

УДК: 51-76, 574.34, 575.174

От локальной би- и квадростабильности к пространственно-временной неоднородности: обзор математических моделей и содержательные следствия

Е. Я. Фрисман^а, М. П. Кулаков^б

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

E-mail: ^а frisman@mail.ru, ^б k_matvey@mail.ru

*Получено 15.09.2022, после доработки — 03.11.2022.
Принято к публикации 13.12.2022.*

Бистабильность обнаруживается во множестве прикладных и теоретических исследований биологических систем (популяций, сообществ). В простейшем случае бистабильность проявляется в сосуществовании двух альтернативных устойчивых состояний равновесия системы, выбор между которыми зависит от начальных условий. Наличие бистабильности в простых моделях может привести к появлению квадростабильности при усложнении моделей, например при учете генетической, возрастной и пространственной структуры. Это обнаруживается в разных моделях и весьма разных содержательных задачах и, как правило, приводит к весьма интересным, часто контринтуитивным выводам. Обзору таких ситуаций посвящена данная работа. В ней рассмотрены бифуркации, приводящие к би- и квадростабильности в математических моделях следующих биологических объектов: система двух миграционно связанных популяций, находящихся под действием естественного отбора, все генетическое разнообразие которых представлено единственным диаллельным локусом с существенной разницей в приспособленностях для гомо- и гетерозигот; система двух миграционно связанных лимитированных популяций, описываемых моделью Базыкина или моделью Рикера; популяция с двумя стадиями развития и плотностно-зависимой регуляцией рождаемости, которая либо определяется только плотностью, либо дополнительно зависит от генетической структуры смежных поколений. Обнаружено, что все перечисленные модели имеют схожие сценарии рождения состояний равновесий, которые соответствуют формированию пространственно-временной неоднородности либо дифференциации особей разных поколений по признакам (первичной генетической дивергенции). Показано, что такая неоднородность является следствием локальной бистабильности и появляется в результате комбинации бифуркации вил (удвоения периода) и седло-узловой бифуркации.

Ключевые слова: популяция, динамика, возрастная структура, миграция, генетическая дивергенция, бистабильность, бифуркации

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

UDC: 51-76, 574.34, 575.174

From local bi- and quadro-stability to space-time inhomogeneity: a review of mathematical models and meaningful conclusions

E. Ya. Frisman^a, M. P. Kulakov^b

Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

E-mail: ^a frisman@mail.ru, ^b k_matvey@mail.ru

Received 15.09.2022, after completion — 03.11.2022.

Accepted for publication 13.12.2022.

Bistability is a fundamental property of nonlinear systems and is found in many applied and theoretical studies of biological systems (populations and communities). In the simplest case it is expressed in the coexistence of diametrically opposed alternative stable equilibrium states of the system, and which of them will be achieved depends on the initial conditions. Bistability in simple models can lead to quad-stability as models become more complex, for example, when adding genetic, age and spatial structure. This occurs in different models from completely different subject area and leads to very interesting, often counterintuitive conclusions. In this article, we review such situations. The paper deals with bifurcations leading to bi- and quad-stability in mathematical models of the following biological objects. The first one is the system of two populations coupled by migration and under the action of natural selection, in which all genetic diversity is associated with a single diallelic locus with a significant difference in fitness for homo- and heterozygotes. The second is the system of two limited populations described by the Bazykin model or the Ricker model and coupled by migration. The third is a population with two age stages and density-dependent regulation of birth rate which is determined either only by population density, or additionally depends on the genetic structure of adjacent generations. We found that all these models have similar scenarios for the birth of equilibrium states that correspond to the formation of spatiotemporal inhomogeneity or to the differentiation by phenotypes of individuals from different age stages. Such inhomogeneity is a consequence of local bistability and appears as a result of a combination of pitchfork bifurcation (period doubling) and saddle-node bifurcation.

Keywords: population, dynamics, age structure, migration, genetic divergence, bistability, bifurcations

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2023, vol. 15, no. 1, pp. 75–109 (Russian).

The work was performed within the scope of the state task of the Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS.

Введение

Существует значительный пласт интересных динамических математических моделей, рассматриваемых в теоретической популяционной биологии, для которых оказывается характерно проявление бистабильности: существование двух альтернативных устойчивых предельных режимов (в частности, равновесных состояний), выбор между которыми определяется значением начальных условий [Фрисман, 1986; Altrock et al., 2010; Yeaman, Otto, 2011; Bürger, 2014; Láruson, Reed, 2016; Sadhu, Thakur, 2017; Banerjee, Mukherjee, Volpert, 2018; Goldbeter, 2018; Lin et al., 2021; Фрисман, Кулаков, 2021]. Если при этом биологическая система структурирована, например, представлена двумя миграционно связанными субпопуляциями, то бистабильность указывает на возможность вырождения одной из них либо на их совместное сосуществование при разных начальных условиях. Промежуточные состояния, при которых на разных территориях отмечаются существенные различия, не связанные с вырождением одной из субпопуляций (дивергенция), появляются при появлении нескольких дополнительных состояний равновесия, минимум два из которых устойчивы. В этом случае биологическая система от бистабильной переходит к квадростабильной. Появление двух или более альтернативных устойчивых состояний во множестве случаев идет по схожим сценариям, связанным со свойствами рассматриваемого биологического объекта, который следует рассматривать как нелинейную динамическую систему. Этот сценарий обнаруживается в разных моделях и весьма разных содержательных задачах и, как правило, приводит к весьма интересным, часто контринтуитивным выводам [Базыкин, 1972; Базыкин, 1973; Altrock et al., 2010; Bertram, Masel, 2019; Неверова, Жданова, Фрисман, 2020; Фрисман, Кулаков, 2021].

В настоящей работе проведен обзор хорошо известных нелинейных динамических математических моделей со схожим сценарием появления би- и квадростабильности состояний равновесия. Несмотря на то что этот сценарий напрямую связан с характерным видом используемых моделей (матричные модели с квадратичной или кубической зависимостью коэффициентов перехода от численностей), можно утверждать, что этот сценарий достаточно универсален. Он позволяет объяснить механизмы, приводящие к пространственно-временной неоднородности в генетически структурированных популяциях (первичная генетическая дивергенция). Некоторые из приведенных результатов хорошо известны (§§ 1–3 и 5), но здесь они представлены с использованием современных методов анализа динамических систем и визуализации поведения режимов динамики. Часть результатов представлена впервые (§ 4).

1. Пониженная приспособленность гетерозигот

1.1. Микроэволюция. Динамика частот аллелей

Для понимания основных закономерностей микроэволюции популяции диплоидных организмов под действием естественного отбора рассмотрим простую модельную ситуацию, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним диаллельным локусом с аллеломорфами A и a . Причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, и в ней действуют менделевские правила наследования. В этом случае действие естественного отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из генотипических классов особей AA , Aa и aa по одному коэффициенту. Для разных моделей действие отбора характеризуют либо величинами w_{AA} , w_{Aa} и w_{aa} , называемыми приспособленностями (fitness) особей соответствующего генотипа, либо величинами $s_{AA} = w_{AA} - 1$, $s_{Aa} = w_{Aa} - 1$ и $s_{aa} = w_{aa} - 1$, называемыми коэффициентами отбора. Для популяции непрерывно и равномерно размножающихся организмов приспособленность особей ij генотипа (w_{ij}) равна сумме среднего числа выживших потомков, произведенных одной особью данного генотипического

класса в единицу времени, и доли особей этого генотипа, выживших за то же время. Сделанных предположений достаточно, чтобы получить следующее дифференциальное уравнение, описывающее динамику частоты аллеля A [Wright, 1931; Свирежев, Пасеков, 1982; Фрисман, 1986; Nagylaki, Lou, 2008; Bürger, 2014]:

$$\frac{dq}{dt} = q(1-q)(s_{Aa} - s_{aa} + (s_{AA} + s_{aa} - 2s_{Aa})q). \quad (1)$$

Рассмотрим характер изменения частоты аллеля A , описываемого уравнением (1). Здесь возможно три случая.

1. Промежуточная приспособленность гетерозигот: а) $s_{AA} > s_{Aa} > s_{aa}$; б) $s_{AA} < s_{Aa} < s_{aa}$. При таких соотношениях коэффициентов отбора уравнение (1) имеет два стационарных решения $q = 0$ и $q = 1$. В случае а) равновесие $q = 0$ неустойчиво, а равновесие $q = 1$ устойчиво, частота аллеля A монотонно растет из любого начального состояния $0 > q(0) > 1$, стремясь к равновесию $q = 1$, то есть аллель A фиксируется, а аллель a вытесняется (рис. 1, а). В случае б) равновесие $q = 0$ устойчиво, а равновесие $q = 1$ неустойчиво, частота аллеля A монотонно падает из любого начального состояния $0 > q(0) > 1$, стремясь к равновесию $q = 0$, то есть аллель A вытесняется, а аллель a фиксируется (рис. 1, б).

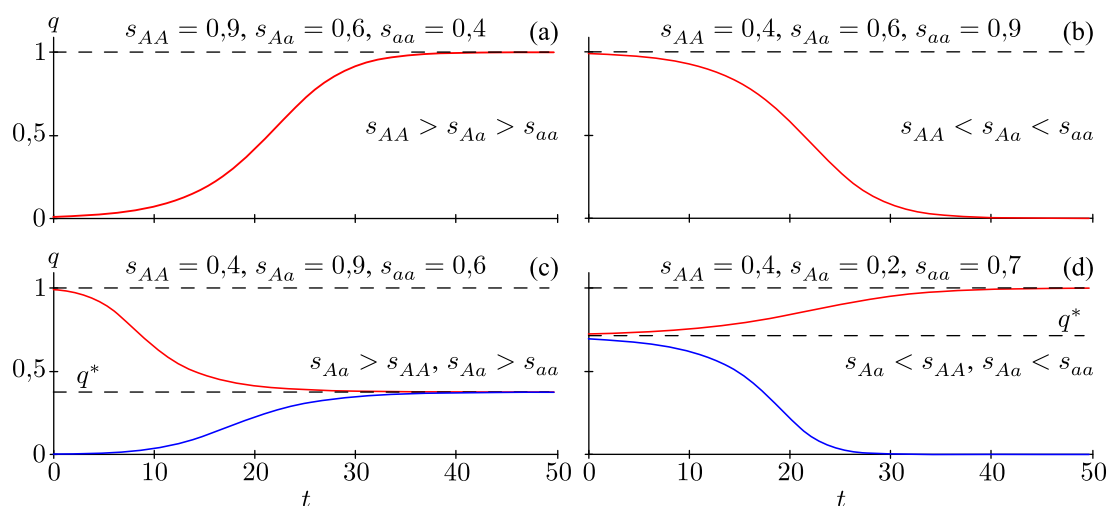


Рис. 1. Три типа решения уравнения (1) при разных соотношениях приспособленностей гомо- и гетерозигот

2. Повышенная приспособленность гетерозигот: $s_{Aa} > s_{AA}$ и $s_{Aa} > s_{aa}$. В этом случае уравнение (1) имеет три стационарных решения: $q = 0$, $q = 1$ и $q = q^* = \frac{s_{Aa} - s_{aa}}{2s_{Aa} - s_{AA} - s_{aa}}$; равновесия $q = 0$ и $q = 1$ неустойчивы, а равновесие $q = q^*$ устойчиво, частота аллеля A монотонно растет из любого начального состояния $0 > q(0) > q^*$ и монотонно падает из любого начального состояния $q^* > q(0) > 1$, стремясь к равновесию $q = q^*$ (рис. 1, с). В популяции устанавливается устойчивый полиморфизм — сосуществование всех трех генотипов.

3. Пониженная приспособленность гетерозигот: $s_{Aa} < s_{AA}$ и $s_{Aa} < s_{aa}$. В этом случае уравнение (1) опять имеет три стационарных решения $q = 0$, $q = 1$ и $q = q^* = \frac{s_{Aa} - s_{aa}}{2s_{Aa} - s_{AA} - s_{aa}}$, однако равновесие $q = q^*$ неустойчиво, а два равновесия $q = 0$ и $q = 1$ устойчивы. Частота аллеля A монотонно падает из любого начального состояния $0 > q(0) > q^*$, стремясь к равновесию $q = 0$, и монотонно растет из любого начального состояния $q^* > q(0) > 1$, стремясь к другому равновесию $q = 1$ (рис. 1, d). Именно в этом случае появляется **бистабильность**: при одних начальных условиях ($0 > q(0) > q^*$) в популяции вытесняется аллель A и устанавливается мономорфизм из

особей с генотипом aa , а при других начальных условиях ($q^* > q(0) > 1$) в популяции вытесняется аллель a и устанавливается мономорфизм из особей с генотипом AA .

Рассмотрим теперь две одинаковые панмиктические менделеевские однолокусные диалельные популяции, занимающие два смежных локальных участка (территории) однородного ареала. Предположим, что особи каждой из локальных популяций, имеющие одинаковый генотип, не отличаются по приспособленностям, но частоты аллелей в популяциях изначально могут различаться. Предположим далее, что эти популяции обмениваются мигрантами и интенсивности миграционных потоков пропорциональны численности той популяции, откуда эти мигранты истекают. Обозначим коэффициент миграции (доли мигрантов в единицу времени) через $m \geq 0$.

Будем описывать эволюцию такой системы связанных популяций с помощью следующих динамических переменных: q_1 и q_2 — концентрации (частоты) одного из аллелей (для определенности аллеля A) в первой и второй популяции соответственно ($0 \leq q_1 \leq 1$, $0 \leq q_2 \leq 1$), а также веса одной из популяций (например, первой) $p = \frac{N_1}{N_1 + N_2}$, где N_1 и N_2 — численности популяций ($0 < p < 1$).

Сформулированных предположений и допущений вполне достаточно, чтобы получить следующую систему дифференциальных уравнений, описывающих процесс эволюции двух популяций, обитающих на однородном по отбору ареале и связанных миграциями:

$$\begin{cases} \frac{dq_1}{dt} = q_1(1 - q_1)(s_{Aa} - s_{aa} + (s_{AA} + s_{aa} - 2s_{Aa})q_1) + m \frac{1-p}{p}(q_2 - q_1), \\ \frac{dq_2}{dt} = q_2(1 - q_2)(s_{Aa} - s_{aa} + (s_{AA} + s_{aa} - 2s_{Aa})q_2) + m \frac{p}{1-p}(q_1 - q_2), \\ \frac{dp}{dt} = p(1-p)(\bar{s}_1 - \bar{s}_2) + m(1-2p), \end{cases} \quad (2)$$

где $\bar{s}_1 = s_{AA}q_1^2 + 2s_{Aa}q_1(1 - q_1) + s_{aa}(1 - q_1)^2$ и $\bar{s}_2 = s_{AA}q_2^2 + 2s_{Aa}q_2(1 - q_2) + s_{aa}(1 - q_2)^2$ — средние значения коэффициента отбора в первой и второй популяции соответственно. Более подробный процесс вывода уравнений (2) можно найти в монографии [Фрисман, 1986].

Будем рассматривать ситуацию, когда приспособленность гетерозиготы лежит вне диапазона приспособленностей гомозигот. Ограничимся рассмотрением «симметричного» случая $w_{AA} = w_{aa}$ и положим $s_{AA} = s_{aa} = 0$, $s_{Aa} = s$.

Подставляя эти значения коэффициентов отбора в систему (2), получаем

$$\begin{cases} \frac{dq_1}{dt} = sq_1(1 - q_1)(1 - 2q_1) + m \frac{1-p}{p}(q_2 - q_1), \\ \frac{dq_2}{dt} = sq_2(1 - q_2)(1 - 2q_2) + m \frac{p}{1-p}(q_1 - q_2), \\ \frac{dp}{dt} = 2sp(1-p)(q_1 - q_2)(1 - q_1 - q_2) + m(1-2p). \end{cases} \quad (3)$$

Система (3) имеет следующие стационарные состояния:

1) $E_0(0, 0, \frac{1}{2})$ — обе популяции представлены только особями с генотипом aa (отсутствует генотип AA или Aa) (мономорфная популяция);

2) $E_1(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ — обе популяции включают особей всех трех генотипов при одинаковой концентрации каждого из двух аллелей (полиморфная популяция);

3) $E_2(1, 1, \frac{1}{2})$ — обе популяции состоят только из особей с генотипом AA (мономорфная популяция);

4–5) пара точек $E_{3,4}(\frac{1}{2} \pm \frac{\sqrt{s^2 + 4ms}}{2s}, \frac{1}{2} \mp \frac{\sqrt{s^2 + 4ms}}{2s}, \frac{1}{2})$, которая существует при $s < 0$ и $s + 4m < 0$ либо при $s > 0$ и $s + 4m > 0$. Однако лишь в части двух этих диапазонов точки равновесия будут

иметь биологически значимые координаты (лежать в единичном кубе). Так, в первом случае пара $E_{3,4}$ лежит в единичном кубе, только если $m \geq 0$, а во втором — если $m < 0$. Соответственно, несложно показать, что на линии $m = -\frac{s}{4}$ рождается (или исчезает) пара точек $E_{3,4}$ вследствие бифуркации трезубца или вил (pitchfork bifurcation). В этом случае точка E_1 «расщепляется» на две дополнительные точки — E_3 и E_4 . Каждая из этой пары точек соответствует дивергентному состоянию системы популяций: в одной из полиморфных популяций преобладает один из аллелей (например, достаточно высокая концентрация аллеля A и низкая — аллеля a), в то время как во второй популяции преобладает другой аллель (высокая концентрация аллеля a и низкая — аллеля A).

