

© О.Л. Жданова, Е.А. Колбина, Е.Я. Фрисман*

Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции

Рассматривается модель плотностно зависимого отбора в менделевской лимитированной популяции, в случаях, когда лимитирование осуществляется по линейному и экспоненциальному закону. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что преобладающими оказываются такие режимы эволюции, при которых численность популяции начинает испытывать регулярные или хаотические колебания, а генетический состав выходит на стационарный уровень. Описаны условия, при которых на фоне флуктуаций численности формируется плотностно-зависимый отбор и могут возникнуть колебания и хаотическая динамика уже генетической структуры популяций.

Введение

Динамика популяций и биоценозов может описываться дифференциальными и рекуррентными уравнениями. Существует ряд биологических видов с неперекрывающимися поколениями (многие насекомые, лососевые рыбы и много других), которые естественно описывать, пользуясь дискретными динамическими системами. Дискретные модели простейших биоценозов позволяют описать такие реальные эффекты, как возникновение циклов динамики численности лимитированной популяции, псевдослучайное поведение экосистем и др., наблюдаемые на реальных и лабораторных популяциях [1, 2].

Детерминированные модели — модели, построенные при помощи аппарата дифференциальных или разностных уравнений для частот генотипов или гамет. Сформулируем предположения, общие для всех детерминированных задач:

- 1) Численности популяций и различных составляющих ее генотипических групп предполагаются бесконечными. Реально это соответствует очень большим численностям.
- 2) Поколения будем считать неперекрывающимися, т.е. родительское поколение, оставив потомство, элиминируется.
- 3) Исключим из прямого рассмотрения место обитания индивидуумов (хотя неявно оно всегда будет подразумеваться). Иначе говоря, будем считать пространственные и экологические различия условий существования особей несущественными для эволюции популяции [3].

* Институт автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 5, Институт комплексного анализа региональных проблем Дальневосточного отделения Российской академии наук, 682200, Биробиджан, ул. Шолом Алейхема, 4. Электронная почта: axanka@iacp.dvo.ru, pavlova@iacp.dvo.ru, frisman@mail.ru

Поведение численности популяции во времени — одна из основных характеристик биологического вида. Не существует ни одной популяции, численность которой не испытывала бы изменений. Некоторые из этих изменений носят сезонный характер и связаны с колебаниями климатических условий в течение года, другие затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия. Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяции, приводить к изменениям роли и значимости различных видов в биосистемах. До сих пор нет единой точки зрения на то, какие же факторы являются ведущими, определяющими колебания численности, ее подъемы и спады.

Существует несколько гипотез о конкретных механизмах внутривидовой регуляции уровня численности через изменение плодовитости, смертности, скорости созревания и т.п. Наиболее популярны две из них: гипотеза стресса и гипотеза генетического контроля. Согласно первой, при излишне высоких плотностях населения в пиках численности у животных появляются признаки стресс-синдрома: увеличиваются надпочечники, крайне усиливается агрессивность так, что нормальное размножение почти полностью прекращается и, в связи с этим, падает рождаемость и растет смертность. В рамках второй гипотезы колебания численности популяции связывают с изменением их генетического состава. Заметим, что в рамках первой гипотезы остается непонятен эволюционный механизм, закрепивший резкие закономерные снижения приспособленности в пиках численности. Вторая же гипотеза вступает в противоречие с предположением, что наличие плотностно зависимого отбора является скорее всего следствием колебания численности, а не их причиной, так как такой отбор может появляться только в флуктуирующих популяциях [2].

Для принципиального понимания основных результатов, полученных при исследовании действия отбора в рамках детерминистических динамических моделей, достаточно рассмотреть весьма простую ситуацию, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним диаллельным локусом A с аллеломорфами A и a , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом.

Первоначальная задача исследования состоит в том, чтобы получить динамическое описание процесса изменения генетической структуры в чередующихся поколениях. Наиболее просто это сделать в случае панмиктичных популяций, причем при условии, что панмиксия осуществляется при соединении гамет в зиготы. Обычно делается еще одно допущение. Рассматриваются диплоидные организмы, у которых половой процесс не связан с существованием дифференцированных полов, т.е. организмы, у которых есть диплоидная и гаплоидные стадии, но любые две гаметы могут образовывать зиготу. Это достаточно сильное ограничение во многих случаях оказывается эквивалентным более естественному предположению о том, что начальная генетическая структура по локусу A одинакова в мужской и женской части популяции [4].

Введем следующие обозначения: пусть q — концентрация гамет, несущих аллель A ; q_{AA} , q_{Aa} , q_{aa} — начальные концентрации генотипов AA , Aa и aa соответственно; X — численность популяции. Если нет дифференцированной выживаемости гамет (т.е. отбор действует только на стадии зигот), то действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из трех генотипических классов особей AA , Aa и aa по одному коэффициенту W_{AA} , W_{Aa} и W_{aa} соответственно, называемому приспособленностью. Этот коэффициент равен половине числа выживших гамет, продуцируемых данным генотипическим классом, к численности этого генотипического класса.

Сделанные предположения позволяют получить систему рекуррентных уравнений, связывающих концентрации генотипических классов гамет и значения численности популяции в смежных поколениях:

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

где n — номер поколения, $\bar{W}_n = W_{AA}q_n^2 + 2W_{Aa}q_n(1 - q_n) + W_{aa}(1 - q_n)^2$ — средняя приспособленность в популяции.

