



Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 2  
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2022;30(2)

Научная статья

УДК 575.174, 517.9

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232

## Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями

М. П. Кулаков<sup>✉</sup>, Е. Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

E-mail: ✉k\_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Поступила в редакцию 6.02.2022, принята к публикации 1.03.2022, опубликована 31.03.2022

**Аннотация.** Цель работы — исследование механизмов, приводящих к возникновению генетической дивергенции (устойчивых генетических различий между двумя популяциями, связанными миграцией). Рассматривается «классическая» модельная ситуация: панмиктические популяции с менделевскими правилами наследования, в которых действие естественного отбора (различия по приспособленностям) одинаково и определяется генотипами только одного диалельного локуса. Предполагается, что смежные поколения не перекрываются и эволюционные преобразования можно отслеживать моделью с дискретным временем. Эта модель описывает изменение концентрации одного из аллелей в каждой популяции, а также отношение численностей популяций к общей численности. **Методы.** На основе аналога карт седел построены параметрические портреты, показывающие области параметров качественно разных режимов динамики. Исследование дополнено фазовыми портретами, бассейнами притяжения и бифуркационными диаграммами. **Результаты.** Обнаружено, что режимы динамики рассматриваемой модели качественно совпадают с режимами аналогичной модели с непрерывным временем, но только в случае слабой миграционной связи. В случае сильной связи возможны колебания фазовых переменных. Показано, что дивергенция, возможная лишь при пониженной приспособленности гетерозигот, является результатом ряда бифуркаций: бифуркации вил, удвоения периода или седлоузловой бифуркации. После этих качественных перестроек динамика становится бистабильной или квадростабильной. В первом случае соответствующие дивергенции решения неустойчивы и возможны лишь как часть переходного процесса. Во втором случае они устойчивы, и при сильной связи дивергенция проявляется в виде колебаний с периодом 2. **Заключение.** В области биологически значимых параметров движение к одной из предельных генетических структур (мономорфизм, полиморфизм или дивергенция) в смежных популяциях может быть строго монотонным, либо в виде затухающих колебаний, либо устойчивых колебаний с периодом 2. Вне этой области возникают сложные режимы динамики, которые состоят из серии расходящихся колебаний вокруг неподвижных точек и квазислучайных переходов между ними.

**Ключевые слова:** генетическая дивергенция, модель с дискретным временем, динамика, бифуркации, колебания, бистабильность, квадростабильность.

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

**Для цитирования:** Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями // Известия вузов. ПНД. 2022. Т. 30, № 2. С. 208–232.

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

## Simple and complex dynamics in the model of evolution of two populations coupled by migration with non-overlapping generations

M. P. Kulakov✉, E. Ya. Frisman

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

E-mail: ✉k\_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Received 6.02.2022, accepted 1.03.2022, published 31.03.2022

**Abstract.** *Purpose* is to study the mechanisms leading to genetic divergence (stable genetic differences between two adjacent populations). We considered the following classical model situation. Populations are panmictic with Mendelian rules of inheritance. The action of natural selection (differences in fitness) on each of population is the same and is determined by the genotypes of only one diallel locus. We assume that adjacent generations do not overlap and genetic transformations can be described by a discrete time model. This model describes the change in the concentration of one of the alleles in each population and the ratio (weight) of first population to the total size. *Methods.* We used the analogue of saddle charts to construct parametric portraits showing the domains of qualitatively different dynamic modes. The study is supplemented with phase portraits, basins of attraction and bifurcation diagrams. *Results.* We found that the model dynamic regimes qualitatively coincide with the regimes of a similar model with continuous time, but only for a weak migration. With a strong coupling, fluctuations of the phase variables are possible. We showed that the genetic divergence is possible only with reduced fitness of heterozygotes and is the result of a series of bifurcations: pitchfork bifurcation, period doubling, or saddle-node bifurcation. After these qualitative changes, the dynamics become bi- or quadstable. In the first case, the solutions corresponding to the genetic divergence are unstable and are just a part of the transient process to monomorphic state. In the second case, the divergence is stable and appears as 2-cycle for a strong migration coupling. *Conclusion.* In neighboring populations, movement towards an asymptotic genetic structure (monomorphism, polymorphism or divergence) can be strictly monotonous or in the form of damped unstable or undamped stable fluctuations with a period of 2 for biologically significant parameters. For insignificant parameters, we found a complex dynamics (chaos) that consist of divergent fluctuations around fixed points and quasi-random transitions between them.