Надо заметить, что большинством исследователей для описания динамики частот аллелей численность как переменная не используется или используется нечасто. Традиционно полагают, что особей достаточно много, отбор существенно не меняет общую численность и изменяется лишь соотношение генотипов (величины q_1 и q_2). Например, в статьях [Altrock et al., 2010; Yeaman, Otto, 2011] рассматривается схожая задача, где численность рассматривается как параметр, вариация которого меняет область мономорфизма и полиморфизма в смежных популяциях.

1.2. Частный случай системы (3) при $p = \frac{1}{2}$

Несложно заметить, что в невырожденном случае ($m \neq 0$) любое из стационарных состояний E_0-E_4 характеризуется значением веса $p = \frac{1}{2}$, то есть обе популяции в асимптотическом случае оказываются равными по численностям, независимо от того, какие частоты аллелей A и a соответствуют этому состоянию. В силу этого интересно проанализировать, как будет меняться концентрация аллелей в популяциях с постоянными численностями или с постоянными соотношениями численностей, то есть при $p = \text{const}$. Для начала рассмотрим простейшую ситуацию: $p = \frac{1}{2}$ — численности двух популяций равны на обеих территориях. В этом случае система (4) имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dq_1}{dt} = sq_1(1-q_1)(1-2q_1) + m(q_2 - q_1), \\ \frac{dq_2}{dt} = sq_2(1-q_2)(1-2q_2) + m(q_1 - q_2). \end{cases} \quad (4)$$

Аналогичную систему уравнений (с точностью до обозначений) предложил и подробно исследовал А. Д. Базыкин [Базыкин, 1972; Базыкин, 1973] при анализе условий возникновения и сохранения первичной генетической дивергенции.

Положения равновесия системы (4) удовлетворяют следующим алгебраическим уравнениям:

$$\begin{cases} q_1 = q_2 - \frac{s}{m}q_2(1-q_2)(1-2q_2), \\ q_2 = q_1 - \frac{s}{m}q_1(1-q_1)(1-2q_1). \end{cases} \quad (5)$$

В нижней части рис. 2 приведены графики функций $q_1(q_2)$ и $q_2(q_1)$, соответствующие системе (5) при малых значениях параметра m . Каждое равновесие (стационарная точка) системы (4) соответствует одной из точек пересечений этих графиков.

Система (4) имеет тот же набор особых точек, что и (3): E_0-E_4 . Однако к ним добавляется еще четыре точки: E_5-E_8 , которые находятся как корни полинома $8s^2q_1^4 - 16s^2q_1^3 + 2s(5s-2m)q_1^2 + 2s(2m-s)q_1 + m(2m-1)$, а значения q_2 находятся по формуле $q_2 = q_1 \frac{-2sq_1^2 + 3sq_1 + m - s}{m}$. Общий вид этих особых точек достаточно громоздок, поэтому не будем приводить их здесь. Однако несложно показать, что этот полином имеет строго четыре действительных корня при $s < 0$, если $\frac{s}{2} < m < -\frac{s}{6}$ (область 5 и 5' на рис. 2), а при $s > 0$ — если $-\frac{s}{6} < m < \frac{s}{2}$ (области 1 и 1'). На границах этого интервала, то есть при $m = \pm\frac{s}{2}$ или $\pm\frac{s}{6}$, полином имеет только два

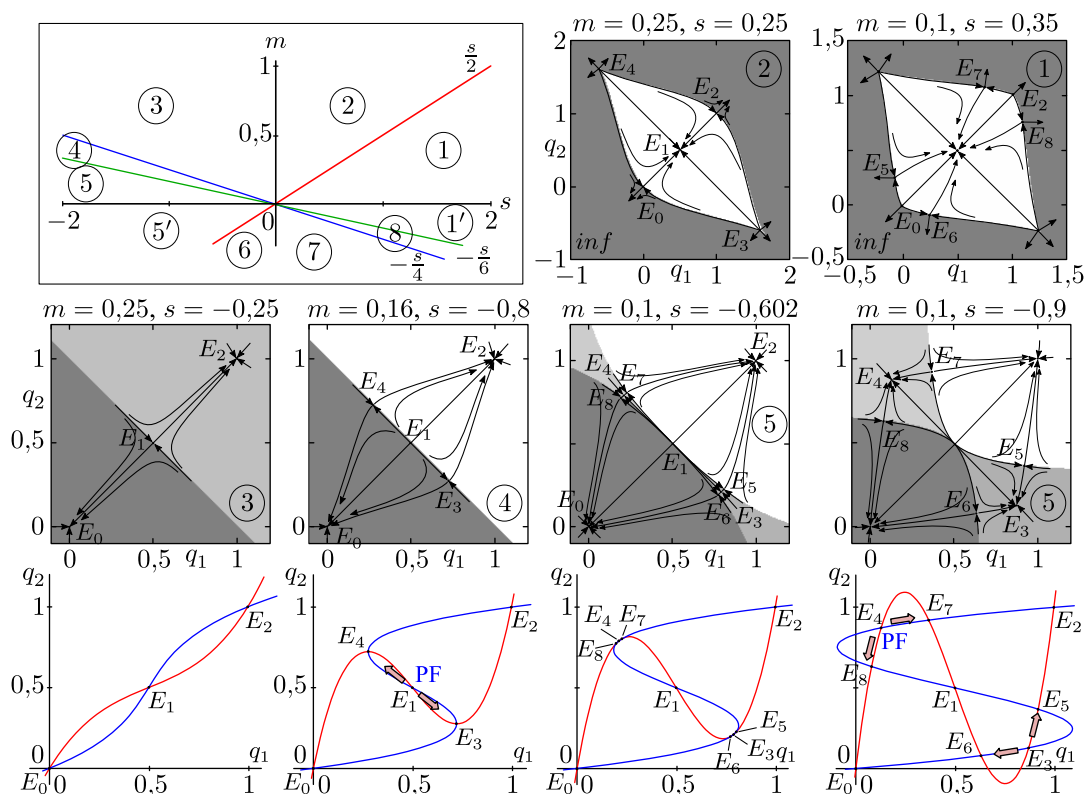


Рис. 2. Параметрический портрет системы (4), фазовые портреты, совмещенные с бассейнами притяжения устойчивых стационарных состояний, а также нульклина системы (4), демонстрирующие образование точек E_3 – E_8 . Серая область (*inf*) на бассейнах под номерами 1 и 2 соответствует неограниченным модельным траекториям. В остальных случаях белые и серые области — бассейны сосуществующих устойчивых состояний равновесия

корня второй кратности, совпадающих либо с точками E_0 и E_2 при $s > 0$, либо с E_3 и E_4 при $s < 0$. Соответственно, в этих диапазонах параметров точки E_5 – E_8 существуют, а появляются они в результате бифуркации вил из пары $E_{0,2}$ или $E_{3,4}$.

Области существования и устойчивости особых точек E_0 – E_4 совпадают с аналогичными областями системы (3), а для точек E_5 – E_8 они оказываются «вложены» в них. В левом верхнем углу рис. 2 в плоскости параметров показаны эти области. Рассмотрим их подробнее.

В области под номером 1 существует девять точек: E_0 – E_8 ; в области 2 — пять: E_0 – E_5 . Устойчивой является полиморфное состояние E_1 . Интересно, что при положительных значениях параметра m некоторые особые точки расположены за пределом первого квадранта, поэтому область притяжения полиморфной точки E_1 включает как весь единичный квадрат, так и зоны, расположенные за его пределами.

В области 3 динамика системы (4) становится **бистабильной**. Здесь существует две особые устойчивые точки — мономорфные E_0 и E_2 с областями притяжения, разделенные прямой $q_1 = 1 - q_2$. В области 4 появляется пара $E_{3,4}$, которая кардинально не влияет на области притяжения мономорфных состояний равновесия, но вносит в динамику некоторые особенности. В этом случае модельные кривые содержат немонотонные участки динамики. Если сумма начальных концентраций $q_1(0) + q_2(0)$ равна 1 (или достаточно близка к 1), то сначала траектория движется вдоль сепаратрисы $q_1 = 1 - q_2$, пока не достигнет окрестности точек E_3 или E_4 (соответствующих дивергенции, где она может «задержаться»), а затем вследствие малых возмущений она устремляется к точке E_0 или E_2 . В результате вначале величина q_1 будет расти, а q_2 — падать, или

наоборот. Затем q_1 и q_2 будут одновременно расти при движении к E_2 или падать при движении к E_0 .

Наконец, в областях 5 от каждой седловой точки E_3 и E_4 отщепляется по паре $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$, а полиморфные точки E_3 и E_4 приобретают устойчивость. В результате в этих областях, помимо устойчивых мономорфных состояний, существуют устойчивые состояния равновесия, соответствующие полиморфной популяции с высокой концентрацией аллеля A и низкой концентрацией аллеля a (или наоборот). Таким образом, динамика системы (4) оказывается **квадростабильной**, то есть в зависимости от начальных условий величины q_1 и q_2 с течением времени (при достаточно большом t) стремятся к четырем принципиально разным значениям: либо мономорфным состояниям с нулевой концентрацией аллеля A или a , либо к полиморфным состояниям с неравными концентрациями (с преобладанием того или иного аллеля).

1.3. Обобщение модели (4) для любых p

Предположим теперь, что численности популяций на разных территориях различные, но в целом, сохраняется отношение численностей $p = \frac{N_1}{N_1+N_2} = \text{const}$ такое, что $0 < p < 1$. Будем считать величину p параметром, который если и изменяется, то достаточно медленно. В этом случае систему (4) перепишем в виде [Фрисман, Кулаков, 2021]

$$\begin{cases} \frac{dq_1}{dt} = sq_1(1-q_1)(1-2q_1) + m\frac{1-p}{p}(q_2-q_1), \\ \frac{dq_2}{dt} = sq_2(1-q_2)(1-2q_2) + m\frac{p}{1-p}(q_1-q_2). \end{cases} \quad (6)$$

Как и прежде, система (6) имеет от трех до девяти особых точек, которые в этом случае зависят еще от параметра p , за исключения точек $E_0(0, 0)$, $E_1(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ и $E_2(1, 1)$. Вид остальных шести особых точек весьма громоздок, и приводить их здесь не имеет смысла. При $p = \frac{1}{2}$ они, очевидно, совпадают с приведенными в прошлом подпараграфе точками. В данном случае модель (6) трехпараметрическая, и изменение характера устойчивости стационарных состояний необходимо проследить при изменении всех трех параметров.

Простые неподвижные точки E_0 , E_1 и E_2 существуют при любых значениях параметров. Как в прошлом случае, при $s > 0$ устойчива всегда точка E_1 , расположенная в центре единичного квадрата. При $s < 0$ устойчивы точки E_0 и E_2 . Пара точек $E_{3,4}$, соответствующая дивергенции, рождается путем расщепления полиморфного состояния $E_1(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ на два, то есть в результате **бифуркации вил**. Точки E_3 и E_4 при $p \neq \frac{1}{2}$ приобретают устойчивость немного иначе, чем в прошлом случае.

Строго при $p = \frac{1}{2}$ и $s < 0$ дополнительные пары точек $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$ — результат **субкритической бифуркации вил**. Это означает, что до этой бифуркации неустойчивые состояния E_3 и E_4 являются седлами. После расщепления вокруг них рождаются пары точек $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$, а E_3 и E_4 приобретает устойчивость, и система становится **квадростабильной**. То, как устроено фазовое пространство до и после этой бифуркации, можно проследить на рис. 2.

В случае когда значение параметра p даже незначительно отдалается от $\frac{1}{2}$, характер бифуркации в системе (6) кардинально меняется (рис. 3, г). С одной стороны, при $s < 0$ и $p \neq \frac{1}{2}$ пары точки $E_{5,6}$ или $E_{7,8}$ лежат на фазовой плоскости левее (правее) от E_3 или E_4 (рис. 3), а не расположены от нее по обе стороны, как при $p = \frac{1}{2}$ (рис. 2). В результате фазовые портреты и соответствующие бассейны притяжения оказываются не столь симметричными (рис. 3). С другой стороны, появление пар точек $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$ не меняет тип устойчивости E_3 и E_4 — они как были седлами, так седлами и остаются. Вместе с тем каждая пара точек $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$ состоит из устойчивого узла (E_5 и E_8) и седловой точки (E_6 и E_7). Это означает, что при $p \neq \frac{1}{2}$ эти пары точек

появляются в результате **седло-узловой бифуркации (SN)**, а не бифуркации вил (PF). В результате при низких значениях s ($s < 0$, $0 < m < -\frac{s}{6}$) система (6) оказывается **квадростабильной** (существует четыре устойчивые точки).

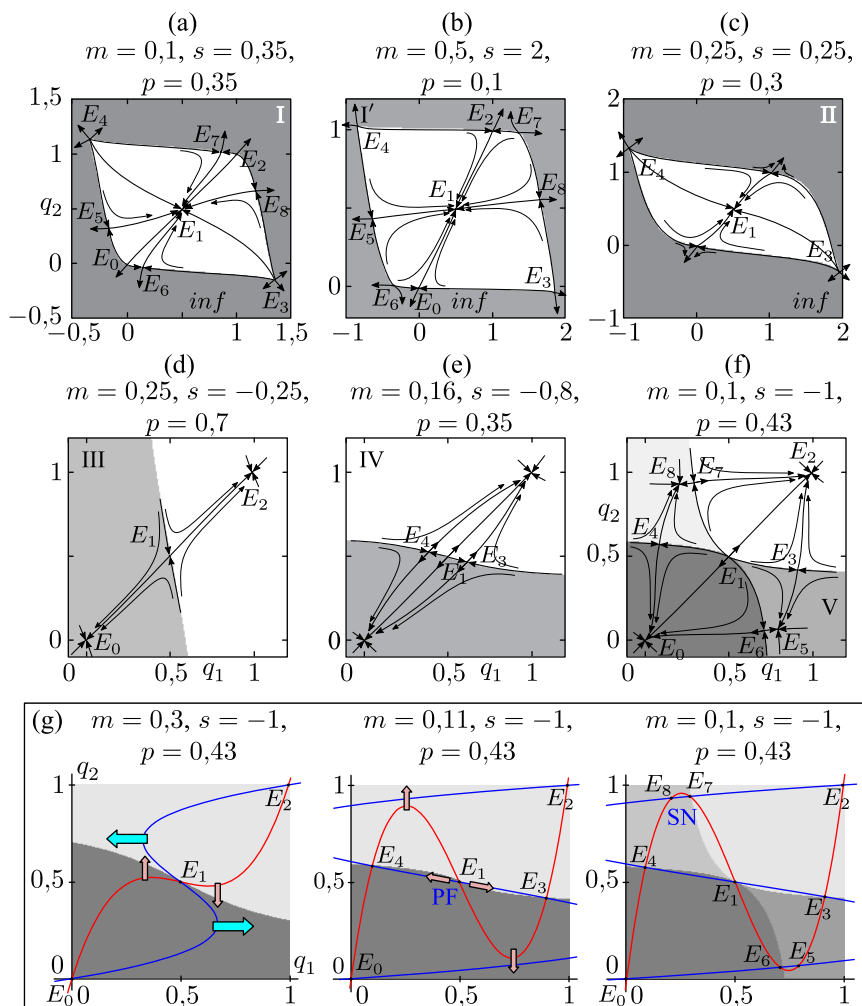


Рис. 3. (a–f) Фазовые портреты режимов динамики системы (6) из разных областей на бифуркационной диаграмме, совмещенные с бассейнами притяжения устойчивых стационарных состояний. (g) Изменение вида нульклин системы (6), показывающее рождение стационарных точек E_4 и E_3 вследствие бифуркации вил (PF), а также точек E_5 – E_8 вследствие седло-узловой бифуркации (SN)

Размер областей притяжения состояний равновесия, соответствующих дивергенции, практически не зависит от соотношения численностей p . Изменение величины p лишь сдвигает границы бассейнов притяжения (сепаратрис) следующим образом. Если $p > \frac{1}{2}$ (первая популяция более многочисленна), то граница смещается в сторону мономорфизма по генотипу A, то есть к точке E_2 . Если $p < \frac{1}{2}$ (первая популяция малочисленна) — то в сторону мономорфизма по генотипу a, то есть к точке E_0 .