Часто вместо моделей (1) используются модели с непрерывным временем (т.е. модели, являющиеся системами дифференциальных уравнений). Подробно взаимосвязь между дискретными и непрерывными по времени моделями популяционной генетики обсуждается в работе Ю.М. Свирежева и В.П. Пасекова [5]. В основополагающих работах по теоретической популяционной генетике исследовались математические модели динамики генетической структуры свободно размножающихся популяций. Предполагалось, что популяции развиваются в неизменной внешней среде в условиях неограниченности жизненных ресурсов. Наличие этих предположений позволяло полагать фишеровские приспособленности фенотипических групп организмов (значения коэффициентов W_{ij}) константами, не зависящими ни от факторов внешней абиотической среды, ни от факторов, обусловленных биологическими внутривидовыми взаимоотношениями, такими, как плотность и генетическая структура (частоты отдельных генотипов). Многими авторами было показано, что дискретные и непрерывные по времени работы приводят к одинаковым результатам, характеризующими последствия действия естественного отбора в изолированной менделевской популяции. В каждой из этих моделей было выявлено три возможных варианта изменения концентрации аллеля A , в зависимости от типа естественного отбора, определяющегося соотношениями приспособленностей.

Дж. Райгардер проанализировал численными методами на ЭВМ дискретную математическую модель динамики частот аллелей в менделевской однолокусной диаллельной популяции для случаев стационарной и флуктуирующей среды обитания. В дополнение к приведенным выше постулатам такой модели он предложил считать приспособленности генотипических групп не константами, а линейными (по аналогии с моделью Ферхюльста) функциями численности:

$$W_i = 1 + r_i \left(1 - \frac{X}{K_i}\right).$$

Параметры r_i в этом случае — коэффициенты «чистой» скорости роста мономорфной популяции в пустоту, т.е. при численности X , близком к нулю (под мономорфной может пониматься популяция, состоящая из одних гетерозигот). Параметры K_i — мера конкурентоспособности генотипических групп, определяются они возможностями генотипов при овладении экологической нишей. Формально K_i — это такое равновесное значение численности, которое достигалось бы, если бы популяция могла состоять и состояла бы только из особей с i -м генотипом.

Б. Чарльзуорс исследовал аналитически более общую дискретную модель эволюции однолокусной менделевской популяции, развивающейся в стационарной среде. Он полагал коэффициенты отбора h_i произвольными гладкими убывающими функциями численности популяции, т.е. вводил в модель следующую зависимость приспособленностей от численности:

$$W_i = 1 + h_i(X), \quad i = 1, 2, 3$$

В этом случае

$$r_i = \lim_{X \rightarrow 0} h_i(x), \quad K_i = h_i^{-1}(0)$$

(т.е. находятся как решение уравнения $h_i(X) = 0$ относительно X).

В результате проведенных исследований выяснилось, что в стационарной среде направление эволюции популяции определяется в основном генотипическими значениями конкурентоспособности, т.е. значениями величин K_j . Значения величин r_i в стационарной среде

существенно влияют только на характер устойчивости равновесного состояния. При определенных соотношениях K_i и r_i в популяции могут возникать сложные колебания и размера популяции, и ее генетической структуры. В работе М.А. Асмуссена подробно проанализированы условия существования и устойчивости таких циклических режимов динамики для двух видов зависимости приспособленности от численности — логистического и экспоненциального. В частности, существуют значения параметров K_i и r_i , которые приводят к динамическому поведению, весьма похожему на колебания численности (плотности) популяции и ее генотипической структуры, описанные Л. Берчем для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофилы [4]. Несмотря на то, что модель была предложена в середине XX-го века, ее исследования в полном объеме не было.

На основе модели (1) нами было проведено подробное исследование механизмов и характера сложных режимов динамики генетической структуры популяций и изучение условий, при которых процессы самоорганизации осуществляются естественным путем в ходе биологической эволюции популяционных систем. Детально изучены динамические последствия естественного отбора в менделевской популяции при наличии генетического разнообразия по приспособленностям, являющимися линейными

$$W_{AA} = b_{AA} - k_{AA}x, \quad W_{aa} = b_{aa} - k_{aa}x, \quad W_{Aa} = b_{Aa}x - k_{Aa}$$

и экспоненциальными функциями численности:

$$W_{AA} = c_{AA}e^{-b_{AA}x}, \quad W_{Aa} = c_{Aa}e^{-b_{Aa}x}, \quad W_{aa} = c_{aa}e^{-b_{aa}x}.$$

Таблица 1: Основные стационарные точки и области их устойчивости. Линейная модель.