**Keywords:** genetic divergence, discrete time model, dynamics, bifurcations, fluctuations, bi- and quad-stability.

**Acknowledgements.** This work was carried out within the framework of the state targets of the Institute for Complex Analysis of Regional Problem of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.

**For citation:** Kulakov MP, Frisman EYa. Simple and complex dynamics in the model of evolution of two populations coupled by migration with non-overlapping generations. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2022;30(2):208–232. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232

*This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

### Введение

Теоретическое изучение эволюции и микроэволюции биологических популяций, находящихся под действием естественного отбора, имеет давнюю и богатую историю [1–3]. Одна из интереснейших задач связана с поиском базовых механизмов видообразования, а ее сложность определяется следующими обстоятельствами. С одной стороны, под действием отбора в популяции происходит закрепление (фиксация) такого признака (генотипа), который обеспечивает наибольшую приспособленность особей и, как следствие, наибольшую скорость воспроизводства. В результате в изолированных популяциях такой генотип фиксируется, а иные пропадают или растворяются среди гетерозигот, и никакая последующая эволюция, предшествующая новому видообразованию, не происходит. С другой, при наличии географической изолированности

между первоначально сходными по генотипам совокупностям особей (популяциями) могут возникать выраженные наследственные различия генетических структур этих популяций: первичная генетическая дивергенция.

Важно понять, при каких условиях первичная генетическая дивергенция будет устойчивой и сохранится при нарушении пространственной изоляции между популяциями.

Эта задача рассматривалась многими исследователями [4–7], которыми было показано, что для достижения дивергенции между разными популяциями недостаточно только лишь генетических механизмов — необходим еще сильный экологический механизм, обеспечивающий регулирование роста численности и существенно влияющий на эволюционные процессы. Кроме того генетические и экологические процессы должны действовать с сопоставимыми скоростями [8, 9]. Ограничения роста могут быть связаны с разнообразными механизмами самолимитирования внутри популяции [10–13] или межвидовыми взаимодействиями [14–16]. По всей видимости, это верно и для более общего случая, когда отбор идет по двум или более признакам (генотипам) [17–19].

Настоящая работа продолжает начатое в [20] описание механизмов и исследование условий возникновения первичной генетической дивергенции. Рассматривается математическая модель с дискретным временем, основанная на рекуррентных уравнениях (отображениях) и описывающая изменение частот аллелей и соотношения численностей в системе двух смежных панмиктических популяций, связанных миграцией. С содержательной, биологической точки зрения, модели с дискретным временем оказываются более адекватными, чем модели, основанные на дифференциальных уравнениях, в случаях, когда рассматриваются популяции биологических видов, имеющих фиксированный сезон размножения, занимающий весьма небольшой период жизненного цикла [21]. В частности, это обычно характерно для видов с выраженными стадиями развития, метаморфозом и неперекрывающимися поколениями, когда все участвующие в размножении особи не доживают до следующего сезона размножения.

В данной работе методами бифуркационного анализа исследуются возможности, условия и механизмы формирования устойчивого различия генетических структур рассматриваемых популяций. Исследуемая модель, являясь дискретным аналогом модели из работы [20], имеет ряд особенностей динамики, связанных с колебаниями и сложными режимами (хаос). Их исследование, в какой-то мере, выходит за рамки содержательной части задачи, однако оно может быть интересно для специалистов по теории динамических систем.