Проведенное исследование моделей (2), (4) и (6) показало, что **генетическая дивергенция возможна** для популяций, которые сохраняют соотношение своих численностей ($p = \frac{N_1}{N_1+N_2} = \text{const}$). В том числе для разновеликих по численностям популяций, то есть для $p \neq \frac{1}{2}$. Это является довольно сильным предположением. В любом случае постоянное отношение численностей возможно в случае их синхронного роста или падения. В реальности

синхронизация динамики связанных элементов, как правило, наблюдается при достаточно сильной миграционной связи либо если их начальные состояния достаточно близкие. Однако проведенное исследование показывает, что дивергенция наблюдается лишь при небольших значениях коэффициента миграции (помимо условия пониженной приспособленности гетерозигот, то есть $s < 0$). При $-\frac{s}{6} < m < -\frac{s}{4}$ (область 4 на рис. 2) она оказывается асимптотически неустойчивой и проявляется лишь как часть переходной динамики для специально подобранных начальных условий. Устойчивой дивергенция оказывается лишь при достаточно малых значениях коэффициента миграции, а именно при $0 < m < -\frac{s}{6}$ (область 5 на рис. 2). В этом случае система популяций оказывается квадростабильной, когда одновременно возможны мономорфизм или дивергенция в зависимости от начального соотношения концентраций зигот с геномом A или a на разных территориях. При одних соотношениях на обеих территориях устанавливается мономорфизм по аллелю A или a . При других соотношениях на смежных территориях преобладают разные аллели: на одной больше частота аллеля A , на другой — аллеля a (или наоборот).

2. Динамика численности популяции. Модель Базыкина

В работе А. Д. Базыкина [Базыкин, 1969] была построена модель динамики численности изолированной популяции, в которой способность особей к размножению существенно зависит от плотности популяции, и было предложено следующее дифференциальное уравнение, описывающее изменение численности локальной популяции:

$$\dot{x} = \frac{kx^2}{a+x} - bx - cx^2, \quad (7)$$

где a — постоянная, имеющая размерность численности; b — коэффициент естественной смертности; c — коэффициент внутривидовой конкуренции; k — коэффициент пропорциональности.

Величина $\varepsilon(x) = \frac{kx^2}{a+x}$, характеризующая прирост особей в популяции, имеет четкий биологический смысл, и ее введение в уравнение динамики обосновано А. Д. Базыкиным [Базыкин, 1969; Bazykin, 1998]. Подчеркнем, что при больших значениях численности, когда $x \gg a$, величина $\varepsilon(x)$ близка к традиционному виду: $\varepsilon(x) \approx kx$; а при малых значениях численностей $x < a$ эта величина приближенно пропорциональна квадрату числа особей $\varepsilon(x) = \frac{kx^2}{a}$. Действительно, в малочисленных популяциях, обладающих половой структурой, вероятность рождения детеныша зависит от числа встреч особей, в то время как в многочисленных популяциях эта вероятность линейно зависит от числа самок.

При $k > 2ac + b$ уравнение (7) имеет три действительные неотрицательные стационарные точки: $\bar{x} = 0$, $\bar{x} = A$ и $\bar{x} = B$, где

$$A = \frac{k - ac - b - \sqrt{(k - ac - b)^2 - 4abc}}{2c}, \quad B = \frac{k - ac - b + \sqrt{(k - ac - b)^2 - 4abc}}{2c}.$$

Ясно, что $A < B$. Можно показать, что $\bar{x} = A$ — неустойчивая стационарная точка, а $\bar{x} = 0$ и $\bar{x} = B$ — устойчивые. Если $x > A$, то численность популяции будет монотонно возрастать до максимально возможной стационарной численности B . Если $x < A$, то популяция вымирает, ее численность падает до нуля. Такой триггерный характер динамики численности не раз был описан для реальных популяций.

Рассмотрим теперь ситуацию, когда на ареале расположены две одинаковые популяции, связанные миграционными потоками, причем интенсивности миграционных потоков пропорциональны численности той популяции, откуда эти мигранты происходят. Обозначим коэффициент

миграции (доли мигрантов в единицу времени) через $m \geq 0$. В этом случае имеем два связанных уравнения [Frisman, 1980]:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \frac{kx_1^2}{a+x_1} - bx_1 - cx_1^2 + m(x_2 - x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{kx_2^2}{a+x_2} - bx_2 - cx_2^2 + m(x_1 - x_2). \end{cases} \quad (8)$$

В дальнейшем мы будем использовать в качестве переменных не абсолютные, а относительные численности популяций, то есть перейдем от переменных x к переменным $y_i = \frac{x_i}{B}$. Тогда систему (8) можно представить в виде

$$\begin{cases} \frac{dy_1}{dt} = \frac{sy_1(y_1 - h)(1 - y_1)}{r + y_1} + m(y_2 - y_1), \\ \frac{dy_2}{dt} = \frac{sy_2(y_2 - h)(1 - y_2)}{r + y_2} + m(y_1 - y_2), \end{cases} \quad (9)$$

где $s = cB$, $r = \frac{a}{B}$ и $h = \frac{A}{B}$.

Положения равновесия системы (8) удовлетворяют следующим алгебраическим уравнениям:

$$\begin{cases} y_1 = y_2 + \frac{sy_2(y_2 - h)(y_2 - 1)}{m(a + y_2)}, \\ y_2 = y_1 + \frac{sy_1(y_1 - h)(y_1 - 1)}{m(a + y_1)}. \end{cases}$$

На рис. 4, а приведены графики функций $y_1(y_2)$ и $y_2(y_1)$, соответствующие этим уравнениям при малых значениях параметра m . Каждое равновесие (стационарная точка) системы (9) соответствует одной из точек пересечений этих графиков.

Система (9) может иметь девять стационарных точек. Три из них соответствуют равным значениям переменных (то есть равным значениям численностей обеих популяций):

1) $\bar{y}_1 = \bar{y}_2 = 0$; 2) $\bar{y}_1 = \bar{y}_2 = h$; 3) $\bar{y}_1 = \bar{y}_2 = 1$.

Не приводя точных значений для остальных шести стационарных точек, выпишем приближенные их значения, пренебрегая членами порядка m^2 и выше:

4) $y_1 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s(1-h)}$, $y_2 \approx \frac{rm}{hs}$; 5) $y_1 \approx \frac{rm}{hs}$, $y_2 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s(1-h)}$; 6) $y_1 \approx h + \frac{m(r+h)}{s(1-h)}$, $y_2 \approx \frac{m(r+h)}{s}$;
7) $y_1 \approx \frac{m(r+h)}{s}$, $y_2 \approx h + \frac{m(r+h)}{s(1-h)}$; 8) $y_1 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s}$, $y_2 \approx h - \frac{m(r+h)}{sh}$; 9) $y_1 \approx h - \frac{m(r+h)}{sh}$, $y_2 \approx 1 - \frac{m(r+1)}{s}$.

Естественно, что эти приблизительные координаты стационарных точек не в полной мере описывают поведение решений системы (9). В частности, они существуют при любых допустимых значениях параметров ($sh(1-h) \neq 0$), в то время как число «истинных» стационарных точек нетривиальным образом меняется при вариации параметров: часть их сливается и пропадает, или, напротив, точки рождаются, отщепляясь друг от друга. В целом эти бифуркации схожи с теми, что отмечены в модели динамики аллелей (6). Общий вид критериев существования и устойчивости стационарных точек системы (9) достаточно громоздок, поэтому остановимся на наиболее значимых из них.

Из всех девяти стационарных точек наибольший интерес для нас имеют четвертая и пятая. Они соответствуют ситуации, когда в одной из популяций стационарная численность оказывается близкой к максимальной, а в другой — близка к нулю и поддерживается только за счет миграционного процесса. На рис. 4, а, б показано, что пара точек 7–6 появляется в результате

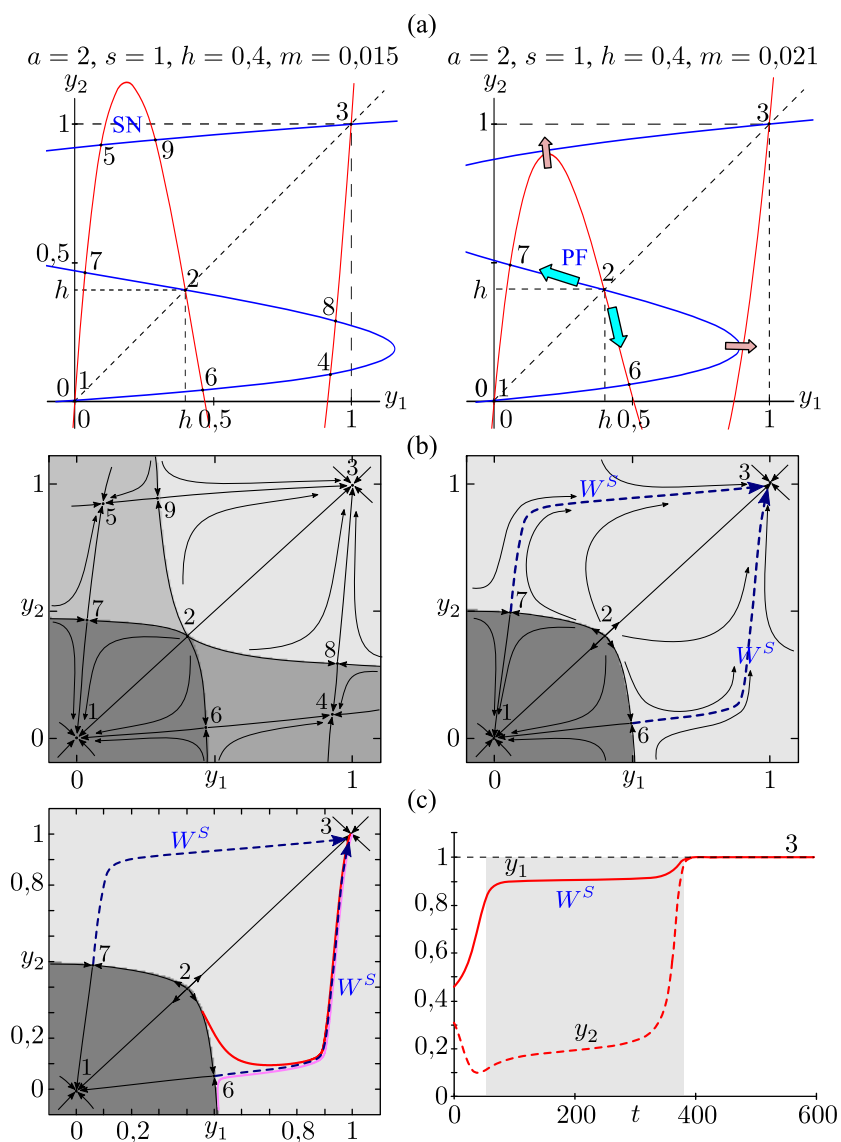


Рис. 4. (а) Графики функций $y_1(y_2)$ и $y_2(y_1)$ (нульклина системы (9)); (б) фазовые портреты при малых коэффициентах миграции; (с) пример траекторий, содержащих продолжительные во времени участки динамики с существенными различиями численностей на разных участках, как часть переходного процесса

расщепления центральной точки 2 (бифуркации вил), а пары 5–9 и 4–8 — вследствие седло-узловой бифуркации в стороне от точки 7 или 6. В момент их появления динамика от бистабильной переходит к квадростабильной.

При исследовании на устойчивость приведенных стационарных точек получены следующие результаты. Первая и вторая стационарные точки всегда устойчивы, а третья точка всегда неустойчива. Четвертая и пятая стационарные точки устойчивы лишь в том случае, когда выполняется неравенство

$$m < m^* = \min \left[\frac{sh^2}{r(h+2)}, \frac{s(1-h^2)}{(r+1)(3-h)} \right]. \quad (10)$$

Вместе с тем неравенство (10) является необходимым условием для существования оставшихся четырех стационарных точек (6–9), которые оказываются неустойчивыми во всей области.

Таким образом, при достаточно малых m ($m < m^*$) система (9) имеет четыре устойчивые стационарные точки и фазовое пространство значений переменных должно иметь по крайней мере четыре зоны притяжения (бассейна). Из каждого бассейна траектории будут стягиваться к соответствующей стационарной точке. Кроме «центральной» неустойчивой стационарной точки $y_1 = y_2 = h$ в случае $m < m^*$ существуют еще четыре неустойчивые стационарные точки, которые лежат на границах областей притяжения. Фазовый портрет системы (9) при $m < m^*$ изображен на рис. 4, *b* и совмещен для наглядности с бассейнами притяжения би- и квадроустойчивых режимов. Эти бассейны оказываются подобны бассейнам режимов динамики двух аллелей на разных участках, описываемых системой (6) в случае квадроустойчивости. Но слабо схожи в случае бистабильности. В частности, если в системе (9) существует только две стационарные точки 1 и 3, то фазовое пространство делится бассейнами пополам, как в системе (6), но лишь при $h = \frac{1}{2}$. При $\frac{1}{2} < h < 1$ область притяжения точки 3 оказывается меньше, чем у точки 1, а при $0 < h < \frac{1}{2}$ наоборот. Появление пары точек 7 и 6, расположенной на границе бассейнов еще сильнее сужает соответствующую область притяжения (рис. 4, *b* справа). Соответственно в модели (6) такого деления фазового пространства не наблюдается. Поскольку центральная точка — это всегда $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$.

Рождение пар «седло–узел» под номерами 5, 9 и 4, 8 отсекает от большего бассейна (какой из них окажется больше зависит от величины h) область притяжений устойчивых стационарных состояний 5 и 4 (рис. 4, *b*, слева). В целом форма этих бассейнов достаточно симметричная и подобна бассейнам системы (6). С тем отличием, что вариация величины смещает центральную точку 2 выше или ниже.

Следовательно, при малых значениях коэффициента миграция m в системе двух связанных популяций возможно устойчивое различие по численности, то есть устойчивые состояния, при которых численность одной популяции мала, но не равна нулю, а второй — велика, но не достигает максимального значения B . Это весьма интересно, так как подобная неоднородность по плотности оказывается результатом характера воспроизводства в популяции и никак не связана с неоднородностью ареала или условий среды. По-видимому, именно механизм воспроизводства (например, описываемый уравнением (7)) и приводит к различию по плотности особей в ряде реальных популяций, занимающих однородный ареал, — явлению, широко знакомому популяционистам. Стоит отметить, что принципиальная возможность формирования режима, содержащего продолжительные участки динамики с существенными различиями численностей, наступает задолго до появления устойчивых точек 5 и 4, то есть до седло-узловой бифуркации. Однако такой режим существует лишь как часть переходного процесса, когда траектория, стартующая из определенных начальных условий (достаточно далеко от точек 1, 2 и 3), стремится к точке 1 или точке 2 замысловатым образом. На рис. 4, *c* слева показаны две такие траектории, отмеченные красным и розовым цветом, а справа приведена динамика переменных y_1 и y_2 , соответствующая одной из траекторий. Достаточным условием такого типа решения является существование седловых точек 7 и 6. Неустойчивое собственное подпространство этих точек порождает устойчивое многообразие W^S , которое огибает одну из нульклин и заканчивается в точках 1 и 3. В результате траектория неспособна монотонно достичь устойчивых точек 1 или 3 для достаточно широкого диапазона начальных условий. По всей видимости, схожее решение существует и в модели двух аллелей системе (6).

3. Динамика численности популяции. Модели с дискретным временем

3.1. Локальная популяция

Р. Мэй и А. П. Шапиро предложили использовать для описания динамики популяций математические модели, основанные на достаточно простых рекуррентных уравнениях первого

порядка [Шапиро, 1972; Мау, 1975; Мау, 1976]:

$$N_{n+1} = aN_n f(N_n). \quad (11)$$

Конкретизируя вид функции $f(N)$, для уравнения (11) численно можно построить бифуркационную диаграмму, характеризующую предельные траектории в зависимости от величины коэффициента a . Хорошо изучен дискретный аналог модели Ферхюльста, для которого $f(N) = 1 - kN$, и модель, предложенная канадским ихтиологом У.Рикером [Ricker, 1954], для которой $f(N) = \exp(-kN)$. При исследовании уравнения (11) обычно исключают масштабный параметр k и переходят к безразмерным переменным: относительным численностям $x = kN$. В этом случае дискретный аналог модели Ферхюльста имеет вид $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$, а модель Рикера — $x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n)$. На рис. 5 приведены динамические режимы модели Рикера и бифуркационная диаграмма, характеризующая предельные траектории в зависимости от величины коэффициента a .