Тривиальные стационарные точки	Полиморфная стационарная точка
$k_{AA} = k_{Aa} = k_{aa} = k$	
<p>1) $q = 0, x = (b_{aa} - 1)/k$ Стационарная точка устойчива, если $1 < b_{aa} < 3$ и $-2 < b_{Aa} - b_{aa} < 0$</p> <p>2) $q = 1, x = (b_{AA} - 1)/k$ Стационарная точка устойчива, если $1 < b_{AA} < 3$ и $-2 < b_{Aa} - b_{AA} < 0$</p>	$q = \frac{b_{Aa} - b_{aa}}{2b_{Aa} - b_{AA} - b_{aa}},$ $x = \frac{b_{AA} + b_{aa} + b_{Aa}^2 - 2b_{Aa} - b_{AA}b_{aa}}{k(2b_{Aa} - b_{AA} - b_{aa})}$ <p>Стационарная точка устойчива, если</p> $\begin{cases} (b_{Aa}^2 - b_{AA}b_{aa})/3 < 2b_{Aa} - b_{AA} - b_{aa} < b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2 \\ 2(b_{AA} + b_{aa} - 2b_{Aa}) < b_{AA}b_{Aa} + b_{Aa}b_{aa} - b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2 \\ b_{AA}b_{Aa} + b_{Aa}b_{aa} - b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2 < 0 \end{cases}$

Существует точка x^* , в которой приспособленности всех генотипов равны. Приспособленность гетерозиготы постоянна: $W_{Aa} = b_{Aa}$	
$q = 0, x = \frac{(b_{aa} - 1)(b_{AA} - b_{Aa})}{k_{AA}(b_{aa} - b_{Aa})}$ Стационарная точка устойчива, если $1 < b_{aa} < 3$ и $0 < b_{Aa} < 1$	$x = (b_{AA} - b_{Aa})/k_{AA}, q = \forall$ является точкой пересечения приспособленностей. Стационарная точка устойчива, если $b_{Aa} < 1$ и q удовлетворяет неравенству $(b_{AA} + b_{aa} - 2b_{Aa})q^2 - 2(b_{aa} - b_{Aa})q + b_{aa} - b_{Aa} - 2 < 0$
$q = 1, x = (b_{AA} - 1)/k_{AA}$ Стационарная точка устойчива, если $1 < b_{AA} < 3$ и $0 < b_{Aa} < 1$	$q = \frac{b_{aa} - b_{Aa}}{b_{AA} + b_{aa} - 2b_{Aa}}, x = \frac{b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2 + 2b_{Aa} - b_{AA} - b_{aa}}{k_{AA}(b_{aa} - b_{Aa})}$ Стационарная точка устойчива, если $\begin{cases} 1 < b_{Aa} < 3, \\ (b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2)/3 < b_{AA} + b_{aa} - 2b_{Aa} < b_{AA}b_{aa} - b_{Aa}^2 \end{cases}$

Результаты аналитического исследования

Стационарные точки системы (1) удовлетворяют следующим уравнениям:

$$\begin{cases} q = q(W_{AA}q + W_{Aa}(1 - q))/\bar{W}_n(x), \\ x = \bar{W}_n(x)x. \end{cases}$$

При любых значениях параметров системы существуют две тривиальные ($q = 0$ и $q = 1$) стационарные точки. При некоторых значениях параметров в системе может существовать третья полиморфная стационарная точка, причем при экспоненциальном экологическом лимитировании она находится численно. Было проведено исследование в случае, когда приспособленности пересекаются, т.е. существует точка x^* , в которой приспособленности всех генотипов равны: $W_{AA} = W_{Aa} = W_{aa}$. При линейном лимитировании численность полиморфной стационарной точки может совпадать с x^* , при этом генетический состав устанавливается любой; либо стационарная численность отличается от x^* , тогда генетический состав имеет определенное стационарное значение, отличное от 0 и 1. Для упрощения задачи были введены следующие условия:

- 1) существует такая равновесная точка численности x^* , в которой приспособленности всех генотипов равны. Таким образом, в экспоненциальной модели мы исключили два параметра задачи: b_{AA} и b_{aa} : $b_{AA} = b_{Aa} + \ln(c_{AA}/c_{Aa})/x^*$; $b_{aa} = b_{Aa} + \ln(c_{aa}/c_{Aa})/x^*$
- 2) в линейной модели предположили равенство коэффициентов пропорциональности в функциях приспособленности $k_{AA} = k_{Aa} = k_{aa} = k$

Условия устойчивости стационарных точек для экспоненциальной и линейной модели приведены в таблицах 1, 2 — соответственно. Выпишем условия существования найденных стационаров.

Линейная модель:

- 1) тривиальный стационар $q = 0$ существует, если $b_{aa} > 1$;
- 2) тривиальный стационар $q = 1$ существует, если $b_{AA} > 1$;

- 3) полиморфный стационар $0 < q < 1$ существует, если соответствующее значение численности, указанное в таблице 1 положительное, а значение концентрации гена A больше нуля и меньше единицы.

Экспоненциальная модель:

- 1) тривиальный стационар $q = 0$ существует, если $c_{aa} > 1$;
- 2) тривиальный стационар $q = 1$ существует, если $c_{AA} > 1$;
- 3) полиморфный стационар $0 < q < 1$ существует, если имеется положительное, отличное от x^* , решение экспоненциального уравнения, указанного в таблице 2 и при этом соответствующий данному решению стационарный генетический состав \bar{q} корректен, т.е. $0 < \bar{q} < 1$.

Стационарная точка является устойчивой, если модуль собственного числа меньше 1, т.е. $|\lambda| < 1$.

Таблица 2. Основные стационарные точки и области их устойчивости. Экспоненциальная модель. Приспособленность гетерозиготы постоянна: $W_{Aa} = c_{Aa}$, все приспособленности пересекаются в одной точке.

