эффекта порога уже, чем в двухлокусной. В случае сильной ассортативности для предвиообразования в четырехлокусной модели требуется, чтобы различия, достаточные для полной изоляции, были гораздо меньше максимально возможных.

Отметим, что в ряде машинных экспериментов, проделанных после появления работы Кулагиной и Ляпунова /3/, наблюдалось видеообразование в отсутствие отбора. Авторы

исследовали маленькие /3/ и средние /1/, гаплоидные, а также диплоидные /4/ популяции. Особи были полиморфны по многим локусам, причем уже сравнительно небольшие отличия между партнерами делали скрещивание невозможным. Таким образом, в нашей терминологии, имела место этологическая изоляция и эффект сильной ассортативности. Авторы этих работ полагают, что видеообразование в их опытах вызвано случайными эффектами. С нашей точки зрения, естественно предположить, что ведущую роль играл детерминистический механизм, вызванный наличием сильной ассортативности.

Таким образом, для того чтобы ассортативное скрещивание могло без участия отбора существенно влиять на генетическую структуру популяции, требуется, чтобы высокая степень репродуктивной изоляции достигалась за счет малых генетических отличий. Этот вывод до некоторой степени аналогичен результатам Райта, полученным при изучении аддитивной модели. Однако за счет рассмотрения нелинейного взаимодействия генов значительно расширяется круг ситуаций, в которых ассортативное скрещивание существенно перестраивает популяцию.

Конечно, полное описание процесса симпатрического видеообразования возможно только при учете действия и ассортативного скрещивания и отбора. Вклад отбора особенно важен при анализе ситуаций, в которых репродуктивная изоляция достигается за счет различия в нескольких локусах, и само по себе ассортативное скрещивание не влияет, при правдоподобных условиях, на структуру популяции. Однако и в этом случае активная роль ассортативного скрещивания очень существенна /2/. Даже такие его формы, которые сами по себе не влияют на популяцию, могут существенно облегчать процесс видеообразования в присутствии отбора.

Таким образом, можно утверждать, что любая теория симпатрического видеообразования должна учитывать активную роль в этом процессе ассортативного скрещивания.

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность В.В.Меншуткину, чье выступление в Научно-исследовательском вычислительном центре АН СССР в 1976 г. послужило толчком к выполнению настоящей работы и чья помощь на начальном этапе создания модели была очень существенной. Автор благодарен также А.Д.Базыкину, М.В.Мине, А.М.Молчанову, А.С.Розанову за постоянный интерес к работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. КАМЕНЩИКОВ Л.П. О машинном моделировании эволюционного процесса. – Проблемы кибернетики, 1972, т. 25, с. 63–75.
2. КОНДРАШОВ А.С., МОЛЧАНОВ А.М. О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатического видеообразования. Аналитическая модель. См. наст. сб., с. 101.
3. КУЛАГИНА О.С., ЛЯПУНОВ А.А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса. – Проблемы кибернетики, 1966, т. 16, с. 147–169.
4. МАРКОВА Н.М., ШАПИРО А.Р. О влиянии случайных факторов на эволюционный процесс. – В сб.: Вопросы математической генетики, ред. В.А. Ратнер. 1974, с. 144–156.
5. МЕНЩУТКИН В.В. Опыт имитации эволюционного процесса на вычислительной машине. – Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 1977, т. 13, № 5, с. 545–555.
6. GROW J., FELSENSTAIN J. The Effect of Assortative Mating on the Genetic Composition of a Population. – Eugen. Quart. 1968, v. 15, No 2, p. 85–97.
7. WRIGHT S. Evolution and the Genetics of Populations. II. The Theory of Gene Frequencies, 1969.

О ДИССИПАТИВНЫХ СТРУКТУРАХ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

А.Д.Базыкин, Г.С.Маркман

Научно-исследовательский вычислительный центр АН СССР, Пушкино;
Ростовский государственный университет

Введение

До самого последнего времени в рамках математической экологии практически независимо развивались два направления:

а) исследование динамики локальных моделей экологиче-

ких систем* (изучение колебательных режимов, установление возможности множественности устойчивых равновесий и определение их областей притяжений и т.п.);

б) изучение в основном статистическими методами пространственной структурированности экологических систем.

В последние годы, в основном в результате знакомства с достижениями неравновесной термодинамики /1/, химической кинетики /2/ и других естественных наук, тяготеющих к математике, все более глубоко осознается тот факт, что сама пространственная структурированность экологических систем может быть следствием не исходно существующей ландшафтной неоднородности, а специфики локальных взаимодействий, составляющих экосистему популяций между собой и (или) с косыми компонентами среды.

По аналогии с вышеупомянутыми науками возникающие и устойчиво поддерживающиеся таким образом пространственные структуры естественно назвать экологическими диссипативными структурами.

Рассмотрим вкратце эволюцию идей, приведшую к формированию представления об устойчивых диссипативных структурах в химической кинетике. Еще в 40-х гг. нашего века под гипнозом неоправданно расширенного толкования II начала термодинамики считалось, что любая химическая система должна на больших временах приходить в состояние равновесия – постоянное по времени и однородное по пространству.

Затем было вполне осознано, что II начало формируется лишь для систем замкнутых. В открытых же, хотя бы в отношении потока энергии (не обязательно вещества), системах устойчивым термодинамическим режимом могут быть не равновесия, а автоколебания. Такие колебания были обнаружены экспериментально /3/. Формально математически этот шаг подразумевает включение в систему понятий теоретической биологии математической идеи устойчивого предельного цикла.

На следующем этапе развития идей в этом направлении стало ясно (в основном в результате теоретических работ Пригожина и экспериментальных Жаботинского и Заикина), что режим, соответствующий устойчивым колебаниям в ло-

* То есть описываемых уравнениями, в которые не входят пространственные переменные.

кальной системе (синонимами являются термины "сосредоточенная система", "система с полным перемешиванием"), в пространственно распределенной системе с диффузией может приводить не только к синхронным колебаниям по всему пространству, но и к устойчивым, стационарным неоднородным распределениям концентраций, которые также были обнаружены экспериментально и названы диссипативными структурами. Таким образом, второй шаг – открытие и постижение природы диссипативных структур – физически означает открытие термодинамической устойчивости пространственной структурированности (разумеется, в открытых по энергии системах).

Экологические системы заведомо являются энергетически проточными. Кроме того, колебательные режимы в экологических системах давно известны как в лабораторных условиях, так и из полевых наблюдений, и неплохо исследованы теоретически. Представляется интересным математически проанализировать, хотя бы для простейших модельных экологических систем, связь между автоколебательными режимами в системах с полным перемешиванием и диссипативными структурами в распределенных системах.

Исследование такой связи для одной конкретной модельной системы и составляет цель настоящей статьи.

Модель

Классической моделью, описывающей колебания в экологической системе, является модель Вольтерра–Лотка

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \beta xy \\ \dot{y} = -\gamma y + \delta xy \end{cases}, \quad (1)$$

где x – плотность популяции жертвы, y – хищника.

Как известно, система Вольтерра–Лотка негрубая, консервативная. Ее фазовый портрет в первом квадранте (то есть для единственно имеющихся биологический смысл положительных значений популяций) содержит единственное состояние равновесия типа центр, окруженное континуумом нейтральных циклов.

Негрубость системы – серьезный недостаток модели Вольтерра–Лотка. Негрубость означает, что любое отклонение от предпосылок, заложенных в основу модели (а сами эти предпосылки с биологической точки зрения весьма уязвимы), качественно меняет динамическое поведение системы. В частности, учет целого ряда эффектов, например нелиней-

ности характера размножения жертвы при малых плотностях популяции, насыщения хищника при больших плотностях популяции жертвы и т.п., приводит к неустойчивости единственного состояния равновесия в системах. При этом конкуренция, возникающая из-за ограниченности ресурсов жертвы, приводит к тому, что численность популяции не может расти неграниченно. Единственность состояния равновесия, его неустойчивость и ограниченность значений переменных имеют своим следствием возникновение в системах устойчивого предельного цикла или автоколебательного режима. Такие системы и будут интересовать нас в дальнейшем.

Из вышесказанного ясно, что устойчивые предельные циклы возникают в самых различных модификациях классической системы (1). Для наших целей – для выяснения связи между автоколебательными режимами в локальных системах и стационарными диссилиативными структурами в распределенных системах – все эти модификации равнозначны и мы вправе выбрать любую из них.

Рассмотрим систему:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax^2 \frac{K-x}{K} - bxu \\ \dot{y} = -cy + dxu \end{cases} \quad (2)$$

В этой системе сохранены все предпосылки классической системы Вольтерра-Лотка (1) за исключением относящихся к члену, описывающему динамику жертвы в отсутствие хищника. Если в системе (1) динамика популяции жертвы предполагается экспоненциальной $\dot{x} = ax$, то в модели (2) дополнительно принято во внимание два обстоятельства:

1) при малых плотностях популяции для видов, размножающихся половым путем, скорость роста пропорциональна частоте контактов между особями, то есть квадрату плотности популяции /4/;

2) существует устойчивая стационарная плотность популяции жертвы в отсутствие хищника, определяемая уровнем доступных ресурсов, – предпосылка, заимствованная из классической логистической модели.

Мы остановили свой выбор на этой, одной из многих устрашающих нас модификаций системы (1), по двум причинам. Во-первых, она представляется одной из наиболее естественных и, если угодно, элементарных моделей, приводящих к появлению устойчивых предельных циклов. Во-вторых, предварительно была проанализирована модельная по отношению к распределенной схеме "двуяичная" или билокальная схема, предполагающая существование двух пространственно

подразделенных, но связанных между собой потоком мигрантов систем хищник-жертва, динамика каждой из которых описывается (2). Исследования такой ситуации /5/ позволили предположить существование устойчивых диссипативных структур в диффузионной схеме с кинетикой, описываемой (2).

Вернемся, однако, к системе (2). Заменой переменных

$$x = \frac{c}{d} u, \quad y = \frac{ac}{bd} v, \quad t = \frac{d}{ac} \tau,$$

вводя обозначения

$$\beta = \frac{c}{dK}, \quad \gamma = \frac{d}{a},$$

приводим (2) к виду:

$$\begin{cases} \dot{u} = u^2(1-\beta u) - uv \\ \dot{v} = -\gamma v(1-u) \end{cases} \quad (3)$$

Состояниями равновесия системы являются точки

- A) $u = v = 0$;
- B) $u = 1/\beta, v = 0$;
- C) $u = 1, v = 1 - \beta$.

Нетрудно показать, что A - всегда седло, B - устойчивый узел при $\beta > 1$ и седло при $\beta < 1$, C - находится в первом квадранте лишь при $\beta < 1$, причем устойчиво при $\beta > \frac{1}{2}$ и неустойчиво при $\beta < \frac{1}{2}$.

Заметим, что хотя формально в систему входят два параметра β и γ , фактически ее поведение определяется лишь одним из них, а именно β , поскольку ни координаты состояний равновесия, ни их устойчивости от γ не зависят.

Приведем фазовые портреты системы для различных значений параметра β (рис. 1). Из рисунка видно, что при $\beta > 1$ хищник всегда вымирает, при $1 > \beta > \frac{1}{2}$ возможно стационарное существование хищника и жертвы, при $\beta < \frac{1}{2}$ существование возможно лишь в автоколебательном режиме. Именно значения параметра $\beta < \frac{1}{2}$ и будут интересовать нас в дальнейшем.

Перейдем к рассмотрению распределенной системы или, пользуясь устанавливающейся терминологией, системы "диффузия-реакция". Ограничимся рассмотрением одного пространственного переменного ξ . Тогда интересующая нас система запишется в виде:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \mathcal{D}_u \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2} + u^2(1-\beta u) - uv \\ \frac{dv}{dt} = \mathcal{D}_v \frac{\partial^2 v}{\partial \xi^2} - \gamma v(1-u). \end{cases} \quad (4)$$

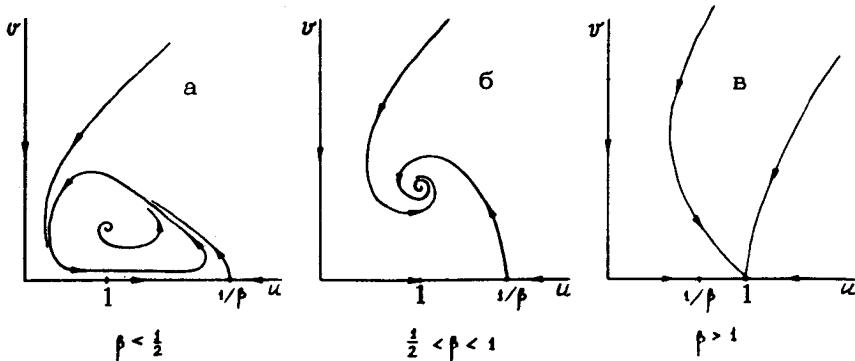


Рис. 1. Схематические изображения фазовых портретов системы (3) при различных значениях параметра β

Не претендуя на полное исследование системы, изучим ее поведение при интуитивно представляющих интерес конкретных значениях параметров. Пусть $\gamma = 1$, $\beta = 0,4$ (что соответствует устойчивому автоколебательному режиму локальной системы), а значения коэффициентов диффузии резко различаются, например $D_u = 0,01$, $D_v = 10$.

В отношении граничных условий существуют, по-видимому, две наиболее естественные экологические постановки:

1. Ограниченный одномерный (по исходной постановке задачи) ареал с непроницаемыми концами. Принимая длину отрезка в качестве единицы масштаба, имеем:

$$\frac{\partial u}{\partial \xi}(0,t) = \frac{\partial v}{\partial \xi}(0,t) = \frac{\partial u}{\partial \xi}(1,t) = \frac{\partial v}{\partial \xi}(1,t) \equiv 0. \quad (5)$$

2. Кольцевой ареал. Опять же, принимая длину ареала за единицу пространственного масштаба, имеем:

$$u(0,t) = u(1,t), \quad \frac{\partial u}{\partial \xi}(0,t) = \frac{\partial u}{\partial \xi}(1,t) \\ v(0,t) = v(1,t), \quad \frac{\partial v}{\partial \xi}(0,t) = \frac{\partial v}{\partial \xi}(1,t). \quad (6)$$

З а м е ч а н и е 1

В природе, вероятно, кольцевые ареалы самого различного масштаба распространены гораздо более широко, чем это принято думать. Достаточно вспомнить береговые линии прудов и озер, уровни постоянной высоты вокруг горных систем и отдельных гор, циркульполирные области и т. п.

З а м е ч а н и е 2

Отрезок с непроницаемыми концами и кольцо – объекты совершенно различные, например, при изучении бегущих волн (импульсов). Что касается анализа диссипативных структур, то условия (5) и (6) представляются очень близкими.

Из соображений удобства численного эксперимента в нашей работе было выбрано условие (6).

Исходная гипотеза состояла в том, что существуют два класса начальных условий:

1. При начальных условиях, принадлежащих первому классу, на больших временах поведение распределенной системы (4) не отличается от поведения локальной системы (3), а именно устанавливается однородный по пространству и автоколебательный по времени режим, соответствующий устойчивому предельному циклу локальной системы.

2. При начальных условиях, принадлежащих второму классу, на больших временах в системе возникает диссипативная структура, то есть устойчивое, стационарное по времени и периодическое по пространству распределение концентраций (ситуация в некотором смысле противоположная или, если угодно, взаимно дополняющая первую).

Результаты и обсуждения

На рис. 2 изображены некоторые из начальных распределений $\psi(\xi, 0)$, приводящих соответственно к устойчивому однородному циклу (рис. 3а) и устойчивой стационарной диссипативной структуре.

Начальное распределение $\psi(\xi, 0)$ всегда принималось однородным $\psi(\xi, 0) \equiv \psi_0$, причем значение ψ_0 принималось соответствующим неустойчивому равновесию (фокусу) локальной системы (3). Конкретно $\psi(\xi, 0) \equiv 0,6$ для всех реализаций модели.

Начальные распределения $\psi(\xi, 0)$ задавались таким образом, что минимум концентрации ψ в диссипативной структуре (если такая возникает) приходился на $\xi = 0,5$, а максимум соответственно на $\xi = 0$ и $\xi = 1$.

