

Первичная генетическая дивергенция в системе миграционно связанных лимитированных популяций на кольцевом ареале

Кулаков М.П.* , Фрисман Е.Я.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

Аннотация. Работа посвящена изучению условий и механизмов, приводящих к генетической дивергенции в системе миграционно связанных панмиктичных популяций. Предложена дискретная во времени модель динамики численности и частот генотипов в системе таких популяций, проживающих на однородном ареале кольцевой формы. Модель учитывает действие монокусного естественного отбора, одинакового во всех популяциях, и плотностно-зависимых факторов, описываемых соотношением запас-пополнение Рикера. Модель состоит из двух слоев связанных отображений (ансамблей). Первый описывает динамику численностей миграционно связанных субпопуляций, отличающихся скоростями роста, которые зависят от частот генотипов в каждом локальном участке. Второй слой описывает динамику частот генотипов с учетом того, что миграционный приток генов зависит от соотношения численностей связанных популяций. В этом случае поток генов в субпопуляцию оказывается тем сильнее, чем более многочисленна субпопуляция, откуда исходит поток мигрантов (или менее малочисленна принимающая). Показано, что в случае дивергентного (разрывающего) отбора направленного против гетерозигот, а также в зависимости от начальных условий дивергенция возникает и сохраняется неограниченное время, приводя к неоднородному пространственному распределению особей по ареалу. Показано, что в пространственном распределении формируются группы мономорфных популяций (кластеры), где преобладают гомозиготы. Между кластерами с противоположными формами (аллелями) рассматриваемого признака расположены небольшие полиморфные группы, существование которых поддерживается миграцией со смежных участков. Обнаружено, что при постоянной миграции такие кластеры сохраняются длительное время. При случайном блуждании особей они имеют форму волн с большим периодом. Показано, что дивергенция сопровождается появлением существенных различий в численностях и характере динамики на разных участках ареала (кластерах синхронизации).

Ключевые слова: *метапопуляция, генетическая дивергенция, миграция, пространственно-временная динамика, синхронизация, кластеризация.*

ВВЕДЕНИЕ

Хорошо известно, что естественный отбор приводит к закреплению такого признака (генотипа), который обеспечивает наибольшую приспособленность особей и, как следствие, обеспечивает наибольшую скорость воспроизводства [1, 2, 3]. В независимости от типа отбора (движущего или дивергентного) в изолированных популяциях такой генотип фиксируется, а популяция оказывается более-менее

*k_matvey@mail.ru

однородной по этому признаку. При наличии даже на однородном ареале двух или более участков одинаковый отбор может приводить к разным последствиям для несвязанных и для связанных популяций. Разнесенные географически популяции репродуктивно изолированы, поэтому, однажды возникнув, например, из-за мутаций, различия со временем вероятнее будут только нарастать независимо от типа отбора. Для связанных или слабосвязанных популяций миграция (расселение) способна перемешать генотипы между смежными ничем не разделенными участками, и популяции рано или поздно окажутся генетически однородными. Однако, как показывают многие теоретические работы, посвященные микроэволюции диплоидных организмов, при дизруптивном (разрывающий) отборе направления отбора на смежных участках могут оказаться различными из-за небольших отличий в начальных численностях или частотах генотипов [4, 5, 6, 7, 8, 9]. В результате различия генетического состава на смежных участках могут довольно естественным образом поддерживаться длительное время. Дизруптивный тип отбора возникает при пониженной приспособленности гетерозигот или недостаточном доминировании гетерозигот (*underdominance*) – явлении довольно редком и не часто описываемым для реальных популяций, но важным для понимания причин первичной генетической дивергенции, микроэволюции и видообразования диплоидных организмов [7].

Пониженная приспособленность гетерозигот хорошо исследована как для локальных популяций [1, 10, 11], так и систем миграционно связанных популяций [4, 6, 8, 9, 12, 13, 14], а также для разветвленных сетей связанных популяций [7, 15]. В контексте настоящей статьи последние работы интересны тем, что в них были описаны условия устойчивости и особенностей динамики в зависимости от различных топологий сетей миграционно связанных популяций. В частности показано, что первичная генетическая дивергенция оказывается более выражена в линейных цепях и кольцах, и менее выражена в полносвязанных сетях (с глобальной связью). Данный результат хорошо соотносится с результатами изучения связанных популяций без учета эволюционных изменений [16, 17, 18] или ансамблей связанных нелинейных осцилляторов физической природы [19, 20, 21].

Вместе с тем для множества реальных популяций с выраженной генетической дивергенцией остаются неясны механизмы, которые разделили популяции на генетически изолированные группы. Поскольку в этом вопросе исследователи, как правило, концентрируются на поиске связи между наблюдаемой географической изменчивостью, проявляющейся в значимых филогенетических различиях на разных участках, и степенью действия какого-либо природного фактора [22, 23, 24, 25, 26]. Наличие такой связи отражает лишь текущее состояние, но прямо не указывает на причины и, тем более, на тип отбора, способствовавший дивергенции в прошлом. Особенно это касается видов, проживающих на обширных протяженных ареалах с выраженной дивергенцией и высокой степенью полиморфизма по множеству признаков [27, 28]. Для таких видов филогенетические различия действительно могут быть следствием неоднородных условий и, соответственно, разных направлений отбора на отдаленных частях ареала.

Убедительно показать возможность генетической дивергенции на однородном ареале и максимально исключить при этом влияние гетерогенности среды, а главное указать на тип отбора можно только в лабораторных контролируемых условиях. Например, масштабное исследование такого рода было проведено под руководством Ю.П. Алтухова [29, 30, 31] с ящичными популяциями дрозофил (*Drosophila melanogaster*) – система связанных ящиков (субпопуляций) с небольшими коридорами или метапопуляция. Для нее в частности изучалась динамика аллелей наследуемого кодоминантного аутосомного признака (α -ГДГ). В серии большого числа экспериментов была получена выраженная первичная дивергенция генетических структур связанных субпопуляциях по этому

признаку.

Аналогичный дизайн исследования довольно распространен при использовании модельных быстроразмножающихся организмов – тех же *D.melanogaster* [32, 33] или кишечной палочки (*Escherichia coli*) [34]. Однако зачастую в таких экспериментальных метапопуляциях исследуются лишь эффекты синхронизации численностей между субпопуляциями и типы неоднородного распределения при различных управляющих воздействиях. Вопросы распределения наследственных признаков и, тем более, типа отбора, приводящего к генетическим неоднородностям и дивергенции, часто остаются нераскрыты.

Ряд исследователей указывают, что для достижения устойчивой дивергенции недостаточно только лишь генетических механизмов – необходим еще сильный экологический механизм, обеспечивающий регулирование роста численности, который должен существенно влиять на эволюционные процессы [5, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42]. В других работах показано, что для этого необходимо, чтобы генетические и экологические процессы действовали с сопоставимыми скоростями [43, 44, 45].

Настоящая работа входит в серию работ, исследующих процесс эволюции в системах миграционно связанных панмиктических популяций диплоидных организмов с монокусным отбором, направленным против гетерозигот [46, 47]. Предложенная здесь математическая модель с дискретным временем учитывает действие плотностно-зависимые факторы, ограничивающие рост численности. Рассматривается цепочка нескольких популяций, замкнутых в кольцо, в которой частоты генотипов определяют репродуктивные возможности каждой субпопуляции, а от соотношения численностей на смежных участках зависит насколько изменятся частоты генотипов из-за расселения особей. Последнее важно для точного описания потока генов между субпопуляциями разного размера, особенно если их динамика несинхронная или имеет сложный характер. Изучаются взаимосвязь неоднородного (кластерного) распределения численностей и частот генотипов по кольцевому ареалу при постоянной и случайной миграции особей.

1. УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И ЧАСТОТ ГЕНОТИПОВ ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Рассмотрим популяцию диплоидных организмов, в которой наиболее интенсивному отбору подвержен признак, кодируемый единственным геном с аллелеморфами A и a . Жизненный цикл таких популяций можно представить в виде следующей последовательности элементарных популяционных процессов: формирование зигот из гамет, выживание зигот (особей), миграция (расселение) зигот между смежными популяциями, продуцирование новых гамет (рис. 1). Опишем эволюционные изменения, происходящие на этих этапах между двумя смежными поколениями.

Рассматриваемую популяцию можно разделить на три группы особей: гомозиготы с генотипами AA , гетерозиготы с генотипом Aa и гомозиготы с генотипами aa . Обозначим численности каждой такой группы в момент времени t соответственно через $N_1(t)$, $N_2(t)$ и $N_3(t)$, а через $N(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t)$ общую численность всей популяции. Далее, через $q_1(t) = N_1(t)/N(t)$, $q_2(t) = N_2(t)/N(t)$ и $q_3(t) = N_3(t)/N(t)$ обозначим частоты генотипов AA , Aa и aa . Очевидно, что для этих величин верно: $q_1(t) + q_2(t) + q_3(t) = 1$.

Будем считать, что рассматриваемые группы особей с генотипами AA , Aa и aa отличаются между собой репродуктивными возможностями особей, выраженными в различии продукции гамет и/или выживаемости особей, и/или миграционной активности. Обозначим через g_{AA} , g_{Aa} и g_{aa} интенсивность производства гамет особей с генотипом AA , Aa и aa с учетом гибели части гамет до момента объединения в зиготы следующего

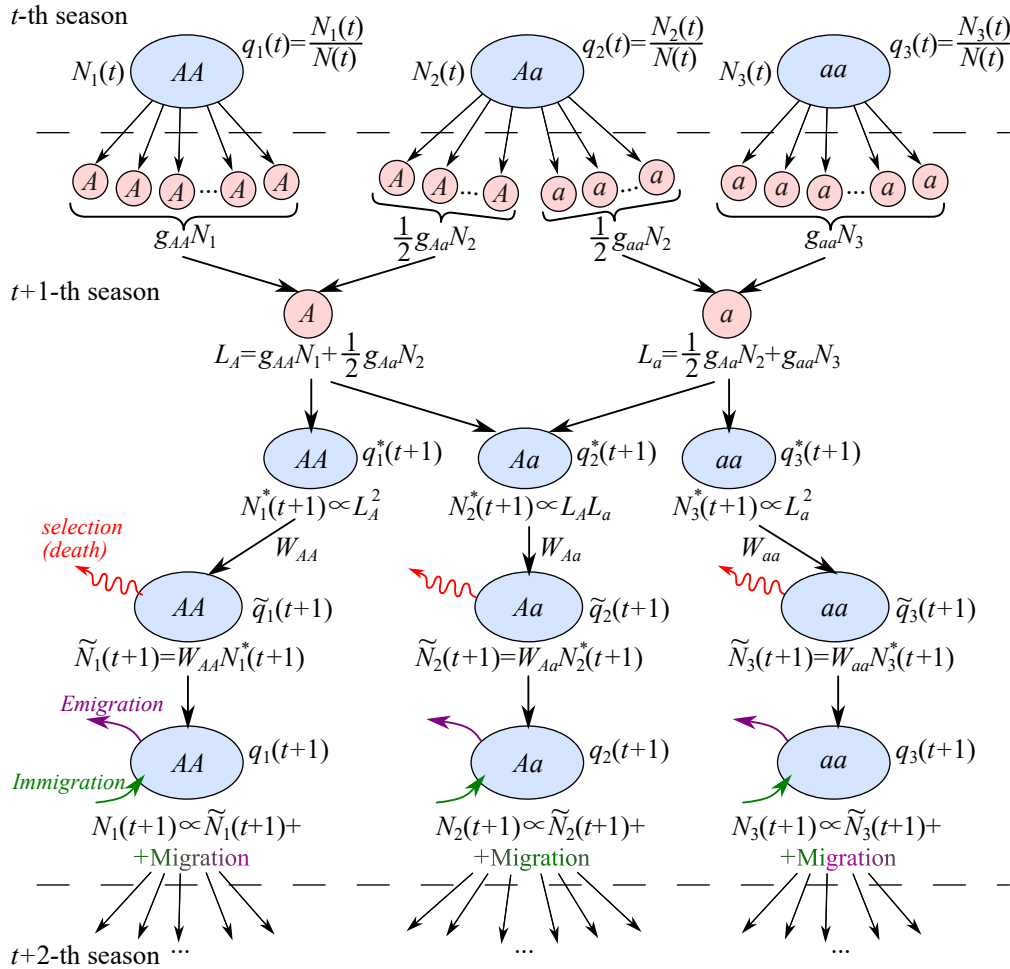


Рис. 1. Последовательность элементарных популяционных процессов в локальной панмиктической популяции, подверженной отбору по признаку, определяемому генотипами одного диаллельного локуса, а также обозначение основных фазовых переменных и параметров, описывающих динамику численностей (N_k) и долей особей (q_k) с генотипами AA , Aa и aa ($k = 1, 2, 3$, соответственно).

поколения. В этом случае число гамет с аллелем A и a , произведенных генотипами t -го поколения и вошедших в зиготы, вновь образованные в начале $(t + 1)$ -го поколения, соответственно равно:

$$L_A(t + 1) = g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \text{ и } L_a(t + 1) = \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t) \quad (1.1)$$

В (1.1) положено, что гетерозиготы Aa производят равное количество гамет, несущих альтернативные формы гена.

При достаточно большом количестве особей и производимых гамет можно считать, что происходит свободное (случайное) попарное соединение (комбинирование) гамет между собой (панмиксия). В этом случае начальное число зигот с генотипами AA , Aa и aa в $t + 1$ сезоне будет равно:

$$N_1^*(t + 1) = \frac{L_A^2(t + 1)}{2L(t + 1)}, N_2^*(t + 1) = \frac{L_A(t + 1)L_a(t + 1)}{L(t + 1)} \text{ и } N_3^*(t + 1) = \frac{L_a^2(t + 1)}{2L(t + 1)}, \quad (1.2)$$

где $L(t + 1) = L_A(t + 1) + L_a(t + 1)$ – суммарное число гамет обоих типов.