## 1. Краткое описание модели

Как и в предыдущей работе [20], ограничимся описанием простейшей ситуации, когда все разнообразие в популяции определяется одним диаллельным локусом с аллеломорфами  $A$  и  $a$ . Для описания действия естественного отбора каждому генотипу —  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  — можно поставить в соответствие по одному коэффициенту  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  и  $w_{aa}$ , называемому приспособленностью. Этот коэффициент равен половине отношения числа гамет, которые вошли в зиготы потомков данного генотипического класса, выживших и приступивших к миграции и гаметопродукции (размножению), к общему числу рожденных организмов данного генетического класса. Примем, что существует локальная панмиксия, то есть в каждой популяции происходит свободное скрещивание особей с различными генотипами. Несложно показать, что в случае панмиксии для описания динамики генетической структуры локальной популяции достаточно следить за одной-единственной величиной  $q$  — концентрацией гамет, несущих, например, аллель  $A$ , поскольку между концентрациями оплодотворенных зигот (особей), несущих генотипы  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , и концентрациями аллелей  $A$  и  $a$ , присутствовавших в сформировавшихся их гаметах особей, в этом случае выполняются соотношения, следующие из закона Харди–Вайнберга.

В случае локальной популяции с непересекающимися поколениями концентрация гамет с аллелем  $A$ , а также общая численность  $N$  популяции, определяются следующими классическими уравнениями [4–6], которые связывают их значения в смежных поколениях:

$$\begin{cases} q(t+1) = q_n \left( w_{AA}q(t) + w_{Aa}(1-q(t)) \right) / \bar{w}(t), \\ N(t+1) = \bar{w}(t)N(t), \end{cases} \quad (1)$$

где  $t = 0, 1, 2, \dots$  — номер поколения,  $\bar{w}(t) = w_{AA}q^2(t) + 2w_{Aa}q(t)(1-q(t)) + w_{aa}(1-q(t))^2$  — средняя приспособленность популяции. Первое уравнение системы (1) не зависит от второго и описывает изменение концентрации аллеля  $A$  под действием естественного отбора. Различные соотношения параметров  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  и  $w_{aa}$  определяют конкретный тип отбора в популяции. Поскольку модель достаточно агрегированная, то для понимания качественных свойств модели (1) важны не столь абсолютные значения параметров, сколько их соотношение. В случае так называемого движущего отбора  $w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa} > 0$  ( $w_{aa} > w_{Aa} > w_{AA} > 0$ ) устойчива только неподвижная точка  $\bar{q} = 1$  ( $\bar{q} = 0$ ). Других неподвижных точек нет. В результате концентрация аллеля  $A$  растет (падает) по логистическому закону из любого начального состояния  $0 < q(0) < 1$ , а в популяции остаются только гомозиготы с аллелями  $AA$  ( $aa$ ), а вторые гомозиготы и гетерозиготы неизбежно гибнут. В случае, когда приспособленность гетерозигот лежит вне диапазона приспособленностей гомозигот, между неподвижными точками 0 и 1 появляется дополнительная точка  $q^* = (w_{aa} - w_{Aa}) / (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})$ . При  $w_{Aa} > w_{AA}$  и  $w_{Aa} > w_{aa}$  она устойчива, и со временем в популяции устанавливается устойчивый полиморфизм, при котором сосуществуют все три генотипа с постоянным значением как их концентраций, так и частот аллелей их составляющих. При  $w_{Aa} < w_{AA}$  и  $w_{Aa} < w_{aa}$  точка  $q^*$  — неустойчива. В последнем случае при  $0 < q(0) < q^*$  частота аллеля  $A$  падает до 0, а при  $q^* < q(0) < 1$  растет до 1. Впрочем, полиморфизм в этом случае может сохраняться в популяции достаточно продолжительное время (во время переходного процесса), если  $q(0)$  близко к  $q^*$  (но строго не равно этому значению).

