

© О.Л. Жданова, Е.Я. Фрисман\*

## Исследование модели эволюции менделевской однолокусной полиаллельной популяции с экспоненциальным плотностно зависимым отбором

В работе исследуется обобщение модели менделевской однолокусной диплоидной популяции, находящейся под действием экспоненциального плотностно зависимого отбора, на полиаллельный случай. Найдены все мономорфные стационарные точки полиаллельной модели и условия их устойчивости. Построена система уравнений для отыскания полиморфных стационарных точек. Доказан ряд утверждений, устанавливающих зависимость между взаимным расположением ресурсных параметров генотипов и численностью популяции в каждом из полиморфных стационарных состояний. Кроме того, аналитически показана связь между взаимным расположением ресурсных параметров генотипов и устойчивостью полиморфных стационаров.

Ключевые слова и фразы: *менделевская однолокусная полиаллельная популяция, стационарные точки, мономорфная, полиморфная, устойчивость.*

### Введение

Классическая теория популяционной генетики построена на изучении моделей вида (1), рассматривающих действие отбора по одному адаптационному признаку, наследование которого определяется, как правило, одним генным локусом  $A$  с двумя альтернативными состояниями (аллелями)  $A$  и  $a$  [1].

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n x_n, \\ q_{n+1} = q_n (W_{AA} q_n + W_{Aa} (1 - q_n)) / \bar{W}_n, \end{cases} \quad (1)$$

где  $\bar{W}_n = W_{AA} q_n^2 + 2W_{Aa} q_n (1 - q_n) + W_{aa} (1 - q_n)^2$  — средняя приспособленность популяции в  $n$ -м поколении;  $q_n$  — частота аллеля  $A$ ;  $x_n$  — численность популяции;  $W_{AA}$ ,  $W_{Aa}$  и  $W_{aa}$  — приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  — соответственно.

Среди реальных данных о природных популяциях, полученных, например, методом электрофоретического исследования [2], встречаются локусы, имеющие не только два, но и три и более аллелей. В качестве примера можно привести кислую фосфатазу эритроцитов (человеческий фермент), имеющую три аллеля; в геноме *Drosophila pseudoobscura* выделены следующие высокополиморфные локусы: эстераза-5 имеет 6 аллелей, малатдегидрогеназа и лейцинаминопептидаза — 4 аллеля, pt-7, pt-8, pt-10 — 3 аллеля. Кроме того, наследование отдельного качественного признака может определяться аддитивным вкладом нескольких генетических локусов; причем характер отбора может быть таковым, что жизнеспособности отдельных генотипов нельзя считать постоянными, т. к. они функционально зависят от

\* Институт автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 5, Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, 679016 Биробиджан, ул. Шолом Алейхема, 4. Электронная почта: [axanka@iacp.dvo.ru](mailto:axanka@iacp.dvo.ru); [frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru).

численности, генетической структуры или еще каких-то параметров популяции. Следующая серия теоретических работ посвящена изучению различных обобщений и продолжений классической модели (1).

#### *Однолокусный полиаллельный отбор*

Обобщение диаллельной модели (1) на полиаллельную популяцию с постоянными приспособленностями генотипов выполнено в Свирежевым и Пасековым [3].

Самуэль Карлин [4] рассмотрел три класса однолокусных полиаллельных моделей отбора: (1) отбор, выражающий частичное или полное доминирование классов аллелей и ассоциированных с ними гетерозигот; (2) когда отбор есть функция уровня активности аллеля; (3) отбор, индуцированный образцами мультиаллельных ассоциаций. Для каждой модели изучена возможность поддержания высокого уровня генетического полиморфизма за счет естественного структурированного отбора по приспособленностям. В следующей работе Карлин и Фельдман [5] приводят результаты численного исследования равновесного поведения предложенных моделей. При численном моделировании используется случайный выбор значений приспособленностей генотипов; рассмотрены случаи наличия от 3 до 8 аллелей в одном локусе. Кларк и Фельдман [6] сделали численную имитацию равновесного поведения однолокусной модели полиаллельного отбора по плодовитости. Заложили серию образцов случайных матриц плодовитости для изучения вариантов существования в одном диплоидном локусе от 2 до 6 аллелей. Эти имитации позволили получить 19 различных статистик, описывающих в равновесии гетерозиготность, среднюю приспособленность и т. п.

#### *Отбор по материнской линии*

В работе [7] предложена и исследована серия однолокусных двухаллельных моделей с отбором по материнской линии, т. е. с таким отбором, когда приспособленность отдельной особи зависит (помимо других факторов) от фенотипа ее матери. Эта работа является продолжением серии теоретических исследований, в которых показано, что в результате отбора по материнской линии может возникать очень интересная и иногда противоречащая интуитивному пониманию эволюционная динамика ( в том числе, [8], [9], [10], [11], [12]). В последнее время появилось большое количество работ, подтверждающих существование отбора по материнской линии в реальных популяциях и доказывающих, что в ряде случаев такой тип отбора может играть действительно важную роль в эволюции (например работы [13], [12], [14], [15]). Спенсер [16] вывел некоторые свойства модели Гавриллетса [7] и сравнил их с результатами исследования других популяционно-генетических моделей однолокусного отбора: отбор с постоянными приспособленностями [17], [18], частотно-зависимый отбор в диаллельном локусе [19], [20], плотно-зависимый отбор в диаллельном локусе [21], отбор с постоянными приспособленностями в двух диаллельных локусах [22], [23], взаимодействие мутаций и отбора с постоянными приспособленностями [24], [25].