Сложив все три выражения (1.2) несложно понять, что число гамет естественно равно удвоенному количеству образованных ими зигот всех трех генотипов, и линейно зависит от численностей каждого генотипа предыдущего поколения следующим образом:

$$L(t + 1) = 2N^*(t + 1) = g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t). \quad (1.3)$$

Замечание. В наших построениях мы рассматриваем популяцию бесполовых организмов, у которых ни зиготы, ни гаметы не обладают половыми признаками. Можно показать, что и в случае, панмиктической популяции двуполовых организмов при рассмотрении динамики частот и численностей гамет и генотипов по аутосомному локусу (гену), не затрагивающему признаки ограниченные или связанные с полом, мы при минимальных дополнительных ограничениях получим практически те же уравнения и следствия, которые справедливы для популяции бесполовых организмов. Подробное рассмотрение этого вопроса не входит в задачи данного исследования

После объединения гамет в зиготы и формирования первичных генотипов происходит естественный отбор зигот (особей), при котором их число снижается в некоторое число раз. На рисунке 1 снижение численности каждой из групп показано красной волнистой линией. Обозначим через W_{AA} , W_{Aa} и W_{aa} долю переживших отбор и потенциально способных к миграции особей соответствующего генотипа. Тогда после отбора численности каждой из рассматриваемых групп особей с разными генотипами окажутся равны:

$$\tilde{N}_1(t + 1) = W_{AA}N_1^*(t + 1), \tilde{N}_2(t + 1) = W_{Aa}N_2^*(t + 1) \text{ и } \tilde{N}_3(t + 1) = W_{aa}N_3^*(t + 1). \quad (1.4)$$

После описанных популяционных процессов часть особей с долей m от численности каждого генотипа мигрирует на соседние участки протяженного ареала и пополняет группу особей с тем же генотипом. При этом на всех участках одновременно меняется как численность, так и частота генотипа.

Для начала рассмотрим локальную, ни с кем не связанную, популяцию. Запишем для нее динамические уравнения, описывающие численность особей с разными генотипами в текущем сезоне ($N_k(t+1)$, $k = 1, 2, 3$) в зависимости от численностей предыдущего сезона ($N_k(t)$, $k = 1, 2, 3$), а также уравнения описывающие изменение частот q_k ($k = 1, 2, 3$) особей с генотипами AA , Aa и aa между смежными поколениями t и $t + 1$.

Поочередно подставляя (1.1), (1.2), (1.3) и (1.4) друг в друга получаем следующие уравнения динамики численностей генотипов:

$$\left\{ \begin{array}{l} N_1(t + 1) = \frac{W_{AA} \left(g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_2(t + 1) = \frac{2W_{Aa} \left(g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right) \left(g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_3(t + 1) = \frac{W_{aa} \left(g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}. \end{array} \right. \quad (1.5)$$

Поделив обе части этой системы (1.5) на $N(t + 1) \neq 0$, а также умножив и разделив

числитель на $N^2(t) \neq 0$, а знаменатель на $N(t) \neq 0$ получаем следующие уравнения частот:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{N(t)}{N(t+1)} \cdot \frac{W_{AA}p_1^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)}, \\ q_2(t+1) = \frac{N(t)}{N(t+1)} \cdot \frac{2W_{Aa}p_1(t)p_2(t)}{p_1(t) + p_2(t)}, \\ q_3(t+1) = \frac{N(t)}{N(t+1)} \cdot \frac{W_{aa}p_2^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)}, \end{cases} \quad (1.6)$$

где $p_1 = g_{AA}q_1 + g_{Aa}q_2/2$, $p_2 = g_{aa}q_3 + g_{Aa}q_2/2$ и $p_1 + p_2 = g_{AA}q_1 + g_{Aa}q_2 + g_{aa}q_3$. Для вычисления нормировочного множителя $\bar{G}(t) = N(t+1)/N(t)$ сложим правые и левые части системы (1.6). Откуда учитывая, что $q_1 + q_2 + q_3 = 1$, несложно получить:

$$\bar{G}(t) = \frac{W_{AA}p_1^2(t) + 2W_{Aa}p_1(t)p_2(t) + W_{aa}p_2^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)}.$$

С другой стороны, если в системе (1.6) нормировочный множитель определить как $G(t) = N(t+1)(p_1(t) + p_2(t))/N(t)$, то он равен:

$$G(t) = W_{AA}p_1^2(t) + 2W_{Aa}p_1(t)p_2(t) + W_{aa}p_2^2(t). \quad (1.7)$$

В этом случае уравнения (1.5) можно переписать в следующем компактном виде:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{\bar{G}(t)} \cdot \frac{W_{AA}p_1^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} = \frac{1}{G(t)} W_{AA}p_1^2(t), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{\bar{G}(t)} \cdot \frac{2W_{Aa}p_1(t)p_2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} = \frac{1}{G(t)} 2W_{Aa}p_1(t)p_2(t), \\ q_3(t+1) = \frac{1}{\bar{G}(t)} \cdot \frac{W_{aa}p_2^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} = \frac{1}{G(t)} W_{aa}p_2^2(t). \end{cases} \quad (1.8)$$

Учитывая, что $N_k(t) = q_k(t)N(t)$ ($k = 1, 2, 3$) системы (1.5) и (1.8) связаны между собой (однонаправлено) следующим образом:

$$\begin{cases} N_1(t+1) = W_{AA} \frac{p_1^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t), \\ N_2(t+1) = W_{Aa} \frac{2p_1(t)p_2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t), \\ N_3(t+1) = W_{aa} \frac{p_2^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t). \end{cases} \quad (1.9)$$

Откуда следует, что общая численность при отсутствии экологических факторов, сдерживающих рост популяции, изменяется согласно уравнению:

$$N(t+1) = \bar{G}(t)N(t),$$

где $\bar{G}(t) = G(t)/(p_1(t) + p_2(t))$.

Рассмотрим возможность сокращения числа параметров и упрощения уравнений динамики (1.8) и (1.9).

Несложно заметить, что величины $p_1/(p_1 + p_2)$ и $p_2/(p_1 + p_2)$ равны долям гамет A и a . В то время как доли гомозигот q_1^* , q_3^* и гетерозигот q_2^* , т.е. частоты генотипов сразу после

объединения гамет в зиготы и до действия отбора, соответственно равны: $p_1^2/(p_1 + p_2)^2$, $p_2^2/(p_1 + p_2)^2$ и $2p_1p_2/(p_1 + p_2)^2$, сумма которых очевидно равна единице. Следовательно, можно говорить, что до действия отбора и потенциальной миграции в популяции всегда наблюдается равновесие Харди-Вайнберга. Заметим, что оно достигается при любом соотношении величин производства гамет g_{AA} , g_{Aa} и g_{aa} . Однако отбор и последующее расселение части особей в другие участки неизбежно меняет частоту каждого генотипа согласно соотношениям (1.4), и равновесие между смежными поколениями нарушается. Это означает, что различия в продукции гамет разными генотипами не столь кардинально меняет структуру популяции, чем различие в выживаемостях W_{AA} , W_{Aa} и W_{aa} или миграция особей. В результате, без нарушения общности можно положить $g_{AA} = g_{Aa} = g_{aa} = g$, что означает, что производство и выживаемость гамет не зависит от генотипа производящих их особей, а генотипы отличаются лишь интенсивностью отбора на стадии зигот.

При $g_{AA} = g_{Aa} = g_{aa} = g$ можно положить $gW_{AA} = 1 + s_1$, $gW_{Aa} = 1 + s_2$ и $gW_{aa} = 1 + s_3$, где s_1 , s_2 и s_3 – коэффициенты отбора соответствующих генотипов. Тогда уравнения частот генотипов упрощаются и имеют вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G(t)} \cdot (1 + s_1) q_1^*(t+1) = \frac{1 + s_1}{G(t)} \left(q_1(t) + \frac{1}{2}q_2(t) \right)^2, \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G(t)} \cdot (1 + s_2) q_2^*(t+1) = 2 \frac{1 + s_2}{G(t)} \left(q_1(t) + \frac{1}{2}q_2(t) \right) \times \\ \quad \times \left(q_3(t) + \frac{1}{2}q_2(t) \right), \\ q_3(t+1) = \frac{1}{G(t)} \cdot (1 + s_3) q_3^*(t+1) = \frac{1 + s_3}{G(t)} \left(q_3(t) + \frac{1}{2}q_2(t) \right)^2, \end{cases} \quad (1.10)$$

где нормировочный множитель

$$G = 1 + s_1 (q_1 + q_2/2)^2 + 2s_2 (q_1 + q_2/2) (q_3 + q_2/2) + s_3 (q_3 + q_2/2)^2$$

равен обобщенной приспособленности, значение которого определяет скорость роста популяции согласно уравнению:

$$N(t+1) = G(t)N(t). \quad (1.11)$$

Заметим, что в этом случае $G = \bar{G}$, поскольку $p_1 + p_2 = g$ в знаменатели \bar{G} . Численность каждого генотипа вычисляется из частоты генотипа после отбора: $N_k(t+1) = (1 + s_k)q_k^*(t+1)N(t)$.

Система (1.10) аналогична ранее предложенной модели [13], но при разных приспособленностях. Эта модель успешно использована для моделирования динамики экспериментальной популяции миграционно связанных популяций *D.melanogaster*.

Заметим, что из уравнений (1.10) и множители G можно исключить параметр g (разделить числитель и знаменатель на g). Однако в уравнениях численностей генотипов, необходимых для описания миграции между смежными популяциями, параметр g все равно будет присутствовать. Действительно при $g_{AA} = g_{Aa} = g_{aa} = g$ три слагаемых множителя G равные

$$R_{AA}(t) = gW_{AA} \left(q_1(t) + \frac{q_2(t)}{2} \right)^2 = gW_{AA}q_1^*(t+1),$$

$$R_{Aa}(t) = 2gW_{Aa} \left(q_1(t) + \frac{q_2(t)}{2} \right) \left(q_3(t) + \frac{q_2(t)}{2} \right) = gW_{Aa}q_2^*(t+1) \text{ и}$$

$$R_{aa}(t) = gW_{aa} \left(q_3(t) + \frac{q_2(t)}{2} \right)^2 = gW_{aa}q_3^*(t+1)$$

являются аналогами репродуктивных потенциалов соответствующих генотипов, значение которых определяет скорости роста генотипов согласно уравнениям:

$$N_1(t+1) = R_{AA}(t)N(t), \quad N_2(t+1) = R_{Aa}(t)N(t) \text{ и } N_3(t+1) = R_{aa}(t)N(t).$$

Сложив эти величины получаем, что общая численность меняется в соответствии с дискретным уравнением вида:

$$N(t+1) = (R_{AA}(t) + R_{Aa}(t) + R_{aa}(t))N(t) = G(t)N(t),$$

где мальтузианский параметр $G(t)$ должен содержать параметр гаметопродукции g . Здесь также несложно показать что, если коэффициенты отбора рассматриваемой популяции одновременно не равны нулю ($W_{AA}W_{Aa}W_{aa} > 0$), то $G(t) \geq 1$ при $g \geq 1$, и общая численность не может падать.

1.1. Условия устойчивости генетических структур локальной популяции

Система (1.10) имеет три неподвижные точки, две из которых $E_1(1, 0, 0)$ и $E_2(0, 0, 1)$ существуют всегда и соответствуют мономорфной популяции, состоящей только из особей с генотипом AA или aa . Третья точка $E_3(\bar{q}_1, \bar{q}_2, \bar{q}_3)$ соответствует полиморфной популяции, в которой присутствуют особи всех трех генотипов AA , Aa и aa . Ее координаты равны: $\bar{q}_1 = (1 + s_1)(s_2 - s_3)^2/\sigma$, $\bar{q}_2 = 2(1 + s_2)(s_1 - s_2)(s_3 - s_2)/\sigma$ и $\bar{q}_3 = (1 + s_3)(s_1 - s_2)^2/\sigma$, где $\sigma = (s_1 - 2s_2 + s_3)(s_1 - 2s_2 + s_3 + s_1s_3 - s_2^2)$.

Учитывая, что для координат точки E_3 верно $\bar{q}_1 + \bar{q}_2 + \bar{q}_3 = 1$, под ее существованием мы понимаем то, что она лежит на 3-симплексе: $\Delta^3 = \{(q_1, q_2, q_3) \in R^3 | q_1 + q_2 + q_3 = 1, q_i \geq 0\}$, где она биологически значима. Заметим, что точки $E_1(1, 0, 0)$ и $E_2(0, 0, 1)$ также лежат на 3-симплексе (рис. 2,а). Границы существования вычисляются из условия нахождения точки на одной из граней симплекса, на которой одна из координат равна нулю ($q_k = 0$).

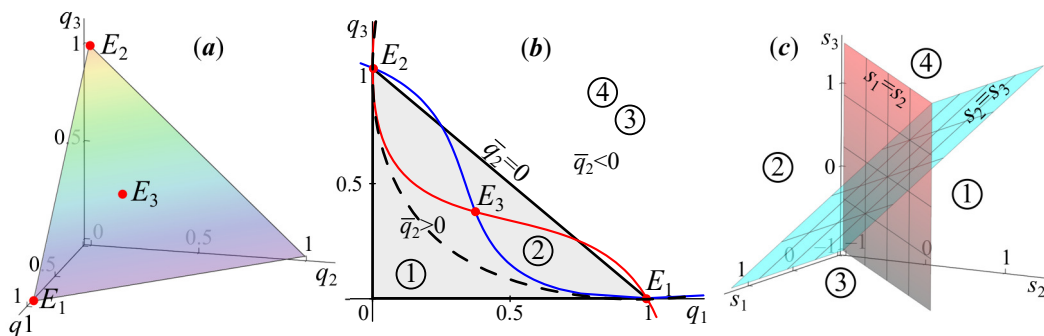


Рис. 2. (а) – 3-симплекс и расположенные на нем неподвижные точки системы (1.10); (б) – фазовый портрет, цветные линии – нульклины системы (1.10); (с) – области существования и устойчивости неподвижных точек системы (1.11).