В любом из этих трех случаев средняя приспособленность  $\bar{w}(t)$  может только расти по мере того как генетическая структура (величина  $q(t)$ ) будет стремиться к одному из возможных стационарных состояний (неподвижным точкам 0, 1 или  $0 < q^* < 1$ ). В начале этого роста приспособленность, как правило, не превосходит единицу. В результате при определенных значениях  $N(0)$  численность  $N(t)$  в модели (1) может упасть настолько, что достигнет нулевого значения, в то время как  $q$  продолжит расти или падать. Очевидно, что модель (1) здесь теряет смысл. Однако раньше может случиться, что величина  $\bar{w}(t)$  достигнет единицы и падение численности остановится. Либо с какого-то номера сезона  $t$  величина  $\bar{w}(t)$  превзойдет единицу, и падение сменится экспоненциальным ростом. Достигнув окончательной генетической структуры (предельного значения  $q(t)$  при  $t \rightarrow \infty$ ), приспособленность также достигает своего предельного значения в зависимости от того, какое предельное состояние устойчиво:  $\bar{w}(t) \rightarrow w_{aa}$ , если  $q(t) \rightarrow 0$ ;  $\bar{w}(t) \rightarrow w_{AA}$ , если  $q(t) \rightarrow 1$ ;  $\bar{w}(t) \rightarrow (w_{AA}w_{aa} - w_{Aa}^2) / (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})$ , если  $q(t) \rightarrow q^*$ . Очевидно, что здесь уже важны абсолютные значения параметров  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  и  $w_{aa}$ , а также начальная генетическая структура и стартовая численность  $q(0)$  и  $N(0)$ .

Рассмотрим теперь две такие смежные популяции, которые обмениваются мигрантами с интенсивностью миграционных потоков, пропорциональной численности той популяции, откуда эти мигранты проистекают. Коэффициент пропорциональности или, другими словами, коэффициент миграции  $m$  одинаков для всех генотипов в обеих популяциях. В этом случае возможна следующая последовательность популяционных процессов: формирование зигот из гамет, смертность или отбор зигот, миграция между популяциями после отбора, продуцирование новых гамет. Ограничимся случаем, когда обе популяции идентичны по значениям приспособленностей  $w_{AA}$ ,

$w_{Aa}$  и  $w_{aa}$ , а также гаметопродукции. Будем считать, что гетерозиготы производят одинаковое количество гамет каждого типа, нет дифференциации выживаемости гамет, а гаметопродукция рассчитывается с учетом потери гамет. Описав эти процессы через изменение численностей гамет и зигот на разных этапах развития популяции, можно получить следующую систему рекуррентных уравнений с четырьмя переменными:

$$\left\{ \begin{array}{l} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)q_1(t) \left( w_{AA}q_1(t) + w_{Aa}(1-q_1(t)) \right) + \right. \\ \left. + m \frac{1-p(t)}{p(t)} q_2(t) \left( w_{AA}q_2(t) + w_{Aa}(1-q_2(t)) \right) \right), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)q_2(t) \left( w_{AA}q_2(t) + w_{Aa}(1-q_2(t)) \right) + \right. \\ \left. + m \frac{p(t)}{1-p(t)} q_1(t) \left( w_{AA}q_1(t) + w_{Aa}(1-q_1(t)) \right) \right), \\ p(t+1) = \frac{G_1(t)}{G(t)} p(t), \\ N(t+1) = G(t)N(t), \end{array} \right. \quad (2)$$

где  $q_1$  и  $q_2$  — концентрации аллеля  $A$  в первой и второй популяции ( $0 \leq q_i \leq 1$ ),  $p = N_1/(N_1+N_2)$  — вес первой популяции ( $0 < p < 1$ ),  $N = N_1 + N_2$  — численность обеих популяций в  $t$ -й сезон. Коэффициенты  $G_1(t) = (1-m)\bar{w}_1(t) + m \frac{1-p(t)}{p(t)} \bar{w}_2(t)$ ,  $G_2(t) = (1-m)\bar{w}_2(t) + m \frac{p(t)}{1-p(t)} \bar{w}_1(t)$  и  $G(t) = p(t)G_1(t) + (1-p(t))G_2(t) = p(t)\bar{w}_1(t) + (1-p(t))\bar{w}_2(t)$  равны средней обобщенной приспособленности первой, второй и в целом всей системы популяций, где  $\bar{w}_i = w_{AA}q_i^2(t) + 2w_{Aa}q_i(t)(1-q_i(t)) + w_{aa}(1-q_i(t))^2$  ( $i = 1, 2$ ). Модель (2) представляет собой две связанные между собой системы (1) с переменным коэффициентом миграции. В силу независимости концентраций  $q_i$  и веса  $p$  от общей численности можно ограничиться рассмотрением только первых трех уравнений.