Тривиальные стационарные точки	Полиморфная стационарная точка
<p>1) $q = 0, x = -\ln(c_{aa})/b_{aa}$ Стационарная точка устойчива, если $1 < c_{aa} < e^2$ и $c_{Aa} < 1$</p>	$q = (1 - W_{aa}(\xi))/(c_{Aa} - W_{aa}(\xi)), x = \xi$ <p>ξ находилось из уравнения:</p> $(1 - c_{Aa})^2 = (1 - W_{AA}(\xi))(1 - W_{aa}(\xi))$ <p>численно методом дихотомии. Стационарная точка может существовать при $0 < c_{Aa} < 1$ или $1 < c_{Aa} < 2$, причем в первом случае она меньше чем x^*, а во втором - больше x^*. Стационарная точка устойчива, если $1 < c_{Aa} < 2$; при $0 < c_{Aa} < 1$ - неустойчива почти всюду.</p>
<p>2) $q = 1, x = -\ln(c_{AA})/b_{AA}$ Стационарная точка устойчива, если $1 < c_{AA} < e^2$ и $c_{Aa} < 1$</p>	

Результаты численного эксперимента

При численном исследовании системы (1) параметры системы изменялись таким образом, чтобы из области устойчивости попасть в область неустойчивости. Исследования системы были дополнены количественными характеристиками. В качестве таких характеристик в работе были использованы ляпуновские показатели $\{\lambda_i\}_{i=1}^k$, где k — размерность фазового пространства системы (в данном случае $k = 2$) и размерность аттрактора [6]. Ляпуновские показатели описывают деформацию фазового пространства вдоль траектории системы. Если $\lambda_i > 0$, то фазовое пространство растягивается вдоль некоторого (i -го) направления, если $\lambda_i < 0$, то фазовое пространство сжимается. При $\lambda_i = 0$ деформации фазового пространства не происходит. Сумма ляпуновских показателей описывает изменение объема фазового

пространства [7]. Наличие положительного ляпуновского показателя является одним из основных критериев стохастического движения. В работе ляпуновские показатели вычислялись по алгоритму Бенеттина [8]. Бенеттин предложил численный алгоритм вычисления показателей Ляпунова. Выбирается произвольный ортонормированный базис: $\{u_1^{(0)}, \dots, u_n^{(0)}\}$. На k -ом шаге вычисляют: $\bar{u}_j^{(k+1)} = DF(x_k)u_j^{(k)}$, $j = \overline{1, n}$, где $DF(x)$ — матрица Якоби. Затем применяют процедуру ортогонализации Грама-Шмидта: $u^{(k+1)} = \bar{u}_1^{(k+1)} / \delta_1^{(k+1)}$, где $\delta_1^{(k+1)} = \|\bar{u}_1^{(k+1)}\|$. На последующих шагах полагают: $\delta_m^{k+1} = \|\bar{u}_m^{k+1} - \sum_{i=1}^{m-1} (u_i^{k+1}, \bar{u}_m^{k+1}) u_i^{k+1}\|$, где (u, v) — скалярное произведение. Здесь δ_m^{k+1} — длина m -го вектора после ортогонализации, но перед нормализацией. Показатели Ляпунова численно выражаются как

$$\lambda_m = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \ln \delta_m^{(i)}$$

для больших k .

Размерность аттрактора D показывает, какую часть пространства в окрестности каждой точки занимает аттрактор. При $D = 1$ аттрактор — одномерное многообразие, при $D = 2$ — двумерное. Существует несколько математических определений размерности аттрактора [1]. Каплан и Йорке предложили способ вычисления размерности аттрактора по показателям Ляпунова. Они также высказали предположение о том, что такая размерность является нижней границей для емкостной размерности. Фрамер показал, что ляпуновская размерность равна информационной размерности. Если аттрактор пространственно однородный, то информационная размерность равна фрактальной размерности [9]. Поскольку для дискретных отображений информационная, фрактальная и ляпуновская размерности совпадают, то в работе вычислялась ляпуновская размерность (по формуле Каплана-Йорка): $D = j + \sum_{i=1}^j \lambda_i / |\lambda_i|$, где $j = \max(m : \sum_{i=1}^m \lambda_i \geq 0)$.

а) при линейном лимитировании

В результате большого количества численных реализаций уравнений (1) с различными коэффициентами определить общую картину поведения численности и генетического состава оказалось затруднительно. К одним из наиболее интересных полученных результатов для общего случая можно отнести следующий: фазовый портрет представляет собой два «предельных цикла», а численность и генетический состав испытывают колебания при значениях $b_{AA} = 2, 8$, $b_{Aa} = 3, 5$, $b_{aa} = 1, 5$. При увеличении параметра b_{AA} , получим фазовый портрет, внешне похожий на 4 «предельных» цикла и имеющий размерность 1 (рис. 1). При уменьшении параметра b_{aa} происходит преобразование «предельного цикла». Уменьшая параметр b_{aa} далее, получаем области хаоса (рис. 2).