Границы существования и устойчивости неподвижных точек системы (1.10) совпадают друг с другом, и задаются тремя плоскостями: $s_1 = s_2$, $s_2 = s_3$ и $s_k = -1$ ($k = 1, 2, 3$). Тогда в параметрическом пространстве можно выделить две области под номерами 1 и 2, в которых полиморфная точка E_3 существует (рис. 2,с). В области 1 она устойчива и все модельные траектории стремятся к ней (движущий отбор), а популяция оказывается полиморфной. В области 2 точка E_3 неустойчива, имеет место дизруптивный отбор, а динамика частот оказывается бистабильной, т.е. в зависимости от начальных частот в популяции со временем остаются особи с генотипом AA или aa . В областях под номерами 3 и 4 полиморфная точка лежит вне симплекса (не существует), а устойчива либо мономорфная точка E_1 или E_2 (движущий отбор).

Учитывая, что $q_1 + q_2 + q_3 = 1$ можно провести понижение размерности системы (1.10). В результате можно показать, что полиморфная точка существует, если пересечение нульклин (цветные линии на рис. 2,б) системы меньшей размерности лежит внутри треугольника на фазовой плоскости, показанного на рисунке 2,б. Если точка E_3 лежит между гипотенузой и пунктирной линией, то она устойчива (область 1). Приближаясь к гипотенузе, частота гетерозигот стремится к нулю. Пересекая пунктирную линию, полиморфная точка E_3 приобретает устойчивость, а мономорфные E_1 и E_2 теряют устойчивость. Вне треугольника точка E_3 лежит вне симплекса.

Таким образом, для модели (1.11) направление отбора, определяемое значениями s_1 , s_2 и s_3 , довольно просто задает предельную генетическую структуру локальной популяции и темпы роста популяции (через значение G). Из всех возможных ее вариантов наиболее интересен дизруптивный (разрывающий) отбор, который из-за бистабильности допускает уже в локальном случае возможность разных генетических структур в зависимости от начальных условий. Как показывают ранние исследования, именно при нем наблюдаются условия возникновения и закрепления генетических различий на разных участках однородного ареала даже без учета экологических факторов [17, 46, 47].

1.2. Действие плотностно-зависимых факторов

Система (1.10) описывает динамику частот независимо от темпа роста численностей генотипов или общей численности, и предполагает только экспоненциальный рост популяции. При описании миграции это способно привести к ряду противоречий. Например, при определенных условиях может сложиться ситуация, при которой из-за потока генов частота отдельного генотипа на некотором участке стремится к некоторому ненулевому значению, в то время как его численность падает до нуля. Или наоборот, экспоненциальный рост численности отдельного генотипа не сопровождается ростом частоты, поскольку темпы роста миграционно связанных популяций могут существенно отличаться.

Рассмотрим действие экологических факторов, ограничивающих рост популяции. В модели (1.11) ограничение роста может быть описано через зависимость параметров отбора или гаметопродукции от численностей генотипов или общей численности (плотности населения). В первом случае предполагается, что экологические факторы по-разному действуют на разные генотипы, особи которых конкурируют только между представителями своей группы. Во втором, это действие не зависит от генотипа, когда особи всех трех групп конкурируют за общий ресурс. Наиболее реалистичным выглядит второй вариант. Но важнее определиться с тем, что изменяется с ростом численности – продукция гамет или интенсивность отбора, или оба параметра.

Предположим, что интенсивность продуцирования гамет меняется в зависимости от плотности населения. Например, гаметопродукция описывается убывающей функцией вида: $g_k = \bar{g}_k F(N)$, где \bar{g}_k – максимальное число гамет производимых соответствующим

генотипом ($k = 1, 2, 3$), а для F верно: $F(0) = 1$, $dF/dN < 0$. Если функция F зависит лишь от общей численности N , то в системе (1.8) и нормировочном множителе (1.7) ее можно вынести за скобку, и она сократится. В результате система (1.8) не изменит своего вида. Однако если интенсивность гаметопродукции зависит не от общей численности, а от численности соответствующего генотипа, то три разные функции $F(N_k)$ будут присутствовать в каждом уравнении системы (1.8). В обоих случаях уравнения численностей (1.9) будут содержать одну или три разные функции F .

Если предположить, что от плотности зависит интенсивность отбора, то можно записать:

$$W_{ij} = w_{ij}F(N), \quad (1.12)$$

где w_{ij} – максимально возможная доля особей генотипа ij (AA , Aa или aa), оставшиеся после естественного отбора в условиях минимальной конкуренции (при низкой плотности). Аналогично предыдущему случаю, если с ростом численности сила отбора разных генотипов возрастает по-разному, т.е. функция F зависит от численности соответствующего генотипа, то $F(N_k)$ будут присутствовать в каждом уравнении системы (1.8) и (1.9). Если отбор усиливается или ослабевает одинаково для всех генотипов, т.е. F зависит от общей численности, то уравнения (1.8) не изменят своего вида. За исключением замены параметра W_{ij} на w_{ij} . В уравнении численности (1.11) произойдет замена параметра W_{ij} на функцию (1.12).

Таким образом, две рассмотренные зависимости неотличимы в случае конкуренция разных генотипов за общий ресурс, когда именно общая численность лимитирует рост рождаемости или усиливает отбор. В этом случае уравнения динамики частот (1.10) не меняют своего вида (за исключением замены g_k на \bar{g}_k или W_{ij} на w_{ij}), а уравнения численностей (1.11) содержат нелинейную зависимость от плотности:

$$N(t+1) = G(t)N(t)F(N(t)). \quad (1.13)$$

Существует множество подтверждений того, что именно такой вариант конкуренции достаточно распространен, поскольку часто природная генетическая изменчивость по признакам, по которым идет отбор, слабо коррелирует с изменениями плотности в популяции [48, 49, 50, 51]. Этому есть множество объяснений, суть которых сводится к тому, что экологические и генетические процессы в таких популяциях идут в разных временных шкалах [43, 44, 45]. Однако явная зависимость отбора от плотности возникает в случае потока генов с соседних участков [15, 36, 37, 52]. Изучению такой ситуации посвящен следующий раздел.

1.3. Режимы динамики локальной лимитированной популяции

Для популяций, описываемых моделью (1.10), направление отбора (значения s_1 , s_2 и s_3) довольно просто определяет предельную генетическую структуру локальной популяции, а через величину обобщенной приспособленности G и темпы роста численности, описываемые уравнением ограниченного роста (1.13). На рисунке 3 показаны примеры динамики модели (1.10) и (1.13) для параметров из области 1 и 2.

При $s_2 > s_1$ и $s_2 > s_3$ гетерозиготы имеют превосходящую над гомозиготами приспособленность (за счет более высокой гаметопродукции или более слабого отбора). В результате популяция со временем оказывается полиморфной – присутствуют особи всех трех генотипов (рис. 3,а). При $s_2 < s_1$ и $s_2 < s_3$ гетерозиготы имеют пониженную приспособленность, и со временем в популяции останутся гомозиготы с генотипом AA или aa в зависимости от начальных условий (рис. 3,б). Если приспособленность

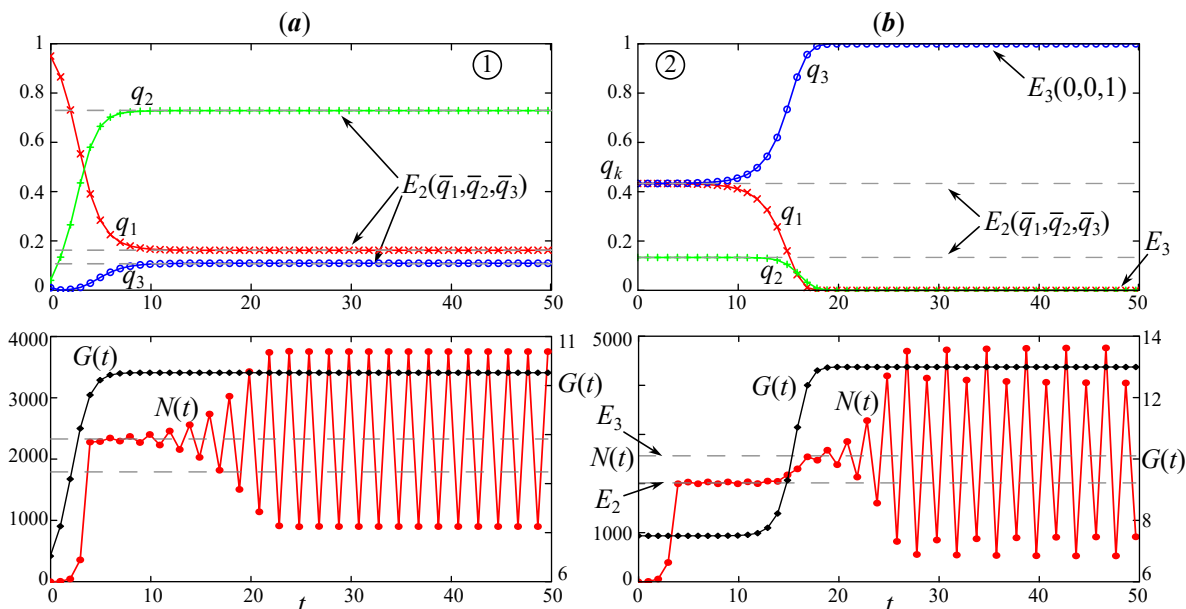


Рис. 3. Динамика частот генотипов (первый ряд) и общей численности (второй ряд), описываемая уравнениями (1.10) и (1.13) при $F(x) = \exp(-x/K)$, $K = 1000$, **(a)** $s_1 = 5$, $s_2 = 14$ и $s_3 = 4$, **(b)** $s_1 = s_3 = 12$ и $s_2 = 1$. Переход к **(a)** полиморфной и **(b)** мономорфной популяции, сопровождающийся ростом обобщенной приспособленности G и переходу от простой динамики к колебаниям численности.

гетерозигот имеет промежуточное значение, т.е. $s_1 > s_2 > s_3$ или $s_3 > s_2 > s_1$ (область 3 или 4), то в популяции со временем останутся только особи с генотипом AA или aa .

Независимо от типа отбора происходит рост обобщенной приспособленности G , сопровождающийся не только ростом предельной численности, но и переходом от одного предельного типа динамики к другому в зависимости от вида функции F , описывающей действие плотностно-зависимых факторов (рис. 3). Например, при $F(x) = \exp(-x/K)$ уравнение (1.11) аналогично модели запас-пополнение Рикера, где параметр K определяет экологическую емкость среды. В результате для низких значений $0 < G < 1$ численность может только монотонно падать. При $1 \leq G < e$ численность монотонно возрастает до стационарного значения равного $K \ln(G)$. При $e < G < e^2$ рост сопровождается затухающими колебаниями численности. При $G > e^2$ возникают устойчивые колебания, которые с ростом G сопровождаются каскадом удвоения периода. Во втором ряду на рисунке 3,а показан пример перехода от простой (монотонной) динамике к колебаниям с периодом 2 в случае движущего отбора и перехода к полиморфизму, а на рисунке 3,б к колебаниями с периодом 4 в случае дизруптивного отбора. В последнем примере начальные условия подобраны так, чтобы частоты генотипов некоторое время находились в окрестности неустойчивой полиморфной точки E_2 , для которой предельная численность ниже, чем для мономорфных состояний E_1 или E_3 . В результате, прежде чем перейти к более высоким значениям численностей популяция задерживается в состоянии с низкой численностью. Однако дальнейший рост приспособленности G выводит популяцию к устойчивым колебаниям численности.

2. УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ СИСТЕМЫ МИГРАЦИОННО СВЯЗАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Перейдем к изучению метапопуляции, представляющей собой систему связанных субпопуляций, заселяющих несколько участков одномерного ареала в форме кольца. Связь между субпопуляциями может быть реализована посредством миграции особей.

Предположим, что после отбора из каждой субпопуляции на соседние участки перемещается $mN^* = m_1N_1^* + m_2N_2^* + m_3N_3^*$ особей (рис. 4), где $0 \leq m_k < 1$ и $0 \leq m < 1$ – коэффициент миграции (сила связи) для соответствующего генотипа и суммарный (средний) коэффициент для всей субпопуляции. Мигранты состоят из особей всех рассматриваемых генотипов, и чем более многочислен генотип (в абсолютных значениях), тем больше его вклад в поток генов.

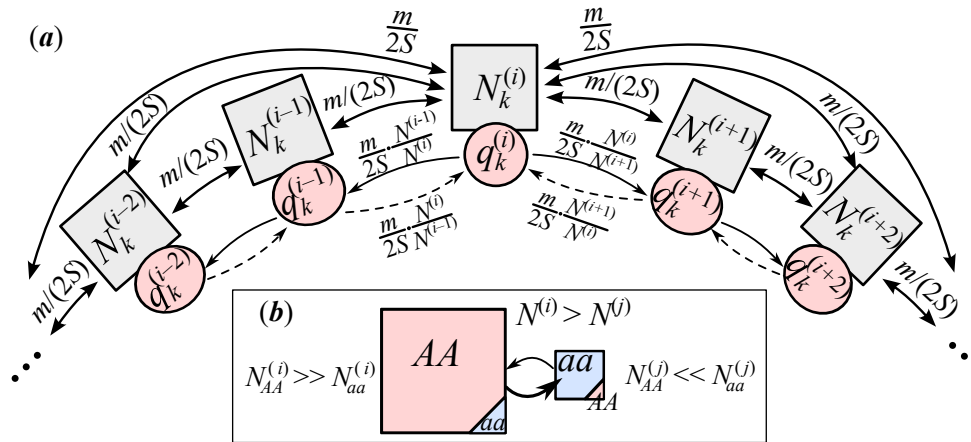


Рис. 4. (a) – Схематичное представление связи значений численности $N_k^{(i)}$ с частотами генотипов $q_k^{(i)}$ в системе миграционно связанных популяций, а также значения соответствующих коэффициентов связи. (b) – Схематичная иллюстрация того факта, что поток генов между несопоставимыми по размеру популяциями может существенно изменить генотипы в малочисленной популяции.