Исследовалась лишь "первая гармоника" диссипативной структуры, то есть периодическое решение $\psi(\xi)$, у которого на единичном кольце укладывается лишь один период. В принципе несомненна возможность существования при некоторых значениях параметров и более "высоких гармоник" диссипативных структур, когда на единичном кольце укладыва-

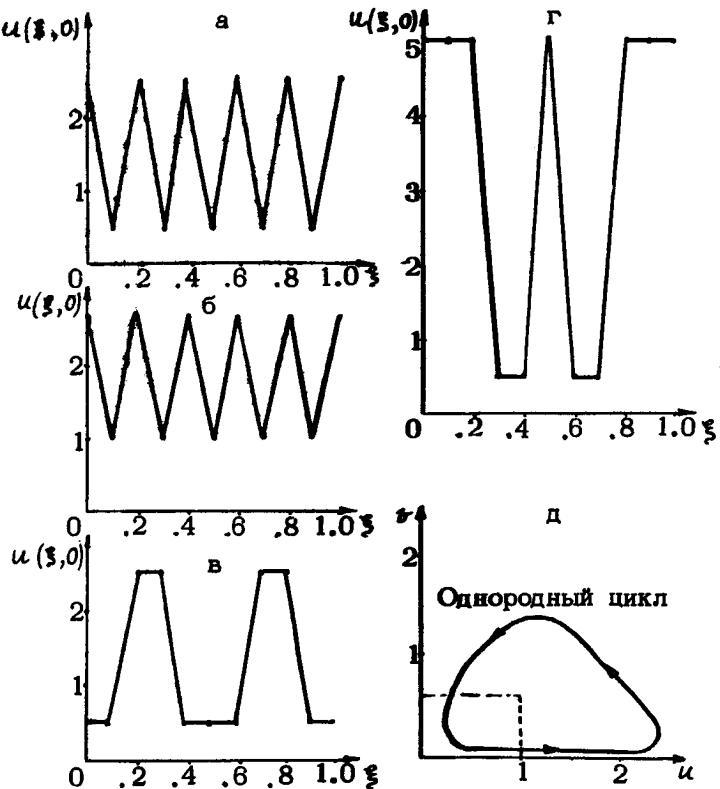


Рис. 2. а-г – некоторые из начальных распределений плотности популяции жертвы, приводящие к синхронным однородным колебаниям по всему кольцевому ареалу (д)

ется два, три и так далее периода изменения концентрации. В настоящей работе такие более высокие гармоники не затрагиваются.

Итак, основной результат состоит в том, что гипотеза подтвердилась. Если кинетические уравнения локальной системы имеют решением устойчивый автоколебательный режим, то соответствующая распределенная система в случае сильно различающихся коэффициентов диффузии (что соответствует практически полному перемешиванию системы в целом по одной из компонент и слабой диффузии по другой), в системе может возникать устойчивое стационарное периодическое по пространству распределение концентраций.

Вернемся к исходной экологической постановке задачи. Пусть имеется "однородный лес", в котором живут "волки"

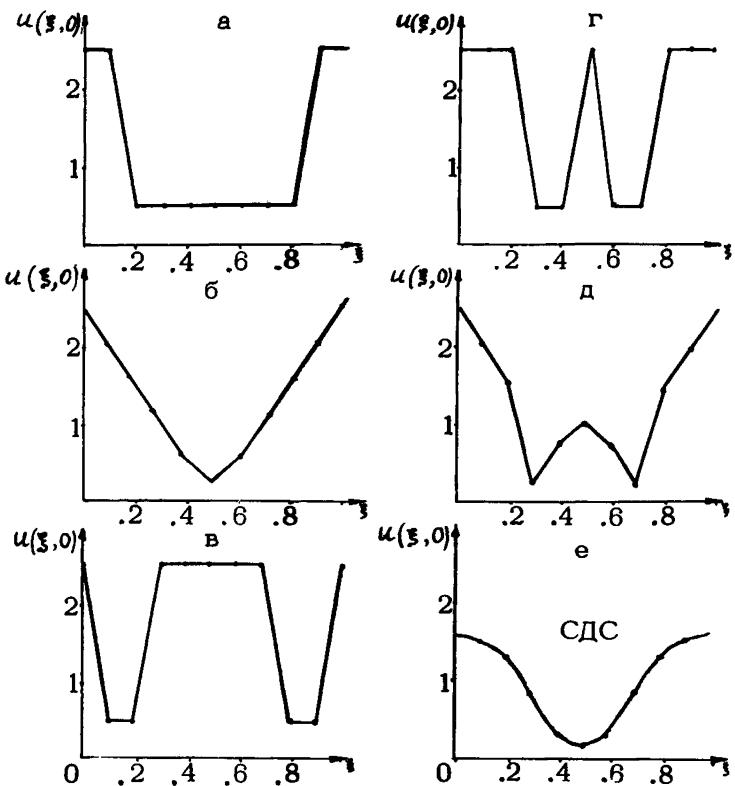


Рис. 3. а-д – некоторые из начальных распределений, приводящие к установлению стационарной диссипативной структуры (е). Обратите внимание на то, что заранее трудно было предвидеть, что, например, начальные распределения 2в и 2г приведут к однородному предельному циклу, тогда как распределения 3в и 3г – к стационарной диссипативной структуре

и "зайцы". Если лес маленький (и волки, и зайцы за жизнь успевают избегать его вдоль и поперек), то они могут существовать, но лишь в автоколебательном режиме. Рассмотрим теперь пространственно одномерный однородный лес (ленточный бор), в котором условия существования те же, что и

* Это, разумеется, лишь умышленно вульгарная интерпретация, не претендующая на какое-либо отношение к реальным волкам и зайцам.

ранее, за исключением того, что зайцы живут довольно оседло, тогда как волки рыщут по всему лесу. Оказывается, что в такой ситуации возможны два исхода: либо по-прежнему происходят синхронные колебания численности по всему лесу, либо – что наиболее интересно – численность волков стабилизируется и одинакова по всему лесу, а зайцев на одном конце леса постоянно очень много (примерно столько, сколько их бывает на пике численности в колебательном режиме), а на другом конце леса – всегда очень мало, хотя условия обитания по всему лесу одинаковы*.

Допускает ли такой формально математически обнаруженный эффект наглядную содержательную интерпретацию? Почему такая структура может быть стационарной?

Пытаясь ответить на этот вопрос, на время отойдем от схемы распределенной системы и рассмотрим модельную по отношению к распределенной системе "двуячичную" (билькальную) схему /5/. Рассмотрим не ленточный бор, а два соседних совершенно одинаковых леса, заселенных волками и зайцами так, что волки свободно бегают из леса в лес, а зайцы живут оседло. Если один лес полностью отрезать от другого, то происходят колебания численности. Ясно, что такие колебания могут происходить синхронно и в паре соседних лесов. Можно ли представить себе стационарную ситуацию, когда в описанных условиях в одном из лесов постоянно много зайцев, а в другом – мало?

Рассмотрим схематический фазовый портрет системы (3) (рис. 1а) при $\beta \leq \frac{1}{2}$. Будем считать для простоты, что устойчивый предельный цикл имеет форму эллипса с осями, параллельными осям координат (рис. 4). (Нетрудно доказать, что при $\beta \approx \frac{1}{2}$ цикл будет близок к описанному).

Численности хищника и жертвы совершают при этом синусоидальные** колебания, причем очевидно, что колебания численности хищника при этом на четверть периода отстают по

* Ясно, что такая картина является утрированной формой реально наблюдаемого пятнистого заселения однородной территории.

** С ростом $(\frac{1}{2} - \beta)$ форма цикла искажается и форма колебаний становится островершинной. Как правило, именно такие колебания действительно наблюдаются. Однако мы здесь пренебрежем этим обстоятельством как эффектом второго порядка.

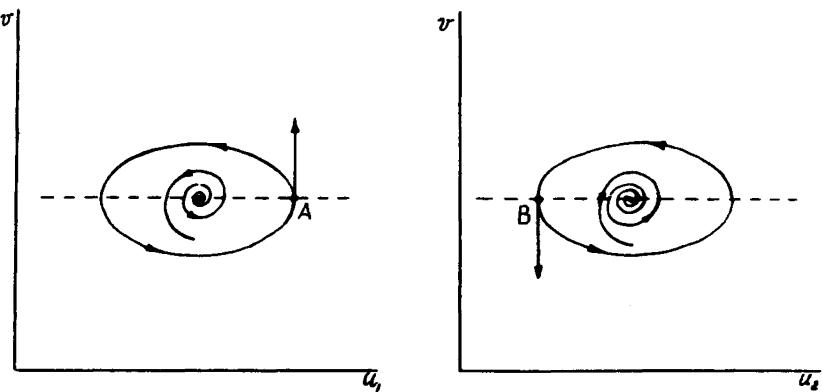


Рис. 4. Схематическая иллюстрация возможности стабилизации в билокальной системе численности жертвы на максимуме амплитуды колебаний в одной подпопуляции и на минимуме – в другой. Подпопуляции жертвы изолированы, популяция хищника свободно перемешивается. Численность хищника стабилизируется на значении, соответствующем неустойчивому равновесию в локальной системе. Объяснения в тексте

фазе от колебаний численности жертвы. Это следует из параллельности осей эллипса на фазовом портрете координатным осям.

Рассмотрим точки А и В на фазовом портрете (рис. 4), отвечающие максимуму и минимуму численности жертвы, соответственно.

Представим теперь себе, что две изолированные подсистемы, каждая из которых описывается (3), находятся в состояниях А и В, соответственно. При этом численность жертвы в первой подсистеме максимальная, во второй – минимальна, а скорости изменения численности жертвы в обеих популяциях равны нулю. Система, условно говоря, стационарна по жертве. Что касается численности хищников, то она, как нетрудно видеть, одинакова в обеих подпопуляциях. Скорости же изменения численностей хищников в этот момент одинаковы и притом максимальны по модулю и имеют разные знаки.

Рассмотрим теперь ту же самую систему в том же самом состоянии, сохранив изолированность подсистем по жертве, но допустив полное перемешивание по хищнику. Нетрудно

видеть, что рассматриваемое состояние новой системы по-прежнему будет "стационарным по жертве": численности жертв в первой и второй популяции будут максимальной и минимальной, соответственно, а скорость их изменения остается равной нулю. Численность хищника в обеих подпопуляциях также остается прежней, поскольку она одинакова в обеих подпопуляциях. Что касается скорости изменения численности, то она в результате полного перемешивания между популяциями усредняется и также оказывается равной нулю. Рассматриваемое состояние оказывается стационарным.

Фигурально можно сказать, что колебания численности жертвы замораживаются в верхней точке в одной подпопуляции и в нижней точке – в другой, а численность хищника стабилизируется в неустойчивом равновесии, поскольку полное перемешивание уравновешивает противоположно направленные тенденции изменения.

Нам представляется, что такое в высшей степени не строгое рассмотрение может способствовать пониманию на интуитивном уровне природы связи между автоколебательными процессами в локальных системах и диссипативными структурами в системах распределенных. Разумеется, такого рода "рассуждения на пальцах" могут способствовать пониманию лишь стационарности диссипативных структур. Вопрос об их устойчивости гораздо сложнее и тоньше, требует строгого математического анализа и на таком уровне наглядности рассмотрения не допускает.

Вернемся к анализу численного исследования системы (4).

Весьма интересной представляется следующая особенность исследуемой диссипативной структуры в системе (4). Пространственное распределение быстродиффундирующей компоненты (хищника) близко к однородному (см. таблицу), что интуитивно понятно, поскольку при коэффициенте диффузии $D_y=10$ кольцо единичной длины, "с точки зрения хищника", представляется почти локальной системой, в которой непрерывно происходит полное перемешивание. Значения концентраций на почти однородном распределении весьма близки к значениям концентраций в точке неустойчивого равновесия локальной системы. Таким образом, наряду с диффузионной дестабилизацией /6/ можно говорить о диффузионной стаби-

0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
566	565	563	561	558	557	558	561	563	565	566

лизации неустойчивого равновесия быстродиффундирующей компоненты диссипативной структурой по медленнодиффундирующей компоненте.

Здесь, возможно, просматривается весьма отдаленная и спекулятивная, но все же аналогия со стабилизацией неустойчивого равновесия быстропериодическим возмущением (эффект Боголюбова–Митропольского).

Проведенное нами исследование системы (4) не является исчерпывающим. Дальнейшее исследование системы (4) и аналогичных систем, порождающих диссипативные структуры, можно планировать в двух направлениях:

1. Определение областей притяжения однородного автоколебательного режима и структуры граничного многообразия между ними в пространстве начальных распределений при фиксированных значениях параметров, другими словами, исследование бесконечномерного фазового портрета системы*. Корректных математических подходов к этой проблеме, насколько нам известно, не существует. Однако некоторое представление о характере областей притяжения можно получить, анализируя не произвольные начальные распределения, а их содержательно интересные однопараметрические (или несколько параметрические) семейства.

2. Исследование параметрического (структурного) портрета системы. Для выбранных нами значений параметров $\beta = 0.4$, $\alpha_u = 0.01$, $\alpha_v = 10$ существуют, как показано выше, начальные распределения, приводящие при $t \rightarrow \infty$ к однородному предельному циклу, и распределения, приводящие к диссипативной структуре. Не вызывает сомнения, что при достаточно больших α_u и α_v единственным асимптотически притягивающим режимом будет однородный предельный цикл. Как выглядит в параметрическом пространстве область существования устойчивой диссипативной структуры? Существует ли в этом пространстве (и, если да, то как устроена?) область значений параметров, при которых однородный по пространству предельный цикл, соответствующий устойчивому предельному циклу локальной системы, для распределенной системы является неустойчивым?

* В системе (4) возможно, хотя и маловероятно, существование и других асимптотически устанавливающихся режимов, например типа бегущей по кольцу волны или квазистохастического поведения.

Выводы

1. Численно исследована модель динамики распределенной системы хищник–жертва:

$$\frac{du}{dt} = \mathfrak{D}_u \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2} + u^2(1-\beta u) - uv$$

$$\frac{dv}{dt} = \mathfrak{D}_v \frac{\partial^2 v}{\partial \xi^2} - v(1-u)$$

на кольцевом ареале при сильно различающихся коэффициентах диффузии ($\mathfrak{D}_u=0.01$, $\mathfrak{D}_v=10$) и при значении параметра $\beta=0.4$, соответствующем автоколебательному режиму (устойчивому предельному циклу) укороченной локальной системы:

$$\begin{cases} \dot{u} = u^2(1-\beta u) - uv \\ \dot{v} = -v(1-u) \end{cases}$$

2. Показано, что в зависимости от начального распределения плотностей популяции по ареалу в системе:

а) либо возникают устойчивые периодические однородные по пространству колебания плотности популяций хищника и жертвы – однородный предельный цикл, аналогичный таковому в локальной системе;

б) либо возникает стационарное пространственно неоднородное периодическое распределение концентраций (устойчивая стационарная диссипативная структура). При этом распределение быстродифундирующего компонента системы (хищника) почти однородно, с плотностью, близкой к стационарному значению в неустойчивом состоянии равновесия локальной системы (стабилизация неустойчивого равновесия диффузией). Максимальное и минимальное значения плотности медленнодифундирующего компонента (жертвы) в диссипативной структуре близки к таковым для колебаний плотности во времени в локальной модели.

3. Обсуждается вопрос о природе связи между устойчивыми автоколебаниями в локальной системе и стационарными диссипативными структурами в соответствующих пространственно распределенных системах. Предлагается наглядный механизм такой связи.

4. Затронут вопрос о границе областей притяжения однородного предельного цикла и диссипативной структуры в пространстве начальных распределений плотности. Численно найдена граница областей притяжения для простейшего однопараметрического семейства начальных распределений плотности.