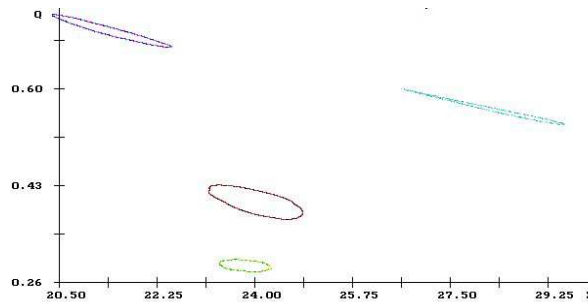


Рис. 1. 4 «предельных цикла»

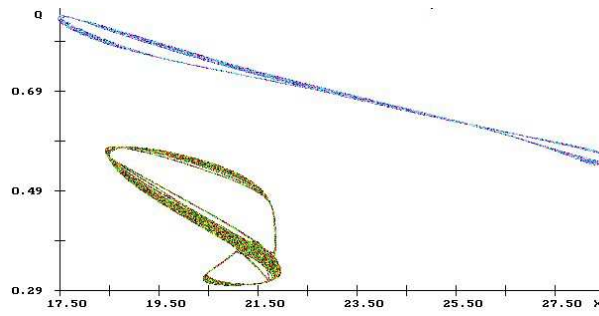


Рис. 2. Аттрактор размерности $D = 1,62$

В общем случае так же были найдены области, в которых фазовый портрет представляет собой 2 «предельных цикла», а генетический состав колеблется при колебаниях численности. Уменьшая параметр b_{aa} , вместо «предельных циклов» получим два фокуса, при этом по траектории численности и генетического состава устанавливаются циклы длины 2. При дальнейшем исследовании данного случая были найдены фазовые портреты, внешне похожие на инвариантные кривые (рис. 3).

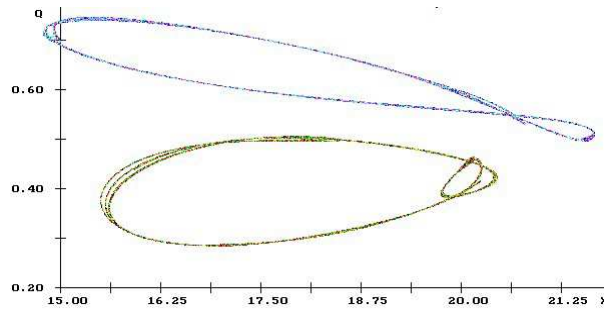


Рис. 3. Инвариантная кривая

При исследовании случая, когда приспособленность гетерозигот является константой, результаты представлены на рисунках 4–5. Из графика на рисунке 4 можно сделать вывод, что начиная с некоторых значений параметров характер динамики становится хаотическим. В системе можно найти области, где устанавливаются хаотические колебания (рис. 5).

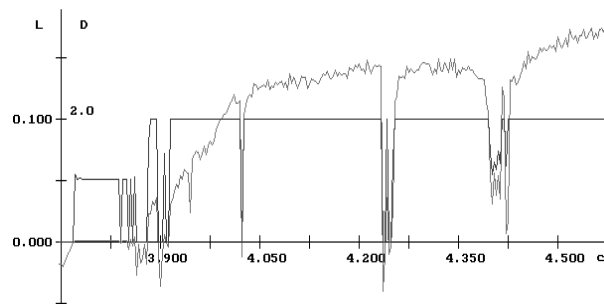


Рис. 4. Изменение размерности D аттрактора (верхний график) и максимального ляпуновского показателя (нижний график) в зависимости от значения параметра b_{AA} при $b_{Aa} = 3,1$ и $b_{aa} = 3,75$

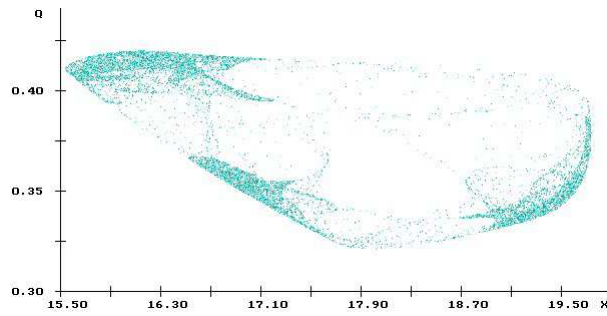


Рис. 5. Увеличенный фрагмент аттрактора размерности $D = 2$

б) при экспоненциальном лимитировании

Проиллюстрируем полученные результаты для случая $c_{Aa} = 0,8$, $c_{aa} = 17$. Здесь при $c_{AA} = 32$ уже хорошо видны две предельные кривые. При увеличении параметра c_{AA} очертания предельных кривых заметно утолщаются. Уже на рисунке 6 видно, что аттрактор имеет сложную поперечную структуру (по терминологии Хенона). При дальнейшем увеличении параметра c_{AA} каждая линия аттрактора "утолщается" и более или менее плотно заполняет некоторую область фазового пространства (рис. 8). Описанную феноменологическую картину можно дополнить количественными характеристиками: оценками значений ляпуновских показателей.