Будем считать, что особи, покинувшие родной участок (эмигранты), в полном объеме пополняют принимающие участки, а возможная смертность в процессе расселения включена в отбор. В этом случае уравнение (1.4) для k -го генотипа с учетом плотностно-зависимых факторов, т.е. (1.12), приобретают вид:

$$N_k^{(i)}(t+1) = w_k N_k^{(i)*}(t+1) F(N^{(i)}(t)) (1 - m_k) + \frac{m_k}{2S_i} \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j} w_k N_k^{(j)*}(t+1) F(N^{(j)}(t)), \quad (2.14)$$

где индекс $i = 1, 2, 3, \dots, n$ – номер локального участка или номер субпопуляции, индекс $j = 1, 2, 3, \dots, n$ под знаком суммы равен номеру участка, откуда исходит поток мигрантов на i -ю территорию; $k = 1, 2, 3$ – номер группы особей с генотипом AA , Aa и aa . $(M)_{i,j=1}^n$ – матрица связи размера $n \times n$, определяющая топологию сети связанных популяций, а также направления миграции. В простейшем случае $M_{i,j} = M_{j,i} = 1$, если субпопуляции с номерами i и j ($i \neq j$) связаны с равной силой связи, $M_{i,j} = M_{j,i} = 0$, если они не связаны. Нормировочный параметр $2S_i = \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j}$ необходим для соблюдения баланса между числом покинувших i -й участок особей и пополнивших связанные с ними участки. Для замыкания границ ареала в кольцо к пределам суммирования применяется следующее отображение: $j \rightarrow j \bmod n$.

При постоянной структуре матрицы миграции с коэффициентами 1 или 0 параметр S равен половине числа участков, из которых направлен поток мигрантов в i -ю

субпопуляцию. Назовем S радиусом связи. В общем случае параметры миграции могут отличаться для каждого генотипа и зависят от расположения локального участка на ареале, что предполагает различие миграционной активности для разных генотипов и субпопуляций. Для упрощения дальнейшего исследования ограничимся случаем $m_1 = m_2 = m_3 = m$ и значениям S независимым от номера i , что обеспечивается симметричной матрицей связи, для которой справедливо $M_{i,j} = M_{j,i}$.

Подставляя (1.1)–(1.3) в (2.14), а также положив $gw_{AA} = 1 + s_1$, $gw_{Aa} = 1 + s_2$ и $gw_{aa} = 1 + s_3$, можно получить следующие уравнения динамики частот и численностей k -го генотипа на i -м участке:

$$\left\{ \begin{array}{l} q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1+s_k}{G^{(i)}(t)} \left(q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \right. \\ \left. + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1) \right), \\ N_k^{(i)}(t+1) = (1+s_k) \left(N^{(i)}(t)F(N^{(i)}(t))q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \right. \\ \left. + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} N^{(j)}(t)F(N^{(j)}(t))q_k^{(j)*}(t+1) \right), \end{array} \right. \quad (2.15)$$

где $q_1^{(i)*}(t+1) = (q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$, $q_2^{(i)*}(t+1) = 2(q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)(q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)$ и $q_3^{(i)*}(t+1) = (q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$ – частоты генотипов в $(t+1)$ -ом поколении до отбора при единичной скорости продукции гамет; нормировочный множитель $G^{(i)}(t) = N^{(i)}(t+1)/N^{(i)}(t)$ равен:

$$G^{(i)} = \bar{W}^{(i)}(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}}{N^{(i)}} \bar{W}^{(j)},$$

а величина $\bar{W}^{(i)} = 1 + s_1(q_1^{(i)} + q_2^{(i)}/2)^2 + 2s_2(q_1^{(i)} + q_2^{(i)}/2)(q_3^{(i)} + q_2^{(i)}/2) + s_3(q_3^{(i)} + q_2^{(i)}/2)^2$ – обобщенная приспособленность i -й субпопуляции до миграции.

Несложно увидеть, что уравнения частот генотипов i -й субпопуляции (2.15) составлены из уравнений точечной популяции (1.10), с учетом оттока особей m , а также суммы притока генов с сопредельных территорий. Как видно из (2.15) интенсивность притока зависит от соотношения численностей $N^{(j)}/N^{(i)}$ субпопуляций, откуда исходит поток мигрантов и на принимающем участке. В результате может сложиться ситуация, когда даже при малых m поток генов в малочисленную субпопуляцию способен существенно изменить частоты генотипов. Аналогично, возможна ситуация, когда даже при больших m суммарный поток из малочисленных субпопуляций не способен существенно повлиять на частоты генотипов принимающих участков (рис. 4, *b*). По всей видимости, такое поведение действительно может наблюдаться в реальных миграционно связанных популяциях и в отдельных случаях приводить к хорошо известным эффектам основателя, эволюционного спасения, бутылочного горлышка и т.п. [15, 36, 37, 42, 53, 54, 55]. Исходя из этих рассуждений, в модели (2.15) можно получить довольно нетривиальное динамическое поведение, связанное с тем, что перемещение особей между участками способно изменить направление эволюционных изменений даже без учета экологических факторов (при $F = 1$) [47].

2.1. Режимы динамики при постоянной миграции

Перейдем к рассмотрению особенностей динамики и эволюции в системе связанных субпопуляций с учетом плотностно-зависимого лимитирования, описываемых системой (2.15). Для этого будем использовать функцию $F(x) = \exp(-x/K)$, где K определяет экологическую емкость среды. Для одиночной популяции (при $m = 0$) динамика численности описывается моделью запас-пополнение Рикера:

$$N^{(i)}(t+1) = \bar{W}^{(i)} N^{(i)}(t) \exp(-N^{(i)}(t)/K), \quad (2.16)$$

где K равна такой численности $N(t)$ (запас), которая обеспечивает максимальный прирост численности $N(t+1)$ (пополнения): при $N(t) < K$ наблюдается экспоненциальный рост, при $N(t) > K$ рост замедляется, а при $N(t) > K \ln(\bar{W})$ пополнение оказывается ниже запаса.

Рассмотрим систему из $n = 50$ популяций с наиболее простым видом связи – локальной ($S = 1$), при которой в течение одного сезона особи перемещаются лишь на соседние участки, а для заселения более отдаленных участков требуется несколько поколений. Именно такой тип расселения особей часто наблюдают для природных популяций короткоживущих видов, например, мелких млекопитающих [56, 57, 58, 59, 60], а также воспроизводят в лабораторных условиях для модельных популяций [29, 30, 31, 32, 33, 34]. Например, для уже упомянутых ящичных метапопуляций *D.melanogaster* и *E.coli*.

В дальнейшем будем рассматривать только пониженную приспособленность гетерозигот, соответствующая дизруптивному отбору, т.е. $s_1 > s_2$ и $s_3 > s_2$. Для определения наиболее типичных режимов пространственно-временной динамики модели (2.15) проведем серию численных экспериментов, используя разные значения параметров отбора и миграции. Начальные численности $N^{(i)}(0)$ и частоты генотипов $q_k^{(i)}(0)$ будем выбирать случайно, используя два независимых генератора равномерно распределенной случайной величины. Будем использовать реализацию генератора MT19937 [61], доступную в программной библиотеке численных вычислений GSL [62]. Авторами GSL этот генератор рекомендован для проведения численных экспериментов и симуляций. Он имеет чрезвычайно длинный период ($\sim 10^{6000}$), низкую корреляцию и проходит большинство статистических тестов на случайность генерируемых последовательностей псевдослучайных чисел. Для обеспечения независимости генерации начальных частот и численностей будем использовать два разных затравочных числа (seeds), вычисляемых из текущего времени (в миллисекундах).

Численность в i -м участке выбирается случайно от 1 до $2K$ ($N^{(i)} \sim U[1, 2K]$), чтобы на разных участках изначально были немного разные тенденции динамики – для низких численностях $N^{(i)}(0) < K$ популяция росла, для больших $N^{(i)}(0) > K$ рост останавливался или падал. Частоты генотипов генерируются за раз одним вектором размерности $3n$ со случайными значениями от 0 до 1 ($q_k^{(i)} \sim U[0, 1]$), а затем выполняется их нормировка по формуле: $q_k^{(i)} \rightarrow q_k^{(i)} / (q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)})$, гарантирующая равенство $q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)} = 1$. В этом случае в начальный момент времени ареал будет заселен примерно nK особями (в среднем K особей на субпопуляцию) со случайными генотипами. В этом случае интересно оценить, как изменится финальное распределение особей и их генетическая структура (для больших t), и какая пространственная структура возникнет, а также насколько она будет стабильной во времени.

Рассмотрим для начала случай, когда миграция полностью симметричная, а ее относительная интенсивность постоянна и не меняется со временем, т.е. $M_{ij} = 1$ для коэффициентов под и над главной диагональю, а для остальных индексов $M_{ij} = 0$.

На рисунке 5 показан пример пространственно-временной динамики системы (2.15),

представленный в виде зависимостей частот (рис. 5,*a*) и численностей (рис. 5,*b*) одновременно от номера сезона t и номера участка i , или только от одной из этих величин (рис. 5,*c-f*).

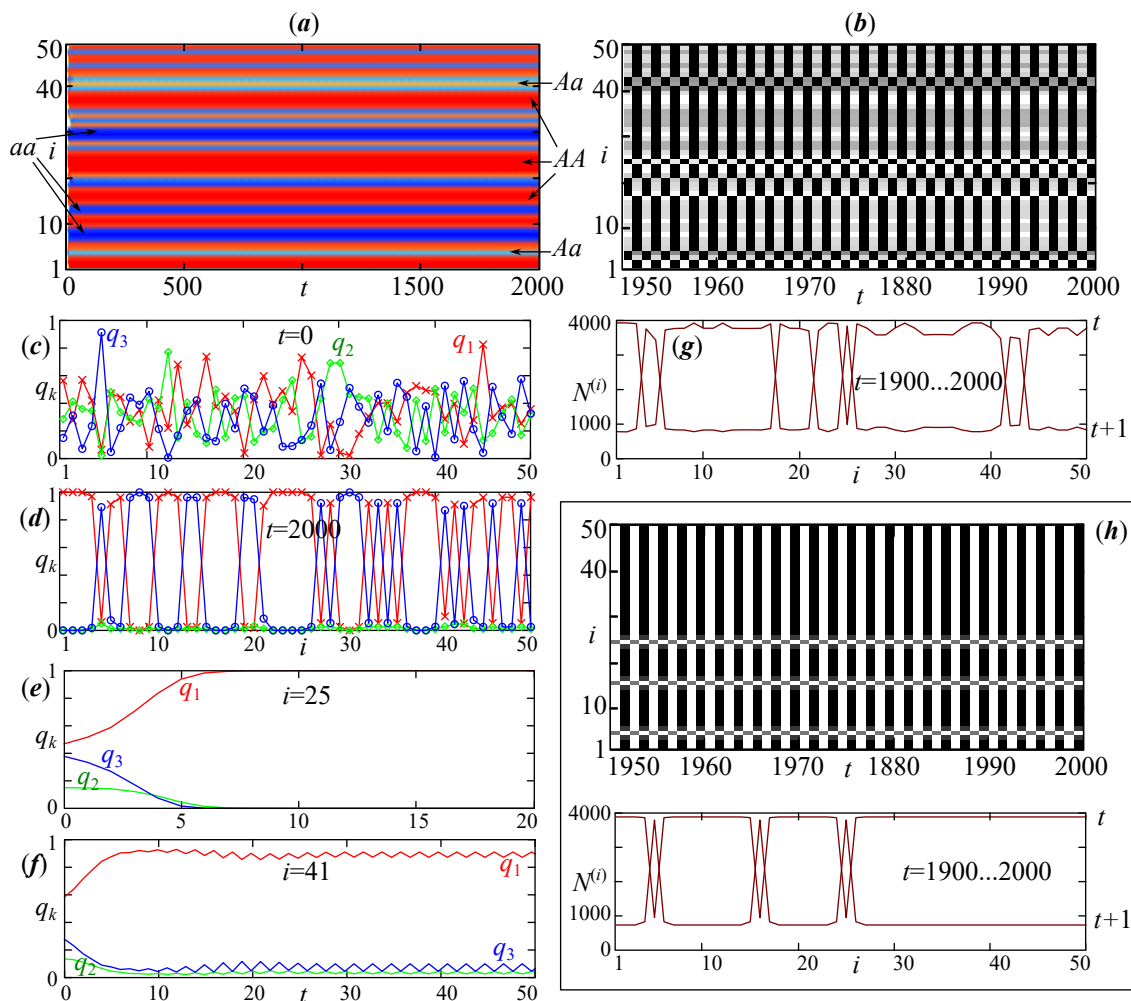


Рис. 5. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций, описываемых (*a-g*) системой (2.15) и (*h*) – (2.17) с постоянной матрицей связи при $s_1 = s_3 = 10, s_2 = 1, K = 1000, m = 0.05$ и $S = 1$.