Надо заметить, что в традиционном подходе при описании динамики частот аллелей численность как переменная используется не часто. Считается, что особой достаточно много и отбор существенно не меняет общую численность — меняется лишь соотношение генотипов. Например, в статьях [10, 22] рассматривается схожая модельная ситуация, однако численность рассматривается как параметр, вариация которого меняет область мономорфизма и полиморфизма в смежных популяциях. Использование численности или веса популяции усложняет модель по сравнению с моделями в этих двух работах — в (2) коэффициент связи оказывается переменной величиной. Несложно показать, что в случае синхронного монотонного роста обеих популяций ( $p = 1/2$ ) качественно поведение системы (2) и моделей из этих работ совпадет. Для полноты исследования в последнем параграфе статьи рассмотрен этот случай.

Здесь также важно подчеркнуть, что модель (2) соответствует ситуации, когда в указанной цепочке популяционных процессов миграция происходит после отбора. Можно также рассмотреть случай, когда миграция предшествует отбору. Однако несложно показать, что модельные уравнения в случае одинакового отбора в смежных популяциях не зависят от последовательности указанных популяционных процессов и в этих ситуациях полностью совпадают [6].

Конкретизируем тип отбора. Нас интересует возможность и условия формирования генетической дивергенции (устойчивого различия генетических структур) в системе двух смежных популяций, обитающих на однородном ареале. Возникает вопрос: какой тип отбора может привести к генетической дивергенции? Движущий отбор, когда  $w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa}$  или  $w_{aa} > w_{Aa} > w_{AA}$ ,

здесь явно не подходит. Значит надо разбирать ситуацию, когда приспособленность гетерозиготы лежит вне диапазона приспособленностей гомозигот. Ограничимся рассмотрением «симметричного» случая  $w_{AA} = w_{aa}$  и, поскольку без учета уравнения, описывающего динамику численности, важны лишь соотношения этих параметров, положим, что  $w_{AA} = w_{aa} = 1$ ,  $w_{Aa} = 1 + s > 0$ , где  $s > -1$  — коэффициент отбора для гетерозигот [10,22,23]. Учитывая это, перепишем уравнения (2) следующим образом:

$$\left\{ \begin{array}{l} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)q_1(t)(1+s(1-q_1(t))) + \right. \\ \left. + m \frac{1-p(t)}{p(t)} q_2(t)(1+s(1-q_2(t))) \right), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)q_2(t)(1+s(1-q_2(t))) + \right. \\ \left. + m \frac{p(t)}{1-p(t)} q_1(t)(1+s(1-q_1(t))) \right), \\ p(t+1) = \frac{G_1(t)}{G(t)} p(t). \end{array} \right. \quad (3)$$

Здесь средние приспособленности равны следующим величинам:  $G_1(t) = (1-m)(1+2sq_1(t) \times (1-q_1(t))) + m \frac{1-p(t)}{p(t)} (1+2sq_2(t)(1-q_2(t)))$ ,  $G_2(t) = (1-m)(1+2sq_2(t)(1-q_2(t))) + m \frac{p(t)}{1-p(t)} (1+2sq_1(t)(1-q_1(t)))$  и  $G(t) = 1+2s(p(t)q_1(t)(1-q_1(t)) + (1-p(t))q_2(t)(1-q_2(t)))$ .

Численность, как и прежде, можно найти из уравнения:  $N(t+1) = G(t)N(t)$ . Из биологических соображений имеет смысл говорить только о тех решениях системы (3), которые целиком лежат в единичном кубе:  $0 \leq q_1 \leq 1$ ,  $0 \leq q_2 \leq 1$  и  $0 < p < 1$ .