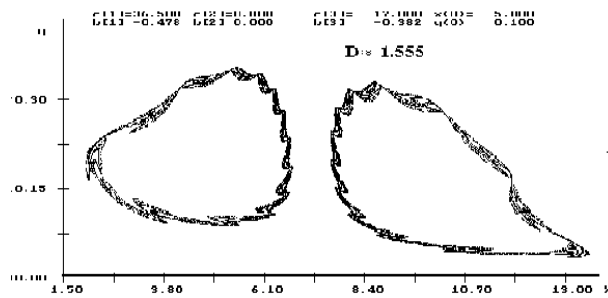


Рис. 6. Аттрактор дробной размерности ($D = 1,555$)

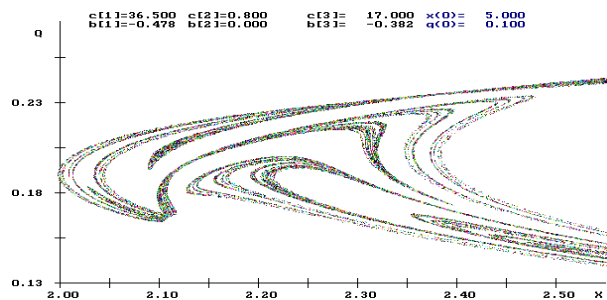


Рис. 7. Увеличенный фрагмент рисунка 6

Графики на рисунке 9 иллюстрируют изменение максимального ляпуновского показателя (L) и размерности аттрактора (D) при изменении параметра c_{AA} и фиксированных значениях $c_{Aa} = 0,8$, $c_{aa} = 17$. Как видно из графиков, существует ряд значений параметра c_{AA} , при которых больший ляпуновский показатель положителен, т.е. в системе (1) существует хаотический аттрактор. При некоторых значениях параметра аттрактор реду-

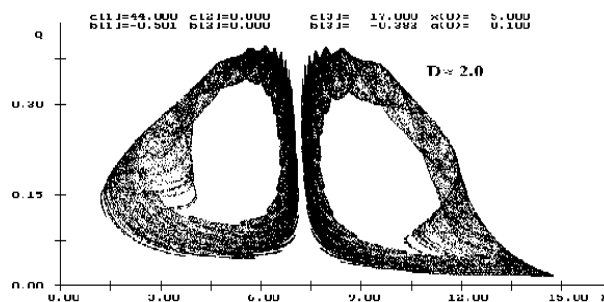


Рис. 8. Увеличение параметра c_{AA} привело к возникновению растягивающего изображения

цируется до предельного цикла конечной длины. После $c_{AA} \approx 46$ хаотический аттрактор пропадает, однако при достаточно больших значениях параметра c_{AA} появляется другой аттрактор, причем дальнейшее увеличение параметра c_{AA} почти не меняет его вида. Большое разнообразие хаотических аттракторов можно получить, увеличивая параметр c_{aa} .

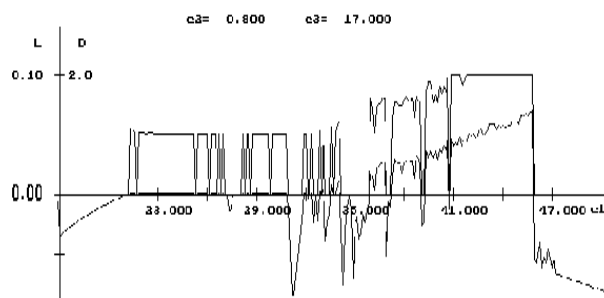


Рис. 9. Изменение размерности D аттрактора (верхний график) и максимального ляпуновского показателя λ_1 (нижний график) в зависимости от значения параметра c_{AA} при $c_{Aa} = 0,8$ и $c_{aa} = 17$.

Аналогично был исследован частный случай, когда приспособленность гомозиготы постоянна. Результаты оказались достаточно похожими на предыдущий случай. Разница заключается в том, что при постоянной выживаемости гетерозигот хаотические аттракторы с изменением параметров обычно редуцируются в регулярные (цикл конечной длины по обоим показателям), в то время как при постоянной выживаемости гомозигот хаотические аттракторы чаще редуцируются в регулярные колебания численности популяции (генетический состав выходит на стационарный уровень). В том случае, когда все приспособленности зависят от численности экспоненциально, оказалось, что хаотические аттракторы встречаются достаточно часто и принимают всевозможные формы.

Проведение аналогии между нашей моделью и моделью метапопуляции с неполным размножением при наличии генетического разнообразия по мальтузианскому и ресурсному параметрам

В работе детально изучены динамические последствия естественного отбора в менделевской популяции при наличии генетического разнообразия по приспособленностям. За основу исследования были приняты результаты, полученные Е.В. Евдокимовым в 1999 году. Им были описаны динамические последствия отбора в метапопуляции с неполным размножением

при наличии генетического разнообразия по мальтузианскому и ресурсному параметрам. Исследовалась следующая модель:

$$x_{n+1}^i = x_n^i \exp \left[R^i \left(1 - \sum_j x_n^j / K^j \right) \right],$$

где K — ресурсный и R — мальтузианский параметры. Было показано, что:

- 1) Отбор всегда идет в сторону увеличения ресурсного параметра K , если в популяции есть соответствующее генетическое разнообразие. При его отсутствии отбор, как таковой, в популяции не наблюдается, несмотря на наличие дисперсии по мальтузианскому параметру R .
- 2) В отсутствие дисперсии по K и при наличии разнообразия по R в популяции наблюдается сосуществование всех генотипов. Их равновесное распределение устанавливается в течение первых трех — четырех поколений и далее не меняется.
- 3) При одновременном наличии в популяции разнообразия по мальтузианскому и ресурсному параметрам течение отбора сопровождается последовательной сменой динамических режимов от стационарного состояния через предельные циклы к хаосу и, наоборот, в зависимости от направления отбора по K . В популяции наблюдается последовательная замена одного доминирующего генотипа другим, а тип наблюдаемого при этом динамического режима определяется среднепопуляционным значением мальтузианского параметра [10].