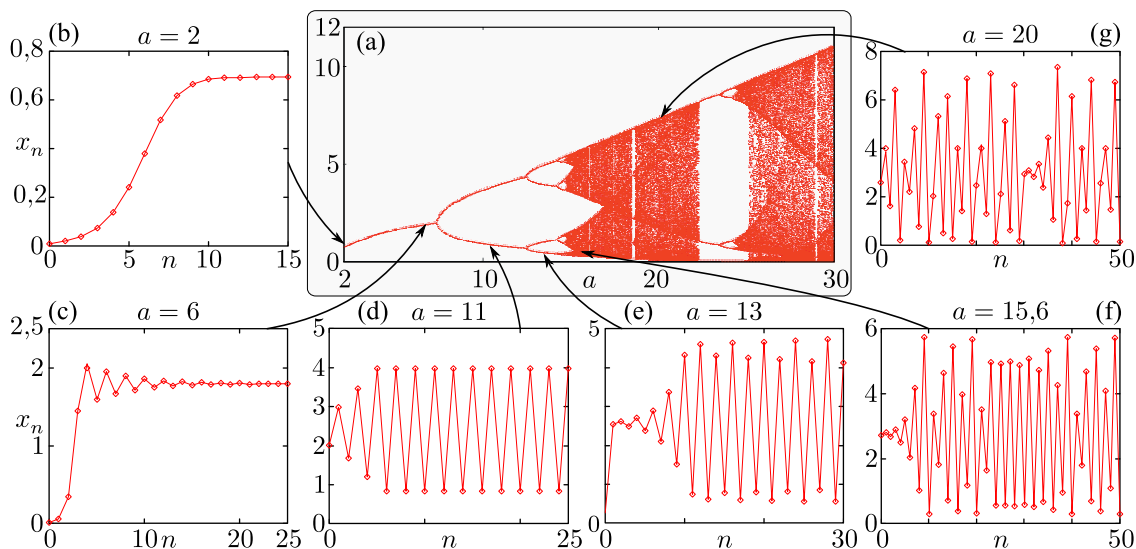


Рис. 5. (а) Бифуркационная диаграмма и (b–f) решения рекуррентного уравнения $x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n)$ при разных значениях репродуктивного потенциала — параметра a : (b) монотонное схождение к равновесию, (c) сходящиеся колебания, (d) 2-цикл, (e) 4-цикл, (g, f) нерегулярная динамика

Рассмотрим кратко характер динамики, представленной на рис. 5. При $0 < a < 1$ устойчиво тривиальное равновесие $\bar{x} = 0$, далее при $a = 1$ происходит транскритическая бифуркация, в результате которой нулевое решение теряет устойчивость, а нетривиальное равновесие $\bar{x} = \ln(a)$ становится устойчивым до $a < e^2$. При $a = e^2$ происходит бифуркация удвоения периода, и при $a > e^2$ рождается устойчивый 2-цикл. Элементы 2-цикла располагаются на «вилке» по обе стороны от неустойчивого ненулевого равновесия. С дальнейшим ростом значений параметра a происходит каскад удвоения периода, который подчиняется универсальности Фейгенбаума [Feigenbaum, 1983].

Заметим, что в области значений параметров, при которых система переходит к устойчивому 2-циклу, фактически существует два устойчивых 2-цикла, различающихся фазами колебаний. Из одних начальных условий решения сходятся к одному 2-летнему циклу (например, с максимумами в четные годы и минимумами в нечетные), а из других начальных условий — ко второму (с максимумами в нечетные годы и минимумами в четные). Таким образом, при значениях параметра a , соответствующих устойчивому 2-циклу, система оказывается **фазово бистабильна**.

3.2. Система двух популяций, связанных мигрантами

Перейдем теперь к описанию динамики миграционно связанных популяций (метапопуляция). Из всех возможных вариантов связи между отдельными субпопуляциями рассмотрим миграции, происходящие непосредственно после размножения. В случае равенства репродуктивных потенциалов ($a_1 = a_2 = a$) и долей мигрирующих особей ($m_1 = m_2 = m = \text{const}$) для обеих субпопуляций уравнения динамики имеют вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n) + m \cdot (f(y_n) - f(x_n)), \\ y_{n+1} = f(y_n) + m \cdot (f(x_n) - f(y_n)). \end{cases} \quad (12)$$

Для этой системы установлены соотношения подобия на основе законов подобия Фейгенбаума, описаны бифуркационные механизмы синхронизации динамических переменных и др. [Кузнецов, Кузнецов, 1991; Gyllenberg, Söderbacka, Ericson, 1993; Udawadia, Raju, 1997; Безручко, Прохоров, Селезнев, 2002; Кулаков, Фрисман, 2010].

Здесь мы рассмотрим особенности динамики системы (12) при допустимых вариациях репродуктивного потенциала a и доли мигрантов m для несимметричного отображения f , основанного на модели «запас–пополнение» Рикера:

$$x_{n+1} = ax_n e^{-x_n}. \quad (13)$$

При $f(x) = axe^{-x}$ система (13) имеет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = (1 - m) \cdot ax_n e^{-x_n} + m \cdot ay_n e^{-y_n}, \\ y_{n+1} = (1 - m) \cdot ay_n e^{-y_n} + m \cdot ax_n e^{-x_n} \end{cases} \quad (14)$$

и описывает динамику симметрично связанных локальных популяций, воспроизводство которых происходит по модели Рикера [Wysham, Hastings, 2008; Кулаков, Фрисман, 2010]. Как и одиночное отображение (13), система (14) имеет единственную нетривиальную неподвижную точку $\bar{x} = \bar{y} = \ln(a) = h$.

Будем в дальнейшем называть синфазными реализациями (синфазным аттрактором) системы (14) асимптотически равные ее динамические состояния (итерации), то есть $x_n = y_n$ при $n \rightarrow \infty$. Соответственно, если динамические состояния асимптотически не равны одновременно, то есть $x_n \neq y_n$ при $n \rightarrow \infty$, будем говорить о несинфазных реализациях (14) (несинфазных аттракторах). Как известно, для систем вида (12) с унимодальной функцией воспроизводства $f(x)$ полностью синфазные ее реализации могут быть описаны одиночным отображением $x_{n+1} = f(x_n)$, а все динамические режимы реализуются на биссектрисе первого координатного угла вокруг нетривиальной неподвижной точки, что, очевидно, выполняется и для системы (14). Все несинфазные же режимы (14) располагаются симметрично вокруг отрезка $y = 2h - x$, $x \in [0; 2h]$.

Учитывая, что для модели Рикера $f'(h) = 1 - h$, несложно получить характеристический многочлен системы (14) в окрестности нетривиального стационара:

$$\lambda^2 - 2\lambda(1 - h)(1 - m) - (1 - h)^2(1 - 2m)$$

с корнями $1 - h$ и $(1 - h)(1 - 2m)$. Откуда понятно, что нетривиальная неподвижная точка системы (14) устойчива там же, где и аналогичная точка отображения (13): при $0 < h < 2$, а дальнейшая эволюция синфазных режимов проходит по классическому сценарию перехода к хаосу через удвоение периода.

Численные расчеты показывают, что несинфазные режимы ($x_n \neq y_n$ при $n \rightarrow \infty$) реализуются вне области, определяемой неравенством $|(1 - h)(1 - 2m)| < 1$. Причем на линиях $h = \frac{2(1-m)}{1-2m}$ (при $0 \leq m < 0,5$) и $h = \frac{2m}{2m-1}$ (при $0,5 > m \geq 1$) мультипликатор системы (14) равен -1 .

При переходе параметров через эти линии в системе, помимо синфазных, могут формироваться различные несинфазные и противофазные аттракторы, стремление к которым определяется начальной точкой итерирования. Это свойство называют мультистабильностью. Оно заключается в существовании в системе при одном наборе параметров различных динамических режимов — различных аттракторов с разной степенью синхронизации (в частности, циклов разной длины), реализуемых в зависимости от начального состояния системы.

3.3. Особенности формирования синфазных и противофазных 2-циклов

Наиболее интересными для нас являются механизмы формирования синфазных и противофазных циклических режимов. Рассмотрим их на примере циклов длиной 2.

Для определения элементов 2-цикла дважды применим отображения (12) для точки x_n и y_n

$$\begin{cases} x_{n+2} = F(F(x_n, y_n), G(x_n, y_n)) = F_2(x_n, y_n), \\ y_{n+2} = G(F(x_n, y_n), G(x_n, y_n)) = G_2(x_n, y_n), \end{cases} \quad (15)$$

где $F(x, y) = f(x) + m \cdot (f(y) - f(x))$, $G(x, y) = f(y) + m \cdot (f(x) - f(y))$, тогда элементы 2-цикла $x = x_{n+2} = x_n$ и $y = y_{n+2} = y_n$ можно вычислить из системы

$$\begin{cases} y = \frac{2m-1}{m} \cdot f[f(x) + m \cdot (f(y) - f(x))] - \frac{m-1}{m} \cdot x, \\ x = \frac{2m-1}{m} \cdot f[f(y) + m \cdot (f(x) - f(y))] - \frac{m-1}{m} \cdot y. \end{cases} \quad (16)$$

Решая численно каждое из уравнений (16) относительно одной из переменных (например, перебирая x , находим соответствующие значения y , удовлетворяющие первому уравнению, и симметричные пары переменных, удовлетворяющие второму уравнению), получаем две кривые на фазовой плоскости, симметричные относительно биссектрисы первого координатного угла, пересечением которых являются искомые элементы 2-цикла (рис. 6).

С другой стороны, решение системы, соответствующее полностью противофазному циклу 2_1 , удовлетворяет соотношениям $x_n = y_{n+1}$, $y_n = x_{n+1}$ и $x_{n+2} = x_n = x$, $y_{n+2} = y_n = y$, откуда с учетом (12) и (15) элементы противофазного цикла можно быстро найти из системы

$$\begin{cases} x = \frac{1-2m}{1-m} f(y) + \frac{m}{1-m} y, \\ y = \frac{1-2m}{1-m} f(x) + \frac{m}{1-m} x. \end{cases} \quad (17)$$

Легко проверить, что системе (17) будут удовлетворять тривиальное равновесие $x = y = 0$ и нетривиальное равновесие $x = y = h$, а также искомая пара 2_1 системы (12), а при $f(x) = axe^{-x}$ — и системы (14). Несложно показать, что системы (16) и (17) имеют 2_1 в качестве своего решения тогда и только тогда, когда $h > \frac{2(1-m)}{1-2m}$ ($m < 0,5$), то есть вне области устойчивости.

Проследим, как происходит изменение решений (16) и (17) при $f(x) = axe^{-x}$. В случае $a < e^2$, то есть при устойчивом поведении системы, кривые, получаемые из (16) и (17), пересекаются в точках, соответствующих стационарным решениям $\bar{x} = \bar{y} = 0$ и $\bar{x} = \bar{y} = h$. С ростом репродуктивного потенциала a спектр решений (16) существенно расширяется. На рис. 6, $a-d$ изображены кривые, полученные из (16) после исключения нулевого решения.

В результате первой бифуркации (переход через $h = 2$) в спектре решений (16) имеется 3 ненулевых точки — ставшая неустойчивой неподвижная точка $\bar{x} = \bar{y} = \ln(a) = h$ и элементы устойчивого синфазного 2-цикла (рис. 6, a). При уменьшении коэффициента связи m , по мере того как параметры попадают в область $h > \frac{2(1-m)}{1-2m}$, среди корней системы (16) появляется

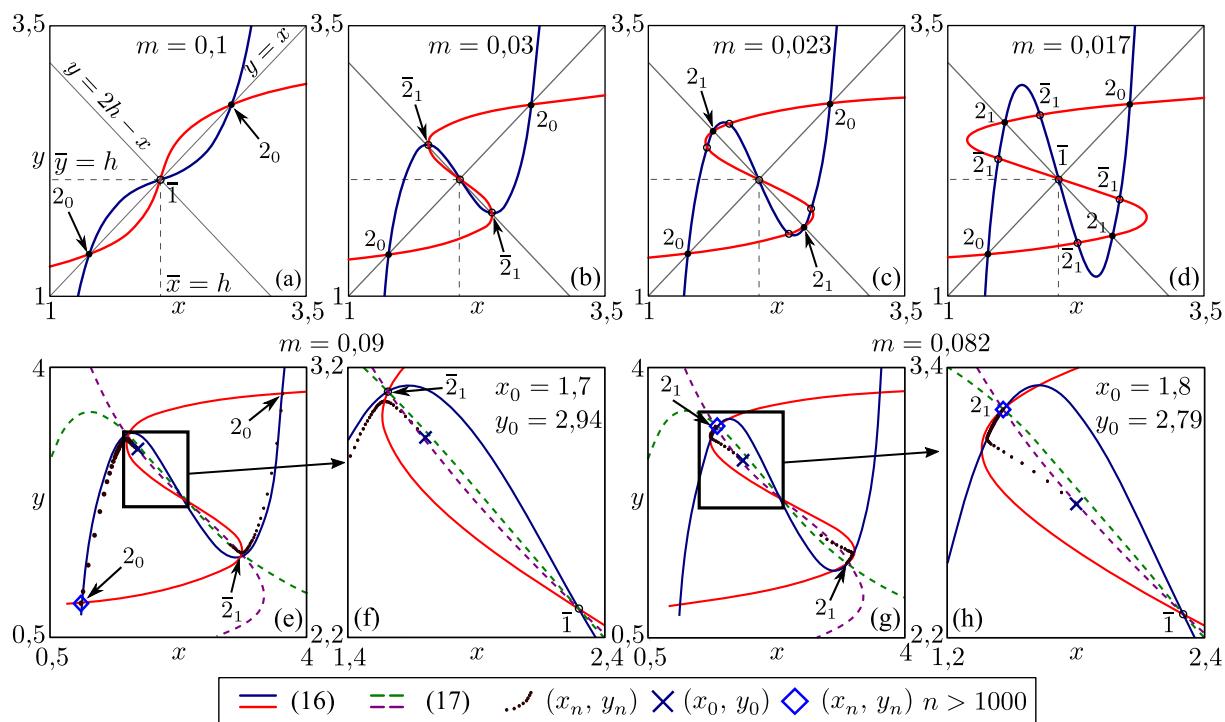


Рис. 6. (a)–(d) Эволюция ненулевых решений (16) при уменьшении коэффициента связи m ; $f(x) = axe^{-x}$, $a = 8$. Элементы 2-цикла соответствуют точкам пересечения кривых; \bar{I} – неустойчивая неподвижная точка $\bar{x} = \bar{y} = h$. (e–h) Формирование противофазного 2-цикла (2_1) при $a = 10$: (e, f) $\bar{2}_1$ – неустойчивый, (g, h) 2_1 – устойчивый

еще пара решений, соответствующая элементам неустойчивого противофазного цикла длиной 2 (рис. 6, b). При дальнейшем уменьшении параметра m этот 2_1 -цикл становится устойчивым. Бифуркация сопровождается появлением еще двух пар решений (рис. 6, b–d), соответствующих неустойчивым несинфазным 2-циклам с частичной противофазной синхронизацией (без захвата амплитуды). Появление этих циклов приводит к возможности противофазной синхронизации 2_1 , как показано на рис. 6, e–h, где, помимо кривых, полученных из (16) и (17), показаны траектория системы (14) (рис. 6, e, g) и увеличенный фрагмент фазовой плоскости (рис. 6, f–h), включающий элемент цикла 2_1 и неподвижную точку. На рис. 6, e–h иллюстрируется процесс синхронизации и противофазной синхронизации динамики системы (14), соответственно случаям, когда цикл 2_1 существует, но неустойчив (рис. 6, e–f) и когда он становится устойчивым (рис. 6, c, d).

Рассмотрим теперь некоторые особенности формирования циклов 2_0 и 2_1 . На рис. 7 показано взаимное расположение бассейнов притяжений, кривых (16) и траектории системы (14). Бассейну, обозначенному серым цветом, соответствует область притяжения синфазных синхронных режимов, белым – противофазных. После второй бифуркации в параметрической подобласти $h > \frac{2(1-m)}{1-2m}$ (при $m < 0,5$) устанавливается один из режимов синхронизации: полностью синфазный или противофазный 2-цикл. Прежде чем достигнуть одного из этих возможных устойчивых циклических состояний, траектория системы может проходить в окрестности неустойчивой точки (состояния с частичной синхронизацией), причем часть траектории до этой точки, как и сама эта точка, лежит на границе двух бассейнов синхронизации. На рис. 7 показано два варианта достижения синхронного и противофазного режима синхронизации при движении траектории вблизи неустойчивой пары точек. При таком расположении траектории (вернее, вследствие близости начального состояния к границе бассейна) процесс синхронизации оказывается длительным, а в окрестности самой этой неустойчивой точки происходит выравнивание фаз ко-

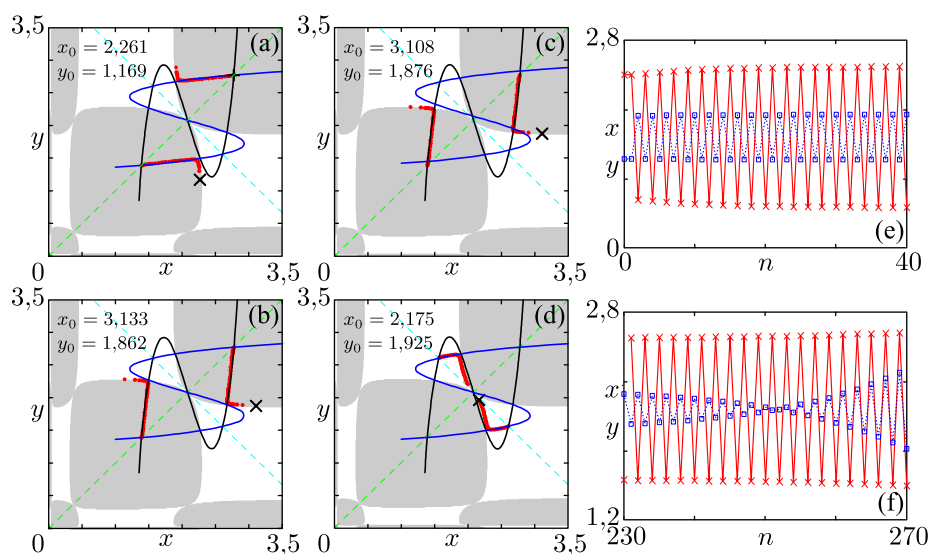


Рис. 7. (a–d) Фазовая плоскость, фазовые кривые и бассейны притяжений системы (14) при $a = 8$, $m = 0,017294$. Достижение синфазного (a, c) и противофазного (b, d) режима. (e, f) Динамика (14) при $x_0 = 2,6$, $y_0 = 1,9$, (e) до неустойчивой точки и (f) вблизи неустойчивой точки

лебаний двух переменных, причем один из осцилляторов «останавливается» на две итерации, что отражается на временных реализациях, показанных на рис. 7, e, f.