#### *Однолокусная диаллельная модель с мутациями*

Спенсер и Маркс [26] изучили способность отбора по жизнеспособностям поддерживать однолокусный полиморфизм на примере двух моделей, в которых популяцию бомбардируют серии мутаций со случайными приспособленностями. В одной из моделей популяция достигала равновесия, после чего возникали серии мутаций; в другой модели мутации происходили параллельно с движением популяции по направлению к равновесию. Имитация динамического поведения модели производилась с помощью метода Монте Карло. Из результатов исследования авторы заключили, что отбор по жизнеспособностям легко позволяет получить 6- или 7-аллельный полиморфизм; в то время как мономорфизм и диаллельный полиморфизм редки. Обсуждается вопрос о том, как возникает мономорфизм. Следующая работа [27] продолжила изучение вопроса о способности отбора по жизнеспособностям поддерживать однолокусный полиморфизм. В дополнение к ранее исследованным моделям сделано предположение, что популяцию атакуют серии мутаций, приспособленности которых зависят от приспособленности родительского аллеля (существующего в популяции, от

которого произошла мутация). Расчет аллельных частот и процесс мутаций производились одновременно, что позволяло элиминировать мутации в процессе естественного отбора. Такие модели позволили получить очень высокий уровень полиморфизма — вплоть до 38 аллелей в отдельном случае; частоты даже летальных в гомозиготном состоянии аллелей смогли достигнуть удивительно высокого уровня. Проведено сравнение полученных результатов с теорией нейтральности, предполагалось, что неотвержение нейтральности на основе теста Ивенса-Ваттерсона нельзя считать очевидным для теории нейтральности.

#### *Несколько локусов*

С помощью метода возмущений Хастинг изучил структуру равновесий в двухлокусной диаллельной модели популяции с высоким уровнем самоопыления [28]; определил равновесие в двухлокусной диаллельной модели со сверхдоминантностью и слабым эпистазисом [29]; изучил равновесие в детерминированной мультилокусной модели с дискретным временем и слабым эпистазисом [30]. Гимелфарб [31] рассмотрел модель эпистазиса, т. е. ситуацию когда влияние нескольких генетических локусов аддитивно определяет некоторый количественный признак. Исследована возможность поддержания генетического разнообразия при полилокусном стабилизирующем отборе без мутаций. Изучены модели с двумя, тремя и четырьмя диаллельными локусами. В работе [32] предложена модель стабилизирующего отбора по полилокусному признаку, с целью показать возможность поддержания устойчивого аллельного полиморфизма и неравновесия по сцеплению. Рассматривался признак, на который оказывают влияние несколько диаллельных аутосомных локусов. Отбор шел по генотипам в квадратичном стабилизирующем режиме:  $w(x) = 1 - s(x - \theta)^2$ , где  $x$  — это некоторое фенотипическое значение признака (учитывающее случайные изменения окружающей среды),  $\theta$  — оптимальный фенотип (в котором приспособленность максимальная), параметр  $s \geq 0$  — мера интенсивности отбора (чем больше  $s$ , тем сильнее отбор в направлении  $\theta$ ). Показана возможность существования устойчивого многолокусного полиморфизма при таком режиме отбора.

#### *Однолокусная диаллельная модель, частотно- и плотностно зависимый отбор*

В 60-е годы XX века сформировалось представление о плотностно- и частотно-зависимых составляющих в действии естественного отбора. Проиллюстрирована экспериментально и выявлена в природных популяциях такая ситуация, когда коэффициенты отбора генотипических групп являются функциями плотности популяции или частот каких-либо генов или генотипов. Первые теоретические работы в этом направлении связаны с именами Дж. Райгардена [33], Б. Чарлзуорса [34], М.А. Асмуссена [35]. Последний из этих исследователей подробно проанализировал условия существования и устойчивости циклических режимов динамики численности и генетической структуры популяции для двух видов зависимости приспособленности от численности популяции — логистического и экспоненциального. В следующей работе Асмуссен ввел в однолокусную диаллельную модель плотностно зависимого отбора специфическую конкуренцию генотипов за ресурсы, получив частотно- и плотностно зависимый отбор [36]. Общая модель исследована частично из-за ее сложности. Рассмотрен частный случай модели — при полном доминировании. Проведено численное исследование поведения общей модели и модели с полным доминированием для частного вида экспоненциальной зависимости приспособленности от численности. Показано, что в случае присутствия частотно-зависящей составляющей естественного отбора полиморфное равновесие достигается намного проще, чем в случае чистого плотностно зависимого отбора. Далее Асмуссен и соавторы [37] детально изучили последствия частотно-зависимого отбора в отдельном диаллельном локусе в случае полного доминирования; рассматривалась различная динамика средней приспособленности популяции. В работе [38] выполнено подробное аналитическое и численное исследование вероятности возникновения постоянного генетического разнообразия в моделях частотно-зависимого отбора, основанных на попарных взаимодействиях между генотипами в одном диаллельном локусе. Аналитиче-

ски получены равновесная структура и количественная динамика генетических частот для симметричной модели, в которой попарные приспособленности генотипов определяются, главным образом, генетическим сходством рассматриваемых индивидуумов. Полученные результаты дополнены расширенным численным исследованием общей модели (здесь имеется ввиду симметричная модель) и девяти других специальных случаев. Результаты как аналитического, так и численного исследования показывают, что вероятность возникновения постоянного генетического полиморфизма в модели попарных взаимодействий велика.

Таким образом, не смотря на существование большого количества работ в этой области; а так же несомненную реальность плотностно-зависимой составляющей естественного отбора; модель полиаллельной популяции с плотностно зависимым однолокусным отбором осталась неисследованной даже в простом детерминированном случае. Изучение последствий действия такого типа отбора в одном полиаллельном локусе, а также выявление условий существования генетического полиморфизма является задачей настоящего исследования.

### Ограничения и обозначения, принятые при построении модели полиаллельной популяции. Система модельных уравнений

Рассмотрим следующую ситуацию: пусть было два аллеля:  $A$  и  $a$ , приспособленность гетерозиготы  $Aa$  находилась между приспособленностями гомозигот  $AA$  и  $aa$ , то есть  $\min(K_{AA}, K_{aa}) < W_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$ . Появился третий аллель (чтобы не запутаться в обозначениях, назовем его просто "3"), четвертый и т. д.,  $m$ -ный. Пусть мальтузианский параметр гомозиготы, образованной вновь появившимся аллелем  $R_{ii}$ , больше мальтузианского параметра каждой из уже существующих гомозигот:  $R_{ii} > R_{jj}$ , если  $i > j$ . Параллельно рассматривается симметричный случай, когда  $R_{ii} < R_{jj}$ , если  $i > j$ . Кроме того, предполагаем, что все графики функций приспособленности пересекаются в одной точке —  $x^*$ , т. е.  $W_{ij}(x^*) = W_{kl}(x^*)$ ,  $i, j, k, l = 1, \dots, m$ . Сделаем еще одно сильное предположение — динамика приспособленности любой из гетерозигот такова, что ее описывает функция  $W_{Aa}(x)$ . Используя следующий вид соотношений Харди-Вайнберга:

$$q_{AA} = q_1^2, \quad q_{ij} = 2q_i q_j, \quad q_{ii} = q_i^2, \quad q_{aa} = \left(1 - \sum_{i=1}^{m-1} q_i\right)^2, \quad (2)$$