ЛИТЕРАТУРА

1. ПРИГОЖИН И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М., ИЛ, 1960.
2. ЖАБОТИНСКИЙ А.М. Концентрационные автоколебания. М., Наука, 1974.
3. БЕЛОУСОВ Б.П. Периодически действующая реакция и ее механизм. – Сборник рефератов по радиационной медицине за 1958 г. М., Медгиз, 1959, с. 145–147.
4. БАЗЫКИН А.Д. Модель динамики численности вида и проблема существования близких видов. – Журнал общей биологии. 1969, т. 30, № 3, с. 259–264.
5. БАЗЫКИН А.Д., ХИБНИК А.И., АПОНИНА Е.А., НЕЙФЕЛЬД А.А. Модель эволюционного возникновения дисси-птивной структуры в экологической системе. См. наст. сб., с. 33.
6. МОЛЧАНОВ А.М. Дестабилизирующая роль диффузии. Препринт № 15. ИПМ, М., 1969.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ КОНЦЕНТРАЦИОННЫХ ВОЛН ЗА СЧЕТ НЕЛИНЕЙНЫХ ГРАНИЧНЫХ ЭФФЕКТОВ

А.П.Коростелев, М.И.Фрейдлин

Московский государственный университет

§1. Постановка задачи

В работе Р.Фишера /10/ при рассмотрении задачи об экспансии доминантных генов возникло дифференциальное уравнение:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad (1)$$

где D – коэффициент "диффузии", характеризующий интенсивность беспорядочных перемещений носителей генов, $f(u)$ – скорость роста концентрации $u(t,x)$ носителей в отсутствие пространственных движений. Вид функции $f(u)$ может быть различным, например, интересен случай, когда $f(u) = u(1-u)$. Если в начальный момент $u(0,x) = 1$ при $x < 0$ и $u(0,x) = 0$ при $x > 0$, то на основе интуитивных соображений Р.Фишер пришел к выводу, что через большое время функция $u(t,x)$

будет близка к решению уравнения (1) типа бегущей волны $v(x-\alpha t)$, где скорость волны $\alpha = 2\sqrt{Df'(0)}$ (если функция $f(u)$ "устроена так же", как функция $u(1-u)$), а профиль $v(\xi)$ определяется как решение задачи:

$$v''(\xi) + \alpha v'(\xi) + f(v(\xi)) = 0; \quad v(+\infty) = 0, \quad v(-\infty) = 1. \quad (2)$$

Точная формулировка соответствующего результата и доказательство были даны в работе Колмогорова, Петровского и Пискунова /1/. В последующих работах (см., например, /6, 7/) эти результаты обобщались и уточнялись, в частности, был рассмотрен многомерный случай.

Наглядно распространение волны является следствием взаимодействия двух процессов: случайного перемещения частиц и размножения (мы считаем, для определенности, что $f(u) = u(1-u)$, так что при $u > 1$ скорость "размножения" отрицательна). В целом ряде задач, по-видимому, естественно считать, что размножение происходит не всюду в пространстве, а на границе области или на каких-то поверхностях меньшей размерности внутри нее. Это должно привести к тому, что волна распространяется в основном вдоль этих поверхностей или, во всяком случае, распространение волны по всему объему определяется поверхностными явлениями. Такой эффект мы наблюдаем, например, при изучении процесса агрегации в колонии микромицетов, посаженных на поверхности агара. Основной организующий сигнал здесь – волна ЦАМФ, которая распространяется за счет диффузии и "усиления" волны отдельными микромицетами /8/. Задача, рассматриваемая в статье /8/, возникла при построении математической модели процесса агрегации микромицетов. Аналогичная ситуация, по-видимому, возникает в океане, где размножение целого ряда видов происходит только в приповерхностном слое. Такие рассмотрения могут быть полезны в экологических задачах: роль поверхностей меньшей размерности могут, например, играть реки, вдоль которых имеется особый режим размножения.

Математически учет поверхностных эффектов указанного рода приводит к тому, что в уравнении нелинейный член принимает вид $\delta_\Gamma(x)f(u)$, где $\delta_\Gamma(x)$ – δ -функция, размазанная по поверхности Γ . Наличие такого члена в уравнении эквивалентно некоторому граничному условию, если Γ – граница рассматриваемой области, или условию склейки решения вдоль поверхности Γ . Таким образом, возникает задача для линейного уравнения с нелинейными условиями

склейки или с нелинейными граничными условиями. Здесь речь будет идти только о нелинейных граничных условиях:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= D \Delta u(t, x), \quad t > 0, \quad x \in D \subset R^2, \\ \frac{\partial u}{\partial n} + f(u) \Big|_{x \in \partial D} &= 0, \quad u(0, x) = g(x) \geq 0.\end{aligned}\quad (3)$$

Если, например, D – полупространство, n – внутренняя нормаль к границе, $f(u) = u(1-u)$, $g(x)$ – финитная функция, принимающая значения 0 и 1, то естественно ожидать, что при больших t область значений функции $u(t, x)$, близких к 1, будет расширяться с некоторой ненулевой скоростью вдоль границы.

При изучении поведения решения задачи (1) при $t \rightarrow \infty$ возникает два вопроса: во-первых, вопрос о скорости распространения волны, во-вторых, вопрос о форме волны. С точки зрения экспериментатора, первый вопрос, по-видимому, важнее, так как скорость волны легче измерять, чем ее форму. Поэтому желательно эти вопросы разделить. Чтобы это сделать, рассмотрим функцию $u^\epsilon(t, x) = u(t/\epsilon, x/\epsilon)$, где ϵ – малый параметр. Если $u(t, x)$ – решение уравнения (1) с начальной функцией в виде ступеньки, то $u^\epsilon(t, x)$ – решение следующей задачи:

$$\frac{\partial u^\epsilon}{\partial t} = \epsilon D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{1}{\epsilon} f(u), \quad u^\epsilon(0, x) = \begin{cases} 1, & x < 0; \\ 0, & x > 0. \end{cases} \quad (4)$$

Решение последней задачи при больших t (или при малых ϵ) близко к $v(\frac{x-\alpha t}{\epsilon})$, где $v(\xi)$ – решение задачи (2). При малых ϵ функция $v(\frac{x-\alpha t}{\epsilon})$ мало отличается от 1 при $x - \alpha t < 0$ и от 0 при $x - \alpha t > 0$. Таким образом, рассмотрение предельного поведения решения задачи (4) при $\epsilon \rightarrow 0$ дает возможность вычислить скорость. Вопрос же о форме волны возникает только в следующем приближении. Переход к задаче с малым параметром позволяет рассмотреть пространственно неоднородный случай, случайные движения, отличные от диффузии, и ряд других вопросов /2/.

При изучении задач с нелинейными граничными условиями типа задачи (3) мы также перейдем к задаче с малым параметром. Пусть D – область в R^d с гладкой границей ∂D . Рассмотрим смешанную краевую задачу:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u^\epsilon}{\partial t} &= \frac{\epsilon}{2} \sum_{i,j} \frac{\partial}{\partial x^i} (a^{ij}(x) \frac{\partial u^\epsilon}{\partial x^j}), \quad x \in D, t > 0, \\ u^\epsilon(0, x) &= g(x) \geq 0, \quad \frac{\partial u^\epsilon(t, x)}{\partial \ell(x)} + \frac{1}{\epsilon} f(x, u^\epsilon) \Big|_{x \in \partial D} = 0,\end{aligned}\quad (5)$$

где $a^{ij}(x)$ – ограниченные вместе с первыми и вторыми производными функции; форма $\sum a^{ij}(x) \lambda_i \lambda_j$ неотрицательно оп-

ределена при $x \in D$; $\ell(x)$ – гладкое векторное поле на ∂D , некасательное к ∂D ; $g(x)$ – непрерывная всюду, кроме конечного числа гладких поверхностей, функция. Относительно функции $f(x, u)$ предположим, что она непрерывна, имеет ограниченную производную по u при $x \in D + \partial D$, $f(x, 0) = f(x, 1) = 0$; $f(x, u) < 0$ при $u \notin (0, 1)$; $f(x, u) > 0$ при $u \in (0, 1)$; $\sup_u |f(x, u)|/u = \frac{\partial f(x, u)}{\partial u} \Big|_{u=0}$.

Обозначим:

$$c(x, u) = u^{-1} f(x, u), \quad c(x) = c(x, 0);$$

$$G = \{x : g(x) > 0\}.$$

§2. О вероятностной интерпретации решения задачи (5)

Перепишем эллиптический оператор L^t в правой части уравнения в задаче (5) в виде:

$$L^t = \frac{\epsilon}{2} \sum_{i,j} a^{ij}(x) \frac{\partial^2}{\partial x^i \partial x^j} + \frac{\epsilon}{2} \sum_i b^i(x) \frac{\partial}{\partial x^i},$$

где элементы вектора $b(x)$ равны $b^i(x) = \sum_j \partial a^{ij}/\partial x^j$. Представим матрицу $\{a^{ij}(x)\}$ в виде $\{a^{ij}(x)\} = \sigma(x) \sigma^T(x)$, где элементы матрицы $\sigma(x)$ ограничены и удовлетворяют условию Липшица.

Решение задачи (5) может быть выражено в терминах диффузационного процесса X_t^t , управляемого оператором L^t в области D , траектории которого отражаются по направлению поля $\ell(x)$ на границе ∂D области D .

Для построения процесса X_t^t мы воспользуемся конструкцией, изложенной в работе /9/. Идея построения процесса X_t^t основана на следующем факте, обнаруженном П.Леви /3/: если W_t – винеровский процесс на прямой, то процесс $X_t = W_t - \min_{s \leq t} W_s$ стохастически эквивалентен винеровскому процессу с отражением в нуле, что позволяет определить X_t как решение стохастического дифференциального уравнения:

$$dX_t = dW_t + \chi_0(X_t) d\zeta(t),$$

где $\zeta(t) = \min_{s \leq t} W_s$ – локальное время процесса X_t в нуле, $\chi_0(x)$ – индикатор точки 0. Приведем подробное описание этой конструкции для случая, когда D является полупространством: $D = \mathbb{R}_+^d = \{x : x^d > 0\}$, а направление $\ell(x)$ совпадает с направлением нормали $\ell(x) = (1, 0, \dots, 0)$ к границе ∂D . Введем отображения:

$$\Gamma : C_{0,T}(\mathbb{R}^d) \rightarrow C_{0,T}(\mathbb{R}_+^d) \quad \text{и} \quad T : C_{0,T}(\mathbb{R}^d) \rightarrow C'_+,$$

где C_t^1 – множество неотрицательных неубывающих вещественных функций, положив для функции $\omega_t = (\omega_t^1; \dots; \omega_t^d) \in C_{0,r}(R^d)$, $\Gamma(\omega_t) = \Gamma_t(\omega) = (\omega_t^1 - \min_{s \leq t} \omega_s^1 / 10; \omega_t^2; \dots; \omega_t^d)$ и $T(\omega_t) = T_t(\omega) = -\min_{s \leq t} \omega_s^1$.

Определим процесс Y_t^ε как решение стохастического дифференциального уравнения с неупреждающими коэффициентами:

$$dY_t^\varepsilon = \sqrt{\varepsilon} \sigma(\Gamma_t(Y^\varepsilon)) dW_t + \frac{\varepsilon}{2} \beta(\Gamma_t(Y^\varepsilon)) dt.$$

Доказывается, что процесс $X_t^\varepsilon = \Gamma_t(Y^\varepsilon)$ является процессом с отражением по направлению поля $\ell(x)$, а функционал $f_t^\varepsilon = T_t(Y^\varepsilon)$ является ассоциированным с процессом X_t^ε локальным временем на границе ∂D [9]. В случае произвольной области и направления отражения также вводятся отображения Γ и T , с помощью которых строятся процессы Y_t^ε и X_t^ε [7].

Рассмотрим теперь задачу, аналогичную задаче (5), но с линейным граничным условием:

$$\frac{\partial v^\varepsilon}{\partial t} = L^\varepsilon v^\varepsilon; \quad \frac{\partial v^\varepsilon}{\partial \ell} + \frac{1}{\varepsilon} c(t, x) v^\varepsilon = 0, \quad v^\varepsilon(0, x) = g(x).$$

Решение задачи v^ε представимо в виде:

$$v^\varepsilon(t, x) = M_x g(X_t^\varepsilon) \exp \left\{ \frac{1}{\varepsilon} \int_0^t c(t-s, X_s^\varepsilon) df_s^\varepsilon \right\}. \quad (6)$$

Простое доказательство равенства (6) основано на том, что пара $(X_t^\varepsilon, f_t^\varepsilon)$, как показано в работе [9], удовлетворяет стохастическому дифференциальному уравнению:

$$dX_t^\varepsilon = \sqrt{\varepsilon} \sigma(X_t^\varepsilon) dW_t + \frac{\varepsilon}{2} \beta(X_t^\varepsilon) \ell(X_t^\varepsilon) df_t^\varepsilon.$$

Это позволяет, используя формулу Ито, доказать, что для любой гладкой функции $F(t, x)$ следующее выражение (как функция от t)

$$F(T-t, X_t^\varepsilon) \exp \left\{ \frac{1}{\varepsilon} \int_0^t c(T-s, X_s^\varepsilon) df_s^\varepsilon \right\} - \int_0^t [\delta F(T-s, X_s^\varepsilon) / \delta \ell + \frac{1}{\varepsilon} c(T-s, X_s^\varepsilon) F(T-s, X_s^\varepsilon)] \exp \left\{ \frac{1}{\varepsilon} \int_0^s c(T-u, X_u^\varepsilon) df_u^\varepsilon \right\} df_s^\varepsilon$$

является мартингалом. Откуда, учитывая граничное условие, для функции $v^\varepsilon(t, x)$ получаем представление (6).

Из представления (6) следует, что для решения $u^\varepsilon(t, x)$ краевой задачи (5) справедливо уравнение:

$$u^\varepsilon(t, x) = M_x g(X_t^\varepsilon) \exp \left\{ \frac{1}{\varepsilon} \int_0^t c(X_s^\varepsilon, u^\varepsilon(t-s, X_s^\varepsilon)) df_s^\varepsilon \right\}. \quad (7)$$

Существование и единственность решения уравнения (7) может быть доказана методом последовательных приближений. Решение уравнения (7) можно также отождествить с решением задачи (5), если оно имеет достаточную гладкость.

Для исследования поведения решения задачи (5) при $\varepsilon \rightarrow 0$ нам потребуется изучить асимптотику величины

$$\varepsilon \ln M_x \varphi(x_t^\varepsilon) \exp \left\{ \frac{t}{\varepsilon} \int_0^t c(X_s^\varepsilon) dF_s^\varepsilon \right\}.$$

Оказывается, что при $\varepsilon \rightarrow 0$ существует предел этой величины, который мы будем обозначать через $V(t, x)$. В нижеследующих рассмотрениях функция $V(t, x)$ играет основную роль, и для вычисления ее в примерах следует выразить ее через коэффициенты оператора L^ε и функцию $c(x)$.

Следуя /4/, определим функционал действия $I_{0,T}$ для процесса Y_t^ε , положив для абсолютно непрерывной функции ψ_t

$$I_{0,T}(\psi) = \frac{1}{2} \int_0^T |\dot{\psi}_s|^2_{\{a_{ij}(r_s \psi)\}} ds,$$

где $\{a_{ij}(x)\} = \{a^{ij}(x)\}^{-1}$, а $|\psi_s|_{\{a_{ij}\}}$ означает норму вектора ψ_s , соответствующую скалярному произведению $(\psi_1, \psi_2)_{\{a_{ij}\}} = \sum a_{ij} \psi_1^i \psi_2^j$.

Будем рассматривать пару (Γ, T) как одно отображение $B = (\Gamma, T) : C_{0,T}(\mathbb{R}^d) \rightarrow C_{0,T}(\mathbb{D}) \times C_+^t$,

и введем функционал $R_{0,T}$, который определим для пары абсолютно непрерывных функций (φ_t, μ_t) следующим образом:

$$R_{0,T}(\varphi, \mu) = -I_{0,T}(B^{-1}(\varphi, \mu)) + \int_0^T c(\varphi_s) \chi_{\partial D}(\varphi_s) d\mu_s, \quad (8)$$

если отображение B^{-1} существует, и $R_{0,T} = -\infty$ в противном случае.