Для модели (3) наиболее интерес случай  $s < 0$ , поскольку каждое отдельное ее уравнение, как и локальная модель (1) оказывается бистабильной. В результате в случае полной изоляции ( $m = 0$ ) на разных территориях могут сохраняться существенные различия в генетической структуре (дивергенция) — на одной присутствуют особи с аллелем  $A$ , на другой — с аллелем  $a$ . Возникает вопрос. Каковы условия существования и поддержания различий в случае ненулевой миграционной связи между популяциями? Есть ли существенные отличия от случая непрерывно развивающейся популяции, рассмотренного в предыдущей работе [20]? Для поиска ответа выполним качественное исследование системы (3).

Для начала отметим, что содержательно необходимо рассматривать только случай  $s \geq -1$ . Поскольку в противном случае приспособленность  $w_{Aa}$  для гетерозигот окажется отрицательной величиной. В результате может сложиться ситуация, при которой численности (вес) или концентрации аллеля  $A$  могут достигать отрицательных значений или испытывать колебания, которые выходят за пределы единичного куба. Однако, как будет показано ниже, даже при  $-2 < s < -1$  несложно отыскать ограниченные решения системы (3), которые целиком лежат в единичном кубе и, на первый взгляд, не противоречат биологическому содержанию. Это становится возможным благодаря связи между популяциями, когда отрицательные значения частот аллелей на одном участке «компенсируются» миграционным притоком с другого участка, и итоговая частота оказывается положительной. Для полного понимания поведения решений системы (3) будем рассматривать не только биологически значимый диапазон значений коэффициента отбора  $s \geq -1$ , но и значения  $s < -1$ , при которых, в частности, возникает нерегулярная динамика.

## 2. Исследование устойчивости решений

Несмотря на громоздкий вид системы (3), удается выполнить достаточно полное исследование устойчивости каждой неподвижной точки, включающее вычисление собственных чисел матрицы Якоби в каждой из точек, определение областей их существования и описание механизмов формирования разных режимов динамики.

Система (1) имеет следующие неподвижные точки:

- $E_0(0, 0, 1)$  — обе популяции представлены только особями с генотипом  $aa$  (отсутствуют генотип  $AA$  или  $Aa$ ) (мономорфная популяция);
- $E_1(1, 1, 1)$  — обе популяции состоят только из особей с генотипом  $AA$  (мономорфная популяция);
- $E_2(1/2, 1/2, 1/2)$  — обе популяции включают особей всех генотипов при одинаковой концентрации каждого из двух аллелей (полиморфная популяция);
- пара точек  $E_{3,4}\left(\frac{1}{2} \pm \frac{\sqrt{s^2 + 4ms}}{2s}, \frac{1}{2} \mp \frac{\sqrt{s^2 + 4ms}}{2s}, \frac{1}{2}\right)$ , которая существует при  $s < 0$  и  $s + 4m < 0$ . При  $s > 0$  она существует для любого  $0 \leq m \leq 1$ , но лежит за пределами единичного куба, что противоречит смыслу фазовых переменных. На линии  $m = -s/4$  рождается (или исчезает) пара точек  $E_3$  и  $E_4$  вследствие бифуркации вил. В этом случае точка  $E_1$  «расщепляется» на пару точек  $E_{3,4}$ . Каждая из этих точек соответствует дивергентному состоянию системы популяций (в каждой популяции преобладают разные аллели). Однако, как и в случае модели с непрерывным временем, они неустойчивы при любых значениях параметров.