где  $q_{ij}$  — частота  $ij$ -го генотипа, а  $q_i$  — частота  $i$ -го аллеля; динамику популяции опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n x_n \\ q_{1,n+1} = q_{1,n} (W_{11} q_{1,n} + W_{Aa} (1 - q_{1,n})) / \bar{W}_n \\ \vdots \\ q_{m-1,n+1} = q_{m-1,n} (W_{(m-1)(m-1)} q_{m-1,n} + W_{Aa} (1 - q_{m-1,n})) / \bar{W}_n \\ q_{m,n} = 1 - \sum_{i=1}^{m-1} q_{i,n}, \end{cases} \quad (3)$$

где  $n$  — номер поколения,  $x_n$  — численность популяции в  $n$ -ом поколении;  $q_i$  — частота  $i$ -го аллеля в  $n$ -ом поколении; где  $i$  принимает значения:  $1, 2, \dots, m$ . 1 соответствует аллелю  $A$ ,  $m$  —  $a$ , следующие аллели будем обозначать просто цифрами — 2, 3 и т. д.;  $\bar{W}_n = W_{11} q_{1,n}^2 + W_{mm} q_{m,n}^2 + W_{22} q_2^2 + \dots + W_{(m-1)(m-1)} q_{m-1,n}^2 + W_{Aa} \sum_{i=1}^m q_{i,n} (1 - q_{i,n})$  — средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении.

Пусть приспособленности генотипов экспоненциально зависят от численности:

$$W_{ij} = \exp(R_{ij}(1 - x/K_{ij})), \quad (4)$$

где  $R_{ij}$  — мальтузианский параметр генотипа  $ij$  и характеризует экспоненциальную скорость роста  $ij$ -ого генотипа в отсутствие лимитирования;  $K_{ij}$  — ресурсный параметр соответствующего генотипа, его значение соответствует численности популяции, которая была бы достигнута, если бы вся популяция состояла только из особей с  $ij$ -м генотипом.

## Стационарные точки модели

Аналогично модели (1) для диаллельной популяции система (3), соответствующая полиаллельной популяции, имеет  $m$  **мономорфных стационарных точек**:  $q_i=1$ , остальные  $q_j$  равны нулю,  $x=K_{ii}$ , где  $i$  принимает значения:  $1, \dots, m$ .

**Полиморфные стационары.** Т. е. частоты  $k$  аллелей нетривиальны, остальные тривиальные, пусть  $k$  будет больше единицы:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^k q_{i_j} = 1, \\ q_{i_j} \neq 0, \quad 1 \leq j \leq k \\ q_{i_j} = 0, \quad k \leq j \leq m \end{cases} \quad (5)$$

Для каждого такого стационара напишем систему уравнений, обеспечивающую стационарность значений:

$$\begin{cases} \bar{W} = 1 \\ W_{i_1 i_1} q_{i_1} + W_{Aa}(1 - q_{i_1}) = 1 \\ \vdots \\ W_{i_{k-1} i_{k-1}} q_{i_{k-1}} + W_{Aa}(1 - q_{i_{k-1}}) = 1. \end{cases} \quad (6)$$

Из (6) можно получить систему уравнений, описывающих значения частот аллелей в данном стационаре:

$$\begin{cases} q_{i_k} = \frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_k i_k} - W_{Aa}} \\ q_{i_1} = \frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_1 i_1} - W_{Aa}} \\ \vdots \\ q_{i_{k-1}} = \frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_{k-1} i_{k-1}} - W_{Aa}} \end{cases} \quad (7)$$

Т. к.  $\sum_{j=1}^k q_{i_j} = 1$ , то уравнение для определения стационарной численности можно получить, сложив правые части всех уравнений системы (7) и приравняв полученное выражение к единице:

$$\frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_1 i_1} - W_{Aa}} + \frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_2 i_2} - W_{Aa}} + \dots + \frac{1 - W_{Aa}}{W_{i_k i_k} - W_{Aa}} = 1.$$

Поскольку все  $W_{ij}$  пересекаются только в одной точке  $x^*$  (а она, в общем случае, не является стационарной точкой модели (3)), то исключив ее из рассмотрения, мы можем считать знаменатели этого уравнения не равными нулю. Тогда получим следующее уравнение:

$$(1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (W_{l_i l_i} - W_{Aa})}{W_{l_j l_j} - W_{Aa}} = \prod_{i=1}^k (W_{l_i l_i} - W_{Aa}) \quad (8)$$

Докажем следующие утверждения, касающиеся условий существования полиморфного стационара размерности  $k$ , а также области, в которой он находится.

**Утверждение 1.** *Полиморфных стационаров размерности  $k$ , включающих аллель  $a$ , нет.*

**Доказательство.** Пусть  $x = \xi$  — корень уравнения (8). Если  $W_{aa}(x = \xi) < W_{Aa}(x = \xi)$ , то для любого аллеля  $i \neq a$ , входящего в состав рассматриваемого полиморфизма выполняется  $W_{ii}(x = \xi) > W_{Aa}(x = \xi)$ , тогда согласно системе (7) либо  $q_a < 0$ , либо  $q_i < 0$ . Т. е. стационара нет. В случае, когда  $W_{aa}(x = \xi) > W_{Aa}(x = \xi)$ , тоже получим некорректную частоту хотя бы одного из аллелей, т. е. полиморфного стационара нет. Утверждение доказано.

**Утверждение 2.** Существует полиморфный стационар размерности  $k$ , не включающий аллель  $a$ , причем его численность принадлежит отрезку  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$  — если  $K_{aa} < K_{Aa}$ , или  $(\max K_{ii}, K_{Aa})$  — если  $K_{aa} > K_{Aa}$ .