Как следует из общих результатов /4/, гл. 3),

$$V(t, x) = \sup \{ R_{0,T}(\varphi, \mu) \mid \varphi_0 = x, \varphi_t \in G, \dot{\mu}_s \geq 0 \}. \quad (9)$$

В рассмотренном выше случае полупространства общие формулы (8) и (9) для $R_{0,T}$ и $V(t, x)$ могут быть переписаны в более явном виде, поскольку в этом случае отображение B может быть явно обращено /7/:

$$\varphi_t = B^{-1}(\varphi, \mu) = \varphi_0 - \int_0^t \chi_{\partial D}(\varphi_s) \ell(\varphi_s) d\mu_s. \quad (10)$$

Подставляя (10) в (9), получаем

$$V(t, x) = \sup \left\{ -\frac{1}{2} \int_0^t |\dot{\varphi}_s - \chi_{\partial D}(\varphi_s) \ell(\varphi_s) \dot{\mu}_s|^2_{\{a_{ij}(\varphi_s)\}} ds + \right. \\ \left. + \int_0^t \chi_{\partial D}(\varphi_s) c(\varphi_s) \dot{\mu}_s ds \mid \varphi_0 = x, \varphi_t \in G, \dot{\mu}_s \geq 0 \right\}. \quad (11)$$

Нетрудно проверить, что максимальное значение в правой части (11) достигается при

$$\dot{\mu}_s = |\ell(\varphi_s)|_{\{a_{ij}(\varphi_s)\}}^{-2} [(c(\varphi_s) + (\dot{\varphi}_s, \ell(\varphi_s))_{\{a_{ij}(\varphi_s)\}}) V_0]$$

и равно

$$V(t, x) = \sup \left\{ \frac{1}{2} \int_0^t (-|\dot{\varphi}_s|^2_{\{a_{ij}\}} + \chi_{\partial D}(\varphi_s) \times \right. \\ \left. \times |\ell(\varphi_s)|_{\{a_{ij}\}}^{-2} [(c(\varphi_s) + (\dot{\varphi}_s, \ell(\varphi_s))_{\{a_{ij}\}}) V_0]^2) ds \mid \varphi_0 = 0, \varphi_t \in G \right\}. \quad (12)$$

$$\times |\ell(\varphi_s)|_{\{a_{ij}\}}^{-2} [(c(\varphi_s) + (\dot{\varphi}_s, \ell(\varphi_s))_{\{a_{ij}\}}) V_0]^2) ds \mid \varphi_0 = 0, \varphi_t \in G \Big\}.$$

§3. Основная теорема

Ограниченню область $G = \{x : g(x) > 0\}$, где $g(x)$ — начальная функция в задаче (5), мы будем называть носителем. Введем множество точек области D , удаленных от границы ∂D и от носителя G на расстояние, не меньшее δ :

$$W_\delta = \{x : x \in D, \rho(x, \partial D + G) \geq \delta\}.$$

Лемма. При $\varepsilon \rightarrow 0$ решение задачи (5) $u^\varepsilon(t, x) \rightarrow 0$ равномерно по множеству $x \in W_\delta$, $t \in [0, T]$.

Доказательство. Решение задачи (5) в точке $x \in W_\delta$ не превосходит вероятности того, что траектория процесса X_t^ε за время t выйдет из шара $\{y : \rho(x, y) \leq \delta/2\}$. При $\varepsilon \rightarrow 0$ эта вероятность убывает как $O(\varepsilon^{-d/2} \exp\{-const \delta/\varepsilon\})$.

Замечание. Утверждение леммы можно уточнить, доказав, что при $\varepsilon \rightarrow 0$ волна за конечное время T проникает в область D на расстояние $O(\sqrt{\varepsilon})$ от границы ∂D или носителя G .

Введем обозначения.

$$Q = \{(t, x) : V(t, x) > 0\};$$

$\chi_Q = \chi_Q(t, x)$ — индикатор множества Q .

Теорема. Пусть выполнено условие: при $(t, x) \notin Q$

$$\begin{aligned} V(t, x) &= \sup \{R_{0,t}(\varphi, \mu) \mid \varphi_0 = x, \varphi_t \in G, \mu \geq 0; \\ &V(t-s, \varphi_s) < 0 \text{ при } \varphi_s \in \partial D, s \in (0, t)\}. \end{aligned} \quad (13)$$

Тогда $\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} u^\varepsilon(t, x) = \chi_Q$ для любой точки $x \in \partial D$.

Доказательство. Сходимость $u^\varepsilon(t, x) \rightarrow 0$ при $\varepsilon \rightarrow 0$ для $(t, x) \notin Q$ следует из определения функции $V(t, x)$ аналогично соответствующему доказательству в работе /2/ (теорема 1).

Пусть $(t, x) \in Q$. Рассмотрим для простоты случай полупространства и нормального отражения. Допустим, что при некотором $\gamma > 0$ $u^\varepsilon(t, x) < 1 - \gamma$. Введем область $\Gamma_\delta = \{y : y \in \partial D, \rho(x, y) < \delta\}$. Выберем δ и Δ столь малыми, чтобы $\min_{\substack{x \in \Gamma_\delta \\ s \in [t-\Delta, t]}} c(x, u^\varepsilon(s, x)) \geq c_1 > 0$. Из условия (13) следует, что для

сколь угодно малого положительного α найдется интервал времени $[t_1, t_2]$ такой, что при $(t, x) \in \Gamma_\delta \cap [t_1, t_2]$ и $(t, x) \geq \varepsilon^{\frac{t}{\Delta}}$. Положим α таким, чтобы выполнялось условие $c_1^2 \Delta - 4\alpha > 0$.

Заметим, что из уравнения (7) вытекает оценка:

$$\begin{aligned} u^\varepsilon(t, x) &\geq M_x \exp \left\{ \frac{c_1 \frac{t}{\Delta} - \alpha}{\varepsilon} \right\} \chi \{ \text{найдётся } t : t_1 \leq t \leq t_2, \\ &X_t^\varepsilon \in \Gamma_\delta \} \geq \text{const } \exp \left\{ \frac{c_1^2 \Delta - 4\alpha}{4\varepsilon} \right\}. \end{aligned} \quad (14)$$

Для того чтобы избежать сложных технических деталей, мы

поясним последнее неравенство для случая, когда нормальная составляющая процесса X_t^ϵ является независящим от остальных координат процессом $\sqrt{\epsilon} W_t$, где W_t – винеровский процесс. В этом случае для совместного распределения f_t^ϵ и $\sqrt{\epsilon} W_t$ известна плотность распределения (15, с. 66). Записывая правую часть первого неравенства в (14) в виде

$$M_0 \left[e^{\frac{c_1 t - \alpha}{\epsilon}} M_{\sqrt{\epsilon} W_t} \chi \{ \exists \tau : t_1 - \Delta \leq \tau \leq t_2 - \Delta ; W_\tau = 0 \} \right].$$

и интегрируя явно последнее выражение по распределению f_t^ϵ , мы можем получить требуемую оценку.

Неравенство (14) показывает, что $\lim_{\epsilon \rightarrow 0} u^\epsilon(t, x) \geq 1$. Из условия отрицательности $c(x, u)$ при $u > 1$ вытекает утверждение теоремы.

З а м е ч а н и е. Комментарии по поводу условия (13), а также уточнение утверждения теоремы в тех случаях, когда это условие не выполняется, можно найти в работе [2].

§4. Примеры и обобщения

Опишем ряд типичных примеров, в которых проявляются различные особенности распространения концентрационных волн на границе. Вычисления в примерах основаны на том, что экстремали φ_s функционала $R_{s,t}$ представляют собой ломаные линии в случае кусочно-постоянных коэффициентов в задаче (5). В примерах рассматривается распространение волн от точечных источников, которые можно рассматривать как предельный случай носителя G , стягивающегося в точку. Во всех примерах рассматривается область D на плоскости R^2 .

П р и м ер 1. Пусть $D = \{(x_1, x_2) : x_2 > 0\}$; $L^\epsilon = \frac{\epsilon \sigma^2}{2} \Delta$, где Δ – оператор Лапласа; $\ell = (0, 1)$; $c(x_1, 0) = c_1$, при $x_1 \leq h$ и $c(x_1, 0) = c_2$ при $x_1 > h$ ($h > 0$). Если в начальный момент времени имеется точечный источник в начале координат, то в обе стороны от него начинает распространяться волна со скоростью $v_1 = c_1 \sigma^2$. Если $c_2 > \sqrt{2} c_1$, то в момент $T_0 = \frac{2h\sqrt{c_2^2 - c_1^2}}{c_2 \sigma^2}$ в точке $x = h$ "зажжется" новый источник, от которого распространяется волна вправо со скоростью $v_2 = c_2 \sigma^2$ и влево со скоростью v_1 .

П р и м ер 2. Если в условиях примера 1 $c(x_1, 0) \equiv c$, и в начальный момент точечный источник расположен в точке $(0, h)$, то возникает следующая картина распространения волны: в течение времени $T_0 = 2h/c\sigma^2$ волны нет; в момент T_0 на границе в точке $(0, 0)$ загорается источник, от которого начинает в обе стороны распространяться волна

с бесконечной в первый момент скоростью таким образом, что скорость распространения волны в точке $(z, 0)$ при $|z| < h/\sqrt{3}$ равна $v(z) = c\sigma^2\sqrt{h^2+z^2}/2|z|$. После достижения точек $(\pm h/\sqrt{3}, 0)$ волна продолжает двигаться в обе стороны с постоянной скоростью $v = c\sigma^2$.

Пример 3. Пусть D — полоса шириной h ограниченная прямыми $x_2=0$ и $x_2=h$; $\ell = \frac{c\sigma^2}{2}D$; $\ell(x_1, 0) = (0, 1)$ и $\ell(x_1, h) = (0, -1)$; $c(x_1, 0) = C_1$, $c(x_1, h) = C_2$. В начальный момент точечный источник расположен в точке $(0, 0)$. Картина распространения волны зависит от того, какая из величин C_1 или C_2 больше. Более простой случай имеет место при $C_1 > C_2$. При этом на нижней границе в обе стороны начинает распространяться волна со скоростью $v_1 = c_1\sigma^2$. На верхней границе в момент $T_0 = 2h/c_2\sigma^2$ загорается источник в точке $(0, h)$, от которого движется в обе стороны волна с бесконечной в первый момент скоростью: скорость в точке (z, h) равна $v(z) = c\sigma^2\sqrt{h^2+z^2}/2|z|$. После достижения точек $(\pm z_0, h)$, где z_0 — корень уравнения $v(z_0) = v_1$, волна на верхней границе продолжает распространяться в обе стороны со скоростью v_1 (а не $v_2 = c_2\sigma^2$!). В установившемся движении фронт волны на верхней границе отстает от фронта волны на нижней границе на величину $\sqrt{3}h$.

В случае $C_2 > C_1$ имеет место более сложная картина, в которой фронт волны на верхней границе сначала отстает от фронта волны на нижней границе, а затем обгоняет его. Скорость установившегося движения на обеих границах равна $v_2 = c_2\sigma^2$. На рис. 1 показано поведение фронтов волн на каждой из границ.

Пример 4. Пусть в условиях примера 2 точечный источник находится в начале координат, а поле $\ell = (ctg\alpha, 1)$, где $\alpha(0 < \alpha < \pi)$ — угол между направлением отражения ℓ и положительным направлением оси Ox_1 . При этом волны, распространяющиеся от источника вправо и влево имеют разные скорости, скорость движения волны вправо равна $v = c\sigma^2 \times ctg\alpha/2$. Таким образом, при изменении угла α от 0 до π скорость движения волны падает от $+\infty$ до 0.

Этот пример интересен еще и тем, что к нему сводится задача (5) в полуплоскости при постоянных коэффициентах диффузии в случае анизотропной матрицы диффузии, собственные векторы которой не совпадают с координатными осями. Скорость распространения волны вдоль границы изменяется в зависимости от соотношения собственных значений матрицы диффузии.

Некоторые новые эффекты могут появиться, если в задаче (5) рассматривать оператор L^ϵ более общего вида:

$$L^\epsilon = \frac{\epsilon}{2} \sum_{ij} \alpha^{ij}(x) \frac{\partial^2}{\partial x^i \partial x^j} + \sum_i b^i(x) \frac{\partial}{\partial x^i}$$

Описанные в §2 рассуждения сохраняются в этом случае, причем формула (12) остается справедливой при замене ψ_s на $\psi_s - b(x)$, где $b(x) = (b^1(x), \dots, b^d(x))$. Особый интерес представляет изучение влияния переноса, направленного "вдоль" поля ℓ .

Пример 5. Пусть в условиях примера 1 функция постоянна: $c(x) \equiv c$, а оператор L^ϵ имеет вид:

$$L^\epsilon = \frac{\epsilon \sigma^2}{2} \Delta + b \frac{\partial}{\partial x_1} \quad (b > 0).$$

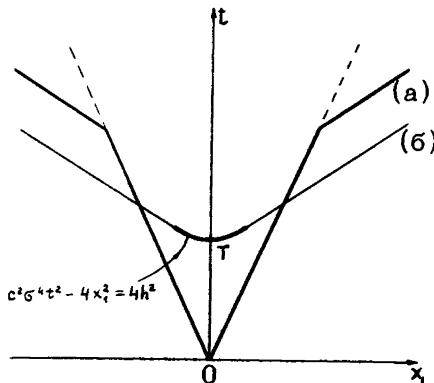


Рис. 1. Поведение фронтов волн в задаче из примера 3:
(а) – фронт волны на нижней границе; (б) – фронт волны на верхней границе

Тогда при $c > 2b$ скорость распространения волны равна $v = \sigma^2 \sqrt{c^2 - 2cb}$, а при $c \leq 2b$ волна не распространяется.

В случае, когда перенос направлен к границе, например, когда оператор L^ϵ имеет вид:

$$L^\epsilon = \frac{\epsilon \sigma^2}{2} \Delta - b \frac{\partial}{\partial x_1} \quad (b > 0),$$

волна распространяется не только вдоль границы, но и внутри области D . Фронт волны для этого случая показан на рис. 2.

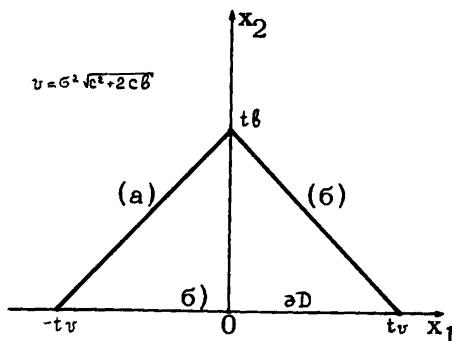


Рис. 2. К примеру 5. При наличии переноса концентрационная волна может проникать внутрь области D : (а) - фронт волны; (б) - граница ∂D

ЛИТЕРАТУРА

1. КОЛМОГОРОВ А.Н., ПЕТРОВСКИЙ И.Г., ПИСКУНОВ Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. - Бюллетень МГУ, сер. матем. и механ., 1937, т. 1, с. 1-26.
2. ФРЕЙДЛИН М.И. Распространение концентрационной волны при случайному движении, сопряженном с ростом вещества. - Докл. АН СССР, 1979, т. 246, № 3.
3. ЛЕВИ П. Стохастические процессы и броуновское движение. М., Наука, 1972.
4. ВЕНЦЕЛЬ А.Д., ФРЕЙДЛИН М.И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. М., Наука, 1979.
5. ИТО К., МАККИН Г. Диффузионные процессы и их траектории. М., Мир, 1968.
6. ARONSON D.G., WEINBERGER H.F. Lecture Notes Math., 1975, v. 446, p. 5.
7. ARONSON D.G., WEINBERGER H.F. Multi-dimensional Nonlinear Diffusion Arising in Population Genetics. - Advances in Mathematics, 1978, v. 30, p. 7.
8. FREIDLIN M.I., SIVAK S.A. Small-parameter method in the Problem of Propagation of Concentration Waves. Propagation of cAMP Wave in Dictyostelium Discoleideum. - Studia biophysica, 1979, (to appear).

9. ANDERSON R.F., OREY S. Small Random Perturbations of Dynamical Systems with Reflecting Boundary. ~ Nagoya Math. J., 1976, v. 60, p. 178-216.

10. FISHER R.A. The wave of advance of advantageous genes. ~ Ann. Eugen., 1937, v. 7, p. 355-369.

ФОРМИРОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ ВИДА (ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ
МОДЕЛЬ)

А.С.Розанов

Научно-исследовательский вычислительный
центр АН СССР, Пушкино

В настоящее время работы в областях генетики популяций, математической экологии и изучения природных популяций ведутся практически независимо друг от друга. Предлагаемая работа представляет собой опыт комплексного исследования, включающего рассмотрение простой эколого-генетической модели в сравнении с некоторыми фактическими данными.

Описание генетических процессов в природных
популяциях и проблема формирования
пространственной генетической
структурьи вида

В последнее время становится все более очевидным, что генетические процессы в большинстве природных популяций не могут быть описаны с помощью панмиксной модели. Чаще всего подвижность особей мала по сравнению с размерами ареала и необходимо учитывать факт распределения особей на территории.

Теория генетических процессов в пространственно распределенных популяциях разработана мало. Исследовались лишь некоторые аспекты проблемы. Возникновение генетических различий за счет случайных изменений генных частот в разных частях ареала изучали Wright /14/, Kimura /13/,

Бабков /1/. Распространение селективно ценного гена на одномерном ареале исследовали Колмогоров и др. /5/, Fisher /12/. Образование границы распространения гена при дистрибутивном отборе было изучено Базыкиным /2/. Фрисман /11/ исследовал распределение генных частот в случае, когда отбор неоднороден по величине и направлению в разных частях одномерного ареала.