На первой диаграмме цвет пикселя кодирует преобладающий генотип на участке с номером i в момент времени t (рис. 5,*a*). Красный цвет соответствует тому, что большинство особей имеют генотип AA , зеленый – генотип Aa , синий – aa , промежуточные цвета – популяция полиморфная и содержит особей всех генотипов. На второй диаграмме (рис. 5,*b*) показано изменение численностей, где белый цвет соответствует максимальным значениям, черный – минимальным, серый – промежуточным значениям. На рисунке 5,*c* показано начальное распределение частот $q_k^{(i)}(0)$, в котором все субпопуляции изначально полиморфные. Однако расселение особей приводит к тому, что через несколько сезонов на ареале возникает несколько более-менее генетически однородных групп особей – пятен (кластеров) (рис. 5,*d*), в пределах которых длительное время проживают особи с одним генотипом (полосы одного цвета на рис. 5,*a*). После переходного процесса расположение этих пятен постоянно и сохраняется длительное время (в том числе для $t \gg 2000$ не показанных на диаграмме). При слабой силе связи эти пятна довольно небольшие, однако с ростом силы связи они увеличиваются в размере, а их суммарное число падает. При больших $m > 0.3$

пятен формируется не более 2–3. Между этими пятнами из-за постоянной миграции всегда формируется небольшая группа субпопуляций, где активно идет гибридизация с постоянным образованием гетерозигот, и чем интенсивней миграционный поток, тем она многочисленнее. На рисунке 5,*f* показана динамика частот в одной из таких субпопуляций с активной гибридизацией. На этом графике видно, что после переходного процесса частоты переходят к колебаниям с периодом 2, которые следуют за колебаниями численностей. В генетически однородных группах субпопуляций частоты сходятся к постоянной величине не испытывая колебаний (рис. 5,*e*).

Отметим, что финальное распределение численностей, которое ожидается, состоит из групп когерентных субпопуляций, колеблющихся синфазно, практически не коррелирует с распределением частот (рис. 5,*d* и 5,*g*). Расположение кластеров субпопуляций с синфазной динамикой редко совпадают с кластерами с одинаковой генетической структурой, особенно при слабой связи. Исключениями могут быть некоторые полиморфные субпопуляции, расположение которых иногда совпадает с местом контакта смежных кластеров, между которыми наблюдается противофазная динамика численностей.

Отметим, что кластеры синхронных популяций возникают в системе связанных популяций и без учета генетической структуры. Это совершенно типичное поведение коллективной динамики. Например, кластеризация хорошо изучена в кольцах связанных логистических отображениях [19, 63, 64], описывающих динамику лимитированных популяций при $F(N) = 1 - N$, а также системе связанных уравнений Рикера при $F(N) = \exp(-N)$ [63, 65, 66] и других более сложных сетях. В целом закономерности формирования кластеров в системе (2.15) и в приведенных источниках не противоречат друг другу. Однако в системе (2.15) есть несколько особенностей, которые, по всей видимости, связаны с нарушением симметричности связи между генотипами на разных участках из-за зависимости потока генов от соотношения численностей $N^{(i)}/N^{(i+1)}$. Кроме того система (2.14) описывает два связанных процесса, идущих теоретически с разными скоростями, – медленные микроэволюционные изменения и быстрый ограниченный рост численности.

Для того чтобы проследить эти особенности сравним режимы системы (2.15) с системой популяций, в которой все особи генетически однородны. Например, пусть она состоит только из гомозигот с генотипом *AA*, имеющих наибольшую приспособленность ($s_1 > \max(s_2, s_3)$). Для такой системы популяций динамика численности описывается системой [66]

$$N^{(i)}(t+1) = aN^{(i)}(t)F(N^{(i)}(t))(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j} a N^{(j)}(t) F(N^{(j)}(t)), \quad (2.17)$$

где $a = 1 + \max(s_k)$. На рисунке 5,*h* показана динамика системы (2.17) для абсолютно тех же значений параметров и начальных численностей, что для системы (2.15). В этом случае система (2.17) демонстрирует более регулярное динамическое поведение (снизу рис. 5,*h*) – формируется меньшее число кластеров с иным, чем для (2.15) расположением. Более того с ростом силы связи m система (2.17) все чаще демонстрирует полностью синхронное поведение численностей. Этого нельзя сказать о системе (2.15), для которой с ростом силы связи число кластеров синхронных субпопуляций снижается, но не падает до нуля. По всей видимости, это происходит потому, что в системе (2.17) все особи идентичные. Однако даже если бы они были разными (величины a отличались для разных номеров i), то перемещаясь на новую территорию особь неизбежно «растворяется» на новом

участке, и на следующий сезон приобретает «новые» репродуктивные возможности, характерный для этой территории. В системе (2.15) такого «растворения» не происходит из-за дискретности генотипов, которые наследуются в соответствии законам Менделя. В результате в (2.17) формируются более простые, чем в (2.15) режимы.

С другой стороны надо понимать, что генотипы не мигрируют сами по себе, а всегда перемещаются особи. Это означает, что частоты генотипов на принимающем участке, и как следствие скорость роста, прямо зависит от того насколько он малочисленный и насколько велика численность на участке, из которого направлен поток мигрантов ($N^{(j)}/N^{(i)}$). В этом случае становится ясным, почему внутри большого кластера синхронных популяций могут длительное время существовать группы с противоположными формами аллеля (рис. 5, *d* и 5, *f*). Это связано с тем, что внутри кластера синхронных субпопуляций сохраняется близким к единице соотношение численностей $N^{(j)}(t)/N^{(i)}(t) \approx N^{(j)}(t+1)/N^{(i)}(t+1) \approx 1$ для соседних участков независимо от периода или размаха колебаний (при $t \rightarrow \infty$). Если гомозиготы имеют достаточно близкие приспособленности, как в приведенном примере, то поток генов между смежными участками полностью компенсирует друг друга и не происходит «синхронизации» частот генотипов на близких участках, между которыми динамика численности не обязательно должна быть синхронной. В результате, возникнув однажды из-за начальных возмущений, различия в частотах сохраняются, и миграция лишь поддерживает их. Однако внутри таких кластеров часто можно выделить участки, расположенные между двумя группами с противоположными формами аллеля, где идет гибридизация. В них за счет значимой доли гетерозигот неизбежно снижается суммарный репродуктивный потенциал, и субпопуляция демонстрирует меньший размах колебаний, что хорошо заметно по провалам на профиле на рисунке 5, *g*. В ряде случаев это способно снизить период колебаний численности таких субпопуляций.

Усложнение характера колебаний (рост периода колебаний и хаотизация), наблюдаемое с ростом приспособленности, способно привести к обратному явлению – распределение частот оказывается более однородное, чем распределение численностей (рис. 6). Это заметнее проявляется при сильной связи, когда в системе (2.17) формируются режимы частичной или полной синхронизации (третья строка на рис. 6). Такое поведение, по всей видимости, связано с тем, что агрегация особей по генотипам, т.е. синхронизация частот, более чувствительна к расселению особей, чем синхронизация динамики численности.

Для получения режимов, показанных на рисунке 6, выбраны немного разные значения параметров отбора гомозигот AA и aa . Это приводит к тому, что кластеры, в которых преобладают особи с разными генотипами, характеризуются разными периодами и амплитудами колебаний. В первом примере (рис. 6, *a*) кластер с гомозиготами AA имеет максимальный репродуктивный равный $w_1 = 1 + s_1 = 13$, что в модели (2.16) соответствует колебаниям с периодом 4 (4-цикл). Для кластера aa с $w_3 = 1 + s_3 = 12$ период равен 2 (2-цикл). Для полиморфного кластера Aa репродуктивные возможности намного ниже, поэтому колебания численности имеют наименьший размах, которые поддерживаются только лишь за счет перемещения особей со смежных участков.

Вместе с тем, первую группу гомозигот AA ($i = 1, 2, \dots, 20$) составляют кластеры из субпопуляций не только с 2-циклом, но и с 4-циклом. Несложно увидеть, что такая неоднородность численностей и характера динамика никак не влияет на распределение частот, поскольку между кластерами не формируются зоны гибридизации. Следовательно, репродуктивные возможности этой группы субпопуляций в целом такие же, как у второй группы гомозигот только с 4-циклом ($i = 25, 26, \dots, 41$), однако из-за взаимодействия разных циклов, они имеют отличные друг от друга периоды и амплитуды

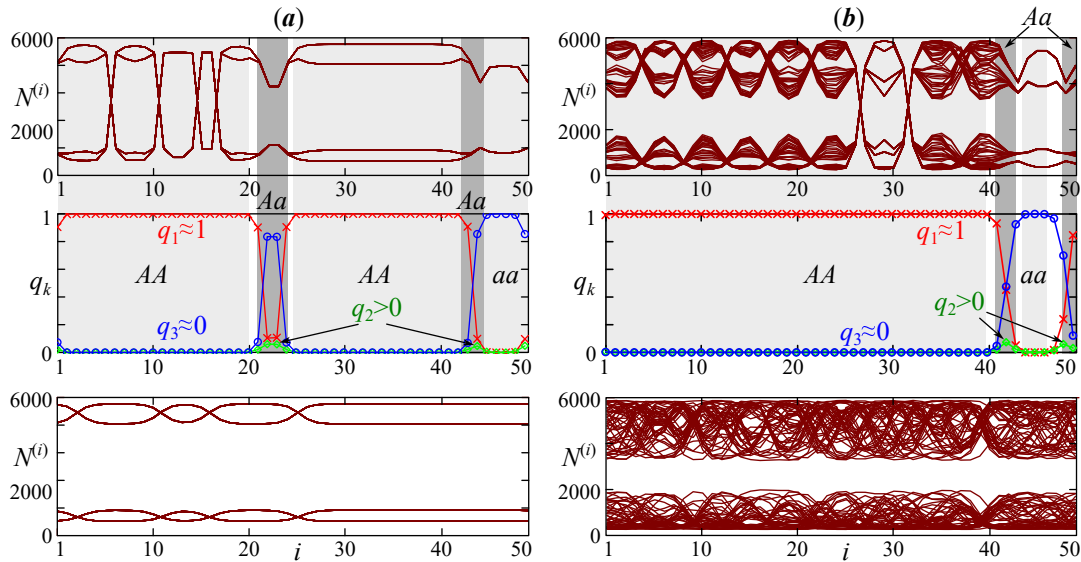


Рис. 6. Пространственно-временная динамика численностей (первая строка) и частот генотипов (вторая строка), описываемых системами (2.15) и (2.17) (третья строка) при $s_2 = 1$, $K = 1000$, **(a)** $s_1 = 12$, $s_3 = 11$, $m = 0.15$ и **(b)** $s_1 = 15$, $s_3 = 14$, $m = 0.3$.

колебаний. Отметим, что подобная картина пространственно-временной динамики численности возможна и в системе (2.17) без явных различий в приспособленностях, и возникает как результат частичной синхронизации динамики связанных субпопуляций, обладающих фазовой мультистабильностью.

Аналогичное поведение наблюдается и при более высоких приспособленностях, при которых субпопуляции переходят к хаотическим колебаниям численностей (рис. 6, b). В этом случае кластеры представлены субпопуляциями с простой регулярной ($i = 44, 45, 46$) и хаотической динамикой ($i = 1, 2 \dots, 40$).

Таким образом, при постоянной миграции и случайных начальных условиях в системе миграционно связанных лимитированных популяций возникает устойчивое неоднородное пятнистое распределение частот генотипов и численностей. После переходного процесса характер этого распределения, в целом, сохраняется от одной генерации начальных условий к другим, пятна статичны, что указывает на устойчивость такого типа распределения. Между распределением частот и численностей, как правило, нет явной зависимости. За исключением того, что зоны гибридизации почти всегда лежат между кластерами синхронных субпопуляций. Однако для некоторых начальных условий иногда все же удается получить хорошее соответствие распределения частот и кластеров синхронных субпопуляций. Такое соответствие, в частности, всегда возникает для приспособленностей, при которых одиночная субпопуляция не демонстрирует флуктуаций численности и численности со временем оказываются постоянными (при $0 < \max(s_i) < e^2 - 1$). Либо если все участки изначально заселены примерно одним числом особей, но со случайными генотипами.

2.2. Режимы динамики при случайной миграции

Наиболее интересные режимы пространственно-временной динамики системы (2.15) возникают при использовании случайной матрицы связи, которая описывает случайное блуждание особей по кольцевому ареалу. Рассмотрим ситуацию, когда случайным оказывается как направление, так и доля мигрантов, которая случайно изменяется от сезона к сезону.

Перепишем систему (2.14) в более компактном виде. Внесем множитель $m/(2S)$ в

матрицу M , а множитель $1 - m$ поместим на ее главную диагональ. В этом случае первое слагаемое уравнения частот (2.15) перейдет под знак суммирования для $i = j$. Тогда матрицу миграции можно представить в виде:

$$M = \begin{pmatrix} \ddots & \dots & 0 & \dots & \ddots \\ \dots & \mu_{i-2,i-1} & \dots & 0 & \\ \dots & 1 - \eta_{i-1} & \mu_{i-1,i} & \dots & 0 \\ \dots & \mu_{i,i-1} & 1 - \eta_i & \mu_{i,i+1} & \dots \\ 0 & \dots & \mu_{i+1,i} & 1 - \eta_{i+1} & \dots \\ & 0 & \dots & \mu_{i+2,i+1} & \dots \\ \ddots & \dots & 0 & \dots & \ddots \end{pmatrix}$$

с ненулевыми коэффициентами на главной диагонали, которые равны суммарным долям особей, покидающих каждый j -й участок во всех направлениях, т.е. $\eta_j = \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j}$, где $\mu_{i,j}$ – доля особей j -й субпопуляции, перемещающиеся на участок с номером i . Для заданной таким образом матрицы связи система (2.14) приобретает следующий вид:

$$\begin{cases} q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1 + s_k}{G^{(i)}(t)} \sum_{j=i-S}^{j+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1), \\ N^{(i)}(t+1) = \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \overline{W}^{(j)} F(N^{(j)}(t)) N^{(j)}(t), \end{cases} \quad (2.18)$$

где $G^{(i)} = \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}}{N^{(i)}} \overline{W}^{(j)}$, а суммирование выполняется по всем элементам. Очевидно, что при постоянной симметричной миграции ($\mu_{i,j} = \mu_{j,i} = const$) системы (2.15) и (2.18) полностью совпадают.