**Доказательство.** В рамках нашей задачи всего возможно четыре различных варианта распределения ресурсных параметров генотипов:  $x^* < K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < K_{22} < \dots < K_{(m-1)(m-1)}$ ;  $K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < K_{22} < \dots < K_{(m-1)(m-1)} < x^*$ ;  $x^* < K_{22} < \dots < K_{(m-1)(m-1)} < K_{AA} < K_{Aa} < K_{aa}$ ;  $K_{22} < \dots < K_{(m-1)(m-1)} < K_{AA} < K_{Aa} < K_{aa} < x^*$ .

1)  $x^* < K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < K_{22} < \dots < K_{(m-1)(m-1)}$ . Пусть  $x = \xi$  — корень уравнения (8),  $i$  выбираем только из аллелей, входящих в рассматриваемый полиморфизм.

— Если  $\xi < x^*$ , то  $W_{Aa}(x = \xi) > 1$  и  $W_{ii}(x = \xi) < W_{Aa}(x = \xi)$ . Тогда из системы (8) следует, что  $q_i > 1$ , т. к.  $1 - q_i = \frac{W_{ii}-1}{W_{ii}-W_{Aa}} < 0$ .

— Если  $x^* < \xi < K_{Aa}$ , то  $W_{Aa}(x = \xi) > 1$  и  $W_{ii}(x = \xi) > W_{Aa}(x = \xi)$ . Тогда из системы (7) следует, что  $q_i < 0$ .

— Если  $K_{Aa} < \xi < \min K_{ii}$  (здесь минимум берется только по  $k$  аллелям, входящим в данный полиморфизм), то  $W_{Aa}(x = \xi) < 1$  и  $W_{ii}(x = \xi) > 1$ . Тогда из системы (7) следует, что  $q_i > 0$ , кроме того,  $q_i < 1$ , т. к.  $1 - q_i = \frac{W_{ii}-1}{W_{ii}-W_{Aa}} > 0$ . Т. е. этому корню уравнения (8) соответствует корректный набор генетических составов.

— Если  $\min K_{ii} < \xi$  (т. е.  $\xi$  больше хотя бы одного из ресурсных параметров рассматриваемых  $k$  генотипов), то  $W_{Aa}(x = \xi) < 1$  и существует такой аллель  $j$ , для которого  $W_{jj}(x = \xi) < 1$ , а следовательно  $q_j > 1$ . Т. е. стационара с такой численностью не может быть.

Аналогично можно доказать утверждение о расположении численности полиморфного стационара относительно ресурсных параметров для трех оставшихся вариантов.

Докажем, что уравнение (8) имеет корень на отрезке  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$ , если  $K_{aa} < K_{Aa}$ , или  $(\max K_{ii}, K_{Aa})$ , если  $K_{aa} > K_{Aa}$ .

Введем обозначения для левой и правой частей уравнения (8):

$$\begin{cases} \varphi(x) = (1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa})}{W_{jj} - W_{Aa}} \\ \psi(x) = \prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa}). \end{cases} \quad (9)$$

Тогда точка пересечения графиков функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  будет искомым корнем уравнения (8).

Пусть  $K_{aa} < K_{Aa}$ . Оценим значения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  на концах интервала  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$ :  $W_{Aa}(x = K_{Aa}) = 1$ ,  $W_{ii}(x = K_{Aa}) > 1 \Rightarrow \{\varphi(x = K_{Aa}) = 0, \psi(x = K_{Aa}) > 0\} \Rightarrow \psi(x = K_{Aa}) > \varphi(x = K_{Aa})$ . Пусть  $\min K_{ij} = K_{i_1 i_1}$ , тогда  $\psi(x = K_{i_1 i_1}) = (1 - W_{Aa})(W_{i_2 i_2} - W_{Aa}) \dots (W_{i_k i_k} - W_{Aa})$ . Сравним значения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  в этой точке:

$$\begin{aligned} (\varphi - \psi)|_{K_{i_1 i_1}} &= (1 - W_{Aa}) \left( (W_{i_2 i_2} - W_{Aa}) \dots (W_{i_k i_k} - W_{Aa}) - (W_{i_2 i_2} - W_{Aa}) \dots (W_{i_k i_k} - W_{Aa}) + \right. \\ &\quad \left. + \sum_{j=2}^k \frac{\prod_{l=1}^k (W_{il} - W_{Aa})}{W_{ij} - W_{Aa}} \right) = (1 - W_{Aa}) \sum_{j=2}^k \frac{\prod_{l=1}^k (W_{il} - W_{Aa})}{W_{ij} - W_{Aa}}. \end{aligned}$$

Т. е.  $(\varphi - \psi)|_{K_{i_1 i_1}} > 0 \Rightarrow \varphi(x = K_{i_1 i_1}) > \psi(x = K_{i_1 i_1})$ , а поскольку функции  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  — непрерывные на отрезке  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$ , то они имеют на нем точку пересечения.

Пусть  $K_{aa} > K_{Aa}$ . Оценим значения функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  на концах интервала  $(\max K_{ii}, K_{Aa})$ . Пусть  $\max K_{ij} = K_{i_k i_k}$ ,  $W_{ij}(x = K_{i_k i_k}) \leq 1$ ,  $W_{Aa}(x = K_{i_k i_k}) > 1$ ,

$$(\varphi - \psi)|_{K_{i_k i_k}} = (1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^{k-1} \frac{\prod_{l=1}^k (W_{il} - W_{Aa})}{W_{ij} - W_{Aa}}.$$

$$\begin{cases} \varphi, \psi > 0, (\varphi - \psi)|_{K_{i_k i_k}} > 0 \Rightarrow \varphi > \psi, & \text{если } k \text{ — четное;} \\ \varphi, \psi < 0, (\varphi - \psi)|_{K_{i_k i_k}} < 0 \Rightarrow \varphi < \psi, & \text{если } k \text{ — нечетное.} \end{cases} \quad (10)$$

На правом конце интервала  $W_{i_j i_j}(x = K_{Aa}) < 1, W_{Aa}(x = K_{Aa}) = 1 \Rightarrow \varphi(x = K_{Aa}) = 0,$

$$\begin{cases} \psi(x = K_{Aa}) > 0, \Rightarrow \varphi < \psi, & \text{если } k \text{ — четное;} \\ \psi(x = K_{Aa}) < 0, \Rightarrow \varphi > \psi, & \text{если } k \text{ — нечетное.} \end{cases} \quad (11)$$

Из (10) и (11) и непрерывности функций  $\varphi(x)$  и  $\psi(x)$  на отрезке  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$  следует, что они имеют на нем точку пересечения.