Наша задача состояла в развитии предпосылок, заложенных в модели Колмогорова, для двумерной ситуации и в привлечении предсказаний модели для объяснения реальной наблюдаемой пространственной генетической структуры вида.

Сложность и труднообъяснимость пространственной генетической структуры вида хорошо видна на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) – широко распространенного, весьма древнего вида, формирование современного ареала которого было достаточно сложным (рис. 1).

В эпоху наибольшего оледенения (около 200 тыс. лет назад) прыткая ящерица сохранилась в районах Балкан, Кавказа и, возможно, Алтая /3, 15/. В разных частях Балкан и Кавказа в период оледенения сохранились разные группы популяций ящериц, потомки которых в настоящее время рассматриваются как 9 самостоятельных подвидов (рис. 1).

При заселении становившейся пригодной для жизни территории некоторые подвиды образовали удивительно узкие (в настоящее время – несколько десятков километров) гибридные зоны; в области контакта *Lazerta agilis chermonensis* и *L.A. exiqua* возникла гигантская (до 2000 км) зона интерградации признаков.

Детальное изучение вида выявило в пределах ареала большое число генетических границ другого типа: зон резкого перепада частот ряда дискретных морфологических признаков – фенов, своеобразных маркеров генотипического состава популяций /15/. Можно обнаружить как границы распространения отдельных признаков, так и зоны, в которых границы распространения нескольких признаков совпадают; некоторые из таких зон совпадают с ландшафтно-географическими границами, другие не совпадают.

Помимо резких границ, по многим признакам наблюдаются плавные переходы – клины. В одном и том же месте можно обнаружить клины в самых разных направлениях, различной ширины.

Сходные ситуации наблюдаются при исследовании видов самых различных групп животных: птиц, млекопитающих, рыб,

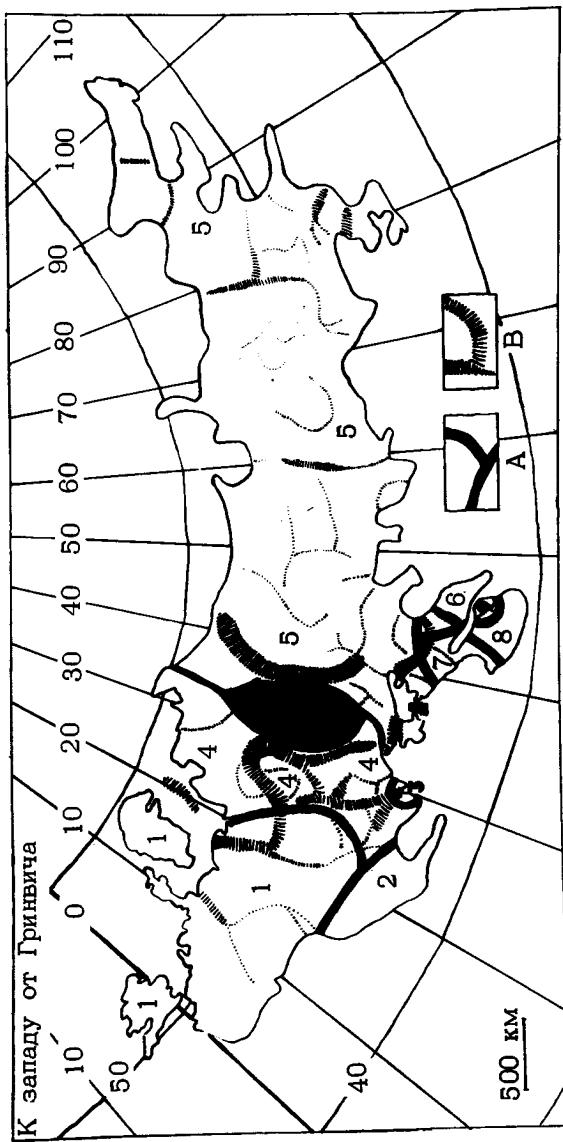


Рис. 1. Структура ареала прыткой ящерицы. А - зоны интеграции подвидов; В - зоны концентрации фенетических границ; ширина линии пропорциональна числу гранни; 1-9 - подвиды:
 1 - *Lacerta agilis agilis*; 2 - *L. a. bosnica*; 3 - *L. a. euxinica*; 4 - *L. a. chersonensis*; 5 - *L. a. exigua*; 6 - *L. a. boemica*; 7 - *L. a. brevicaudata*; 8 - *L. a. grusinica*; 9 - *L. a. iorensis*. (по /15/, с изменениями)

амфибий, моллюсков и пр. Мы не будем давать обзора соответствующей литературы, достаточно большое число примеров подобного рода приведено в книге Э.Майра /6/. В большинстве таких случаев возникают следующие наиболее интересные вопросы, исследование которых составляет предмет данного сообщения:

1. Чем объяснить узость гибридных зон, которые возникли много тысяч поколений назад?
2. Почему в пределах ареала одного вида существуют как очень узкие, так и очень широкие гибридные зоны?
3. Почему множество резких генетических границ возникает практически во всех частях непрерывного ареала?
4. Почему в одном и том же месте могут возникать клины разных направлений и разной ширины?

Некоторые механизмы **возникновения** подобных явлений представляются интуитивно понятными и хорошо известны. Так, в последнее время в связи с развитием тезиса о "коадаптированных генных комплексах" узость гибридных зон часто объясняют отбором против гибридов и ассортативностью скрещивания. Но наиболее популярное толкование подобных фактов – различие направлений отбора (различие адаптивного оптимума признака) в разных частях ареала. Это объяснение подкупает своей простотой, но настораживает его всеобщий характер и его гипотетическая природа: предполагается, что раз есть генетические различия, значит существует соответствующее различие условий. Появляется желание проверить, не существует ли иных причин **возникновения** подобных явлений. Таким образом, предмет нашего исследования – генетические процессы на непрерывном ареале.

Задачи работы:

- 1) изучение некоторых общих закономерностей генетических процессов на непрерывном видовом ареале;
- 2) привлечение полученных результатов для объяснения реальной наблюдаемой пространственной фенотипической структуры вида.

Расселение особей и эволюция генетических границ

По механизму **возникновения** можно выделить два типа генетических границ – возникающие на уже заселенном ареале и образующиеся при заселении свободной территории генетически различными группами. Рассмотрим территорию

(x, z) , равномерно заселенную с постоянной плотностью $\mu = 1$, причем территория слева от оси Oz заселена особями с генотипами $A_1 A_1$, а справа — с генотипами $A_2 A_2$. За счет расселения особей часть генов A_1 , проникнет на территорию, занятую генами A_2 , и наоборот. Изучим динамику распределения частоты гена A_1 на территории за время $t = n \cdot \Delta t$. Пусть вероятность перемещения особи за время Δt на расстояние r распределена $b_1(r), b_2(r), \dots, b_n(r)$, соответственно среднеквадратичная величина расселения $\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_n$; обозначим среднее значение последнего ряда σ , а среднюю величину расселения Δr .

Пусть вероятность выбора направления перемещения ($0 \leq \alpha < 2\pi$) распределена $\varphi_1(\alpha), \varphi_2(\alpha), \dots, \varphi_n(\alpha)$ [$\int_0^{2\pi} \varphi(\alpha) d\alpha = 1$]. Обозначим $V_x = \int_{-\infty}^{\infty} \cos \alpha \cdot \varphi(\alpha) d\alpha$. Если $V_x \neq 0$, то все распределение частот будет перемещаться по направлению Ox со скоростью $2V_x \Delta r$. Поскольку нас интересует динамика распределения частот относительно друг друга, в дальнейшем будем считать $V_x = 0$.

По прошествии времени Δt распределение частоты гена A_1 по направлению Ox при $x \geq 0$ приобретает вид:

$$P_1(x) = \int_x^{\infty} \left\{ \int_{-\infty}^{\alpha} \varphi(\alpha) d\alpha \right\} b(r) dr. \quad (1)$$

Рассмотрим динамику этого распределения:

А. Для случая одинаковой селективной ценности генов (любая пара особей оставляет в среднем двух потомков, каждый ген одного из родителей передается одному из потомков). Сначала примем $\varphi(\alpha) = \text{const}$, $\varphi(\alpha) = \frac{1}{2\pi}$; в этом случае $\int_{-\infty}^{\infty} \varphi(\alpha) d\alpha = \frac{1}{2\pi} \arccos \frac{x}{r}$. Обозначим $S_n(r)$ — вероятность суммарного удаления одного гена A_1 от начального местоположения за время $t = n \cdot \Delta t$. Отметим, что для всех последовательностей, описывающих перемещения животных, выполняется центральная предельная теорема теории вероятностей (в частности потому, что любое распределение $b(r)$ ограничено физическими возможностями животного). Поэтому распределение величины $w(r) = \frac{S_n}{\sigma \sqrt{t}}$ при $n \rightarrow \infty$ будет стремиться к форме $w(r) = 2r \cdot e^{-r^2/2}$, соответственно распределения частоты гена A_1 на территории $x \geq 0$ будет стремиться к форме:

$$P_n(x) = \int_y^{\infty} \arccos \frac{y}{r} \cdot r \cdot e^{-r^2/2} dr, \quad (2)$$

где $y = \frac{x}{\sigma \sqrt{t}}$

При анализе распространения в пространстве селективно нейтрального гена нас в большинстве случаев интересуют большие значения t (порядка 10^4 поколений), в этих случаях форма распределения $P(x)$ практически не зависит от формы $\theta(z)$ и определяется в основном величиной σ .

Форма распределения $\varphi(\alpha)$, вообще говоря, может оказать заметное влияние на распределение $P(x)$. Рассмотрим два крайних случая: когда перемещение особей возможно только в направлении OZ и только в направлении OX . Ясно, что в первом случае распределение частот по территории вообще не будет изменяться со временем; во втором случае изменение распределения частоты гена A_1 будет происходить по законам одномерной диффузии:

$$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{x^2}{2t}} dx, \text{ где } \psi = \frac{x}{\sigma\sqrt{t}}.$$

Здесь $P(x)$ наиболее "вытянутое" распределение.

При формальном рассмотрении возможны все переходы между этими двумя крайностями; однако для описания природных процессов наиболее правдоподобным представляется выражение (2).

Б. Для случая различной селективной ценности генотипов. В этом случае распределение частоты гена A_1 по территории будет определяться взаимодействием двух процессов: расселением особей и изменением частот за счет отбора. Эта задача аналогична задаче о заселении свободной территории, в последнем случае речь идет об увеличении численности за счет размножения. Пусть эффективность действия отбора $\frac{dP}{dt} = F(p)$. Обозначим $P_x = P(x)$. Тогда увеличение числа генов A_1 , $dP = \int F(P_x) dx$, то есть в каждом случае $i=1, n$ форма распределения $P_i(x)$ непосредственно определяет скорость отбора на территории; соответственно существенное значение приобретают формы распределений $\theta(z)$ и $\varphi(\alpha)$.

При решении практических задач мы имеем дело с достаточно большими величинами Δt . Видимо, минимальной биологически осмысленной единицей времени может служить интервал между двумя периодами размножения, максимальной – среднее время жизни одного поколения. Логично предположить, что в таких временных масштабах для довольно большого числа видов форма распределения длин единичных перемещений будет хорошо соответствовать выражению $\theta(z) = 2z \cdot e^{-z^2}$, однако для животных с выраженным территориальным поведением возможны существенные отклонения. Также представ-

ляется наиболее естественной ситуации, когда перемещение особи в любом направлении в среднем равновероятно, однако особенности среды могут заметно влиять на форму $\varphi(\alpha)$. Если для задачи о распространении селективно нейтрального гена существенное значение имеет практически только величина σ , то для задач о заселении свободной территории и о распространении селективно ценного гена или признака существенны также формы распределений $\delta(z)$ и $\varphi(\alpha)$.

Особо отметим, что в той ситуации, которую мы рассматриваем, для любого фиксированного значения x в каждый момент времени $P_{x,t} = \text{const}$. Поэтому задача сводится к исследованию динамики одномерного распределения $P(x)$ во времени. Обозначим распределение вероятности удаления животных по направлению OX от фиксированной точки за единицу времени $\rho(z)$, дисперсию этого распределения σ_ρ^2 , а суммарное удаление за n единиц времени S_n . Тогда для случая одинаковой селективной ценности генов A_1 и A_2 распределение величины $w(z) = \frac{S_n}{\sigma_\rho \sqrt{t}}$ при больших t будет стремиться к форме $w(z) = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2}} / 9$, соответственно распределение $P(x)$ будет стремиться к форме

$$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_y^\infty e^{-\frac{\tau^2}{2}} d\tau, \quad (3)$$

где $y = \frac{S_n}{\sigma_\rho \sqrt{t}}$ (отметим, что $Y_p \sigma_p = y_p \sigma$).

Единичное распределение в общем случае будет выглядеть (при $x > 0, z > 0$):

$$\vartheta(x) = \int_{-\infty}^x \varphi(-a \operatorname{arctg} \frac{z}{x}) \cdot \delta(\sqrt{x^2 + z^2}) dz. \quad (4)$$

Подчеркнем, что для расчета значения σ_ρ и для вычисления с помощью ЭВМ скоростей заселения территории, распространения селективно выгодного гена или признака и т.п. нам не нужно знание самих функций $\varphi(\alpha)$ и $\delta(z)$. Достаточно иметь гистограмму распределения (4), которая может быть практически получена при работе с природными популяциями посредством мечения и повторного отлова животных. Однако реально мы можем получить такую гистограмму распределения (4) для небольшой территории и небольшого интервала времени. При расчетах характеристик эколого-генетических процессов для больших времен и территорий мы вынуждены допустить, что такая форма распределения характерна для всей изучаемой территории на всем изучаемом отрезке времени, что в большинстве случаев вряд ли оправдано. Видимо, в ряде случаев для прикидочных оценок более правильно пользоваться формализованной моделью, допускаю-

$$\text{щей } \varphi(\lambda) = \frac{1}{2\pi} \text{ и } \beta(r) = 2re^{-r^2}, \text{ соответственно;}$$

$$\rho(x) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-(x^2+z^2)} dz = \frac{1}{\sqrt{\pi}} e^{-x^2}$$

(отметим, что $\sigma = \sqrt{2}\sigma\rho$).

Таким образом, для достаточно подробного изучения эколого-генетических процессов в пределах ареала вида желательно знать следующие характеристики природной ситуации: значение σ , значение $\sigma\rho$ для интересующего нас направления, формы распределений $\beta(r)$ и $\varphi(\lambda)$.

Такое исследование экологии прыткой ящерицы было проведено нами при работе в составе Алтайской экспедиции ИБР АН СССР 1975-76 гг.

В 1975 г. 1560 ящериц были помечены ампутацией пальцев, каждая точка поимки отмечалась на местности и на карте. В том же и в 1976 г. было повторно поймано 572 ящерицы, в каждом случае фиксировалось расстояние между точками мечения и повторного отлова, направление перемещения и время между датами мечения и поимки. Оказалось, что среднегодовые перемещения молодых, взрослых ящериц, самок и самцов различаются слабо. Частотные распределения длин годовых перемещений хорошо соответствуют законам случайного блуждания на плоскости, значения среднего квадратического длин перемещений для самцов, самок, взрослых и молодых различаются незначительно и для прикличенных оценок могут быть приняты $\sigma = 100 \pm 20$ м. Выбор направления единичного перемещения в пределах участка площадью 60 га неотличим от случайного. Имеющиеся данные о размерах индивидуальных участков ящериц в Ставропольском крае /7/ и в некоторых других участках ареала /8/ позволяют считать, что подвижность ящериц приблизительно одинакова во всех частях ареала. Сведения о миграциях ящериц /8/ дают основания полагать, что последние не играют существенной роли в жизни ящериц и разные поколения ящериц различаются по подвижности особей не особенно сильно.

Видно, что прыткая ящерица оказалась очень удобным объектом для исследования закономерностей формирования и эволюции пространственной генетической структуры вида — с помощью простой вероятностной модели можно изучать микроэволюционные события разного пространственного и временного масштаба.

Соотношение скорости заселения свободной территории и скорости генетического обмена на непрерывном ареале

Рассмотрим прямоугольную территорию "L", на краях которой расположены рефугиумы 1 и 2, причем генотипы особей различны: $A_1 A_1$ и $A_2 A_2$. Проследим динамику заселения территории и эволюцию генетической структуры, происходящую на таком "одномерном" ареале.