Эти результаты были подтверждены экспериментально на популяциях микроорганизмов. Коэффициенты нашей модели можно выразить через мальтузианский и ресурсный параметры путем несложных математических преобразований. Таким образом были сопоставлены результаты двух исследований. Оказалось, что в нашей модели выполняются закономерности, описанные выше, но со следующими дополнениями:

- 1) возможность существования устойчивого полиморфизма;
- 2) возможна победа неоптимального по ресурсному параметру генотипа при достаточно благоприятных для него начальных условиях.

Основные результаты и выводы

На основе полученных результатов можно сказать, что преобладающими оказываются такие режимы эволюции, при которых численность популяции начинает испытывать регулярные или хаотические колебания, а генетический состав выходит на стационарный уровень (таблица 3), причем может наблюдаться как фиксация доминирующих аллеломорфов, так и устойчивый (относительно генетических компонентов) полиморфизм. Описаны условия (ограничения на параметры функций приспособленности), при которых на фоне флуктуаций численности формируется плотностно-зависимый отбор и могут возникнуть колебания и хаотическая динамика уже генетической структуры популяций (таблица 4). В коэволюционной модели это приводит к возникновению в обобщенном пространстве экологических и генетических переменных хаотических аттракторов, имеющих сложную поперечную структуру.

Таблица 3. Области существования колебаний численности популяции при стационарном генетическом составе

Линейная модель			
Существует точка x^* , в которой приспособленности всех генотипов равны.			$k_{AA} = k_{Aa} = k_{aa}$
$W_{Aa} = b_{Aa}$	$W_{AA} = b_{AA}$	$W_{aa} = b_{aa}$	Функции приспособленностей не пересекаются
$3,1 \leq b_{AA} \leq 4,0,$ $0,1 \leq b_{Aa} \leq 0,9,$ $0,1 \leq b_{aa} \leq 2,4$	$0,5 \leq b_{AA} \leq 0,8,$ $0,1 \leq b_{Aa} \leq 5,9,$ $2,8 \leq b_{aa} \leq 3,8$	$3,1 \leq b_{AA} \leq 4,0,$ $0,6 \leq b_{Aa} \leq 2,0,$ $b_{aa} = 1,1$	$0,1 \leq b_{AA} \leq 3,7,$ $3,1 \leq b_{Aa} \leq 5,4,$ $3,0 \leq b_{aa} \leq 3,5$
Экспоненциальная модель			
$W_{Aa} = const$	$W_{aa} = const$	Все приспособленности определяются экспоненциально	Функции приспособленностей не пересекаются
$c_{Aa} < 1;$ 1) $c_{AA} > e^2$ или $c_{aa} > e^2$ 2) $c_{AA} > e^2$ и $c_{aa} > e^2$, + очень благоприятные начальные условия $c_{Aa} \geq 1;$ 1) $c_{AA} > e^2$ или $q_0 = 1$ 2) $c_{aa} > e^2$ и $q_0 = 0$	$c_{aa} < 1;$ 1) $c_{AA} > e^2$ или $c_{Aa} \ll c_{AA}$ 2) $c_{AA} > e^2$ и не выполнено $c_{Aa} \ll c_{AA}$, тогда $q_0 = 1$ $c_{aa} \geq 1; c_{AA} > e^2$ и $q_0 = 1$	$c_{Aa} \geq \exp(b_{Aa}x^*);$ 1) $c_{AA} > e^2,$ $1 < c_{aa} < e^2,$ $q_0 = 1$ 2) $c_{AA}, c_{aa} > e^2$ c_{aa} не близко к c_{Aa} $c_{Aa} \leq \exp(b_{Aa}x^*);$ $e^2 < c_{AA}$, параметр c_{aa} должен быть не очень близким к c_{AA} ; если близко, то $q_0 = 1$ или $q_0 = 0$	Если хотя бы один из параметров: $c_{AA}, c_{Aa}, c_{aa} > e^2$, то колебания численности возможны

Показатели Ляпунова и размерности аттракторов закономерно меняется с изменением параметров модели. Для экспоненциальной модели в случае, когда все генотипы с ростом численности вымирают одинаково быстро (или медленно), вообще не удалось найти колебаний генетического состава. Зато обычной является ситуация, когда в популяции наблюдается устойчивый полиморфизм, а численность колеблется. Если зафиксировать приспособленности любых двух генотипов, а третий генотип оставить подверженным плотностно-зависимому отбору, то можно найти такие режимы эволюции, которые воспроизводят условия, эквивалентные условиям плотностно-зависимого отбора для этих генотипов (“свободных от отбора”) (таблица 5). Если в записи модели (1) использовать мальтузианский и ресурсный параметр, то можно получить результаты аналогичные полученным Е.В. Евдокимовым. Различие состоит в том, что в нашем случае возможен полиморфизм; а также фиксация неоптимального по ресурсному параметру генотипа, если он имеет начальное преимущество.