Утверждение доказано.

Оценим количество полиморфных стационаров размерности  $k$ . Будем выбирать  $k$  различных аллелей из  $(m - 1)$ , т. к. аллель  $a$  не участвует в полиморфизмах. Получим  $C_{m-1}^k$  стационаров. Т. е. модель (3) всего имеет  $\sum_{k=2}^{m-1} C_{m-1}^k$  полиморфных стационаров разного уровня.

### Условия устойчивости стационарных точек модели полиаллельной популяции

Стационарная точка является устойчивой, если все ее собственные числа по модулю меньше 1, т. е. в нашем случае  $|\lambda_i| < 1, i = 1, \dots, m$ . Перепишем систему (3) в виде:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n x_n \\ q_{1,n+1} = F_{1,n} q_{1,n} \\ \vdots \\ q_{m-1,n+1} = F_{m-1,n} q_{m-1,n} \end{cases}, \quad (12)$$

где  $F_{i,n} = \frac{W_{ii} q_{i,n} + W_{Aa}(1 - q_{i,n})}{\bar{W}_n}$ .

Для нахождения собственных чисел системы (12) решим характеристическое уравнение:

$$\begin{vmatrix} (\bar{W}x)'_x - \lambda & (\bar{W}x)'_{q_1} & \cdots & (\bar{W}x)'_{q_{m-1}} \\ (F_1 q_1)'_x & (F_1 q_1)'_{q_1} - \lambda & \cdots & (F_1 q_1)'_{q_{m-1}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ (F_{m-1} q_{m-1})'_x & (F_{m-1} q_{m-1})'_{q_1} & \cdots & (F_{m-1} q_{m-1})'_{q_{m-1}} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (13)$$

Тогда характеристическое уравнение (13) в стационарной точке выглядит так:

$$\begin{vmatrix} \bar{W} + \bar{x}\bar{W}'_x - \lambda & \bar{x}\bar{W}'_{q_1} & \cdots & \bar{x}\bar{W}'_{q_{m-1}} \\ \bar{q}_1(F_1)'_x & F_1 + \bar{q}_1(F_1)'_{q_1} - \lambda & \cdots & \bar{q}_1(F_1)'_{q_{m-1}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \bar{q}_{m-1}(F_{m-1})'_x & \bar{q}_{m-1}(F_{m-1})'_{q_1} & \cdots & F_{m-1} + \bar{q}_{m-1}(F_{m-1})'_{q_{m-1}} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (14)$$

Решим уравнение (14) для найденных стационарных точек.

**Условия устойчивости мономорфных стационаров.** Найдем собственные числа стационара  $q_m = 1, x = K_{mm}$ .

В этой стационарной точке  $\bar{W} = 1; q_i = 0$  и  $F_i = W_{Aa}(x = K_{mm})$  для всех  $i$  от 1 до  $m - 1$ ; тогда характеристическое уравнение (14) можно упростить:

$$\begin{vmatrix} 1 + K_{mm}\bar{W}'_x - \lambda & K_{mm}\bar{W}'_{q_1} & \cdots & K_{mm}\bar{W}'_{q_{m-1}} \\ 0 & W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$\Rightarrow (1 + K_{mm}\bar{W}'_x - \lambda)(W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) \cdots (W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) = 0.$$

Выпишем частные производные:

$$\begin{aligned} \bar{W}'_x = & -\left(\frac{R_{AA}}{K_{AA}}W_{AA}q_1^2 + \frac{R_{aa}}{K_{aa}}W_{aa}q_m^2 + \frac{R_{33}}{K_{33}}W_{33}q_3^2 + \right. \\ & \left. + \cdots + \frac{R_{(m-1)(m-1)}}{K_{(m-1)(m-1)}}W_{(m-1)(m-1)}q_{m-1}^2 + \frac{R_{Aa}}{K_{Aa}}W_{Aa} \sum_{i=1}^m q_i(1 - q_i)\right) \end{aligned} \quad (15)$$

$$\bar{W}'_x|_{q_m=1} = -\frac{R_{mm}}{K_{mm}}.$$

Окончательный вид характеристического уравнения мономорфного стационара  $q_m=1$ ,  $x = K_{mm}$  следующий:

$$(1 - R_{mm} - \lambda)(W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) \cdots (W_{Aa}(x = K_{mm}) - \lambda) = 0.$$

Итак, стационарная точка  $q_m = 1, x = K_{mm}$  устойчива, если выполнены условия:

$$0 < R_{mm} < 2, K_{mm} > K_{Aa}. \quad (16)$$

Условия устойчивости для других мономорфных стационаров можно выписать аналогично предыдущим:

$$0 < R_{ii} < 2, K_{ii} > K_{Aa} \quad (17)$$

**Условия устойчивости полиморфных стационаров размерности  $k$ .** Исследуем на устойчивость стационарную точку, в которой первые  $k$  частот аллелей нетривиальные, остальные — тривиальные:  $q_i \neq 0$  для  $i = 0, \dots, k$ ;  $q_i = 0$  для  $i = k + 1, \dots, m$ . Перепишем характеристическое уравнение (14) для этой точки:

$$\begin{vmatrix} 1 + \bar{x}\bar{W}'_x - \lambda & \bar{x}\bar{W}'_{q_1} & \cdots & \bar{x}\bar{W}'_{q_k} & 0 & \cdots & 0 \\ \bar{q}_1(F_1)'_x & 1 + \bar{q}_1(F_1)'_{q_1} - \lambda & \cdots & \bar{q}_1(F_1)'_{q_k} & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \bar{q}_k(F_k)'_x & \bar{q}_k(F_k)'_{q_1} & \cdots & 1 + \bar{q}_k(F_k)'_{q_k} - \lambda & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & F_{k+1} - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & F_{m-1} - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

**Утверждение 3.** Если  $K_{aa} > K_{Aa}$ , и размерность полиморфного стационара  $k < m - 1$ , то этот стационар неустойчивый.