Для исследования общего характера динамики рассмотрим величину  $Q(t) = q_1(t)p(t) + q_2(t)(1 - p(t))$ , которая равна концентрации аллеля  $A$  в обеих популяциях. Подставляя в это выражение правые части системы (3) и приводя подобные члены, получаем неавтономное рекуррентное уравнение:

$$Q(t+1) = \frac{1}{G(t)} \left( Q(t) + \frac{G(t) - 1}{2} \right). \quad (4)$$

Приращение величины  $Q$  равно:

$$\Delta Q = Q(t+1) - Q(t) = \frac{G(t) - 1}{G(t)} \left( \frac{1}{2} - Q(t) \right).$$

Таким образом, отображение (4) имеет неподвижную точку  $Q = 1/2$  (при  $\Delta Q = 0$ ). Это означает, что в фазовом пространстве системы (3) выражение  $Q = 1/2$  задает поверхность, которая оказывается инвариантной относительно отображения (3) (отображается в себя). Тогда все траектории, начала которых лежат на этой поверхности, целиком принадлежат ей.

Легко убедиться, что точки  $E_2$ ,  $E_3$  и  $E_4$  принадлежат поверхности  $Q = 1/2$ . Устойчивость неподвижных точек и характер глобальной динамики тесно связан со свойствами этой поверхности. Несложно показать, что при  $s > 0$  выполняется неравенство  $0 \leq \frac{G-1}{G} < 1$ , тогда поверхность  $Q = 1/2$ , как и точка  $E_2$ , является притягивающей. При  $-2 < s < 0$  выполняется  $-1 < \frac{G-1}{G} \leq 0$ , тогда поверхность  $Q = 1/2$  является отталкивающей сепаратрисной поверхностью, разделяющей единичный куб на два равных бассейна притяжения устойчивых точек  $E_0$  и  $E_1$ . Обозначим эту поверхность как  $W^S$ .

Для понимания характера движения всевозможных траекторий рассмотрим локальную устойчивость каждой из неподвижных точек системы (3), которая определяется значениями

собственных чисел матрицы Якоби, вычисленными в каждой неподвижной точке (мультипликаторы  $\lambda_i$ ). На рис. 1 показано выявленное для системы (1) расположение собственных чисел относительно единичной окружности. Установлено, что система (1) имеет только действительные собственные числа, что, по всей видимости, верно и для многочисленных периодических точек, возникающих в системе (3) (на рис. 1 показана только пара  $2P_{1,2}$ ).

Численный анализ устойчивости неподвижных точек при вариации параметра  $s$  от  $-2$  до  $2$  и  $m$  от  $0$  до  $1$  выявил 11 сочетаний типов устойчивости неподвижных точек (сток, исток или седло