1. Простейшим уравнением, правдоподобно описывающим динамику плотности (u) локальной популяции в постоянных условиях, является логистическое уравнение:

$$\frac{du}{dt} = \gamma u(1-u), \quad (6)$$

где γ – репродуктивный потенциал.

Изменение плотности популяции в пространстве и во времени при этом будет описываться неоднородным уравнением диффузии:

$$\frac{du}{dt} = \frac{\sigma^2}{2} \cdot \frac{d^2u}{dx^2} + \gamma u(1-u). \quad (7)$$

Уравнение (2) имеет решение, соответствующее фронту концентрации плотности постоянной формы, перемещающемуся со скоростью:

$$\lambda = \sqrt{\gamma}. \quad (8)$$

Этот результат был получен для одномерного ареала /5/, позднее показана его справедливость для двумерного случая /10/.

Два встречных фронта заселения "склонутся" в некоторой точке "0", и в результате образуется непрерывный ареал, заселенный с постоянной плотностью, но генетически неоднородный, слева от "0" генотипы $A_1 A_1$, справа – $A_2 A_2$.

2. Рассмотрим эволюцию этой генетической границы в случае, когда генотипы $A_1 A_1$ и $A_2 A_2$ имеют одинаковую приспособленность.

Сразу следует отметить существенное различие в динамике заселения территории, с одной стороны, и динамике диффузионного генетического обмена, с другой. Если в первом случае формируется перемещающийся с постоянной скоростью фронт расселения, то во втором случае такой фронт не формируется, и распределение частоты гена A_1 постоянно меняет свою форму (см. выражения (2) и (3)). Необходимо ввести какой-то количественный критерий для описания генетического обмена между двумя частями популяции. Естественной мерой такого обмена представляется глубина проник-

новения R какой-либо фиксированной концентрации ρ гена A_1 на территорию гена A_2 : $R = \gamma_p \cdot \sigma \sqrt{t}$ или $R = \gamma_p \sigma \sqrt{t}$ (9). Для значений $\rho = 0.05, 0.01$ и 0.001 значения γ_p и $\gamma_p \sigma$ составят соответственно $1.17, 1.65, 2.19$ и $1.64, 2.32, 3.08$.

Таким образом, вторым существенным отличием динамики генетического обмена от заселения ареала является то, что глубина проникновения нейтрального гена на уже занятую другим геном территорию пропорциональна не числу поколений, как при заселении свободной территории, а корню из числа поколений. Другими словами, скорость проникновения нейтрального гена на занятую территорию уменьшается со временем:

$$\frac{dR}{dt} = \gamma \cdot \sigma (\sqrt{t+1} - \sqrt{t}) \quad (10)$$

Для иллюстрации сказанного используем простую имитационную модель, к которой мы будем обращаться в дальнейшем. Территорию $L = 10^3 \sigma$ представим в виде массива 10^3 чисел. Зададим начальное распределение плотности населения ящериц на этой территории (на участках 1–50 и 950–1000 примем $\mu = 1$, на участках 51–949 – $\mu = 0$) и затем проследим изменение плотности при взаимодействии двух процессов: диффузионного расселения (5) и размножения (7). Поскольку взрослая самка прыткой ящерицы откладывает ежегодно 6–12 яиц, годовой репродуктивный потенциал можно принять равным $\tau = 2.5$.

Изобразим распределение частот генов A_1 и A_2 в пространстве через каждые 50 лет в течение 1000 лет (рис. 2). В случае $\sigma \ll L$ (по-видимому, обычная в природе ситуация) на разумных, с биологической точки зрения, временах формирования видовых ареалов ($\sim 10^4$ поколений) гибридная зона остается довольно узкой ($\sim 10^2 \sigma$) и становится практически стабильной.

В природе часто наблюдают узкие гибридные зоны между внутривидовыми группами разного масштаба. Видимо, значительная часть подобных ситуаций – следствие низкой по сравнению с размерами ареала подвижности особей и диффузионной природы процесса "расплывания" гибридной зоны. Для объяснения узости гибридных зон нет необходимости привлекать дополнительные причины – ассортативность скрещивания, отбор против гибридов и т.п. Напротив, специальные причины нужно искать для объяснения глубокого проникновения одних форм на территорию других.

Интерпретация эволюционных процессов на непрерывном ареале с помощью панмиксной модели, явно или неявно ис-

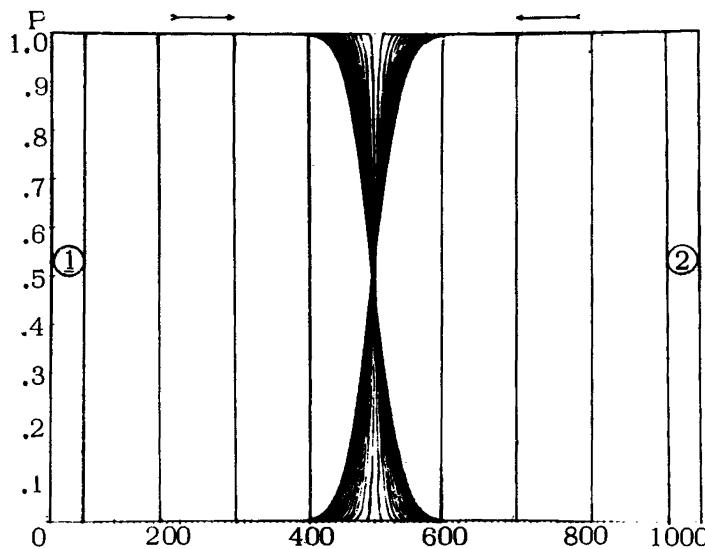


Рис. 2. Соотношение скорости заселения свободной территории и скорости генетического обмена на непрерывном ареале. 1, 2 – рефугиумы. Распределение частоты генов A и A_2 показано в момент времени до начала заселения территории, и затем на 50, 100, 150, ..., 1000-м годах после начала расселения. Стрелками указаны направления встречного заселения свободной территории.

Видно, что свободная территория заселяется очень быстро, формируется гибридная зона, которая расширяется с убыдающей скоростью и становится практически стабильной, оставаясь узкой

пользующая предположение о том, что на больших временах генетический обмен делает пространственно распределенные популяции практически панмиксными, несостоительна. На разумных временах генетический обмен невелик, а сильно удаленные друг от друга участки ареала не могут обмениваться генами вовсе.

Формирование пространственной генетической структуры вида

Соотношение скорости заселения свободной территории и скорости генетического обмена на сплошном ареале во мно-

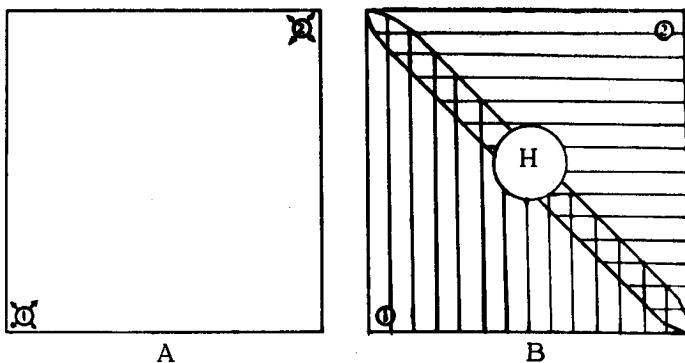


Рис. 3. Заселение территории двумя генетически различными популяциями одного вида и формирование гибридной зоны.

А. Начало заселения территории (стрелками указаны направления заселения). В. Конец заселения. 1, 2 - рефугиумы; Н - гибридная зона.

Поскольку скорость заселения территории постоянна и значительно превышает скорость генетического обмена (которая уменьшается со временем), формируется узкая, практически стабильная гибридная зона, которая имеет на всем протяжении примерно одинаковую ширину

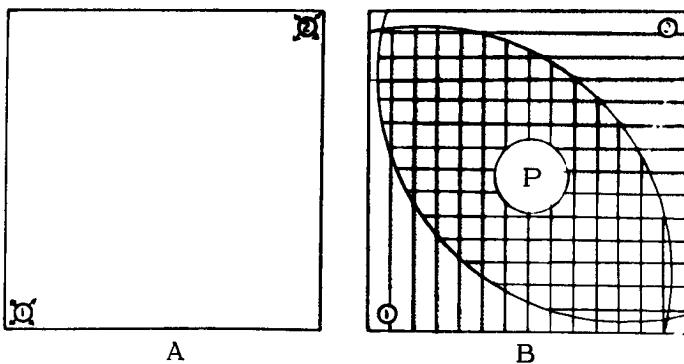


Рис. 4. Заселение территории двумя экологически различными группами, между которыми существует репродуктивная изоляция. А. Начало заселения. В. Конец заселения. 1, 2 - рефугиумы; Р - зона перекрывания.

Обе группы беспрепятственно заселяют одну и ту же территорию

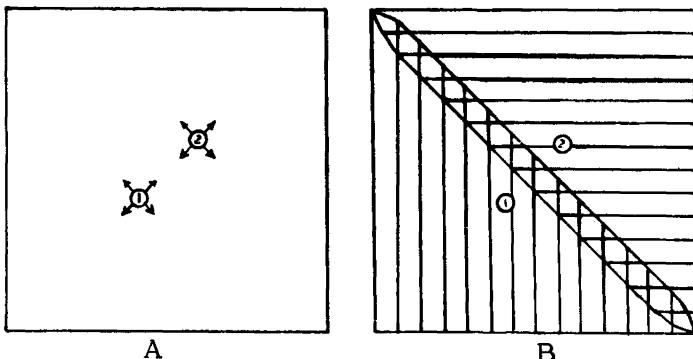


Рис. 5. Заселение территории из двух близко расположенных рефугиумов. Обозначения те же, что на рис. 3.

Возникает узкая и практически стабильная гибридная зона

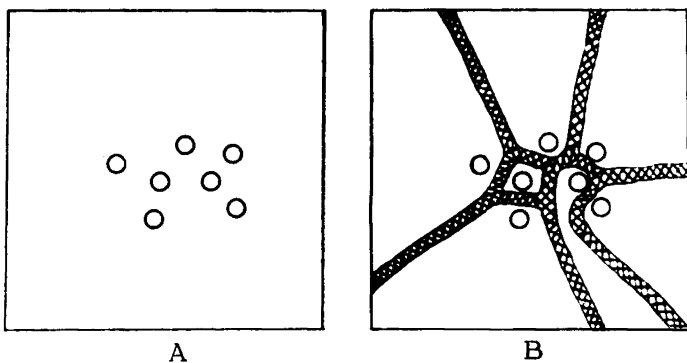


Рис. 6. Возможный результат заселения территории из нескольких рефигиумов. А. Начало заселения. В. Конец заселения.

Видно, что соотношение скорости заселения свободной территории и скорости генетического обмена позволяет объяснить возникновение весьма сложной пространственной генетической структуры вида

гих случаях помогает понять механизм возникновения довольно сложной внутривидовой структуры.

Рассмотрим заселение территории из двух рефугиумов (1 и 2) небольшого размера (рис. 3).

Подчеркнем еще раз, что скорость распространения нейт-

рального гена уменьшается со временем, тогда как скорость фронта заселения ареала постоянна.

Хотя разные части границы образуются в разное время, она будет иметь на всем протяжении мало отличающуюся ширину, поскольку скорость заселения значительно больше скорости обмена генами.

Отметим, что в случае экологической неэквивалентности и репродуктивной изоляции форм они могут свободно проникать на территорию друг друга (рис. 4).

В случае, когда рефугиумы расположены близко друг от друга (рис. 5), возникает структура, аналогичная изображенной на рис. 3.

Если заселение территории начинается одновременно из нескольких рефугиумов, возможно возникновение весьма замысловатых вариантов (рис. 6).

Эколого-генетическая модель формирования ареала прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

Сказанное позволяет наиболее простым и естественным образом объяснить возникновение современной подвидовой структуры прыткой ящерицы. Узкие гибридные зоны, образовавшиеся при расселении трех подвидов из Балканских рефугиумов, и четыре подвида, "не успевшие" расселиться с Кавказа – прекрасная иллюстрация к модельной ситуации, приведенной на рис. 6.

Специального обсуждения требует широкая (около 2 тыс. км) зона гибридизации между подвидом Балканской группы (*Lacerta agilis chersonensis*) и подвидом Кавказской группы (*L. a. eisiqua*) – легко подсчитать, что время, необходимое для формирования гибридной зоны такой ширины, в несколько сотен раз превышает время существования вида.

Представляется правдоподобной следующая гипотеза истории возникновения такой зоны. Баланская и Кавказская группы популяций были практически полностью изолированы друг от друга с момента возникновения – около 1 млн. лет назад. Отметим, что все это время они жили в существенно разных условиях. Представляются оправданными следующие предположения о биологических свойствах этих групп до вторичной встречи при отступлении ледника: 1) они были экологически неэквивалентны; 2) между ними возникла репродуктивная изоляция.

В этом случае, встретившись при заселении освобождающейся от льда территории (на нынешнем месте зоны гибри-

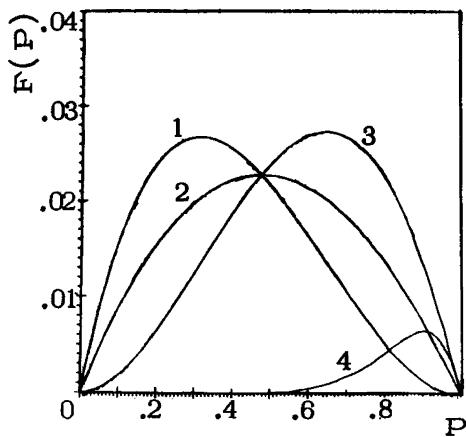


Рис. 7. Эффективность отбора на селективно ценный ($\delta = 0,2$) аллель в локальной популяции для четырех случаев взаимодействия аллелей: 1 – доминирование; 2 – кодоминирование; 3 – отбор на рецессивный аллель; 4 – отбор на один из аллелей, определяющих полигенный признак ($2m = 10$)

дизации ледник сошел около 15 тыс. лет назад), они беспрепятственно могли заселять одну и ту же территорию (соответствующая модельная ситуация изображена на рис. 4). Позднее, возможно, в связи с нарушением биотопов при развитии сельского хозяйства, изолирующие механизмы нарушились и прошла массовая гибридизация по всей зоне перекрывания ареалов. Форма и ширина гибридной зоны свидетельствуют в пользу такого объяснения.

Судьба генетических границ при различиях в селективной ценности генотипов

В этом случае в зоне гибридизации действует отбор в сторону увеличения частоты более ценного генотипа. Рассмотрим несколько вариантов действия отбора (рис. 7).

1. Отбор в пользу доминантного гена:

$$\frac{dp}{dt} = \delta p(1-p)^2, \quad (11)$$

где δ – селективное преимущество, p – частота аллеля.

2. Отбор в случае кодоминирования:

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\delta p(1-p)}{2(1 + \delta p)}. \quad (12)$$

3. Отбор на рецессивный ген:

$$\frac{dp}{dt} = \frac{5p^2(1-p)}{1 + 5p^2}. \quad (13)$$

4. Отбор на селективно ценный признак, определяемый "m" dialлельными локусами, проявляющийся только в присутствии всех "2m" ценных аллелей (полигенный признак в строгом смысле слова):

$$\frac{dp}{dt} = \frac{5p^{2m}(1-p)}{1 + 5p^{2m}}. \quad (14)$$

Сразу же подчеркнем принципиальное различие характера отбора в рассматриваемом случае и в локальной популяции. В локальной (панмиксной) популяции для каждого момента времени характерны свое значение частоты селективно ценного признака и соответствующая ему эффективность отбора, поэтому при малых частотах отбор на селективно ценный рецессивный ген практически невозможен, а отбор на полигенный признак вообще возможен только при частотах, близких к 1 (рис. 7). В нашем случае в зоне гибридизации всегда имеется градиент всех значений частот $1 < p < 0$, соответственно всегда имеется зона, в которой отбор идет с максимальной эффективностью.

При взаимодействии процессов вероятностного обмена и отбора в пользу гена A_1 распределение частоты последнего будет описываться неоднородным уравнением диффузии

$$\frac{dp}{dt} = \frac{\sigma^2}{2} \frac{d^2p}{dx^2} + F(p), \quad (15)$$

где $F(p)$ – одно из выражений (11)–(14).

Аналитическое исследование подобных уравнений – сложная математическая задача /4/, но довольно полное представление об интересующих нас процессах удалось получить вычислениями на ЭВМ.