**Д о к а з а т е л ь с т в о.** Из приведенного выше характеристического уравнения можно сразу определить  $(m - k - 1)$  собственных чисел рассматриваемой стационарной точки:  $\lambda_i = F_i, i = k + 1, \dots, m - 1$ . В стационаре  $F_i = W_{Aa}(x = \xi) > 1$ , т. к.  $\xi < K_{Aa}$ . Т. е. существует хотя бы одно собственное число, модуль которого больше единицы, утверждение доказано.

**Утверждение 4.** Если  $K_{aa} > K_{Aa}$ , то хотя бы  $(m - 1)$  собственное число полиморфного стационара размерности  $k = m - 1$  по модулю меньше единицы.

**Д о к а з а т е л ь с т в о.** В этом случае тривиальной оказывается только частота аллеля  $a$ , частоты остальных аллелей отличны от нуля. Посчитаем некоторые производные в этой стационарной точке:

$$\bar{W}'_{q_i} = 2q_i(W_{ii} - 2W_{Aa}), (F_i)'_{q_j} = -\bar{W}'_{q_j}.$$

Т. е. для нахождения собственных чисел полиморфного стационара в этом случае необходимо вычислить детерминант матрицы  $m \times m$ , все элементы которой ненулевые. Приведем матрицу к более простому виду, для этого умножим первую строку матрицы на  $q_i/x$  и сложим ее с  $i$ -ой строкой ( $i$  изменяется от 2 до  $m$ ), получим:

$$|J| = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & \cdots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} & 0 & \cdots & 0 \\ a_{31} & 0 & a_{33} & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & 0 & \cdots & 0 & a_{mm} \end{vmatrix} = 0, \quad \text{где} \quad \begin{cases} a_{11} = 1 + \bar{x}\bar{W}'_x - \lambda, \\ a_{1(i+1)} = \bar{x}\bar{W}'_{q_i}, \\ a_{(i+1)1} = \bar{q}_i(F_i)'_x + \frac{\bar{q}_i}{x}(1 + \bar{x}\bar{W}'_x - \lambda), \\ a_{(i+1)(i+1)} = 1 + \bar{q}_i(F_i)'_{q_i} + \bar{q}_i\bar{W}'_{q_i} - \lambda = \\ = 1 + \bar{q}_i(W_{ii} - W_{Aa}) - \lambda, i = 1, \dots, m-1. \end{cases}$$

Далее, если поочередно вычитать из первого столбца измененной матрицы 2-ой, 3-ий и т. д. столбцы, умноженные на коэффициент  $a_{i1}/a_{ii}$ , то в первом столбце все элементы, начиная со второго, станут нулевыми. Поэтому характеристическое уравнение можно записать так:

$$|J| = f(J)(1 + \bar{q}_1(W_{11} - W_{Aa}) - \lambda) \cdots (1 + \bar{q}_{m-1}(W_{(m-1)(m-1)} - W_{Aa}) - \lambda) = 0. \quad (18)$$

Из уравнения (18) можно найти  $(m-1)$  собственное значение полиморфного стационара. Поскольку  $K_{aa} > K_{Aa}$ , то в стационаре  $W_{Aa} > W_{ii} \Rightarrow \lambda_i = 1 + q_i(W_{ii} - W_{Aa}) < 1$ , ( $i = 1, \dots, m-1$ ).

Докажем, что  $\lambda_i > -1$ . Для этого подставим в формулу выражение для  $q_i$  в стационарной точке:

$$\lambda_i = 1 + \frac{1 - W_{Aa}}{W_{ii} - W_{Aa}}(W_{ii} - W_{Aa}) = 2 - W_{Aa}, \quad i = 1, \dots, m-1. \quad (19)$$

Найдем ограничения на значение  $W_{Aa}$  в стационаре из уравнения (8):

$$(1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa})}{W_{jj} - W_{Aa}} = \prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa}),$$

для этого выполним ряд преобразований:

$$\begin{aligned} (1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa})}{W_{jj} - W_{Aa}} &= \prod_{i=1}^k ((W_{ii} - 1) + (1 - W_{Aa})) \Rightarrow \\ (1 - W_{Aa}) \left( (1 - W_{Aa}) \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa}) + ((W_{11} - W_{Aa})(W_{22} - W_{Aa}) - (W_{11} - 1)(W_{22} - 1)) \cdot \right. \\ &\cdot \prod_{i=4}^k (W_{ii} - W_{Aa}) + \dots + (W_{kk} - W_{Aa})((W_{11} - W_{Aa}) \cdots (W_{(k-2)(k-2)} - W_{Aa}) - (W_{11} - 1) \cdots \\ &\left. (W_{(k-2)(k-2)} - 1)) + ((W_{11} - W_{Aa}) \cdots (W_{(k-1)(k-1)} - W_{Aa}) - (W_{11} - 1) \cdots (W_{(k-1)(k-1)} - 1)) \right) \\ &= \prod_{i=1}^k (W_{ii} - 1) \end{aligned} \quad (20)$$

Пусть  $k$  — четное, тогда правая часть уравнения (20) больше нуля и меньше единицы (т. к.  $W_{ii} < 1$ ). Предположим, что  $W_{Aa} > 2$ , тогда в левой части уравнения (20) в скобках первое слагаемое  $(1 - W_{Aa}) \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa}) < -1$ , следовательно,  $(1 - W_{Aa})^2 \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa}) > 1$ ,

остальные члены суммы в скобках все меньше нуля, поэтому выражение, стоящее в левой части уравнения (20) больше, чем  $(1 - W_{Aa})^2 \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa})$ . Т. е. левая часть уравнения больше единицы, а правая — меньше. Пришли к противоречию. Следовательно, в стационаре  $W_{Aa} < 2$ .