Для описания случайного блуждания особей для каждого номера сезона t коэффициенты матрицы M вычисляются независимо следующим образом. Недиагональные элементы j -го столбца матрицы M , расположенные от диагонали не далее чем на S строк, выбираются случайно так, чтобы их сумма не превосходила максимальную силу связи m . Для этого с помощью генератора равномерно распределенных случайных чисел выбирается $2S$ случайных чисел: $0 < \delta_i < 1$, $\delta_i \sim U[0, 1]$, которые масштабируются согласно формуле: $\mu_{i,j} = m\delta_i/(2S)$ ($j - S \leq i \leq j + S$). В этом случае диагональный элемент матрицы связи равен $1 - \eta_j = 1 - \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j} \leq 1 - m$. Независимость случайных значений коэффициентом

миграции обеспечивается тем, что для фиксированного t и j выбирается уникальное затравочное число на основе системного времени. Заметим, что при случайной матрице связи доля эмигрантов от общей численности не превосходит $1 - m$ ($\eta_i \rightarrow m$ при $S \rightarrow n/2$). Как следствие, фиксированное значение m указывает лишь предельно возможную долю мигрантов для всей системы связанных популяций. В силу этого довольно сложно количественно сравнивать режимы при постоянной и случайной миграции. Требование того чтобы каждый диагональный элемент матрицы M был близок к $1 - m$ плохо согласуется со случайным блужданием особей.

Рассмотрим режимы пространственно-временной динамики системы (2.18), полученные в серии численных экспериментов при случайной матрице связи, из

которых выбраны наиболее типичные режимы. Будем рассматривать тот же, что и выше, подход для генерации случайных начальных условий, а также ограничимся случаем локальной связи, т.е. $S = 1$.

Случайное блуждание особей между соседними участками приводит к тому, что собственная динамика частот и численностей неизбежно зашумляется, что особенно заметно при небольших приспособленностях: $0 < \max(s_k) < e - 1$ (рис. 7). При $e - 1 < \max(s_k) < e^2 - 1$ в динамике одиночных популяций возможны затухающие колебания. Двигаясь к предельной генетической структуре, фазовые переменные стохастическим образом флуктуируют вокруг некоторого среднего значения (как правило, около стационарной численности). В этом случае уравнения (2.18) выступают в качестве нелинейного фильтра, который отображает равномерно распределенные случайные величины миграции $m_{i,j}$ в случайное распределение частот и численностей между двумя сезонами (t и $t + 1$). По характеру оно напоминает нормальное распределение со средним близким к неподвижным точкам E_1, E_2 или E_3 , и дисперсией пропорциональной максимальной силе связи m . Однако в этих распределениях присутствуют выраженная корреляция между значениями численностей и частот для соседних участков, или автокорреляцией этих величин в пределах одной субпопуляции (рис. 7, d). Это довольно ожидаемо, поскольку существует явная связь между частотами и численностями на соседних участках (синхронизация) и собственная динамика субпопуляций (трендовая составляющая).

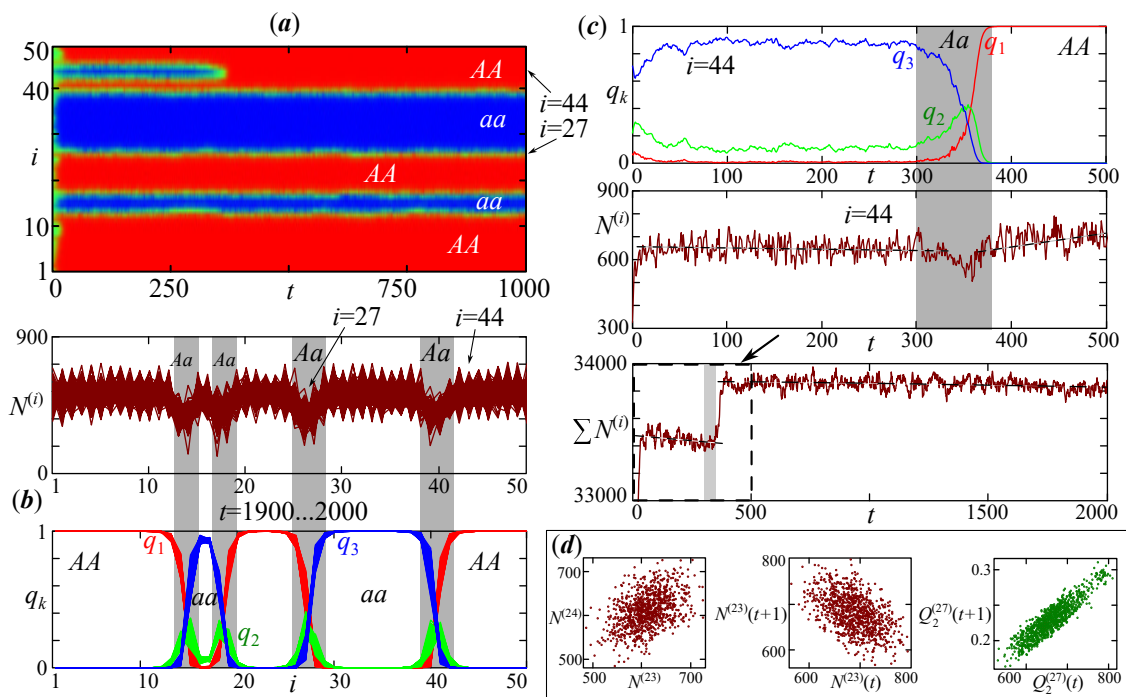


Рис. 7. Пространственно-временная динамика системы (2.18) при случайном блуждании особей и $s_1 = s_3 = 1, s_2 = 0.5, K = 1000, m = 0.2$. (a) – Полосы в распределение частот в плоскости номера участка i и сезона t . (b) – Финальное распределение численностей и частот после переходного процесса (при больших t). (c) – Динамика частот генотипов, численности 44-й субпопуляции и общей (суммарной) численности на всех 50 участках. (d) – Фазовые диаграммы, демонстрирующие случайный характер распределения численностей и частот двух выделенных субпопуляций ($i = 27$ и 44).

При малой максимальной силе связи m из случайных начальных условий формируются большое число небольших кластеров генетически однородных субпопуляций. Однако в отличие от кластеров, которые при постоянной миграции

неподвижны (рис. 5), при случайном миграции они демонстрируют небольшую «подвижность», когда они медленно движутся по кольцу то в одну сторону, то в другую, что заметно лишь на больших временных масштабах (от 1000 сезонов). На диаграммах зависимости генотипа от координаты i и времени t это выражается в виде нестационарных полос (волн), которые медленно раскачиваются и меняют свой размер. С ростом силы связи эти полосы увеличивают в размере, сливаются, а при достаточно сильной связи их остается не более 2–4 штук (рис. 7,а), а период их колебаний уменьшается.

Распределение численностей при небольших приспособленностях ($0 < \max(s_k) < e - 1$) всегда полностью повторяет распределение частот, как при постоянной, так и случайной миграции. Поскольку в этом случае динамика численностей всех субпопуляций – это поступательно движение к предельной (стационарной) численности со скоростью, которая зависит от приспособленностей и частот генотипов. На рисунке 7,б сопоставлены распределения частот и численностей, которые сформировались после переходных процессов. На двух этих графиках показано 100 значений величин $q_k^{(i)}(t)$ и $N^{(i)}(t)$ для $t = 1900, 1901, \dots, 2000$ и $i = 1, 2, \dots, 50$. Из распределений частот $q_k^{(i)}(t)$ видно, что расположение максимумов или минимумов на ареале непостоянно у небольших кластеров, особенно состоящих из полиморфных субпопуляций ($q_2 > 0$), которые имеют наименьшие значения численностей. В результате в распределении численностей $N^{(i)}(t)$ для мономорфных субпопуляций ($q_2 \approx 0$) формируются волны максимумов, а для полиморфных ($q_2 > 0$) – минимумов численностей (рис. 7,б). Для последних динамика частот всегда более зашумлена, особенно на переходном этапе, чем для генетически однородных, для которых частоты q_1 или q_3 максимально близки к 1 или 0 (рис. 7,с). Численности при этом всегда флуктуируют независимо от структуры субпопуляции из-за случайной миграции.

Кроме того важно заметить, что любое изменение в распределении частот по ареалу сопровождается скачками как общей численности ($\sum_{i=1}^n N^{(i)}$), так и численности соответствующей субпопуляции ($N^{(i)}$). В примере на рисунке 7,с снижение численности на 44 участке происходит из-за возросшего числа гетерозигот при смене диминурующего генотипа с aa на AA . После вытеснения особей с другими генотипами численность этой субпопуляции восстанавливается и достигает наибольших значений. По той же причине изменение размеров и числа групп генетически однородных субпопуляций оказывает, порой, сильное влияние на общую численность всей системы. На диаграмме генетической структуры (рис. 7,а) видно, что переходная динамика сопровождается появлением большого числа полиморфных субпопуляций, характеризуемых небольшой скоростью роста, а в финальном распределении их число невелико. На последнем графике рисунка 7,с видно, что максимальная общая численность достигается после окончательного формирования кластеров.

Рост приспособленностей сопровождается ростом предельных численностей, а также переходом к собственным колебаниям численностей, вызванными действием плотно-зависимых факторов (рис. 8). При $\max(s_k) > e^2 - 1$ в уравнении (2.16) и системе (2.17) возникают устойчивые колебания численностей (циклы), которые по мере роста приспособленностей демонстрируют каскад удвоения периода. Случайное блуждание особей, описываемое в модели (2.18) матрицей M со случайными коэффициентами, зашумляет уже элементы этих циклов, а не стационарные численности как в прошлом случае (при $0 < \max(s_k) < e^2 - 1$). В итоге пространственное распределение численностей оказывается значительно сложнее, чем при постоянной миграции или для системы идентичных по приспособленностям популяций, описываемых уравнениями (2.17).

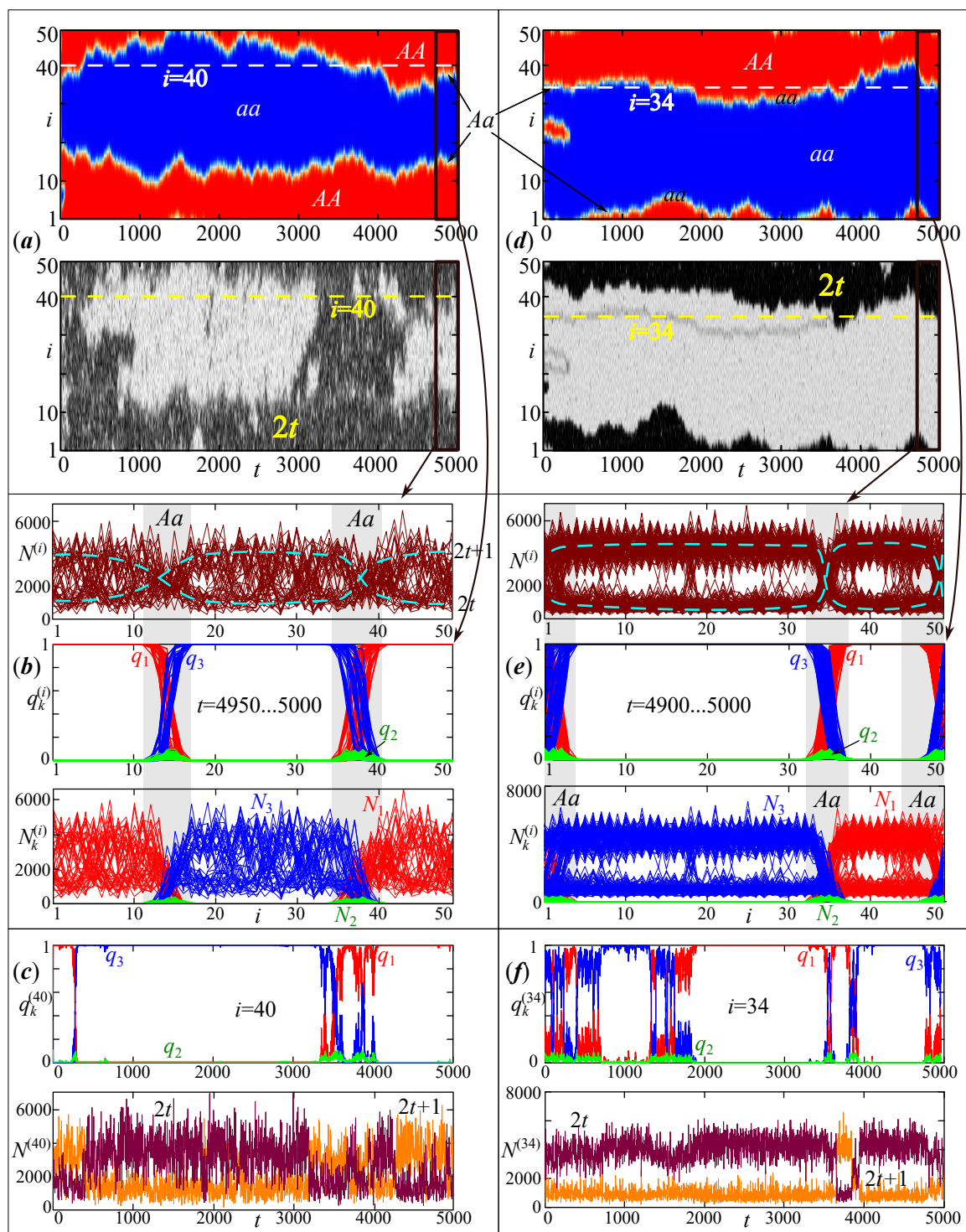


Рис. 8. Пространственно-временная динамика системы (2.18) при случайном блуждании особей и (a–c) $s_1 = s_3 = 10$, $m = 0.9$, (d–f) $s_1 = s_3 = 12$, $m = 0.9$ и $s_2 = 0.5$, $K = 1000$. (a, d) – Диаграмма распределения генотипов и численностей (для четного сезона). (b–e) – Финальное распределение общей численностей $N^{(i)}$, частот $q_k^{(i)}$ и численностей генотипов $N_k^{(i)}$ по кольцевому ареалу в последние 50 и 100 сезонов, соответственно. (c–f) – Динамика частот генотипов и общей численности на 40 и 34 участке, соответственно.