На рис. 8 представлены изменения распределения частоты гена A_1 за 1000 поколений через каждые 50 поколений.

Видно, что при всех вариантах отбора селективно ценный ген A_1 быстро вытесняет ген A_2 , при этом во всех случаях формируется "фронт" частоты гена A_1 практически постоянной формы, который перемещается по территории с постоянной скоростью. Быстрее всего при прочих равных условиях перемещается фронт частоты доминантного гена, медленнее всего – полигенного признака.

Особо подчеркнем, что оказывается возможным эффективный отбор на селективно ценный полигенный признак. В популяционной генетике, работающей почти исключительно с

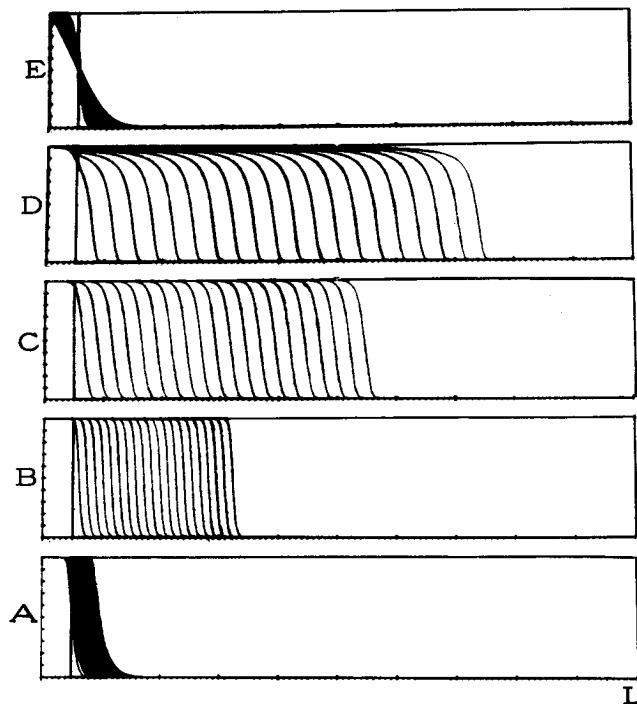


Рис. 8. Изменение распределения частоты P селективно ценного ($\zeta = 0,2$): А – полигенного ($2m = 10$) признака, В – рецессивного гена, С – кодоминантного, Д – доминантного генов, Е – селективно нейтрального гена на заселенной территории L за 1000 лет (через каждые 50 лет)

панмиксными (локальными) моделями популяций, укоренилось мнение о невозможности такого отбора в природе. Действительно, отбор на селективно ценный полигенный признак эффективен в очень узком диапазоне частот, близких к 1. Специфика действия отбора в пространственной модели в том, что в зоне гибридизации всегда есть такой оптимальный участок. Возможность эффективного отбора на полигенный признак имеет существенное значение как для понимания механизмов микроЭволюции, так и для оценки скорости эволюционных изменений вообще.

Таким образом, можно говорить о двух принципиально разных процессах, участвующих в формировании генетичес-

ких границ. В случае одинаковой селективной ценности генотипов быстро формируется узкая и практически стабильная гибридная зона. В случае различной селективной ценности генотипов формируется фронт частоты более ценного генотипа (свообразная узкая движущаяся гибридная зона), который вытесняет альтернативный генотип с постоянной скоростью.

Особого внимания заслуживает переход между этими процессами – случай, когда селективная ценность генотипов различается относительно слабо. Проследим судьбу генетической границы при отборе в пользу доминантного гена при $\delta = 0.002$ (рис. 9).

Видно, что при относительно малом различии в селектив-

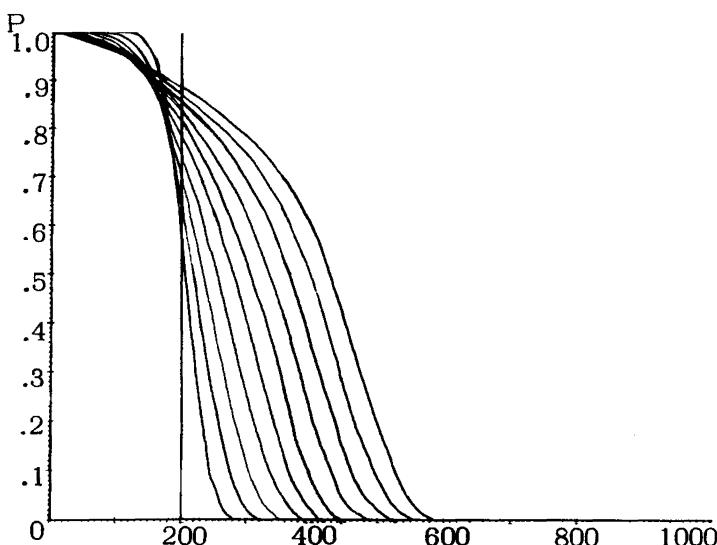


Рис. 9. Динамика распределения по территории частоты "Р" доминантного гена с небольшим селективным преимуществом ($\delta = 0,002$) за 5000 лет через каждые 500 лет. Видно формирование плавной генетической границы – клины

ной ценности генотипов формирование стабильного фронта частоты выгодного генотипа идет очень долго; особое внимание обратим на форму и ширину формирующейся гибридной зоны. Если в случае слабого отбора в пользу полигенного

признака ширина гибридной зоны не принципиально отличается от таковой для случая одинаковой селективной ценности генотипов, то для случая с доминантным и кодоминантным геном это различие весьма заметно. В двух последних случаях формируются широкие малоподвижные зоны плавного изменения частоты генотипов – клины. Видимо, это один из обычных механизмов формирования клинальной изменчивости в природе.

Судьба возникающих на непрерывно заселенной территории селективно ценных мутаций и ценных комбинаций генов

В случае возникновения селективно ценного доминантного или кодоминантного аллеля частота его довольно быстро возрастает и вскоре формируется фронт частоты, распространяющийся по территории во все стороны от места возникновения (машинная имитация процесса изображена на рис. 10). Однако в случае возникновения малых частот рецессивного гена или генов, определяющих селективно ценный полигенный признак ($d\rho/dt = \gamma p^{2m}(1-p)/(1+\gamma p^{2m})$, где $m = 1, 2, 3, \dots$), увеличение частоты идет крайне медленно – отбор эффективен только при больших значениях " ρ ". Поэтому интерес представляет рассмотрение ситуации, в которой на некоторой территории радиуса " d " возникла в результате случайных колебаний генных частот достаточно высокая частота " ρ " селективно ценного аллеля. Дальнейшая судьба распределения частоты в пространстве определяется взаимодействием двух процессов; в каждой точке территории радиуса " d " частота будет уменьшаться за счет расселения и увеличиваться за счет отбора; при этом в случае преобладания первого процесса значения частот могут быстро уменьшиться до значений, при которых эффективность отбора близка к нулю. Полное исследование процесса достаточно сложно (машинная имитация представлена на рис. 10), но мы можем оценить критическое соотношение " d " и " ρ ", при котором за время Δt уменьшение частоты в центре "0" территории за счет расселения ($\Delta\rho = \rho e^{-d^2/\sigma^2}$) будет компенсироваться увеличением частоты за счет отбора ($\Delta\rho = F(\rho)$):

$$d = \sigma \sqrt{\ln \frac{F(\rho)}{F(0)}} , \quad (16)$$

то есть при осмыслиенных значениях $F(\rho) > 10^{-4}$ для быстрого формирования фронта распределения частоты селективно

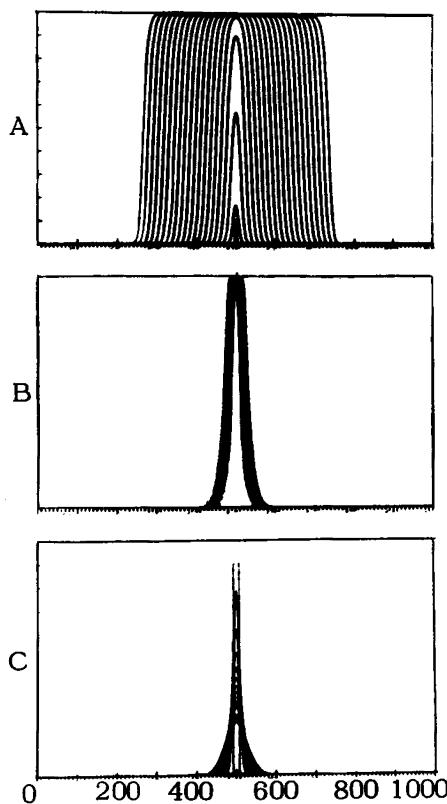


Рис. 10. Эволюция распределения частоты возникшего на заселенной территории селективно ценного ($\zeta = 0,2$) кодоминантного гена (А) и возникшего на небольшом участке территории высокого значения частоты селективно ценного ($\zeta = 0,2$) полигенного признака (В и С). Различие динамики распределения частоты на рисунках "В" и "С" демонстрирует эффект достижения критического соотношения частоты полигенного признака и размера участка территории

ценного рецессивного гена или полигенного признака достаточно случайного возникновения высокой частоты аллелей на сравнительно небольшой ($d = 3-5\sigma$) территории.

Влияние сцепления на процессы формирования генетической структуры вида

Мы рассматривали судьбу отдельных генов и комплекса независимо наследуемых генов. Однако реальным результа-

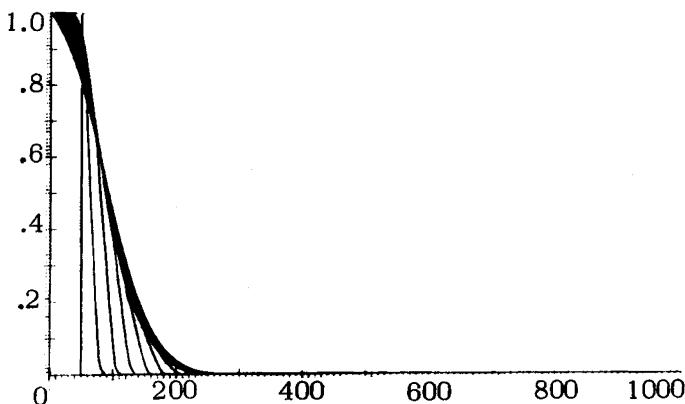


Рис. 11. Динамика распределения частоты "Q" нейтрального гена, сцепленного (вероятность кроссинговера 0.01) с селективно ценным ($\zeta = 0.2$) кодоминантным геном. Виден процесс формирования клины

том действия естественного отбора оказывается не увеличение частоты одного только селективно ценного аллеля, а увеличение числа тех хромосом, которые этот аллель содержат. Фактически селективное преимущество приобретают все гены, в таких хромосомах находящиеся; когда в результате кроссинговера с селективно ценным геном оказываются сцеплены какие-то новые гены, они тоже приобретают соответствующее преимущество. Пусть A и B – локусы одной хромосомы, Q – частота аллеля B_1 , "K" – вероятность кроссинговера между локусами A и B, q – частота тех аллелей B_1 , которые в данный момент времени находятся в одних хромосомах с аллелями A₁. Тогда

$$\frac{dQ}{dt} = q \cdot p^{-1} \cdot (1 - K(1 - Q)) \cdot \frac{dp}{dt}, \quad (17)$$

где $\frac{dp}{dt}$ – одно из выражений (11)–(14).

Изучим изменение распределения частоты гена B₁ в пространстве при действии отбора на сцепленный с ним кодоминантный ген A₁ (рис. 11).

Частота гена, сцепленного с селективно ценным геном, образует пологую клину в направлении движения фронта селективно ценного гена. Форма клины зависит от коэффициента сцепления, скорости движения фронта селективно ценного гена и в меньшей степени от формы этого фронта.

Таким образом, распространение в системе популяций одного селективно ценного гена автоматически подразумевает распространение множества генов, с ним сцепленных – своеобразный "шлейф" селективно ценного гена. Частоты аллелей каждого из полиморфных локусов этой группы сцепления образуют по направлению движения фронта множество клин, параметры которых будут определяться исходными географическими различиями частот, скоростью движения фронта селективно ценного гена и коэффициентом сцепления последнего с соответствующим локусом. Видимо, описанный механизм возникновения клинальной изменчивости достаточно широко распространен в природе.

Если речь идет о распространении ценного полигенного признака, особенно если он определяется большим числом генов, то фактически это означает распространение всего генофонда. При этом менее приспособленные генофонды соседних популяций практически исчезнут.

Дополнительные механизмы формирования пространственной генетической структуры ареала прыткой ящерицы

Распространение любого селективного ценного гена или полигенного признака по заселенной территории идет узким фронтом. Многие из наблюдаемых резких генетических границ по своей природе могут представлять собой не что иное, как фронт распространения селективно ценного гена или признака.

Клинальная изменчивость может формироваться как за счет распространения по территории доминантного гена с незначительным селективным преимуществом, так и за счет распределения в пространстве частот генов, сцепленных с селективно ценным ("шлейф" фронта селективно ценного гена или полигенного признака).

Подчеркнем, что как резкие, так и плавные генетические границы могут формироваться на экологически однородной территории и не могут служить основанием для судеяния об адаптационных особенностях среды.

Изложенное выше позволяет выдвинуть вторую гипотезу возникновения широкой гибридной зоны между подвидами *Lacerta agilis chersonensis* и *L. a. exigua*. Вероятно, что некоторые гены и полигенные признаки первого подвида оказались селективно ценными по сравнению

с соответствующими генами второго подвида и наоборот. Встречное перемещение нескольких фронтов генных частот, особенно если учесть формирование "шлейфов" сцепленных генов, могло вызвать сильное перемешивание генофондов на значительной территории.

Выбор одной из этих гипотез возможен только после тщательного исследования генетики гибридной зоны. Однако имеющиеся отрывочные сведения о морфологии ящериц этой территории /3/ свидетельствуют в пользу первой гипотезы.

Влияние пространственной генетической структуры вида на скорость эволюционных изменений и на видообразование

Обсудим две особенности действия естественного отбора в пространственной модели: возможность быстрого распространения селективно выгодных полигенных признаков (генных комплексов) и рецессивных генов. Эти результаты тесно связаны с двумя важнейшими проблемами эволюционной теории – проблемой скорости эволюционных изменений организмов и проблемой видообразования. Отметим, что проблема эффективности естественного отбора в подавляющем большинстве случаев исследовалась только применительно к локальным популяциям. В результате широко распространилось мнение, что возникающие рецессивные селективно ценные мутации не имеют существенного эволюционного значения, поскольку они практически недоступны для действия естественного отбора (при малых частотах эффективность отбора близка к "0" (рис. 7), а возникающие полезные комбинации генов вообще не поддаются действию отбора (такой отбор возможен только при частотах, близких к 1).

При исследовании пространственной модели оказывается достаточным, чтобы высокая частота рецессивного гена или полигенного признака возникла, например в силу случайных причин, на каком-либо одном небольшом участке ареала вида – после этого она быстро распространится по всему ареалу.

Подчеркнем, что возникновение и распространение ценных генных комбинаций может привести к появлению принципиально новых особенностей фенотипа; не исключено, что по своему эволюционному значению этот процесс может рассматриваться наравне с мутационным процессом.

Сказанное позволяет лучше понять те колоссальные скорости эволюционных изменений, которые часто имели место в истории биосфера.

Рассмотрим случай, когда в разных местах ареала возникли и начали распространяться разные селективно ценные полигенные признаки (комбинации генов). В зоне, где встречаются два фронта разных полигенных признаков, возникающие гибриды будут лишены преимуществ как одного, так и другого комплексов и сформируется очень узкая, "сдавливаемая" отбором гибридная зона. Если же полигенные признаки определяются достаточно большим числом генов, то практически изолированными друг от друга окажутся не только сами комбинации генов, но и все генофонды этих групп – крайне мала будет вероятность такого кроссинговера, чтобы ген одного генофonda включился в геном другого, не нарушив ценности генного комплекса.

Отметим, что в этом случае любое различие генотипов, способствующее ассортативности скрещивания и экологической разнице, окажется селективно ценным.

Понятно, что подобная ситуация резко повышает вероятность возникновения репродуктивной изоляции между этими группами, и, следовательно, видеообразования.

Выводы

I. Распространение в пространстве практически нейтрального гена идет с быстро убывающей скоростью. Зона распространения такого гена становится практически стабильной, оставаясь узкой.