Пусть  $k$  — нечетное, тогда правая часть уравнения (20) меньше нуля и больше минус единицы (т. к.  $W_{ii} < 1$ ). Предположим, что  $W_{Aa} > 2$ , тогда в левой части уравнения (20) в скобках первое слагаемое  $(1 - W_{Aa}) \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa})$  больше единицы, следовательно, их произведение  $(1 - W_{Aa})^2 \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa}) < -1$ , остальные члены суммы в скобках все больше нуля, поэтому выражение, стоящее в левой части уравнения (20) меньше, чем  $(1 - W_{Aa})^2 \prod_{i=3}^k (W_{ii} - W_{Aa})$ . Итак, левая часть уравнения меньше минус единицы, а правая — больше, пришли к противоречию. Следовательно, в стационаре  $W_{Aa} < 2$ .

Итак, доказано, что  $(m - 1)$  собственное число полиморфного стационара по модулю меньше единицы, кроме того, они положительные.

**Утверждение 5.** *Если  $K_{Aa} > K_{aa}$ , то полиморфные стационары размерности  $k$  неустойчивы.*

**Доказательство:** рассмотрим случай, когда размерность полиморфного стационара равна  $(m - 1)$ ; следовательно, матрица в характеристическом уравнении не содержит нулевых элементов. Воспользуемся характеристическим уравнением вида (20), полученным в предыдущем доказательстве. Запишем выражение для  $(m - 1)$  собственных чисел рассматриваемого стационара:

$$\lambda_i = 1 + \bar{q}_i(W_{ii} - W_{Aa}) = 1 + \frac{1 - W_{Aa}}{W_{ii} - W_{Aa}}(W_{ii} - W_{Aa}) = 2 - W_{Aa}, \quad i = 1, \dots, m - 1.$$

В этом случае стационарная численность больше значения  $K_{Aa}$  и, следовательно,  $W_{Aa} < 1$ . Получаем, что  $\lambda_i > 1$  и стационар неустойчив.

Теперь пусть  $1 < k < m - 1$ . Рассмотрим случай, когда полиморфизм составляют  $k$  первых аллелей (остальные варианты сводятся к этому простой перестановкой строк и столбцов в матрице  $J$ ). Характеристическое уравнение здесь выглядит так:

$$f(\tilde{J})(1 + \bar{q}_1(W_{11} - W_{Aa}) - \lambda) \cdots (1 + \bar{q}_k(W_{kk} - W_{Aa}) - \lambda)(F_{k+1} - \lambda) \cdots (F_{m-1} - \lambda) = 0. \quad (21)$$

Используя выражение (7) для  $\bar{q}_i$  в полиморфном стационаре, из (21) получаем:

$$\lambda_i = 1 + \bar{q}_i(W_{ii} - W_{Aa}) = 2 - W_{Aa} > 1, \quad i = 1, \dots, k.$$

Следовательно, стационар неустойчив, что и требовалось доказать.

## Основные результаты исследования

Анализируя результаты поиска и исследования на устойчивость стационарных точек модели менделевской полиаллельной экспоненциально лимитированной популяции, можно предположить следующую динамику модели. Если в процессе эволюции появляются новые все более приспособленные генотипы (таблица 1), то в равновесии популяция однородна по генетическому составу (в зависимости от начальных условий, по-видимому, закрепится один из «новых» аллелей), ее численность может как находиться на стационарном уровне (определяемом значением ресурсного параметра закрепившегося генотипа), так и испытывать

колебания — в зависимости от величины соответствующего мальтузианского параметра. Если же ресурсный параметр генотипа  $aa$  максимален (таблица 1), то в равновесии либо популяция состоит только из генотипов  $aa$ , либо в ней присутствуют все возможные аллели, кроме  $a$ .

**Таблица 1.** Стационарные точки модели полиаллельной популяции, оценки их значений и устойчивости.

Стационарные точки	Взаимное расположение ресурсных параметров генотипов	
	$K_{aa} > K_{Aa} > K_{AA} > \dots > K_{(m-1)(m-1)}$	$K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA} < \dots < K_{(m-1)(m-1)}$
1. $m$ мономорфных стационарных точек: $q_i = 1, x = K_{ii}$ .	$q_m = 1, x = K_{Aa}$ — устойчивая, если $R_{aa} < 2$ ; $q_i = 1, x = K_{ii}$ — неустойчивы, для любого $i = 1, \dots, m-1$ .	$q_m = 1, x = K_{Aa}$ — неустойчива. $q_i = 1, x = K_{ii}$ — устойчива, если $R_{ii} < 2$ , для любого $i = 1, \dots, m-1$ .
2. Полиморфные стационары размерности $k$ : стационарная численность определяется из уравнения: $(1 - W_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa})}{W_{jj} - W_{Aa}} =$ $= \prod_{i=1}^k (W_{ii} - W_{Aa}).$ $k$ нетривиальных частот аллелей, образующих данный полиморфизм (аллель $a$ не входит ни в один такой стационар), определяются по формуле: $q_i = (1 - W_{Aa}) / (W_{ii} - W_{Aa})$ . Таких стационаров $\sum_{k=2}^{m-1} C_{m-1}^k$ .	Численность находится между наибольшим значением из $K_{ii}$ и $K_{Aa}$ . Неустойчивы все стационары размерности $k < m-1$ . Стационар размерности $(m-1)$ имеет $(m-1)$ собственное число с модулем меньшим единицы.	Численность находится между $K_{Aa}$ и наименьшим значением из $K_{ii}$ . Все полиморфные стационары неустойчивы.

## Список литературы

1. Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика (элементарный курс). Новосибирск: Наука, 1977.
2. R. C. Lewontin The genetic basis of evolutionary change. New York and London: Columbia university press, 1974.
3. Свирежев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. М.: Наука, 1982.
4. Karlin S. Some natural viability systems for a multiallelic locus: A theoretical study // Genetics. 1981. V. 97. P. 457–473.
5. Karlin S. and Feldman M. W. A theoretical and numerical assessment of genetic variability // Genetics. 1981. V. 97. P. 475–493.
6. Clark A. G. and Feldman M. W. A numerical simulation of the one-locus, multiple-allele fertility model // Genetics. 1986. V. 113. P. 161–176.
7. Gavrilets S. One-Locus Two-Allele Models With Maternal (Parental) Selection // Genetics. 1998. V. 149. P. 1147–1152.
8. Cheverud J. M. Evolution by kin selection: a quantitative genetic model illustrated by maternal performance in mice // Evolution. 1984. V. 38. P. 766–777.