4. Некоторые характеристики циклов популяций с двумя стадиями развития

Рассмотрим популяцию с возрастной структурой, которая к началу очередного сезона размножения может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Обозначим через X_n численность младшего возрастного класса в n -й сезон размножения, а через Y_n — численность репродуктивной части популяции. Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей следующего поколения. Будем предполагать, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) — до состояния младшего возраста. Допустим, что выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от их хронологического возраста. Это правомерно для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, двух-, трехлетних растений и др. Можно записать следующую систему уравнений, описывающую относительные численности рассматриваемых возрастных групп в смежных поколениях:

$$\begin{cases} X_{n+1} = A(X_n, Y_n)Y_n, \\ Y_{n+1} = B(X_n, Y_n)X_n + C(X_n, Y_n)Y_n, \end{cases} \quad (18)$$

где A — рождаемость, B и C — выживаемость младшего и старшего возрастных классов соответственно.

Регуляции роста численности популяции путем плотностно-зависимого лимитирования рождаемости наблюдается у многих животных, особенно у мелких млекопитающих, когда рождаемость заметно снижается по мере увеличения численности популяции. Основным проявлением

плотностно-зависимой регуляции рождаемости является стресс-синдром, приводящий к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей (вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов). В частности, это характерно для видов, подверженных сильным колебаниям численности, например, леммингов, полевок и др. [Дажо, Назаров, 1975]. При моделировании динамики популяций таких видов выживаемости можно считать константами $B(X, Y) = b$, $C(X, Y) = c$, а рождаемость, по аналогии с моделью Рикера, можно записать в виде $A(X, Y) = r \cdot \exp(-\alpha X - \beta Y)$, где r — репродуктивный потенциал, α и β — коэффициенты, характеризующие интенсивность воздействия численностей (плотностей) неполовозрелого и половозрелого возрастных классов на уменьшение рождаемости. С учетом этого и после перехода к безразмерным переменным — относительным значениям численностей $x = \beta X$ и $y = \beta Y$ — модель (18) может быть преобразована к виду

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\rho x_n - y_n), \\ y_{n+1} = bx_n + cy_n, \end{cases} \quad (19)$$

где параметр $\rho = \frac{\alpha}{\beta}$ характеризует относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование воспроизводства.

В работах [Фрисман и др., 2010; Frisman, Neverova, Revutskaya, 2011; Neverova, Kulakov, Frisman, 2019] проведено детальное исследование динамики численности двухвозрастной популяции, описываемой моделью (19), где показано, что падение рождаемости с ростом численности особей оказывается эффективным механизмом регуляции роста численности. Однако при больших потенциальных репродуктивных возможностях и большой выживаемости особей падение рождаемости с ростом численности особей может привести к потере устойчивости и возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию.

В частности, показано, что при относительно больших значениях параметра ($\frac{\rho}{b} \geq 1$), то есть в случае, когда вклад в лимитирование рождаемости осуществляется преимущественно младшим возрастным классом, потеря устойчивости, как и в исходной одномерной модели Рикера, сопровождается появлением двухгодичных колебаний и их последующими бифуркациями только по сценарию удвоения периода. Причем чем больше ρ , тем при более низком значении репродуктивного потенциала наблюдаются колебания.

Как видно из рис. 8, от нетривиальной неподвижной точки E_1 отщепляется пара периодических точек $2P_{1,2}$, соответствующих колебаниям численности с периодом 2 (2-цикл). Непосредственно после удвоения периода точки $2P_{1,2}$ приобретают устойчивость, а точка E_1 , наоборот, теряет устойчивость. Главная особенность формируемого периодического режима заключается в том, что непосредственно после бифуркации удвоения периода периодические точки, как и нетривиальная неподвижная точка E_1 , лежат ниже биссектрисы первого координатного угла. Это указывает на то, что в асимптотическом случае численность младшего возрастного класса всегда превосходит численность старшего. Однако последующий рост репродуктивного потенциала приводит к тому, что в отдельные моменты времени n половозрелых особей оказывается в несколько раз больше, чем неполовозрелых (с ростом r точка $2P_1$ движется вправо по фазовой плоскости, а точка $2P_2$ — влево, прижимаясь к оси ординат). В результате динамика численности неполовозрелых и половозрелых особей оказывается противофазной: в четные номера сезона n численность половозрелых особей превосходит численность неполовозрелых, в нечетный сезон неполовозрелых оказывается больше, чем половозрелых. По всей видимости, синхронных режимов динамик в системе (19) нет.

При $c = 0$ двухвозрастная популяция превращается в две группы особей, численности которых поддерживаются только за счет потоков особей из одной группы в другую, поскольку отсутствует выживаемость половозрелых особей. В этом случае условие удвоения периода в системе (19) и появления устойчивой периодической точки совпадает с условием транскритической

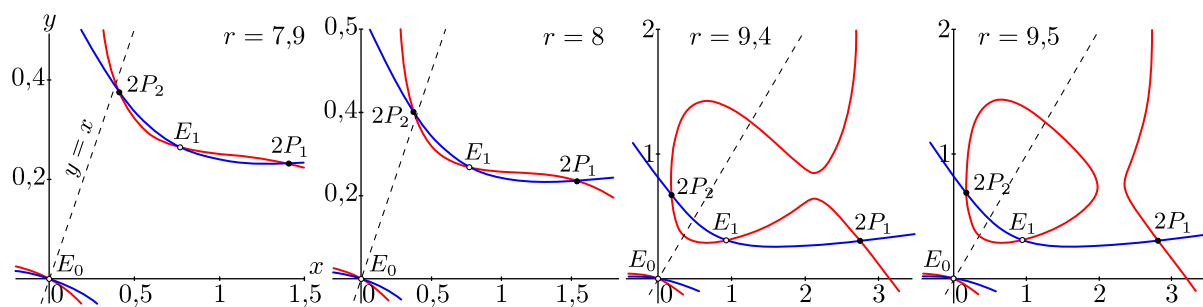


Рис. 8. Нульклина системы (19), показывающие рождение и расположение периодических точек $2P$ (2-цикл) на фазовой плоскости при $b = 0,2, c = 0,4, \rho = 0,9$ (значение r показано на рисунке)

бифуркации, при которой нетривиальная неподвижная точка E_1 сливается тривиальной E_0 . В результате при $c = 0$ в асимптотическом случае 2-цикл целиком лежит на координатных осях: для четных n численность неполовозрелых — $x_n = 0$, а половозрелых — $y_n > 0$ (при $n \rightarrow \infty$), для нечетных, наоборот, $x_n > 0$ и $y_n = 0$. Динамика, очевидно, оказывается противофазной.

При малых значениях параметра ρ , то есть в случае, когда лимитирование рождаемости осуществляется в основном численностью взрослых половозрелых особей, потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых. Соответственно, уменьшение рождаемости с ростом численности взрослых особей способно привести к возникновению достаточно сложно организованных колебаний численности. Именно этот механизм является, по-видимому, определяющим в поведении численности мелких млекопитающих, таких как лемминги и некоторые полевки [Чернявский, Лазуткин, 2004].

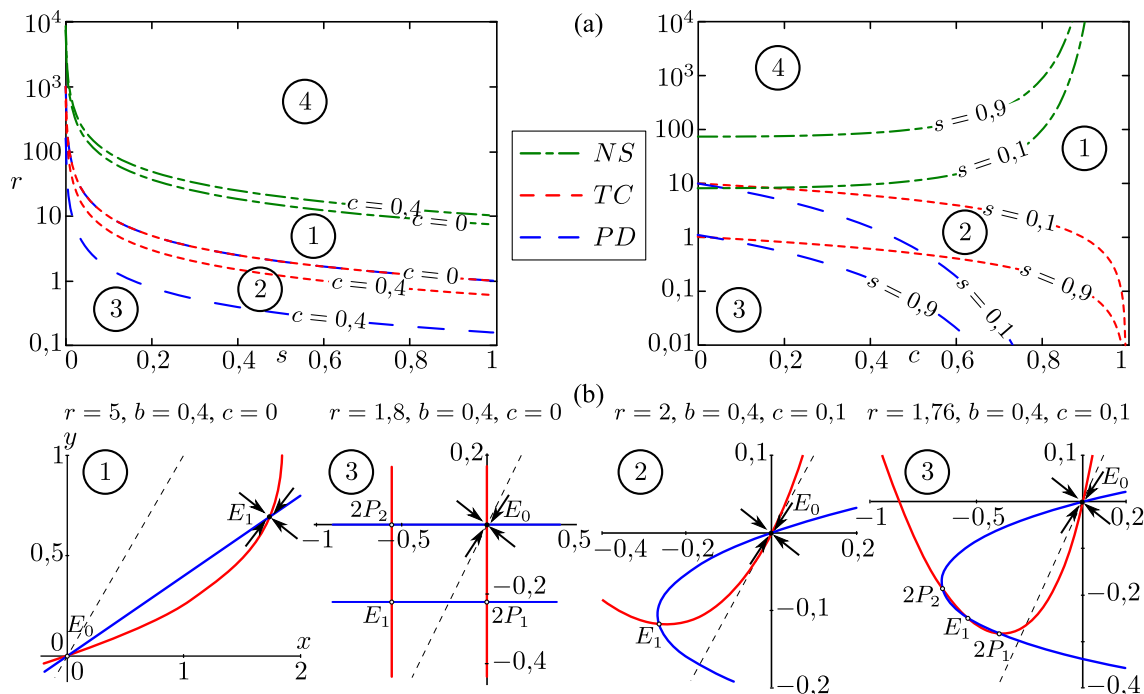


Рис. 9. (а) Параметрические портреты системы (19) при $\rho = 0$ и вариации параметров c и s . Линии NS, PD, TC — бифуркация Неймарка–Сакера, удвоение периода и транскритической бифуркация соответственно. (б) Расположение нульклин на фазовой плоскости в случае простой динамики, когда устойчива тривиальная (области 2–3) или нетривиальная (область 1) точки, а остальные — седловые

Интересное динамическое поведение системы (19) наблюдается при $\rho = 0$, то есть в случае отсутствия лимитирования рождаемости со стороны младшего возрастного класса. В этом случае с ростом репродуктивного потенциала r потеря устойчивости нетривиального равновесия идет по сценарию Неймарка–Сакера (линия NS на рис. 9, a); при снижении r — в результате транскритической бифуркации (линия TC на рис. 9, a) — нетривиальная неподвижная точка E_1 обменивается устойчивостью с тривиальной точкой E_0 (рис. 9, a). В свою очередь, при низких значениях r наблюдается субкритическая бифуркация — удвоение периода. Однако элементы 2-цикла имеют отрицательные координаты (рис. 9, b). На рис. 9, a показано, как двигаются соответствующие бифуркационные линии при вариации параметров c и s . При $c = 0$ линии PD и TC совпадают. С ростом параметров c и s эти линии опускаются вниз и отдаляются друг от друга. Линия NS , напротив, поднимается вверх. В результате с ростом значений c и s увеличивается область устойчивости.

Главная особенность режимов динамики системы (19) в области 4 на рис. 9 при $\rho = 0$ и малых c — это появление сильного резонанса 1:4 (язык Арнольда), который в простейшем случае соответствует периодической точке периода 4 (на рис. 10 обозначена как $4P_i$, $i = 1, 2, 3, 4$). Несложно показать, что строго при $\rho = 0$ и $c = 0$ система (19) представима в виде уравнения Рикера:

$$x_{n+2} = rbx_n e^{-bx_n}, \quad (20)$$

которое описывает динамику каждого второго элемента последовательности x_n . Вторая переменная y линейно зависит от x : $y_{n+1} = bx_n$. В результате появление сильного резонанса 1:4 в полной системе (19) соответствует удвоению периода неподвижной точки уравнения (20), которое происходит при $rb = e^2$. Тогда последующий каскад удвоения периода в отображении (20) приводит к появлению резонансов 1:8, 1:16 и т. д. в системе (19). В плоскости (x, y) эти резонансные циклы лежат на нульклинах, которые параллельны координатным осям (рис. 10, a и рис. 11, a). Вообще говоря, показанные на рис. 8–10 нульклины построены для каждого из уравнений (14), которые проитерированны четыре или восемь раз.

Интересно показать, как циклы уравнения (20) изменяются в системе (19) при небольшом изменении параметров c и ρ .

Процесс разрушения резонансного 4-цикла по мере роста параметра c в деталях показан на рис. 10. На рис. 10, b , c видно, что нульклины извиваются, но по-прежнему имеют пересечения в точках $4P_i$ ($i = 1, 2, 3, 4$) и соседних с ними седлах. Однако при некотором критическом значении c или b эти точки исчезают, и формируется предельная инвариантная кривая. В результате разрушение резонанса 1:4 соответствует седло-узловой (касательной) бифуркации в четырехжды итерированном отображении (19).

На рис. 11 показан 8-цикл, который для полной системы (19) является результатом удвоения периода резонансного 4-цикла (но не резонансом 1:8). Как видно из рис. 11, в отличие от 4-цикла он имеет как минимум две разновидности, реализуемые при разных начальных условиях. Эти два 8-цикла в первую очередь отличаются порядком обхода элементов цикла (периодических точек $8P_i$), а не только фазовым сдвигом переменных x и y относительно друг друга (фазовая мультистабильность). Однако при $\rho = 0$ и $c = 0$ множество значений фазовых переменных в асимптотическом случае ограничено: возможные значения x и y лежат в узлах прямоугольной решетки, сформированной нульклинами системы (19), которую проитерировали восемь раз. Поэтому в асимптотическом случае 8-циклы, показанные на рис. 11, имеют ровно четыре, а не восемь, возможных значения переменных x и y , которые чередуются в разном порядке в зависимости от начальных условий.

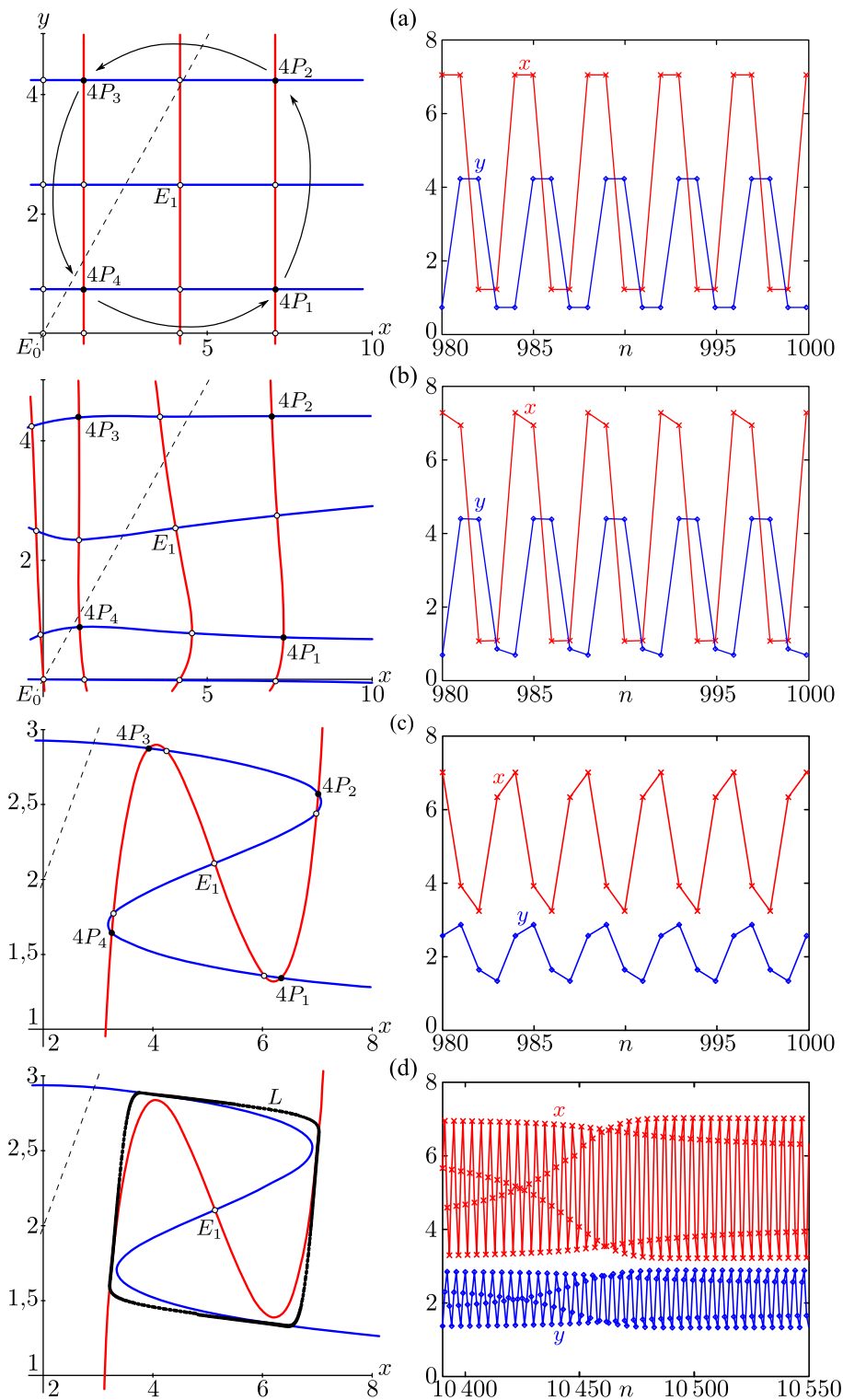


Рис. 10. Слева — нульклины системы (19) при $\rho = 0, r = 20$, (a, b) $b = 0,6$; (c, d) $b = 0,4$; (a) $c = 0$; (b) $c = 0,005$; (c) $c = 0,027$; (d) $c = 0,029$. Справа — примеры динамики численности