II. Распространение в пространстве селективно ценного гена или полигенного признака идет с постоянной скоростью, при этом формируется фронт концентрации гена постоянной формы. Характер взаимодействия аллелей влияет на форму фронта и скорость его перемещения.

III. Распространение по территории селективно ценного гена влечет за собой распространение всех генов, с ним сцепленных. При этом формируются клины частот аллелей всех полиморфных локусов этой группы сцепления. Форма и ширина клин определяется скоростью распространения фронта селективно ценного гена, коэффициентом сцепления и исходными географическими различиями частот аллелей.

IV. Обилие и разнокачественность генетических границ в пределах непрерывного видового ареала объясняется разнородностью и высокой частотой событий, приводящих к их появлению.

Имеет смысл выделять:

Три типа эколого-генетических процессов:

- 1) заселение территории;
 - 2) распространение по территории селективно ценных генов и групп генов;
 - 3) диффузионный обмен практически нейтральными генами.
- Четыре типа резких генетических границ:
- 1) границы, обусловленные резким различием внешних условий;
 - 2) границы, обусловленные в основном статистическими законами пассивного генетического обмена;
 - 3) границы, формирование и поддерживание которых происходит с участием ассортативности скрещивания и отбора против гибридов;
 - 4) "движущиеся" границы, представляющие собой фронт распространения селективно ценного гена или признака.

Три типа клин:

- 1) клины, обусловленные плавным изменением внешних условий;
- 2) клины, обусловленные распространением доминантных генов с незначительной селективной ценностью;
- 3) клины, которые образуют по направлению движения фронта селективно ценного гена частоты генов, сплеленных с последним ("шлейф" селективно выгодного гена).

V. Характер естественного отбора в природных популяциях резко отличается от такового в локальной модели. В частности, возможно быстрое распространение селективно-ценных рецессивных генов и полигенных признаков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы исследовали некоторые закономерности формирования и эволюции пространственной генетической структуры вида в наиболее общем случае – в предположении, что плотность населения одинакова и постоянна в разных частях ареала, что распределение длин единичных перемещений соответствует законам случайного блуждания на плоскости, единичное перемещение в любом направлении равновероятно, характер расселения особей не изменяется во времени и одинаков в разных частях ареала. Естественно, в любой реальной ситуации все эти допущения в той или иной степени нарушены и количественные характеристики эколого-генетических процессов должны вычисляться каждый раз заново; при этом в

разных ситуациях они могут заметно различаться. Наши результаты могут быть использованы для прикидочных оценок и для формирования качественного представления о закономерностях рассмотренных эколого-генетических процессов.

Изложенная работа – один из первых результатов совместной деятельности лаборатории постнатального онтогенеза ИБР АН СССР им. Н.К.Кольцова и лаборатории математического моделирования НИВЦ АН СССР по изучению закономерностей микроэволюции. Работа выполнена под руководством и при участии канд. физ.-мат. наук А.Д.Базыкина и проф. А.В.Яблокова. В планировании и обсуждении работы неоценимую помощь оказали проф. А.М.Молчанов и канд. биол. наук М.В.Мина. Автор искренне благодарен также сотрудникам НИВЦ АН СССР А.Б.Кириллову, В.И.Крюкову, Ф.С.Березовской и сотрудникам ИБР АН СССР А.С.Баранову и Г.А.Клевезаль за помощь в работе и плодотворное обсуждение.

ЛИТЕРАТУРА

1. БАБКОВ В.В. Модель генетической эволюции популяций с пространственной изоляцией (в машинном эксперименте). – В сб.: Проблемы кибернетики. 1972, М., Наука, вып. 25.
2. БАЗЫКИН А.Д. Отбор и генетическая дивергенция в системах локальных популяций и популяциях с непрерывным ареалом (математическая модель). – В сб.: Проблемы эволюции. 1973, Новосибирск, Наука, т. 3, с. 231–241.
3. ДАРЕВСКИЙ И.С., ЩЕРБАК Н.Н., ПЕТЕРС Г. Систематика и внутривидовая структура. – В кн.: Прятая ящерица. М., Наука, 1976, с. 53–67.
4. ДИКАНСКИЙ А.С. Системы диффузионных уравнений с нелинейной кинетикой. Диффузионные уравнения с нелинейной кинетикой. 1980, Деп. ВИНИТИ, в печати.
5. КОЛМОГОРОВ А.Н., ПЕТРОВСКИЙ И.Г., ПИСКУНОВ П.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. 1937, М., Бюл. ун-та (А) 1, т. 6, с. 1–26.
6. МАЙР Э. Зоологический вид и эволюция. М., Мир, 1968.
7. ТЕРТЫШНИКОВ М.Ф. Индивидуальная территория пряткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) и особенности ее использования. – Зоол. ж. 1970, т. 49, с. 9.

8. ТЕРТЫШНИКОВ М.Ф. Перемещения и миграции. – В кн.: Прыткая ящерица. М., Наука, 1976, с. 246–251.
9. ФЕЛЛЕР В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М., Мир, 1967.
10. ФРЕЙДЛИН М.И. Математическое моделирование динамики расселения в неоднородной среде. Доклад на годовой научно–методологической конференции НИВЦ АН СССР. Пущино, 1979.
11. ФРИСМАН Е.Я. Динамика частот генов в цепочке популяций. – В сб.: Математические модели популяций. Владивосток, 1979, с. 123–131.
12. FISHER R.A. The wave of advance of advantageous genes. – *Annales of Eugenics*. 1937, v. 7, p. 355–369.
13. KIMURA M. Stepping stone model of population. – *Ann. Rpt. Nat. Inst. Genet. Japan*. 1953, v. 3.
14. WRIGHT S. Isolation by distance. – *Genetics*, 1943, v. 28, p. 114–148.
15. YABLOKOV A.V., BARANOV A.S., ROZANOV A.S. Population structure, geographic variation and microphlogenesis of the sand lizard (*Lacerta agilis*). – *Evolutionary biology*, 1979, v. 12, p. 91–127.

РЕФЕРАТЫ

УДК 517.91:577.4

Динамика системы хищник–жертва с учетом насыщения и конкуренции

А.Д.Базыкин, Ф.С.Березовская, Т.И.Буриев

Проведено полное качественное исследование зависящей от четырех параметров системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy(1+\alpha x) - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -\gamma y + xy/(1+\alpha x) - \mu y^2 \end{cases}$$

описывающей динамику системы хищник–жертва при некоторых правдоподобных предположениях о характере внутривидовых и межвидовых взаимодействий.

Обнаружен ряд новых для математической экологии динамических режимов и их перестроек. Описанный набор фазовых портретов может считаться в некотором смысле каноническим для мультистабильных систем.

УДК 517.9:575.4

Модель эволюционного возникновения диссипативной структуры в экологической системе

А.Д.Базыкин, А.И.Хибник, Е.А.Апонина, А.А.Нейфельд

В работе проанализирована взаимосвязь между автоколебаниями в локальных системах и устойчивыми диссипативными структурами в пространственно распределенных системах (на примере билокальных систем). Показано, что дарвиновская эволюция в популяциях, составляющих экосистему, может приводить к качественным перестройкам динамических режимов, в частности, к мягкому рождению автоколебаний в локальной системе. Тот же механизм эволюции, рассмотренный в рамках билокальной системы, может приводить к рождению диссипативной структуры (как мягкому, так и жесткому).

УДК 517.9:575.4

Асимптотика периодического решения уравнения Хачинсона

Ю.С.Колесов

Рассматривается дифференциально-разностное уравнение, описывающее динамику численности вида, борющегося за общую пищу. Исследуются асимптотические свойства периодического решения этого уравнения в случае, когда форма решения далека от гармонической.

УДК 517.9+518.1

Численное исследование одной системы дифференциально-разностных уравнений, моделирующей задачу хищник-жертва

Ю.С.Колесов, Е.П.Кубышкин

Показано, что имеются оптимальные характеристики популяций хищника и жертвы, при которых это сообщество наиболее стабильно.

УДК 575.41.001

О полиморфизмах в популяции с брачными парами

О.З.Каганова

Рассмотрена модель динамики генотипов двухаллельного гена под действием разных форм постоянного отбора в панмиксной популяции, размножающейся при попарном оплодотворении. Проведено сопоставление полученных результатов с классической теорией. Показано, что сверхдоминирование не является ни необходимым, ни достаточным условием полиморфизма. Найдены условия, при которых возможно существование двух устойчивых полиморфизмов.

УДК 575.41.001

Избирательность при образовании брачных пар и эигот
в моногамной популяции

М.Д.Корзухин, Г.П.Корзухина

Построена модель ассортативного скрещивания с постоянными стратегиями особей различных фенотипов, явно учитывая изменения частот фенотипов в течение сезона размножения. Проведено исследование этой модели в асимптотическом случае слабой ассортативности. Полученные результаты обсуждаются в связи с проблемой поддержания генетического полиморфизма.

УДК 575.41.001

О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видеообразования. I. Аналитические модели

А.С.Кондрашов, А.М.Молчанов

Рассмотрены два типа моделей ассортативного скрещивания. Найдены условия, при которых ассортативное скрещивание является активным фактором видеообразования.

УДК 575.41.001

О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видеообразования. II. Имитационные модели

А.С.Кондрашов

Модели, иллюстрирующие активную роль ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видеообразования, исследуются с помощью ЭВМ. Изучено поведение четырехлокусных популяций.

УДК 517.9:57

О диссипативных структурах в экологических системах

А.Д.Базыкин, Г.С.Маркман

Проведено численное исследование системы неоднородных уравнений диффузии, описывающих динамику пространственно распределенной на кольцевом ареале системы хищник–жертва. Обнаружено, что при фиксированных значениях параметров в зависимости от начальных условий притягивающим режимом существования такой системы могут быть либо синхронные по всему ареалу колебания плотностей (однородный предельный цикл), либо устойчивое стационарное распределение плотностей популяции (стационарная диссипативная структура). Обсуждаются некоторые общие положения относительно роли диссипативных структур в экологических системах.

УДК 517.944:519.217

О распространении концентрационных волн за счет нелинейных граничных эффектов

А.П.Коростылев, М.И.Фрейдлин

В работе рассматривается возникающее в ряде задач математической экологии и генетики нелинейное уравнение диффузии в случае, когда процесс в основном определяется эффектами на границах области. Такая постановка в ряде случаев позволяет свести задачу к линейной с нелинейными граничными условиями. Изучены вопросы о скорости распространения волны и о ее форме.

УДК 574.91 + 518.1

Формирование и эволюция пространственной
генетической структуры вида (эколого-генетическая модель)

А.С.Розанов

В сопоставлении с фактическими данными рассматривается модель динамики генетических различий между популяциями в разных частях непрерывного протяженного ареала. Показана возможность формирования весьма сложной, неотличимой от наблюдаемой в природе структуры вида из простейшей начальной ситуации при действии простейших механизмов.

Predator-prey system dynamics with saturation
and competition

Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Buriyev T.I.

Complete qualitative study of four parameter-dependent set of differential equations

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy/(1 + \alpha x) - \varepsilon x^2 \\ \dot{y} = -\gamma y + xy/(1 + \alpha x) - \mu y^2 \end{cases}$$

describing predator-prey system dynamics was carried out with certain reasonable assumptions on the character of intraspecies and interspecies relations.

A number of new in mathematical ecology dynamic modes and their rearrangement was found. The described set of phase portraites may be considered in a certain canonical for the multistable systems.

A model of evolutionary arising of dissipative structure in an ecological system

Bazykin A.D., Khibnik A.I., Aponina E.A.,
Neifeld A.A.

Interrelation between self-oscillatins in local systems and stable dissipative structures in spatially distributed systems is analyzed. Darwinian evolutin in populations composing ecosystem is shown to be able to lead to qualitative rearrangements of dynamic modes, to

smooth appearance of self-oscillations in a local system, in particular. The same evolutionary mechanism in bilocal system may lead to appearance of dissipative structure (smooth as well as sharp).

Asymptotic properties of Hutchinson equation
periodical movement

Kolesov Yu.S.

A differential-difference equation describing dynamics of populations struggling for food is considered. Asymptotic properties of periodical solution of this equation were investigated for the case when form of the solution is far from harmonious.

Numerical investigation of a set of differential-difference equations predator-prey system

Kolesov Yu.S., Kubyshkin E.P.

The parameters of predator and prey populations were shown to have an optimum with maximal stability of this community.

On polymorphism in populations with mating pairs

Kaganova O.Z.

A model of diallele gene genotype dynamics under constant selection of different types is considered for panmixed population with mating pairs. The results are compared with classic theory. Superdomination is shown to be neither necessary nor sufficient condition of polymorphism. The conditions of coexistence of stable polymorphisms are found.

Assortativeness of mating pairs and zygotes in monogamic populations

Korzukhin M.D., Korzukhina G.P.

A model of assortative mating with constant strategy of individuals with different phenotypes is built, explicitly taking into account phenotype frequency change in the course of the mating period. This model is investigated for the asymptotic case of weak assortativeness. The results are discussed in connection with the problem of maintaining genetic polymorphism.

On the role of assortative mating in the process of sympatric speciation. I. Analytical models

Kondrashov A.S., Molchanov A.M.

Two types of models are considered. Conditions which make assortative mating an active force of speciation are found.

On the role of assortative mating in the process of sympatric speciation. II. Simulation models

Kondrashov A.S.

Models illustrating the active role of assortative mating in the process of sympatric speciation are investigated on a computer. Four-loci populations behaviour is studied.

On the dissipative structures in ecosystems

Bazykin A.D., Markman G.S.

A set of the kinetic-diffusion equations describing the predator-prey system on the circular area investigated. The attracting modes of this system with fixed parameters may be either synchronous for the whole area density oscillations or stable stationary population

density distribution (stationary dissipative structure). Several general remarks on the role of dissipative structures in ecosystems are made.

On spreading of concentration waves due to the nonlinear border effects

Korostylev A.P., Freidlin M.I.

A nonlinear equation of diffusion arising in a number of problems in mathematical ecology and genetics is considered for the case when the process is determined mainly by effects on the border of the area. This approach allows in a number of cases to reduce the problem to linear with nonlinear border conditions. The questions of spreading rate of the wave and wave shape are investigated.

Formation and evolution of species genetical distribution

Rozanov A.S.

Investigation of certain ways of formation and evolution of species genetic distribution carried out for the most general assumptions about dynamic properties of populations and areal structure. The stated theoretical suppositions are illustrated by original empirical data on *lacerta agilis*.

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Предисловие	3
Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И. Динамика системы хищник–жертва с учетом насыщения и конкуренции	6
Базыкин А.Д., Хибник А.И., Апонина Е.А., Ней- фельд А.А. Модель эволюционного возникно- вения диссипативной структуры в экологиче- ской системе	33
Колесов Ю.С. Асимптотика периодического ре- шения уравнения Хачинсона	47
Колесов Ю.С., Кубышкин Е.П. Численное иссле- дованиe одной системы дифференциаль- разностных уравнений, моделирующей задачу хищник–жертва	54
Каганова О.З. О полиморфизмах в популяциях с брачными парами	62
Корзухин М.Д., Корзухина Г.П. Избирательность при образовании брачных пар и зигот в моно- гамной популяции	82
Кондрашов А.С., Молчанов А.М. О роли ассор- тативного скрещивания в процессе симпат- тического видообразования. I. Аналитиче- ские модели	101
Кондрашов А.С. О роли ассортативного скре- щивания в процессе симпатрического видо- образования. II. Имитационные модели	121
Базыкин А.Д., Маркман Г.С. О диссипативных структурах в экологических системах	135
Коростылев А.П., Фрейдлин М.И. О распрос- транении концентрационных волн за счет не- линейных граничных эффектов	149
Розанов А.С. Формирование и эволюция прост- ранственной генетической структуры вида. (Эколого-генетическая модель)	160
Рефераты	187

**ФАКТОРЫ РАЗНООБРАЗИЯ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ
ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКЕ**

Сборник научных трудов

Отредактировано и подготовлено к печати в Отделе
научно-технической информации НЦБИ

Редактор Т.К.Тевзиеva

Технический редактор С.М.Ткачук

Художник В.М.Воробьева

Корректоры Т.К.Крейцер, Л.М.Орлова

Подписано в печать 11.09.80 г. Т12556

Уч.-изд.л. 10. Формат 80x90/16. Тираж 500 экз.

Бумага офсетная. Заказ 635Р. Цена 1 р. 30 к. Изд. №107

Отпечатано на ротапринте в Отделе научно-технической
информации Научного центра биологических исследований
АН СССР в Пушкине