9. *Kirkpatrick M. and Lande R.* The evolution of maternal characters // *Evolution*. 1989. V. 43. P. 485–503.
10. *Lande R. and Kirkpatrick M.* Selection response in traits with maternal inheritance // *Genet. Res.* 1990. V. 55. P. 189–197.
11. *Ginzburg L.R. and Taneyhill D. E.* Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis // *J. Anim. Ecol.* 1994. V. 63. P. 79–92.
12. *Wade M. J. and Beeman R.W.* The population dynamics of maternal-effect selfish genes // *Genetics*. 1994. V. 138. P. 1309–1314.
13. *Cheverud J. M. and Moore A. J.* Quatitative genetics and the role of enviroment provided by relatives in behavioral evolution // *Quatitative Genetics Stadies of Behavioral Evolution*, cited by C.R.B. Boake. University of Chikago Press. Chikago, 1994. P. 67–100
14. *Wade, M. J.* The evolutionary genetics of maternal effects // *Maternal Effects of Adaptations*, edited by T. A. Mousseau and C. W. Fox. Oxford University Press, New York, 1998. P. 5–21
15. *Wolf J. B., Brodie E. D., Cheverud J. M., Moore A. J., Wade M. J.* Evolutionary consequences of indirect genetic effects // *Trends. Ecol. Evol.* 1994. V. 13. P. 64–69.
16. *Spencer H. G.* Further Properties of Gavrilets' One-Locus Two-Allele Model of Maternal Selection // *Genetics*. 2003. V. 164. P. 1689–1692.
17. *Hadeler K. P. and Liberman U.* Selection models with fertility differences // *J. Math. Biol.* 1975. V. 2. P. 19–32.
18. *Doebeli M. and de Jong G.* A simple genetic model with non-equilibrium dynamics // *J. Math. Biol.* 1998. V. 36. P. 550–556.
19. *May R. M.* Bifurcations and dynamic complexity in ecological systems // *Ann. NY Acad. Sci.* 1979. V. 316. P. 516–529.
20. *Altenberg L.* Chaos from linear friquency-dependent selection // *Am. Nat.* 1991. V. 138 P. 51–68.
21. *Asmussen M. A.* Regular and chaotic cycling in models of ecological genetics // *Theor. Popul. Biol.* 1979. V. 16. P. 172–190.
22. *Hastings A.* Stable cycling in descrete-time genetic models // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1981. V. 78. P. 7224–7225.
23. *Akin E.* Cycling in simple genetic sistems // *J. Math. Biol.* 1982. V. 13. P. 305–324.
24. *Hofbauer J.* The selection mutation equation // *J. Math. Biol.* 1985. V. 23. P. 41–53.
25. *Burger R.* The mathematical theory of selection, recombination and mutation // *Wiley*, Chichester. UK. 2000.
26. *Spencer H. G., Marks R. W.* The maintenance of single-locus polymorphism. I. Numerical studies of a viability selection model // *Genetics*. 1988. V. 120. P. 605–613.
27. *Spencer H. G., Marks R. W.* The maintenance of single-locus polymorphism. IV. Models with mutation from existing alleles // *Genetics*. 1992. V. 130. P. 211–221.
28. *Hastings A.* Stable equilibria at two loci in populations with large selfing rates // *Genetics*. 1985. V. 109. P. 215–228.
29. *Hastings A.* Multilocus population genetics with weak epistasis. I. Equilibrium properties of two-locus two-allele models // *Genetics*. 1985. V. 109. P. 799–812.

30. *Hastings A.* Multilocus population genetics with weak epistasis. II. Equilibrium properties of multilocus models: what is the unit of selection? // *Genetics*. 1986. V. 112. P. 157–171.
31. *Gimelfarb A.* Genotypic Variation for a Quantitative Character Maintained Under Stabilizing Selection Without Mutations: Epistasis // *Genetics*. 1989. V. 123. P. 217–227.
32. *Zhivotovsky L.A., Feldman M.W.* On Models of Quantitative Genetic Variability: A Stabilizing Selection-Balance Model // *Genetics*. 1992. V. 130. P. 947–955.
33. *Rougharden J.* Density dependent natural selection // *Ecology*. 1971. V. 52. P. 453–468.
34. *Charlesworth B.* Selection in density-regulated populations // *Ecology*. 1971. V. 52. P. 469–474.
35. *Asmussen M.A.* Regular and chaotic cycling in models of ecological genetics // *Theoretical population biology*. 1979. V. 16. № 2. P. 172–190.
36. *Asmussen M. A.* Density-dependent selection incorporating intraspecific competition. II. A diploid model // *Genetics*. 1983. V. 103. P. 335–350.
37. *Asmussen M. A., Cartwright R. A., Spencer H. G.* Frequency-dependent selection with dominance: a window onto the behavior of the mean fitness // *Genetics*. 2004. V. 167. P. 499–512.
38. *Asmussen M. A. and Basnayake E.* Frequency-Dependent Selection: The High Potential for Permanent Genetic Variation in the Diallelic, Pairwise Interaction Model // *Genetics*. 1990. V. 125. P. 215–230.

Представлено в Дальневосточный математический журнал 10 ноября 2004 г.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований грант 03-01-0044, ДВО РАН и Программой Президиума РАН "Происхождение и эволюция биосферы проект 04-1-П25-035 ДВО РАН

---

*Frisman E.Ya., Zhdanova O.L.* The investigation of the model dynamics of the Mendelian one-locus poly-allelic population under the exponential density-dependent natural selection. *Far Eastern Mathematical Journal*. 2004. V. 5. № 2. P. 250–262.

#### ABSTRACT

The generalization of the model of one-locus diploid population under the exponential density-dependent natural selection for poly-allelic population is studied in this paper. All monomorphic stationary points of polymorphic model and their stable conditions have been found. A number of statements determining dependence between the positional relationship of genotypes resort parameters and a population number in each of polymorphic stationary points have been proved. In addition, the dependence between the positional relationship of genotypes resort parameters and a stability of polymorphic stationary points has been shown analytically.

Key words: *Mendelian one-locus poly-allelic population, stationary points, monomorphic, polymorphic, stability*