Для значений параметров, используемых на рисунке 8, в системе (2.17), описывающая динамику полностью идентичных популяций, наблюдается колебания с периодом 2 при $\max(s_k) = 10$ и 4 при $\max(s_k) = 12$ (2- и 4-цикл), а коллективная динамика близка к

полной синхронизации. Однако случайные флуктуации численностей, даже при наличии четкой тенденции динамики в виде циклов, делают невозможным режим полной или даже частичной синхронизации в системе (2.18). Из способа генерации коэффициентов матрицы миграции M ясно, что чем выше максимальная сила связи m , тем сильнее флуктуации численностей, а синхронизация становится трудно достижимой. Причем это не зависит от закона распределения величин $\mu_{i,j}$. Поскольку при любом распределении (логнормальном, экспоненциальном или равномерном) будут возможны как предельно высокие значения коэффициентов миграции ($\mu_{i,j} \rightarrow m$), которые сильно раскачивают значения численностей отдельных субпопуляций, так и малые их значения $\mu_{i,j} \rightarrow 0$, которые не способствуют синхронизации и, практически, не влияют на изменения численностей. В результате синхронизация если и возможна, то формируемые кластеры когерентных субпопуляций достаточно неустойчивы – случайно меняют свой размер и расположение на ареале (рис. 8).

Изменения в размерах кластеров и их движение, вероятнее, объясняется не только случайным характером миграции, но и начальной неоднородностью. Поскольку от сезона к сезону в матрице M наблюдается достаточно случайное чередование направлений наиболее интенсивных миграционных потоков слева на право ($\eta_{i+1,j} > \eta_{i-1,j}$) или справа налево ($\eta_{i-1,j} > \eta_{i+1,j}$). При $S = 1$ в каждой новой генерации матрицы M для двух смежных сезонов достаточно вероятно появление повторов для отдельных номеров участков. Однако эти повторы в целом случайны и вероятность повтора для трех и более сезонов исчезающе мала. В результате только лишь случайное блуждание особей не способно задать преобладающее направление движения кластеров, которое сохраняется в течение сотен поколений, а затем оно меняется (рис. 8,*a* и 8,*d*). С другой стороны, в начальный момент времени все субпопуляции генетически неоднородны, и разные генотипы оказывают противоположное влияние на рост популяции: гомозиготы увеличивают скорость роста, гетерозиготы, напротив, снижают. В результате начальные тенденции динамики на длительное время задают направления микроэволюционных изменений, а также вид пространственного распределения. Большое число численных экспериментов при одинаковых начальных условиях подтверждает это, когда направление движения кластеров сохраняется в первые несколько сотен сезонов для разных серий генераций матрицы M . Однако в дальнейшем случайная миграция все же довольно непредсказуемо меняет структуру и размер кластеров.

Описанный сложный характер пространственно-временной динамики численностей, показанный на рисунке 8, неизбежно раскачивает частоты генотипов. При этом для когерентных субпопуляций в центре кластера отношение численностей $N^{(i+1)}/N^{(i)}$ ближе к 1, чем для расположенных на границе. Для двух смежных субпопуляций из разных кластеров это отношение неизбежно флуктуирует от малых ($\ll 1$) до больших значений ($\gg 1$). В результате частоты генотипов достаточно нерегулярны при переходе от одного кластера когерентных субпопуляций к другому (рис. 8,*b* и 8,*e*). Однако все же нет полного соответствия между расположением и размером кластеров с синхронной численностью и кластеров генетически однородных групп особей (рис. 8,*a* и 8,*d*). Поскольку несогласованность динамики численности на смежных участках может возникнуть уже после окончательного формирования генетической структуры. На рисунке 8,*b* видно, что в центре кластера с гомозиготами частота достигает максимума (q_1 или $q_3 \rightarrow 1$) и расселение особей со смежных участков, где аналогичная генетическая структура, никак не может изменить ее, даже если отношения численностей $N^{(i+1)}/N^{(i)}$ флуктуируют достаточно сильно. Поэтому группа генетически однородных субпопуляций может быть достаточно неоднородной по характеру динамики численности и степени синхронизации. Сопоставив диаграмму частот и численностей на рисунках 8,*a* и 8,*b* можно заметить,

что распределение максимумов (светлые точки) и минимумов (темные точки) населения лишь частично совпадает с распределением генотипов. В данном случае на диаграммах численностей приведены значения только для четных номеров сезонов $2t$. Для нечетных номеров $2t + 1$ распределение численностей является негативным его отражением.

Вместе с тем, как и в прошлых примерах (рис. 6–7) при переходе между кластерами с противоположными генотипами неизбежно образуются зоны гибридизации – участки ареала, где за счет миграции поддерживается ненулевая частота гетерозигот Aa . На рисунках 8, *b* и 8, *e* серым цветом выделены такие зоны, в которых частота гетерозигот довольно непостоянная, а общая численность $N^{(i)}$ и численность генотипов $N_k^{(i)}$ имеет отличный от других участков характер динамики. Такое поведение происходит из-за того, что в этой зоне полиморфные по структуре субпопуляции, очевидно (при $s_2 < s_1$ и $s_2 < s_3$), имеют более низкие репродуктивные возможностями, и поэтому размах колебаний их численностей менее выраженный. Однако за счет взаимодействия с окружающими крупными кластерами характер динамики численности в этой зоне оказывается менее согласованным. По этой причине расположение полиморфной группы будет точно соответствовать границе кластера когерентных субпопуляций, а их совместное движение по ареалу будет согласованным. Обратно, как уже отмечено, не всегда верно – при переходе между кластерами синхронных популяций с максимальной степенью мономорфизма уже не возможна быстрая смена генотипов. Однако, как показано в примерах на рисунках 8, *c* и 8, *f*, такая смена генотипов может произойти за счет медленного движения зон гибридизации или их потенциального расширения. На отдельно взятых участках частоты могут достаточно быстро, но довольно непредсказуемо сменять друг друга. Для демонстрации этого на рисунках 8, *c* и 8, *f* приведена динамика частот и численностей для $i = 40$ и 34, которая показывает, что для некоторых участков расположенных относительно близко к границе кластера может происходить частая смена доминирующих генотипов, сопровождаемая определенными изменениями динамики численностей. Рассмотрим их немного подробнее.

Как отмечено при случайной миграции динамика значительно зашумлена. В результате на соответствующих фазовых портретах (плоскости $(N^{(i)}, N^{(j)})$ или $(N^{(i)}(t), N^{(i)}(t + 1))$) значения численностей смежных субпопуляций образуют два или более облака точек с определенным порядком перехода модельной траектории между ними. При небольшой максимальной силе связи m численность в четные сезоны (t) принимает значения близкие к минимальным или максимальным; в нечетные ($2t + 1$) – противоположные значения. Однако с ростом силы связи порядок переходов между двумя крайними значениями может нарушаться, что сопровождается трансформацией кластеров синхронных субпопуляций. Например, на рисунке 8, *f* это происходит дважды, а на рисунке 8, *c* большее число раз. Причем это смена, на первый взгляд, не связана со сменой генотипов. В первом примере (рис. 8, *c*) это происходит для полностью мономорфной субпопуляции. Во втором (рис. 8, *f*), напротив, многократная смена генотипов на участке лишь немного меняет максимальные значения численностей в четные сезоны. По всей видимости, это связано с тем обстоятельством, что в первом примере кластеры синхронных популяций непостоянны в своем расположении и размере. На диаграмме численностей (рис. 8, *a*) можно увидеть, что расположение кластеров синхронных групп особей практически не совпадает с группами генетически однородных субпопуляций. Более того, для четных сезонов ($2t$) расположение участков с максимальной численностью непостоянно. Во втором примере кластеры по характеру синхронизации и генетической структуре в целом схожи (рис. 8, *d*). Нарушение порядка перехода происходит лишь для участков близких к границе кластера.

ВЫВОДЫ

В статье предложена и исследована математическая модель динамики численности и генетической структуры в системе миграционно связанных лимитированных популяций (метапопуляции) подвижных организмов, проживающих на одномерном кольцевом ареале. При достаточно простых предположения модель позволяет описывать некоторые механизмы возникновения и сохранения на однородном ареале существенных генетических различий (первичной генетической дивергенции), сопровождаемых неоднородностью в частотах генотипов и численностях. Эта неоднородность заключается в том, что формируется несколько больших групп генетически однородных субпопуляций – кластеров, причем сами кластеры различаются генетически, а между кластерами располагается небольшое число полиморфных субпопуляций, где активно идет гибридизация. Различие в генетической структуре неизбежно сопровождается неоднородностью в распределении численностей. В зависимости от характера миграции расположение генетически однородных кластеров будет либо фиксировано (при постоянной миграции), либо кластеры будут определенным образом перемещаться по ареалу (при случайном блуждании).

При постоянной миграции субпопуляции на смежных участках связаны примерно одинаково. Сила связи оказывает влияние на частоты генотипов, и зависит только от соотношения численностей: участка, откуда направлен поток мигрантов, и принимающего участка. В этом случае симметричная миграция всегда стремится сгладить различия в динамике численности и частотах. При достаточно сильной связи все субпопуляции со временем оказываются синхронными, либо возникает два больших кластера. В результате соотношения численностей на любых смежных участках со временем стремятся к 1, и для частот генотипов связь также оказывается симметричной. Поэтому неоднородность в частотах со временем также сглаживается. По всей видимости, именно поэтому при постоянной миграции на диаграмме пространственно-временной динамики кластеры имеют вид статичных полос.

При случайной миграции число особей, покидающих локальную популяцию (эмигранты), непредсказуемым образом меняется. Поэтому изначально некоторые участки ареала связаны слабее, чем другие, и возникает разнонаправленные направления движения особей, которые меняются от одного поколения к другому. Это усложняет синхронизацию динамики численности и удлиняет время ее достижения. В силу этого направление движения кластеров полиморфных и мономорфных субпопуляций по ареалу, по всей видимости, связано с начальной неоднородностью. При любом характере связи (постоянный или случайный) поток генов из многочисленной субпопуляции выше, чем из малочисленной. Вместе с тем при постоянной миграции из любого участка равное число особей перемещается влево и вправо. Поэтому при отсутствии прочих факторов со временем различия численностей и генотипов сгладятся, и весь ареал будет заселен равномерно. При случайной же миграции число мигрантов неравное в противоположных направлениях, и направление движения кластера, заданное начальными условиями, способно сохраняться достаточно долго. Из-за взаимодействия движущихся кластеров, различающихся генетической структурой, генотипы сменяют друг друга на фиксированном участке, расположенном между кластерами, что сопровождается ростом полиморфизма и сменой характера динамики численности.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fisher R.A. On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. 1923. V. 42. P. 321–341.
2. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. The influence of partial self-fertilisation, inbreeding, assortative mating, and selective fertilisation on the composition of Mendelian populations, and on natural selection. *Biological Reviews*. 1924. № 1. P. 158–163. doi: [10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x)
3. Fisher R.A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p. doi: [10.5962/bhl.title.27468](https://doi.org/10.5962/bhl.title.27468)
4. Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций. *Генетика*. 1972. Т. 8. № 11. С. 155–161.
5. Фрисман Е.Я. *Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование)*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
6. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations. *Journal of Theoretical Biology*. 2010. V. 267. № 1. P. 62–75. doi: [10.1016/j.jtbi.2010.08.004](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.08.004)
7. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks. *Journal of Theoretical Biology*. 2016. V. 390. P. 156–163. doi: [10.1016/j.jtbi.2015.11.023](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.11.023)
8. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*. 2011. V. 65. № 7. P. 2123–2129. doi: [10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x)
9. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2022. Т. 30. № 2. С. 208–232. doi: [10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232)
10. Haldane J.B.S. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*. 1927. V. 23. № 7. P. 838–844. doi: [10.1017/S0305004100015644](https://doi.org/10.1017/S0305004100015644)
11. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931. V. 16. № 2. P. 97–159. doi: [10.1093/genetics/16.2.97](https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97)
12. Karlin S., McGregor J. Application of method of small parameters to multi-niche population genetic models. *Theoretical Population Biology*. 1972. V. 3. № 2. P. 186–209. doi: [10.1016/0040-5809\(72\)90026-32](https://doi.org/10.1016/0040-5809(72)90026-32)
13. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. О генетической дивергенции миграционно-связанных популяций: современное моделирование по результатам экспериментов Ю.П. Алтухова с соавторами. *Генетика*. 2023. Т. 59. № 6. С. 708–717. doi: [10.31857/S0016675823060139](https://doi.org/10.31857/S0016675823060139)
14. Novak S. The number of equilibria in the diallelic Levene model with multiple demes. *Theoretical Population Biology*. 2011. V. 79. P. 97–101. doi: [10.1016/j.tpb.2010.12.002](https://doi.org/10.1016/j.tpb.2010.12.002)
15. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhans D. Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*. 2016. V. 6. № 11. P. 3461–3475. doi: [10.1002/ece3.2096](https://doi.org/10.1002/ece3.2096)
16. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2009. V. 11. № 2. P. 1005–1016. doi: [10.1016/j.nonrwa.2009.01.036](https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2009.01.036)
17. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой. *Нелинейная динамика*. 2018. Т. 14. № 1. С. 13–31. doi: [10.20537/nd1801002](https://doi.org/10.20537/nd1801002)

18. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Моделирование пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнодействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 1. С. 1–18. doi: [10.17537/2019.14.1](https://doi.org/10.17537/2019.14.1)
19. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D*. 1990. V. 41. P. 137–172. doi: [10.1016/0167-2789\(90\)90119-A](https://doi.org/10.1016/0167-2789(90)90119-A)
20. Popovych O., Pikovsky A., Maistrenko Yu. Cluster-splitting bifurcation in a system of coupled maps. *Physica D*. 2002. V. 168. P. 106–125. doi: [10.1016/S0167-2789\(02\)00499-2](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(02)00499-2)
21. Нечаев В.А., Рыбалова Е.В., Стрелкова Г.И. Влияние неоднородности параметров на существование химерных структур в кольце нелокально связанных отображений. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2021. Т. 29. № 6. С. 943–952. doi: [10.18500/0869-6632-2021-29-6-943-952](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2021-29-6-943-952)
22. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А., Гордеева Н.В., Рубцова Г.А., Романов Н.С. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка). *Генетика*. 2005. Т. 41. № 8. С. 1096–1107. doi: [10.1007/s11177-005-0178-6](https://doi.org/10.1007/s11177-005-0178-6)
23. Davis L.A., Roalson E.H., Cornell K.L., McClanahan K.D., Webster M.S. Genetic divergence and migration patterns in a North American passerine bird: implications for evolution and conservation. *Molecular Ecology*. 2006. V. 15. № 8. P. 2141–2152. doi: [10.1111/j.1365-294X.2006.02914.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02914.x)
24. Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *Environmental biology of fishes*. 2017. V. 100. P. 1355–1372. doi: [10.1007/s10641-017-0648-4](https://doi.org/10.1007/s10641-017-0648-4)
25. Smith W.H., Wooten J.A., Camp C.D., Stevenson D.J., Jensen J.B., Turner M., Reed N.A. Genetic divergence correlates with the contemporary landscape in populations of Slimy Salamander (*Plethodon glutinosus*) species complex across the lower Piedmont and Coastal Plain of the southeastern United States. *Canadian Journal of Zoology*. 2018. V. 96. № 11. P. 1244–1254. doi: [10.1139/cjz-2018-0050](https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0050)
26. Briñoccoli Y.F., de Queiroz L.J., Bogan S., Paracampo A., Posadas P.E., Somoza G.M., Montoya-Burgos J.I., Cardoso Y.P. Processes that drive the population structuring of *Jenynsia lineata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) in the La Plata Basin. *Ecology and Evolution*. 2021. V. 11. № 11. P. 6119–6132. doi: [10.1002/ece3.7427](https://doi.org/10.1002/ece3.7427)
27. Orsini L., Corander J., Alasentie A., Hanski I. Genetic spatial structure in a butterfly metapopulation correlates better with past than present demographic structure. *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. № 11. P. 2629–2642. doi: [10.1111/j.1365-294X.2008.03782.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03782.x)
28. Murphy M. A., Dezzani R., Pilliod D.S., Storfer A. Landscape genetics of high mountain frog metapopulations. *Molecular Ecology*. 2010. V. 19. № 17. P. 3634–3649. doi: [10.1016/bs.host.2018.06.006](https://doi.org/10.1016/bs.host.2018.06.006)
29. Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г. Экспериментальное моделирование динамики генных частот в системе полуизолированных популяций. *ДАН СССР*. 1978. Т. 238. № 3. С. 712–714.
30. Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г., Милишников А.Н. и др. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели. *Генетика*. 1979. Т. 15. № 4. С. 646–655.
31. Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г. Экспериментальное моделирование генетической динамики генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели. Сообщ. 2. Стабильность аллельного состава и природическая зависимость изменчивости частот аллелей

- с расстоянием. *Генетика*. 1981. Т. 17. № 6. С. 1052–1059.
32. Dey S., Joshi A. Stability via asynchrony in *Drosophila* metapopulations with low migration rates. *Science*. 2006. V. 312. P. 434–436. doi: [10.1126/science.1125317](https://doi.org/10.1126/science.1125317)
 33. Dey S., Joshi A. Chapter 7 – Two decades of *drosophila* population dynamics: modeling, experiments, and implications. In: *Integrated Population Biology and Modeling, Part A*. Eds. Arni S.R. Srinivasa Rao, C.R. Rao. *Handbook of statistics*. Elsevier, 2018. V. 39. P. 275–312. doi: [10.1016/bs.host.2018.06.006](https://doi.org/10.1016/bs.host.2018.06.006)
 34. Keymer J.E., Galajda P., Muldoon C., Park S., Austin R.H. Bacterial metapopulations in nanofabricated landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006. V. 103. № 46. P. 17290–17295. doi: [10.1073/pnas.0607971103](https://doi.org/10.1073/pnas.0607971103)
 35. Свирежев Ю.М., Пасеков В.П. *Основы математической генетики*. М.: Наука, 1982. 512 с.
 36. Barton N.H. The effects of linkage and density-dependent regulation on gene flow. *Heredity*. 1986. V. 57. № 3. P. 415–426. doi: [10.1038/hdy.1986.142](https://doi.org/10.1038/hdy.1986.142)
 37. Lenormand T. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*. 2002. V. 17. № 4. P. 183–189. doi: [10.1016/S0169-5347\(02\)02497-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02497-7)
 38. Fussmann G.F., Loreau M., Abrams P.A. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*. 2007. V. 21. P. 465–477. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x)
 39. Bürger R.A. Survey of migration-selection models in population genetics. *Discrete & Continuous Dynamical Systems – B*. 2014. V. 19. № 4. P. 883–959. doi: [10.3934/dcdsb.2014.19.883](https://doi.org/10.3934/dcdsb.2014.19.883)
 40. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability. *Nonlinear Dynamics*. 2020. V. 101. P. 687–709. doi: [10.1007/s11071-020-05745-w](https://doi.org/10.1007/s11071-020-05745-w)
 41. Tellier A., Brown J.K.M. Stability of genetic polymorphism in host–parasite interactions. *Proceedings of the Royal Society B*. 2007. V. 274. P. 809–817. doi: [10.1098/rspb.2006.0281](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0281)
 42. Revutskaya O., Neverova G., Zhdanova O., Frisman E. The evolutionary dynamics of a sex-structured population with non-overlapping generations. *Mathematics*. 2023. V. 11. № 24. P. 4971. doi: [10.3390/math11244971](https://doi.org/10.3390/math11244971)
 43. Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*. 2007. V. 21. P. 387–393. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x)
 44. Pelletier F., Garant D., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 2009. V. 364. № 1523. P. 1483–1489. doi: [10.1098/rstb.2009.0027](https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027)
 45. Schoener T.W. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*. 2011. V. 331. № 6016. P. 426–429. doi: [10.1126/science.1193954](https://doi.org/10.1126/science.1193954)
 46. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Генетическая дивергенция в системе смежных популяций при плотностно-зависимом лимитировании гаметопродукции. *Региональные проблемы*. 2023. Т. 26. № 1. С. 12–27. doi: [10.31433/2618-9593-2023-26-1-12-27](https://doi.org/10.31433/2618-9593-2023-26-1-12-27)
 47. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. О первичной генетической дивергенции в системе популяций на кольцевом ареале. *Региональные проблемы*. 2024. Т. 27. № 1. С. 36–49. doi: [10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49](https://doi.org/10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49)
 48. Gaines M.S., McClenaghan Jr L.R., Rose R.K. Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster*. *Evolution*. 1978. V. 32. № 4. P. 723–739. doi: [10.2307/2407488](https://doi.org/10.2307/2407488)

49. Gottlieb L.D. Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size. *Genetics*. 1974. V. 76. № 3. P. 551–556. doi: [10.1093/genetics/76.3.551](https://doi.org/10.1093/genetics/76.3.551)
50. Lande R., Shannon S. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*. 1996. V. 50. № 1. P. 434–437. doi: [10.2307/2410812](https://doi.org/10.2307/2410812)
51. Hermisson J., Wagner G.P. The population genetic theory of hidden variation and genetic robustness. *Genetics*. 2004. V. 78. № 2. P. 320–335. doi: [10.2307/13828850](https://doi.org/10.2307/13828850)
52. Travis J., Leips J., Rodd F.H. Evolution in population parameters: density-dependent selection or density-dependent fitness? *The American Naturalist*. 2013. V. 181. № S1. P. S9–S20. doi: [10.1086/669970](https://doi.org/10.1086/669970)
53. Golani D., Azzurro E., Corsini-Foka M., Falautano M., Andaloro F., Bernard G. Genetic bottlenecks and successful biological invasions: the case of a recent Lessepsian migrant. *Biology Letters*. 2007. V. 3. № 5. P. 541–545. doi: [10.1098/rsbl.2007.0308](https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0308)
54. Broquet T., Angelone S., Jaquiere J., Joly P., Lena J.P., Lengagne T., Plenet S., Luquet E., Perrin N. Genetic bottlenecks driven by population disconnection. *Conservation Biology*. 2010. V. 24. № 6. P. 1596–1605. doi: [10.1111/j.1523-1739.2010.01556.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01556.x)
55. Uecker H., Otto S.P., Hermisson J. Evolutionary rescue in structured populations. *The American Naturalist*. 2014. V. 183. № 1. P. E17–E35. doi: [10.1086/673914](https://doi.org/10.1086/673914)
56. Sinclair A.R.E. Do large mammals disperse like small mammals? In: *Animal Dispersal*. Eds. Stenseth N.C., Lidicker W.Z. Dordrecht: Springer, 1992. P. 229–242. doi: [10.1007/978-94-011-2338-9_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-2338-9_10)
57. Diffendorfer J.E., Gaines M.S., Holt R.D. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus*, and *Peromyscus*). *Ecology*. 1995. V. 76. № 3. P. 827–839. doi: [10.2307/1939348](https://doi.org/10.2307/1939348)
58. Щипанов Н.А., Купцов А.В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. *Успехи современной биологии*. 2004. Т. 124. № 1. С. 28–43.
59. Толкачев О.В. Расселение малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в условиях фрагментированного ландшафта. *Сибирский экологический журнал*. 2016. Т. 23. № 1. С. 137–147. doi: [10.15372/SEJ20160114](https://doi.org/10.15372/SEJ20160114)
60. Rutherford K.L., Cottenie K., Denomme-Brown S.T. To go or not to go: variable density-dependent dispersal in small mammals. *Journal of Mammalogy*. 2023. V. 104. № 4. P. 783–791. doi: [10.1093/jmammal/gyac117](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac117)
61. Matsumoto M., Nishimura T. Mersenne Twister: A 623-dimensionally equidistributed uniform pseudorandom number generator. *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation*. 1998. V. 8. № 1. P. 3–30. doi: [10.1145/272991.272995](https://doi.org/10.1145/272991.272995)
62. Galassi M., Davies J., Theiler J., Gough B., Jungman G. *GNU Scientific Library Reference Manual*. Godalming: Network Theory Limited, 2002. 601 p.
63. Bukh A.V., Slepnev A.V., Anishchenko V.S., Vadivasova T.E. Stability and noise-induced transitions in an ensemble of nonlocally coupled chaotic maps. *Regular and Chaotic Dynamics*. 2018. V. 23. P. 325–338. doi: [10.1134/S1560354718030073](https://doi.org/10.1134/S1560354718030073)
64. Стрелкова Г.И., Анищенко В.С. Пространственно-временные структуры в ансамблях связанных хаотических систем. *Успехи физических наук*. 2020. Т. 190. № 2. С. 160–178.
65. Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л. Применение метапопуляционного подхода к анализу пространственно-временной динамики промысловых животных (на примере популяций кабана и изюбря). *Региональные проблемы*. 2011. Т. 14. № 2. С. 12–20.

66. Кулаков М.П. Закономерности кластеризации динамики численности популяций, находящихся в процессе расселения особей по линейному ареалу. *Региональные проблемы*. 2015. Т. 18. №. 4. С. 33–39.

Рукопись поступила в редакцию 02.12.2024.

Переработанный вариант поступил 08.12.2024.

Дата опубликования 15.01.2025.

Mathematical Biology and Bioinformatics

doi: 10.17537/2025.20.1

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Primary Genetic Divergence in a System of Limited Population Coupled By Migration in a Ring Habitat

Matvey Kulakov, Efim Ya. Frisman

Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch, Birobidzhan, Russia

Abstract. The paper is devoted to the study of conditions and mechanisms leading to genetic divergence in a system of panmictic populations coupled by migration. We propose a discrete-time model of the dynamics of abundance and genotype frequencies in a system consisting of such populations that inhabit a homogeneous ring-shaped area. The model describes natural selection acting on a single locus that is the same in all populations, as well as density-dependent factors described by the Ricker stock-recruitment model. The model consists of two layers of coupled maps (ensembles). The first layer describes the dynamics of population size for coupled subpopulations, with growth rates depending on the frequency of genotypes in each local site. The second layer describes changes in genotype frequencies, assuming that migratory gene flow depends on the ratio of abundances between the coupled populations. In this case, the gene flow into a subpopulation is stronger if the subpopulation from which migrants originate is more numerous (or if the receiving subpopulation is less numerous). We demonstrate that, with disruptive (diversifying) selection directed against heterozygotes, primary genetic divergence occurs depending on the initial conditions and persists indefinitely, resulting in a heterogeneous spatial distribution of individuals within the population range. It is shown that groups of monomorphic populations (clusters), where homozygotes predominate, are formed in the spatial distribution. It is shown that adjacent groups of monomorphic populations in which homozygotes predominant and form clusters in spatial distribution. Between these clusters with opposite genetic forms (alleles), there are small polymorphic groups whose presence is maintained by migration from neighboring sites and by hybridization. With constant migration, such groups persist for long periods of time. When individuals wander randomly, they form waves with a long period. We show that genetic divergence is accompanied by emerging significant differences in abundance and patterns of dynamics in different parts of the range (synchronous clusters).

Key words: *metapopulation, genetic divergence, migration, spatio-temporal dynamics, synchronization, clustering.*