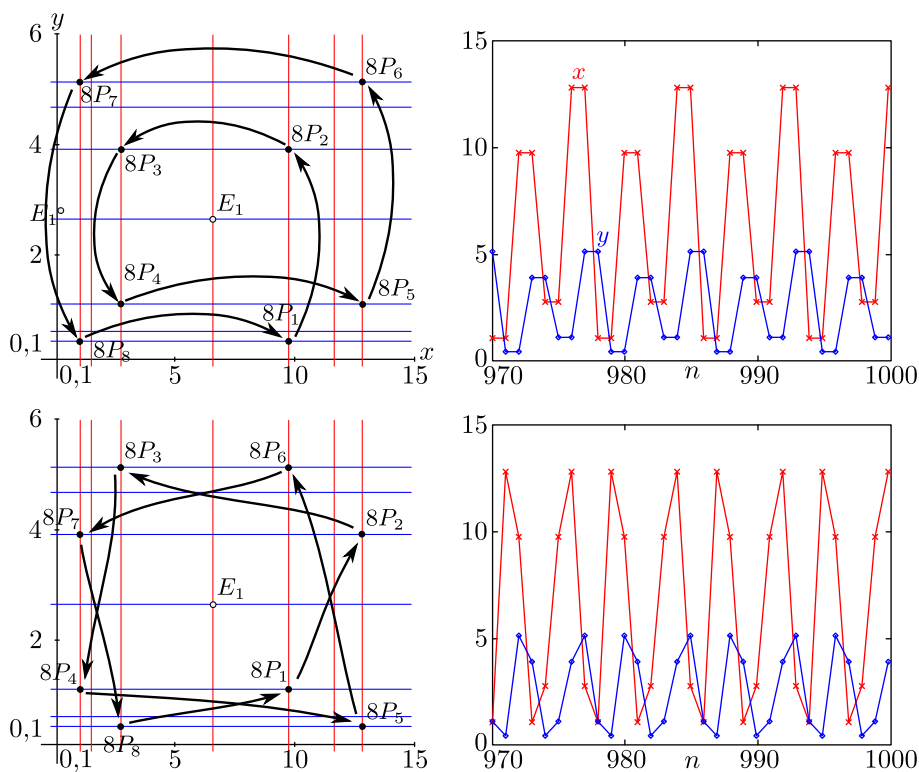


Рис. 11. Два (из четырех) вида 8-циклов уравнения (20) или системы (19) при $\rho = 0$, $r = 35$, $b = 0,4$ и $c = 0$

5. Пониженная приспособленность гетерозигот в популяции с двумя стадиями развития

В случае когда репродуктивный потенциал r определяется генетически одним адаптивным аутосомным диаллельным локусом, уравнения динамики численностей возрастных групп популяции преобразуются очевидным образом и к ним добавляются уравнения динамики частот генов, характеризующие изменение генетической структуры в ходе эволюции двухвозрастной популяции [Фрисман, Жданова, 2009]. При плотностно-зависимом лимитировании рождаемости уравнения имеют вид [Неверова, Жданова, Фрисман, 2020]

$$\begin{cases} x_{n+1} = r_n y_n \exp(-\rho x_n - y_n), \\ y_{n+1} = x_n + c y_n, \\ q_{n+1} = \frac{p_n (r_{AA} p_n + r_{Aa} (1 - p_n))}{w_n}, \\ p_{n+1} = \frac{q_n x_n + c p_n y_n}{y_{n+1}}, \end{cases} \quad (21)$$

в случае лимитирования выживаемости младшего возрастного класса —

$$\begin{cases} x_{n+1} = r_n y_n, \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + c y_n, \\ q_{n+1} = \frac{p_n (r_{AA} p_n + r_{Aa} (1 - p_n))}{r_n}, \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - x_n) q_n + c y_n p_n}{y_{n+1}}, \end{cases} \quad (22)$$

где p_n и q_n — это частота аллеля A в старшем и младшем возрастном классах соответственно; параметры r_{AA} , r_{Aa} и r_{aa} характеризуют репродуктивные потенциалы генотипов AA , Aa и aa старшего возрастного класса; $r_n = r_{AA}p_n^2 + 2r_{Aa}p_n(1-p_n) + r_{aa}(1-p_n)^2$ — средний репродуктивный потенциал.

В моделях (21) и (22) на основе анализа условий существования и устойчивости неподвижных точек также можно выделить три типа естественного отбора в зависимости от соотношения репродуктивных потенциалов генотипов. Остановимся подробнее на новых существенных эффектах, связанных с наличием возрастной структуры.

При пониженной приспособленности гетерозиготы ($r_{Aa} < \min\{r_{AA}, r_{aa}\}$) оба мономорфных состояния могут быть устойчивы, и система окажется в одном из них в зависимости от начальных условий. Причем если в популяции без возрастной структуры зависимость от начальных условий выглядит предельно просто: при $q_0 < q^*$ она достигнет равновесия $q = 0$, при $q_0 > q^*$ — равновесия $q = 1$, то модели структурированных популяций уже имеют весьма сложно очерченную область притяжения соответствующих мономорфных равновесий. Следовательно, результат отбора в лимитированной популяции зависит не только от начальной частоты рассматриваемого аллеля в популяции, но и от численности и ее возрастного состава.

Здесь также возникает эффект ловушки бистабильности, который заключается в том, что более перспективная форма не может естественным образом вытеснить явно более слабого по репродуктивным показателям генетического конкурента.

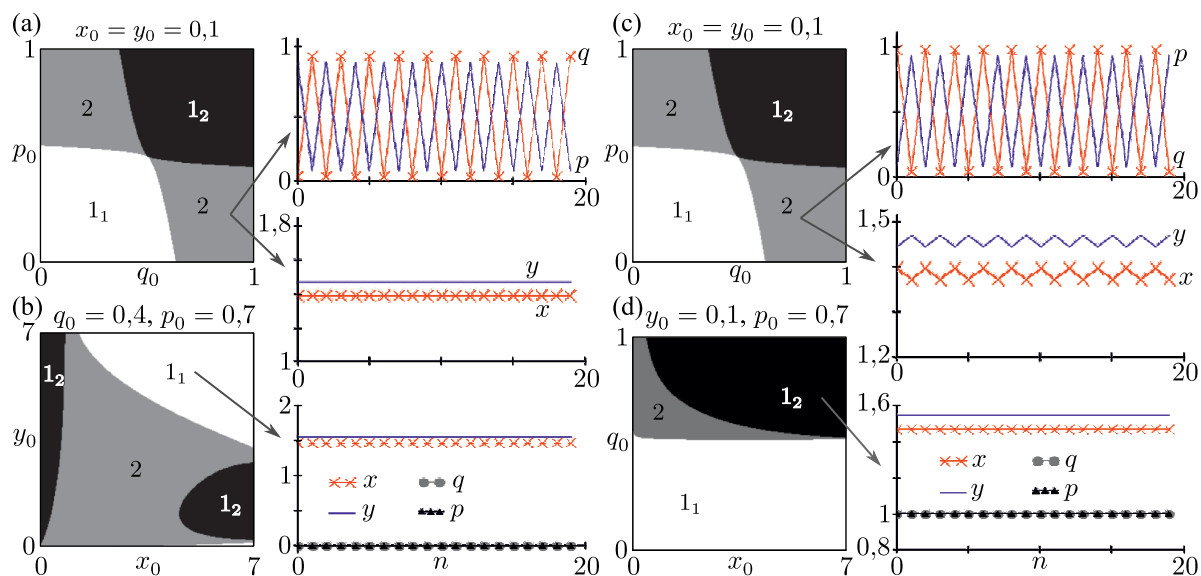


Рис. 12. Бассейны притяжений устойчивых динамических режимов модели (21) при пониженной приспособленности гетерозигот и $r_{AA} = 6$, $r_{Aa} = 2$, $v = 0,05$, $\rho = 0,2$; (a, b, d) $r_{aa} = 6$, (c) $r_{aa} = 5,9$. Справа — примеры режимов динамики. При одних начальных условиях (бассейн показан белым) в популяции устанавливается мономорфизм $\bar{q} = 0$, $\bar{p} = 0$, при других (бассейн показан черным) — мономорфизм $\bar{q} = 1$, $\bar{p} = 1$, а при третьих (бассейн показан серым) — устанавливаются устойчивые колебания частот генов с периодом 2

Вместе с тем при пониженной приспособленности гетерозигот в моделях с возрастной структурой, наряду с выявленной и хорошо понятной бистабильностью, связанной с устойчивостью двух мономорфных состояний, несколько неожиданно обнаруживается еще один — третий — устойчивый динамический режим. Этот режим оказывается возможен при низких значениях коэффициента выживания взрослых половозрелых особей и заключается в циклических колебаниях генетической структуры, при которых в четные годы в популяции преобладает один

из аллелей, а в нечетные годы — другой (рис. 12). Наличие такого режима означает возможность устойчивой первичной генетической дивергенции (дифференциации) особей разных поколений. Выявленный периодический режим реализуется при определенных начальных условиях, то есть имеет свой бассейн притяжения, и тем более выражен, чем больше изоляция между поколениями, то есть чем меньше половозрелых особей выживает. В качестве крайнего примера проявления этого режима динамики (при полной изоляции между поколениями) можно отметить выраженную аллозимную дифференциацию популяций тихоокеанской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*), вида, нерестующего на втором году жизни. Благодаря этой особенности в одной реке размножаются особи четных и нечетных генераций, между которыми существует жесткая репродуктивная изоляция. В результате две субпопуляции четных и нечетных лет порождают двухлетний цикл. На основе данных об аллозимной изменчивости было показано наличие заметных генетических различий между поколениями четных и нечетных лет, которые и демонстрируют выявленный эффект генетической дифференциации [Пустовойт, 2011; Пустовойт, 2017; Подлесных, Кухлевский, Брыков, 2019]. Таким образом, мы видим, что наряду с известными и ожидаемыми режимами эволюционной динамики в рамках даже простейших моделей отбора проявляются новые и интересные эффекты, требующие дальнейшего исследования и осмысления.

Результаты и обсуждение

Подведем итоги и перечислим сценарии перехода от бистабильности к квадростабильности в популяционных моделях, а также проведем некоторое сопоставление полученных результатов с реальными биологическими системами.

В модели эволюции системы из двух одинаковых по численности панмиктических менделевских однолокусных диаллельных популяций, связанных миграционными потоками и находящихся под действием естественного отбора, направленного против гетерозигот (дизруптивный отбор), то есть в модели, описываемой системой (4), переход от бистабильности к квадростабильности происходит следующим образом. При достаточно больших значениях коэффициента миграции ($m < -\frac{\delta}{4}$) система бистабильна: есть два устойчивых мономорфных состояния с нулевой концентрацией либо аллеля A , либо аллеля a во всей системе и центральной седловой точкой с равными концентрациями обоих аллелей. При уменьшении коэффициента миграции сначала от центральной неустойчивой точки отщепляется пара **неустойчивых** седловых точек, соответствующих генетической дивергенции. Затем эти состояния приобретают устойчивость (превращаются в устойчивые узлы), после того как от каждой седловой точки отщепляется по паре новых седел. В результате при $m < -\frac{\delta}{6}$ динамика системы (4) оказывается **квадростабильной**, то есть в зависимости от начальных условий с течением времени система стремится к четырем принципиально разным состояниям: мономорфному состоянию с нулевой концентрацией аллеля A или a либо к полиморфному с неравными концентрациями — с преобладанием того или иного аллеля.

В случае когда система состоит из разновеликих (по численности) популяций (система (6)), сценарий перехода от бистабильности к квадростабильности несколько отличается. Здесь при уменьшении коэффициента миграций пары дополнительных точек не отщепляются от неустойчивых седловых точек, а рождаются в результате седло-узловой бифуркации, при этом одна точка каждой пары оказывается седлом, а другая — устойчивым узлом. Система (6) также оказывается квадростабильной.

Рассмотрим теперь кратко, насколько полученные здесь модельные результаты соответствуют наблюдениям проявлений генетической дивергенции в реальных популяционных системах. Вообще, сообщения об устойчивой первичной генетической дивергенции природных популяций, обитающих на однородном ареале, весьма малочисленны. Ричард Левонтин [Левонтин, 1974] объясняет это тем, что исследователи обычно не сообщают в печати о своих попытках

найти корреляцию между географической изменчивостью и степенью действия какого-либо природного фактора, если они получили при этом отрицательный результат. Тем не менее примеры таких исследований можно найти. Интересные случаи устойчивой пространственной гетерогенности фенетических структур природных популяций описаны в работе Ю. Н. Новоженова с соавторами [Новоженов, Береговой, Хохоткин, 1973]. В этой работе обнаружены, в частности, сильные различия по концентрации морф в трех (двух смежных и одной пространственно удаленной) популяциях майского хруща (*Melolontha hippocastani*), диморфных по окраске особей. Причем в одной из сменных популяций существенно преобладала одна из морф, а в другой столь же существенно преобладала альтернативная морфа. Эти различия в концентрациях морф устойчиво сохранялись в течение 5-летнего периода исследований. Авторам не удалось обнаружить различий в почвах, типах леса, растительном покрове на территориях, занятых рассматриваемыми популяциями хрущей. Бесперспективной оказалась и попытка связать окраску жуков с возрастом вырубков. Таким образом, есть веские основания полагать, что мы имеем дело с дивергенцией на однородном ареале. Однако более строго показать возможность генетической дивергенции на однородном ареале и максимально исключить при этом влияние гетерогенности условий существования можно только в лабораторных условиях.

В конце 70-х годов Ю. П. Алтухов с сотрудниками [Алтухов, Бернашевская, 1978; Алтухов и др., 1979; Алтухов, Бернашевская, 1981] провели экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе дрозофил (*Drosophila melanogaster*). Изучалась динамика аллельных концентраций в системе из 30 ящичных популяций, последовательно связанных миграционными переходами в кольцевую структуру. Средняя численность особей в ящичной популяции составляла 135 особей. Средний коэффициент миграции m , определенный в специальном эксперименте, составляет приблизительно 0,03. В качестве одного из генетических маркеров был выбран аутосомный локус, кодирующий синтез электрофоретически различимых вариантов α -глицерофосфатдегидрогеназы (α -ГДГ: 2 аллеля, II хромосома), наследующихся кодминантно.

В один из отсеков популяционного ящика были помещены 150 пар гетерозиготных самцов и самок *D. melanogaster*, им была предоставлена возможность свободно размножаться и расселяться по ареалу. После заселения всех отсеков и стабилизации численности мух была основана панмиктическая популяция той же (суммарной) величины, практически полностью воспроизводившая генофонд кольцевой системы. Через каждые несколько последовательных неперекрывающихся поколений из каждой субпопуляции исследовалось в среднем по 40 мух (примерно 30 % от средней численности субпопуляции) и определялись концентрации аллелей α -ГДГ. Распределение частот аллелей α -ГДГ по субпопуляциям кольцевой системы достаточно быстро приобрело вид нескольких выраженных пиков, когда в ряде смежных популяций оказался почти фиксирован один из аллелей, а в ряде других субпопуляций оказался почти фиксирован альтернативный аллель. Эта структура достаточно стабильно сохранялась во времени. При этом средняя концентрация одного из аллелей α -ГДГ в кольцевой системе немного подросла за 60 поколений, в то время как в панмиктической популяции этот аллель фактически полностью вытеснил альтернативный аллель из популяции. Оценка коэффициентов отбора по динамике аллелей в панмиктической популяции приводит к выводу о наличии дизруптивного отбора при пониженной приспособленности гетерозигот [Жданова, Фрисман, 2022]. Сопоставление данных эксперимента с результатами моделирования позволяет уверенно заключить, что в построенной Ю. П. Алтуховым с сотрудниками искусственной популяционной системе наверняка имел место дизруптивный отбор, который способствовал первичной генетической дивергенции субпопуляций.

В молекулярно-генетических исследованиях, посвященных генетической дивергенции в контексте видообразования природных популяций, чаще всего сравниваются две (или более) изолированные популяции, которые разделились некоторое время назад. Существует множество примеров родственных популяций с существенными филогенетическими различиями.