Таблица 4. Области существования колебаний численности и генетического состава одновременно

Линейная модель			
Общий случай	Существует точка пересечения приспособленностей всех генотипов — x^*		
	$W_{Aa} = b_{Aa}$	$W_{AA} = b_{AA}$	$W_{aa} = b_{aa}$
$2,8 \leq b_{AA} \leq 3,7,$ $1 \leq b_{Aa} \leq 3,5,$ $0,9 \leq b_{aa} \leq 1,5,$ $k_{AA} = 0,2, k_{Aa} = 0,$ $k_{aa} = 0,1$	$0,1 \leq b_{AA} \leq 4,6,$ $1,9 \leq b_{Aa} \leq 3,7,$ $0,1 \leq b_{aa} \leq 4,6$	$0,6 \leq b_{AA} \leq 0,9,$ $4,7 \leq b_{Aa} \leq 5,9,$ $2,1 \leq b_{aa} \leq 2,7$	$4,8 \leq b_{AA} \leq 5,7,$ $3,1 \leq b_{Aa} \leq 4,$ $0,2 \leq b_{aa} \leq 0,6$
Экспоненциальная модель			
$W_{Aa} = const$	$W_{aa} = const$	Все приспособленности определяются экспоненциально	
$c_{Aa} < 1; c_{AA} > e^2$ и $c_{aa} > e^2$	$c_{aa} < 1; c_{AA} > e^2$ и c_{Aa} не $\ll c_{AA}$	$c_{Aa} \leq exp(b_{Aa}x^*); e^2 < c_{AA}$, параметр c_{aa} должен быть близким к c_{AA}	
		$c_{Aa} \geq exp(b_{Aa}x^*); c_{AA} > e^2, q_0 \neq 1; c_{AA}, c_{aa} > e^2, c_{aa}$ близко к c_{AA}	

Таблица 5. Условия эквивалентные плотностно-зависимому отбору для генотипов с постоянными выживаемостями

$W_{Aa} = c_{Aa}, W_{aa} = c_{aa}$, только выживаемость гомозиготы AA зависит экспоненциально от численности	$W_{AA} = c_{AA}, W_{aa} = c_{aa}$, только гетерозигота Aa подвержена плотностно-зависимому отбору
Фиксация генотипа AA возможна, если выполнены условия: $c_{AA} > 1$ и $c_{Aa} \leq 1$. Если значение параметра c_{aa} достаточно большое, то для фиксации генотипа AA может понадобится начальная концентрация гена A очень близкая к единице. Кроме того, на размер области притяжения точки $q = 1$ влияет параметр c_{AA} , с его ростом увеличивается область притяжения стационара $q = 1$	Если считать установление полиморфизма фиксацией генотипа Aa , то: <ol style="list-style-type: none"> 1) $c_{AA} = c_{aa} = 1$. Гомоморфизм устанавливается в популяции только при достаточно благоприятных начальных условиях (причем, чем больше значение c_{Aa}, тем ближе должна быть начальная концентрация к 0 или 1 для установления гомоморфизма). Чаще притягивает гетероморфный стационар, динамически это может быть установление постоянного уровня x и q, колебания численности при постоянном q, а также колебание обоих показателей. 2) c_{AA} и $c_{aa} < 1$. Полиморфизм устанавливается при нетривиальных начальных условиях ($q \neq 0$ и $q \neq 1$). Если не выполнено условие: $c_{Aa} \geq 1 + \sqrt{(1 - c_{AA})(1 - c_{aa})}$, то популяция вымрет, т.к. стационарная численность будет равна нулю.

Список литературы

- 1) *А.П. Шапиро, С.П. Луппов.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1982.
- 2) *Е.Я. Фрисман* Эволюция характера динамики численности популяции: переход к хаосу// Исследования по математической биологии. Пущино, 1996.С.78-87.
- 3) *В.А. Ратнер* Математическая популяционная генетика. Новосибирск: Наука, 1977. 126с.
- 4) *Е.Я. Фрисман* Первичная генетическая дивергенция (теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР,1986. 160с.
- 5) *Ю.М. Свирежев, В.П. Пасеков* Основы математической генетики. Москва:Наука, 1982. 512с.
- 6) *Е.Я. Фрисман, Е.И. Скалецкая* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций// Обзор прикладной и промышленной математики.1994, Т.1. №6, С. 988- 1008.
- 7) *Е.Я. Фрисман, С.П. Луппов, И.Н. Скокова, А.В. Тузинкевич* Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами// Математические исследования в популяционной экологии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988.С.4-18.
- 8) *Ю.И. Неймарк, П.С. Ланда* Стохастические и хаотические колебания. Москва: Наука, 1987.
- 9) *Ф. Мун* Хаотические колебания. Москва: Мир, 1990. 312с.
- 10) *Е.В. Евдокимов* Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в основных моделях популяционной динамики (теория и эксперимент). Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук. Красноярск, 1999.

Представлено в Дальневосточный математический сборник в окончательной форме 21 февраля 2003 г.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты 99-01-00633, 01-01-06328, 03-01-0044 и проекты ДВО РАН 03-3-А-01-151, 03-1-0-06-032 выполняемые в рамках программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН "Биоресурсы"

O.L. Zhdanova, E.A. Kolbina, E.Ya. Frisman, Problems of regular behaviour and determined chaos in mathematical evolution model of the mendel limited population. Far Eastern Mathematical Journal, 2003. v. 4, № 1, pp. 289–303.

SUMMARY

We investigate the fitness differences model with Mendel limited population in cases of linear and exponential rules of selection. It was made the analytical and numerical investigation of the model. The research of model has shown, that there are such models of evolution, at which there are the regular or chaotic fluctuations of the population number; but the genetic structure becomes stationary. There are described conditions of density depended selection existence with population number fluctuations on background and possibility of cycling and chaotic dynamics of genetic structure.