Например, популяции гольца рода *Salvelinus* в озерных и озерно-речных системах полуострова Камчатки [Салменкова и др., 2005]; серебристая саламандра (*Plethodon glutinosus*), обитающая в нескольких южных штатах США [Smith et al., 2018]; линейная дженинсия (*Jenynsia lineata*) — небольшая живородящая рыба, обитающая в Южной Америке [Vriësscoli et al., 2021]; синеспинный лесной певун (*Dendroica caerulescens*), обитающий в Северной Америке, с выраженным делением на северную и южную популяции [Davis et al., 2006]. Конечно, при всем разнообразии причин разделения этих популяций можно заметить, что для них характерен дизруптивный (разрывающий) отбор по ряду признаков, под действием которого появляются элементы репродуктивной изоляции между крайними формами. В результате расселения на большие расстояния дополнительно возникала пространственная изоляция с небольшими зонами гибридизации.

Результаты теоретических исследований математических моделей эволюции, показанные в данном обзоре, позволяют по-другому взглянуть на причины и механизмы видообразования. В частности, становится ясно, почему даже при минимальных различиях в начальных численностях или соотношении генотипов в разных частях ареала из-за малых возмущений со временем накапливаются генетические различия и популяции разделяются даже при небольшой миграции между удаленными участками. Описанный переход от бистабильности к квадроустойчивости, по всей видимости, здесь играет ключевую роль.

В системе двух миграционно связанных популяций, каждая из которых описывается уравнением Базыкина (модель (9)), наблюдается аналогичный с системой (6) сценарий перехода от бистабильности к квадроустойчивости. Небольшое различие связано только с изменением симметрии структуры бассейнов притяжений разных устойчивых состояний при вариации модельных параметров.

В моделях динамики численности, основанных на рекуррентных уравнениях, имеет место переход немного другого рода. Происходит переход от фазовой бистабильности 2-цикла к фазовой квадроустойчивости, который связан с появлением асинхронных 2-циклов, а не с бифуркациями состояний равновесия (неподвижных точек). Интересно, что для системы двух популяций, симметрично связанных миграцией (система (14)), сценарий этого перехода фактически аналогичен сценарию возникновения квадроустойчивости частот аллелей в системе двух популяций при пониженной приспособленности гетерозигот (модели (4) и (6)). Действительно, при достаточно высоком коэффициенте миграций в результате первой бифуркации (переход репродуктивного потенциала через e^2) ненулевая неподвижная точка системы (14) теряет устойчивость, и появляются элементы устойчивых синфазных 2-циклов. При уменьшении коэффициента связи от неустойчивой точки отщепляется еще пара решений, соответствующая элементам неустойчивого противофазного цикла длиной 2 — 2_1 -цикла. При дальнейшем уменьшении параметра миграции от каждого элемента этого противофазного 2_1 -цикла отщепляется еще пара решений, соответствующих элементам неустойчивых несинфазных 2-циклов с частичной противофазной синхронизацией (без захвата амплитуды), а сам 2_1 -цикл становится устойчивым. Таким образом, при достаточно слабой миграции, в зависимости от начальных численностей, траектория системы (14) стремится к одному из четырех возможных устойчивых состояний. Либо к одному из двух устойчивых синфазных 2-циклов (совпадающих по фазам и амплитудам для каждой популяции, но различающихся между собой по фазам), либо к одному из двух устойчивых противофазных 2_1 -циклов (совпадающим по амплитуде, но различающихся по фазам как между популяциями, так и между собой). Как и в случае модели (4), в этом случае дополнительные точки отщепляются от элементов противофазного 2_1 -цикла и окружают его. Возможно, в отсутствие равновеликости популяций (неравные численности) возможен более общий (как в модели (6)) сценарий перехода к квадроустойчивости. Вероятно, он возможен для популяций, которые имеют разные по величине экологические ниши, или разные собственные скорости роста, или

различающиеся по интенсивности потоки миграции. Без сомнения, это требует дополнительных исследований.

Вообще говоря, переход к циклической динамике (переходы между периодическими точками), а не к единственному состоянию равновесия популяции, является типичным поведением многих реальных популяций, и о причинах такого динамического поведения до сих пор нет единой точки зрения. Циклы небольших длин хорошо известны, например, для популяций мелких млекопитающих (полевка, лемминги, зайцы и др.). Как правило, речь идет о циклах, у которых нет полного совпадения значений в пиках численностей во временном ряду. Однако сохраняются интервалы между пиками, то есть сохраняется фаза колебаний. Абсолютные же значения подвержены случайным флуктуациям из-за разных внешних факторов. Вместе с тем для отмеченных видов описана определенная изменчивость длин таких циклов (времени между пиками численностей) от одной территории к другой. Например, в структуре динамики скандинавских популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) хорошо известен географический градиент, связанный с переходом от нециклической динамики в южных регионах к циклам с периодом 2, 3, 5 (и более длинным) на севере [Steen, Ims, Sonerud, 1996]. Такой переход между циклами с разной длиной сопровождается сменой согласованности (фазовая синхронизация) динамики грызунов, а также питающихся ими хищников (лисы, песцы и птицы) [Sundell et al., 2004; Henden, Ims, Yoccoz, 2009] на удаленных территориях. Здесь интересно, что с ростом длины цикла с юга на север колебания популяций полевки и хищников оказываются синхронными на достаточно больших расстояниях и менее синхронными на юге. Другими словами, имеют место фазовая синхронизация удаленных (прямо несвязанных) популяций и отсутствие синхронизации смежных популяций, которые способны обмениваться мигрантами.

С другой стороны, теоретические исследования миграционно связанных популяций (мета-популяция), в том числе приведенные в настоящей работе, указывают существенную роль синхронизации для сохранения и устойчивого развития популяций на обширных ареалах. В частности, на простейших моделях динамики метапопуляций показано, что полная синхронизация динамики популяций является тревожным симптомом [Earn, Rohani, Grenfell, 1998; Earn, Levin, Rohani, 2000]. Было показано, что катастрофическое снижение численности лишь на одном участке увеличивает риск полного вымирания на всем ареале именно в случае полностью синхронной динамики на всех участках [Earn, Rohani, Grenfell, 1998]. Кроме того, в работах, посвященных непосредственно модели (14), прямо показано, что переход от полной синхронизации к противофазной глобально стабилизирует динамику системы равновеликих и симметрично связанных популяций за счет расширения бассейнов притяжения противофазных режимов [Gyllenberg, Söderbacka, Ericson, 1993; Udawadia, Raju, 1997; Wysham, Hastings, 2008; Кулаков, Фрисман, 2010]. Однако происходит это в случае слабой миграционной связи, а для сильно связанных популяций возможна лишь полная синхронизация. Силу связи здесь можно интерпретировать как удаленность локальных участков: соседние участки сильно связаны между собой и интенсивно обмениваются мигрантами, а удаленные слабо связаны. С другой стороны, реальные популяции обычно неравновеликие и связаны несимметрично, и поэтому для них возможна лишь фазовая синхронизация на смежных участках. При моделировании таких популяций было показано, что фазовая синхронизация также способна поддерживать устойчивость всей системы популяций, но приводит к пространственной динамике типа «бегущая волна», особенно в случае сложной (хаотической) динамики локальных популяций [Blasius, Huppert, Stone, 1999]. Можно привести пример популяций полевки на севере Англии, для которых статистическими методами обнаружена пространственная волна концентрации особей и показано снижение синхронизации с расстоянием [Mackinnon et al., 2001]. Схожие режимы динамики численности были получены для модельных метапопуляций дрозофил (*D. melanogaster*) — колец из камер, где они проживают и между которыми они свободно мигрируют [Mueller, Joshi, Borash, 2000; Dey, Joshi, 2018].

По всей видимости, переход от фазовой бистабильности к квадроустойчивости в приведенных примерах играет важную роль для формирования указанных типов пространственно-временной динамики.

Интересно, что в других моделях с дискретным временем наблюдается общий несимметричный сценарий перехода к квадроустойчивости. Например, в уравнении Рикера с периодически меняющимся мальтузианским параметром [Sacker, 2007; Шлюфман, Фрисман, Неверова, 2017] происходит переход от фазовой бистабильности 2-цикла к квадроустойчивости, который также связан с появлением противофазных 2-циклов. Однако сценарий этого перехода больше напоминает сценарий возникновения квадроустойчивости в модели динамики численности двух миграционно связанных популяций (модель (9)), каждая из которых описывается уравнением Базыкина. Действительно, здесь при росте мальтузианского параметра элементы асинхронных циклов не отщепляются от неустойчивой равновесной точки, а рождаются в результате седлоузловой (касательной) бифуркации. По всей видимости, это связано с несимметричным расположением бифуркационных значений модели Рикера, согласно универсальности Фейгенбаума, и тем, что периодически меняющийся мальтузианский параметр при каждом своем изменении попадает в немного разные области параметров, отличающиеся размерами бассейнов притяжения разных фаз 2-цикла.

Фазовая бистабильность модели Рикера в области 2-цикла естественным образом переходит в фазовую квадроустойчивость в модели двухвозрастных популяций (19). Главная особенность режимов динамики системы (19) в области, соответствующей 2-циклу модели Рикера, — это появление при слабых связях между смежными поколениями (малые выживаемости) сильного резонанса 1:4 (языка Арнольда), который в простейшем случае соответствует существованию устойчивой периодической точки периода 4. Фактически при нулевой выживаемости старшей возрастной группы и отсутствии влияния младшего возраста на рождаемость (или старшего на выживаемость молодежи) мы имеем ситуацию, когда в одной локальности одновременно присутствуют две несвязанные субпопуляции. Действительно, текущая численность младшего возраста определяется только численностью старшего возраста предыдущего поколения и будет влиять только на численность старшего возраста в следующем сезоне размножения. Текущая численность старшего возраста, в свою очередь, определяется только численностью младшего возраста предыдущего сезона размножения и будет влиять только на численность младшего возраста в следующем поколении. Наличие фазовой бистабильности 2-циклов каждой из субпопуляций естественным образом приводит к фазовой квадроустойчивости всей системы, которая сохраняется при небольшой ненулевой выживаемости.

Если в рассматриваемые модели двухвозрастной популяции добавить моногенное диаллельное генетическое разнообразие по репродуктивному потенциалу, то появляется весьма впечатляющая картина суперпозиции рассматриваемых моделей. При слабых связях между смежными поколениями (малые выживаемости) и относительно небольшой приспособленности гомозигот (обеспечивающей наличие устойчивого равновесного состояния мономорфной популяции) и при пониженной приспособленности гетерозигот, наряду с устойчивостью двух мономорфных состояний, несколько неожиданно обнаруживается еще один — третий — устойчивый динамический режим. Этот режим и заключается в циклических колебаниях генетической структуры, при которых в четные годы (то есть в одной из субпопуляций) преобладает один из аллелей, а в нечетные годы (то есть во второй из субпопуляций) — другой. Наличие такого режима означает возможность устойчивой первичной генетической дивергенции (дифференциации) особей разных субпопуляций, или, другими словами, особей, относящихся к разным поколениям. Как уже отмечалось, примером такого режима является выраженная аллозимная дифференциация между поколениями четных и нечетных лет в разных популяциях тихоокеанской горбуши

(*O. gorbuscha*) [Пустовойт, 2011; Пустовойт, 2017; Sato, Urawa, 2017; Подлесных, Кухлевский, Брыков, 2019].

Приведенный обзор весьма различающихся популяционных исследований позволяет заключить, что наличие бистабильности в простых локальных моделях может привести к появлению квадростабильности, например, при усложнении моделей и рассмотрении процессов в пространстве. Другими словами, пространственно-временная неоднородность часто оказывается следствием локальной бистабильности. Это обнаруживается в разных моделях и весьма разных содержательных задачах, но происходит по удивительно схожим эволюционным сценариям, приводя, как правило, к весьма интересным, часто контринтуитивным выводам.

Список литературы (References)

- Алтухов Ю. П., Бернашевская А. Г. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели. Сообщ. 2. Стабильность аллельного состава и периодическая зависимость изменчивости частот аллелей с расстоянием // Генетика. — 1981. — Т. 17, № 6. — С. 1052–1059.
- Altukhov Yu. P., Bemashevskaya A. G. Eksperimental'noye modelirovaniye geneticheskikh protsessov v populyatsionnoy sisteme *Drosophila melanogaster*, sootvetstvuyushchey kol'tsevoy stupenchatoy modeli. Soobshch. 2. Stabil'nost' allel'nogo sostava i priodicheskaya [Experimental modelling of genetic processes in a population system of *Drosophila melanogaster* corresponding to a circular stepping-stone model: 2. Stability of allelic composition and periodic relationship of allele frequency with distance] // Soviet genetics. — 1981. — Vol. 17, No. 6. — P. 1052–1059 (in Russian).
- Алтухов Ю. П., Бернашевская А. Г. Экспериментальное моделирование динамики генных частот в системе полуизолированных популяций // Доклады Академии наук. — 1978. — Т. 238, № 3. — С. 712–714.
- Altukhov Yu. P., Bemashevskaya A. G. Eksperimental'noye modelirovaniye dinamiki gennykh chastot v sisteme poluizolirovannykh populyatsiy [Experimental modeling of gene frequency dynamics in a system of semi-isolated populations] // Doklady Biological Sciences. — 1978. — Vol. 238, No. 3. — P. 712–714 (in Russian).
- Алтухов Ю. П., Бернашевская А. Г., Милишников А. Н. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели // Генетика. — 1979. — Т. 15, № 4. — С. 646–655.
- Altukhov Yu. P., Bemashevskaya A. G., Milishnikov A. N. Eksperimental'noye modelirovaniye geneticheskikh protsessov v populyatsionnoy sisteme *Drosophila melanogaster*, sootvetstvuyushchey kol'tsevoy stupenchatoy modeli [Experimental modeling of genetic processes in the population system of *Drosophila melanogaster* corresponding to the ring step model] // Soviet genetics. — Vol. 15, No. 4. — P. 646–655 (in Russian).
- Базыкин А. Д. Модель динамики численности видов и проблема существования близких видов // Журнал общей биологии. — Т. 30, № 3. — С. 259–264.
- Bazykin A. D. Model' dinamiki chislennosti vidov i problema sushchestvovaniya blizkikh vidov [Population dynamics model of species and the problem of the existence of closely related species] // Biology Bulletin Reviews. — 1969. — Vol. 30, No. 3. — P. 259–264 (in Russian).
- Базыкин А. Д. Отбор и генетическая дивергенция в системах локальных популяций и популяциях с непрерывным ареалом (математическая модель) // Проблемы эволюции. — Т. 3. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1973. — С. 231–241.
- Bazykin A. D. Otbor i geneticheskaya divergentsiya v sistemakh lokal'nykh populyatsiy i populyatsiyakh s nepreryvnyim arealom (matematicheskaya model') [Selection and genetic divergence in systems of local populations and populations with a continuous range (mathematical model)] // Problemy evolyutsii. — Vol. 3. — Novosibirsk: Science, Siberian Branch, 1973. — P. 231–241 (in Russian).
- Базыкин А. Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций // Генетика. — 1972. — Т. 8, № 11. — С. 155–161.
- Bazykin A. D. Disadvantages of heterozygotes in a system of two adjacent populations // Soviet Genetics. — 1974. — Vol. 8, No. 11. — P. 1453–1457. (Original Russian paper: Bazykin A. D. Ponzhennaya prisposoblennost' geterozigot v sisteme smezhnykh populyatsiy // Genetika. — 1972. — Vol. 8, No. 11. — P. 155–161.)
- Безручко Б. П., Прохоров М. Д., Селезнев Е. П. Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжения аттракторов симметрично связанных систем с удвоением периода // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2002. — Т. 10, № 4. — С. 47–68.

- Bezruchko B. P., Prokhorov M. D., Seleznev E. P.* Vidy kolebaniy, mul'tistabil'nost' i basseyny prityazheniya attraktorov simmetrichno svyazannykh sistem s udvoeniyem perioda [Oscillation types, multistability, and basins of attractors in symmetrically coupled period-doubling systems] // *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Prikladnaya Nelineynaya Dinamika*. — 2002. — Vol. 10, No. 4. — P. 47–68 (in Russian).
- Дажо Р., Назаров В. И.* Основы экологии / пер. с франц. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.
Dajoz R. Précis d'écologie. — Paris: Dunod, 1972. (Russ. ed.: *Dazho R., Nazarov V.I.* Osnovy ekologii [Fundamentals of ecology]. — Moscow: Progress, 1975. — 415 p.)
- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я.* О роли естественного отбора в генетической дивергенции миграционно связанных популяций: сопоставление результатов эксперимента и математического моделирования // Доклады Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика» / под ред. В. Д. Лахно. — Т. 9. — Пушино: ИМПБ РАН, — 2022. — Статья № e13. — DOI: 10.17537/icmbb22.8
Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. On the role of natural selection in the genetic divergence of migration-coupled populations: Comparison of experimental and mathematical modelling results [O roli yestestvennogo otbora v geneticheskoy divergentsii migratsionno svyazannykh populyatsiy: sopostavljeniye rezul'tatov eksperimenta i matematicheskogo modelirovaniya] // Proceedings of the International Conference “Mathematical Biology and Bioinformatics” / ed. V.D.Lakhno. — Vol. 9. Pushchino: IMPB RAS, — 2022. — Paper No. e13 (in Russian).
- Кузнецов А. П., Кузнецов С. П.* Критическая динамика решеток связанных отображений у порога хаоса // Известия высших учебных заведений. Радиофизика. — 1991. — Т. 34, № 10–12. — С. 1079–1115.
Kuznetsov A.P., Kuznetsov S.P. Critical dynamics of coupled-map lattices at onset of chaos (review) // *Radiophys Quantum Electron*. — 1991. — Vol. 34. — P. 845–868. — DOI: 10.1007/BF01083617 (Original Russian paper: *Kuznetsov A.P., Kuznetsov S.P.* Kriticheskaya dinamika reshetok svyazannykh otobrazheniy u poroga khaosa // *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Radiofizika*. — 1991. — Vol. 34, No. 10–12. — P. 1079–1115.)
- Кулаков М. П., Фрисман Е. Я.* Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас–пополнение в которых описывается функцией Рикера // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2010. — Т. 18, № 6. — С. 25–41. — DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-6-25-41
Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Sinkhronizatsiya 2-tsiklov v sisteme simmetrichno svyazannykh populyatsiy, zapas–popolneniye v kotorykh opisyyetsya funktsiyey Rikera [Synchronizing the period-2 cycle in the system of symmetrical coupled populations with stock-recruitment based on the Ricker population model] // *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Prikladnaya Nelineynaya Dinamika*. — 2010. — Vol. 18, No. 6. — P. 25–41 (in Russian).
- Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1977. — 351 с.
Lewontin R. C. The genetic base of evolutionary change. — New York: Columbia University Press, 1974. (Russ. ed.: *Lewontin R. C.* Geneticheskiye osnovy evolyutsii. — Moscow: Mir, 1977.)
- Неверова Г. П., Жданова О. Л., Фрисман Е. Я.* Возникновение сложных режимов динамики численности в ходе эволюции структурированной лимитированной популяции // Генетика. — 2020. — Т. 56, № 6. — С. 714–725.
Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Ya. The emergence of complex dynamics during the evolution of a structured limited population // *Russian Journal of Genetics*. — 2020. — Vol. 56, No. 6. — P. 747–757. — DOI: 10.1134/S102279542006006X (Original Russian paper: *Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Ya.* Vozniknoveniye slozhnykh rezhimov dinamiki chislenosti v khode evolyutsii strukturirovannoy limitirovannoy populyatsii // *Genetika*. — 2020. — Vol. 56, No. 6. — P. 714–725.)
- Новоженков Ю. И., Береговой В. Е., Хохоткин М. И.* Обнаружение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1973. — Т. 3. — С. 252–260.
Novozhenov Yu. I., Beregovoy V. E., Khokhotkin M. I. Obnaruzheniye granits elementarnykh populyatsiy u polimorfnykh vidov po chastote vstrechayemosti form [Detection of the boundaries of elementary populations in polymorphic species by the frequency of occurrence of forms] // *Problemy evolyutsii* [Problems of evolution]. — Novosibirsk: Nauka, Sibirskor branch, 1973. — Vol. 3. — P. 252–260 (in Russian).
- Подлесных А. В., Кухлевский А. Д., Брыков В. А.* Генетическая изменчивость и демографическая история популяции линии четных поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (река Бахура, остров Сахалин) на основе полиморфизма двух митохондриальных генов // Биология моря. — 2019. — Т. 45, № 1. — С. 52–60. — DOI: 10.1134/S0134347519010054
Podlesnykh A.V., Kukhlevskiy A.D., Brykov V.A. The genetic variability and demographic history of a population of the even-year broodline pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Bakhura river, Sakhalin island) inferred from the polymorphism of two mitochondrial genes // *Russian journal of marine biology*. — 2019. — Vol. 45. — P. 47–55. — DOI: 10.1134/S106307401901005X (Original Russian paper: *Podlesnykh A.V., Kukhlevskiy A.D., Brykov V.A.* Geneticheskaya izmenchivost' i demograficheskaya istoriya populyatsii linii chetnykh pokoleniy

- gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (reka Bakhura, ostrov Sakhalin) na osnove polimorfizma dvukh mitokhondrial'nykh genov // *Biologiya morya*. — 2019. — Vol. 45, No. 1. — P. 52–60.)
- Пустовойт С. П. Основные итоги генетического мониторинга североохотоморских популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. — 2011. — Т. 15, № 3. — С. 475–484.
- Pustovoyt S. P. Osnovnyye itogi geneticheskogo monitoringa severookhotomorskikh populyatsiy gorbushi (*Oncorhynchus gorbuscha*) [Main results of genetic monitoring of the North Sea of Okhotsk pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations] // *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*. — 2011. — Vol. 15, No. 3. — P. 475–484 (in Russian).
- Пустовойт С. П. Тридцать лет гипотезе флюктуирующих стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Известия ТИНРО*. — 2017. — Т. 188. — С. 162–172. — DOI: 10.26428/1606-9919-2017-188-162-172
- Pustovoyt S. P. Tridsat' let gipoteze flyuktuiruyushchikh stad gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) [Thirty years of the hypothesis of fluctuating stocks of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)] // *Izvestiya TINRO*. — 2017. — Vol. 188. — P. 162–172 (in Russian).
- 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.
- Salmenkova E. A., Omel'chenko V. T., Radchenko O. A., Gordeeva N. V., Rubtsova G. A., Romanov N. S. Genetic divergence of chars of the genus *Salvelinus* from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula) // *Russian Journal of Genetics*. — 2005. — Vol. 41, No. 8. — P. 897–906. — DOI: 10.1007/s11177-005-0178-6 (Original Russian paper: Salmenkova E. A., Omel'chenko V. T., Radchenko O. A., Gordeeva N. V., Rubtsova G. A., Romanov N. S. Geneticheskaya divergentsiya gol'tsov roda *Salvelinus* Kronotskogo ozera (poluostrov Kamchatka) // *Genetics*. — 2005. — Vol. 41, No. 8. — P. 1096–1107.)
- Свирижев Ю. М., Пасеков В. П. Основы математической генетики. — М.: Наука, 1982. — 512 с.
- Svirizhev Yu. M., Pasekov V. P. Osnovy matematicheskoy genetiki [Fundamentals of mathematical genetics]. — Moscow: Nauka, 1982. — 512 p. (in Russian).
- Фрисман Е. Я. Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 160 с.
- Frisman E. Ya. Pervichnaya geneticheskaya divergentsiya (Teoreticheskii analiz i modelirovaniye) [Primary genetic divergence (Theoretical analysis and modeling)]. — Vladivostok: DVNTS AN SSSR, 1986. — 160 p. (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // *Генетика*. — 2009. — Т. 45, № 9. — С. 1277–1286.
- Frisman E. Ya., Zhdanova O. L. Evolutionary transition to complex population dynamic patterns in a two-age population // *Russian Journal of Genetics*. — 2009. — Vol. 45, No. 9. — P. 1124–1133. — DOI: 10.1134/S1022795409090142 (Original Russian paper: Frisman E. Ya., Zhdanova O. L. Evolyutsionnyy perekhod k slozhnym rezhimam dinamiki chislennosti dvukhvozzrastnoy populyatsii // *Genetika*. — 2009. — Vol. 45, No. 9. — P. 1277–1286.)
- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П. О генетической дивергенции в системе двух смежных популяций, обитающих на однородном ареале // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. — 2021. — Т. 29, № 5. — С. 706–726. — DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726
- Frisman E. Ya., Kulakov M. P. O geneticheskoy divergentsii v sisteme dvukh smezhnykh populyatsiy, obitayushchikh na odnorodnom areale [On the genetic divergence of two adjacent populations living in a homogeneous habitat] // *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Prikladnaya Nelineynaya Dinamika*. — 2021. — Vol. 29, No. 5. — P. 706–726 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. — 2010. — Т. 18, № 2. — С. 111–130. — DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-2-113-130
- Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L., Kulakov M. P. Rezhimy dinamiki modeli dvukhvozzrastnoy populyatsii [Dynamic modes of two-age population model] // *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy // Prikladnaya Nelineynaya Dinamika*. — 2010. — Vol. 18, No. 2. — P. 111–130 (in Russian).
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевок на Севере. — Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. — 150 с.
- Chernyavskiy F. B., Lazutkin A. N. Tsikly lemmingov i polevok na Severe [Cycles of lemmings and voles in the North]. — Magadan: IBPS DVO RAN, 2004. — 150 p. (in Russian).
- Шапиро А. П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // *Управление и информация*. — 1972. — Вып. 3. — С. 96–118.
- Shapiro A. P. K voprosu o tsiklakh v vozvratnykh posledovatel'nostyakh [On the issue of cycles in return sequences] // *Upravleniye i informatsiya*. — 1972. — Vol. 3. — P. 96–118 (in Russian).

- Шлюфман К. В., Фрисман Е. Я., Неверова Г. П. Динамические режимы модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром // *Нелинейная динамика*. — 2017. — Т. 13, № 3. — С. 363–380. — DOI: 10.20537/nd1703005
- Shlufman K. V., Frisman E. Ya., Neverova G. P.* Dinamicheskiye rezhimy modeli Rikera s periodicheski izmenyayushchimsya mal'tuzianskim parametrom [Dynamic modes of the Ricker model with periodic Malthusian parameter] // *Russian Journal of Nonlinear Dynamics*. — 2017. — Vol. 13, No. 3. — P. 363–380 (in Russian).
- Altrock P. M., Traulsen A., Reeves R. G., Reed F. A. Using underdominance to bi-stably transform local populations // *Journal of Theoretical Biology*. — 2010. — Vol. 267, No. 1. — P. 62–75. — DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004
- Banerjee M., Mukherjee N., Volpert V. Prey-predator model with a nonlocal bistable dynamics of prey // *Mathematics*. — 2018. — Vol. 6, No. 3. — P. 41. — DOI: 10.3390/math6030041
- Bazykin A. D. Nonlinear dynamics of interacting populations // *World scientific series on Nonlinear Science. Ser. A*. — Vol. 11. — New Jersey, London, Hong Kong: World Scientific, 1998. — 194 p. — DOI: 10.1142/2284
- Bertram J., Masel J. Different mechanisms drive the maintenance of polymorphism at loci subject to strong versus weak fluctuating selection // *Evolution*. — 2019. — Vol. 73, No. 5. — P. 883–896. — DOI: 10.1111/evo.13719
- Blasius B., Huppert A., Stone L. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems // *Nature*. — 1999. — Vol. 399. — P. 354–359. — DOI: 10.1038/20676
- 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. — Vol. 11, No. 11. — P. 6119–6132. — DOI: 10.1002/ece3.7427
- Bürger R. A survey of migration-selection models in population genetics // *Discrete & Continuous Dynamical Systems. Ser. B*. — 2014. — Vol. 19, No. 4. — P. 883–959. — DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.883
- 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. — Vol. 15, No. 8. — P. 2141–2152. — DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02914.x
- Dey S., Joshi A. Chapter 7 – Two decades of drosophila population dynamics: modeling, experiments, and implications // *Integrated Population Biology and Modeling. Part A* / ed. by S. R. Arni, Rao Srinivasa, C. R. Rao / *Handbook of statistics*. — Elsevier, 2018. — Vol. 39. — P. 275–312. — DOI: 10.1016/bs.host.2018.06.006
- Earn D. J. D., Levin S. A., Rohani P. Coherence and conservation // *Science*. — 2000. — Vol. 290, No. 5495. — P. 1360–1364. — DOI: 10.1126/science.290.5495.1360
- Earn D. J. D., Rohani P., Grenfell B. T. Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. — 1998. — Vol. 265, No. 1390. — P. 7–10. — DOI: 10.1098/rspb.1998.0256
- Feigenbaum M. J. Universal behavior in nonlinear systems // *Physica. D: Nonlinear phenomena*. — 1983. — Vol. 7, No. 1–3. — P. 16–39. — DOI: 10.1016/0167-2789(83)90112-4
- Frisman E. Ya. Differences in densities of individuals in population with uniform range // *Ecological Modelling*. — 1980. — Vol. 8. — P. 345–354. — DOI: 10.1016/0304-3800(80)90046-0
- Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Complex dynamics of the population with a simple age structure // *Ecological Modelling*. — 2011. — Vol. 222. — P. 1943–1950. — DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2011.03.043
- Goldbeter A. Dissipative structures in biological systems: bistability, oscillations, spatial patterns and waves // *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. — 2018. — Vol. 376, No. 2124. — P. 20170376. — DOI: 10.1098/rsta.2017.0376

- Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S.* Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model // *Mathematical Biosciences*. — 1993. — Vol. 118. — P. 25–49. — DOI: 10.1016/0025-5564(93)90032-6
- Henden J. A., Ims R. A., Yoccoz N. G.* Nonstationary spatio-temporal small rodent dynamics: evidence from long-term Norwegian fox bounty data // *Journal of Animal Ecology*. — 2009. — Vol. 78, No. 3. — P. 636–645. — DOI: 10.1111/j.1365-2656.2008.01510.x
- Láruson Á. J., Reed F. A.* Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks // *Journal of Theoretical Biology*. — 2016. — Vol. 390. — P. 156–163. — DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023
- Lin G., Ji J., Wang L., Yu, J.* Multitype bistability and long transients in a delayed spruce budworm population model // *Journal of Differential Equations*. — 2021. — Vol. 283. — P. 263–289. — DOI: 10.1016/j.jde.2021.02.034
- Mackinnon J. L., Petty S. J., Elston D. A., Thomas C. J., Sherratt T. N., Lambin X.* Scale invariant spatio-temporal patterns of field vole density // *Journal of Animal Ecology*. — 2001. — Vol. 70, No. 1. — P. 101–111. — DOI: 10.1111/j.1365-2656.2001.00479.x
- May R. M.* Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // *Journal of Theoretical Biology*. — 1975. — Vol. 51, No. 2. — P. 511–524. — DOI: 10.1016/0022-5193(75)90078-8
- May R. M.* Simple mathematical models with very complicated dynamics // *Nature*. — 1976. — Vol. 261. — P. 459–467. — DOI: 10.1007/978-0-387-21830-4_7
- Mueller L. D., Joshi A., Borash D. J.* Does population stability evolve? // *Ecology*. — 2000. — Vol. 81, No. 5. — P. 1273–1285. — DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081[1273:DPSE]2.0.CO;2
- Nagylaki T., Lou Y.* The dynamics of migration – selection models // *Friedman A.* (eds.) *Tutorials in Mathematical Biosciences IV. Lecture Notes in Mathematics*. — Vol. 1922. — Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. — DOI: 10.1007/978-3-540-74331-6_4
- Neverova G. P., Kulakov M. P., Frisman E. Ya.* Changes in population dynamics regimes as a result of both multistability and climatic fluctuation // *Nonlinear Dynamics*. — 2019. — Vol. 97, No. 1. — P. 107–122. — DOI: 10.1007/s11071-019-04957-z
- Ricker W. E.* Stock and recruitment // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. — 1954. — Vol. 11, No. 5. — P. 559–623. — DOI: 10.1139/f54-039
- Sacker R. J.* A note on periodic Ricker maps // *Journal of Difference Equations and Applications*. — 2007. — Vol. 13, No. 1. — P. 89–92. — DOI: 10.1080/10236190601008752
- Sadhu S., Thakur S. C.* Uncertainty and predictability in population dynamics of a bitrophic ecological model: Mixed-mode oscillations, bistability and sensitivity to parameters // *Ecological Complexity*. — 2017. — Vol. 32. — P. 196–208. — DOI: 10.1016/j.ecocom.2016.08.007
- 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. — Vol. 100. — P. 1355–1372. — DOI: 10.1007/s10641-017-0648-4
- 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. — Vol. 96, No. 11. — P. 1244–1254. — DOI: 10.1139/cjz-2018-0050
- Steen H., Ims R. A., Sonerud G. A.* Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale // *Ecology*. — 1996. — Vol. 77, No. 8. — P. 2365–2372. — DOI: 10.2307/2265738
- Sundell J., Huitu O., Henttonen H., Kaikusalo A., Korpimäki E., Pietiäinen H., Saurola P., Hanski I.* Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators // *Journal of Animal Ecology*. — 2004. — Vol. 73, No. 1. — P. 167–178. — DOI: 10.1111/j.1365-2656.2004.00795.x

-
- Udwadia F.E., Raju N.* Dynamics of coupled nonlinear maps and its application to ecological modeling // *Applied mathematic and computation*. — 1997. — Vol. 82, No. 2–3. — P. 137–179. — DOI: 10.1016/S0096-3003(96)00027-6
- Wright S.* Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. — 1931. — Vol. 16, No. 2. — P. 97–159. — DOI: 10.1093/genetics/16.2.97
- Wysham D.B., Hastings A.* Sudden shift ecological systems: intermittency and transients in the coupled Riker population model // *Bulletin of Mathematical Biology*. — 2008. — Vol. 70. — P. 1013–1031. — DOI: 10.1007/s11538-007-9288-8
- Yeaman S., Otto S.P.* Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift // *Evolution*. — 2011. — Vol. 65, No. 7. — P. 2123–2129. — DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x