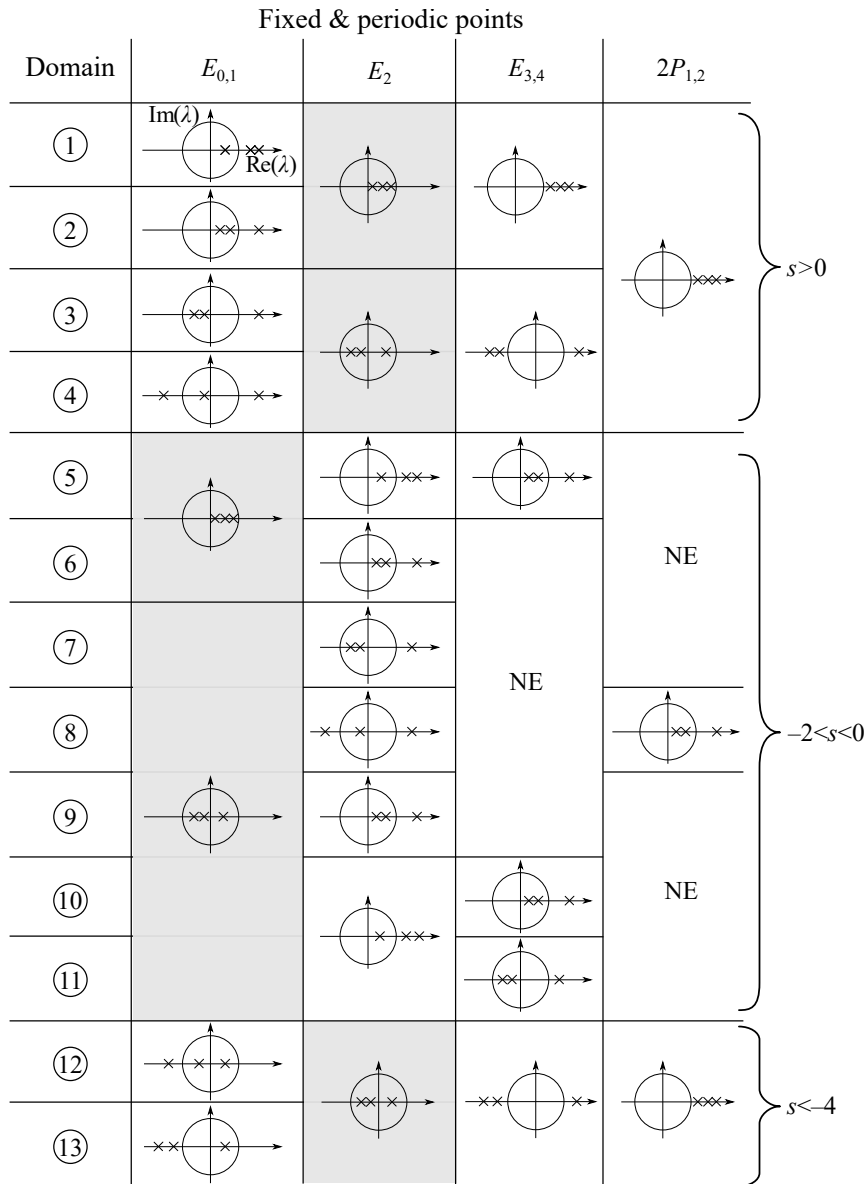


Рис. 1. Расположение собственных чисел неподвижных ( $E_i$ ) и периодических точек ( $2P$ ) относительно единичной окружности в разных областях на параметрическом портрете. Для пар  $E_{0,1}$ ,  $E_{3,4}$  и  $2P_{1,2}$  значения собственных чисел совпадают, выделенная клетка — точка (или пара точек) устойчива, NE — точка не существует

Fig. 1. Location of eigenvalues on a unit circle for fixed ( $E_i$ ) and periodic points ( $2P$ ) in different domains of the parametric portrait. For couples  $E_{0,1}$ ,  $E_{3,4}$  and  $2P_{1,2}$ , the eigenvalues are the same. The highlighted cell corresponds to a stable point or a pair of points. NE is point does not exist



с разным числом устойчивых и неустойчивых собственных подпространств). В этом диапазоне параметров минимум одна точка устойчива (на рис. 1 это соответствует выделенной клетке): при  $s > 0$  устойчива точка  $E_2$ , при  $-2 < s < 0$  — точка  $E_0$  и  $E_1$ . При  $-4 \leq s \leq -2$  в системе (3) нет устойчивых точек, и наблюдается сложная динамика. При  $s < -4$  вновь появляются устойчивые точки, и к 11 сочетаниям устойчивых и неустойчивых точек добавляются еще две (области 12 и 13 на рис. 1). Каждое из этих сочетаний сохраняется при определенном соотношении параметров  $s$  и  $m$ . В результате на плоскости параметров можно выделить 13 областей, характеризуемых определенным соотношением устойчивых и седловых неподвижных точек (аналог карт седел [24]). Можно утверждать, что в каждой из этих областей формируются качественно эквивалентные типы динамики. На рис. 1 и 2, а эти области параметров обозначены кружками с числами 1–13.

**2.1. Простые режимы динамики.** Рассмотрим области устойчивости и возникающие в них простые режимы динамики.

В областях 1–4 устойчива только точка  $E_2$ , остальные — седла. Как видно из рис. 1, эти области отличаются размерностью устойчивых и неустойчивых собственных подпространств (многообразий) в окрестности каждой из неподвижных точек (см. рис. 1). Например, в областях 1 и 4 седловые точки  $E_0$  и  $E_1$  имеют одномерное устойчивое многообразие (одно собственное число лежит внутри единичной окружности), а в областях 2 и 3 — двумерное устойчивое многообразие (два собственных числа лежат внутри единичной окружности). Но более существенное их отличие заключается в том, что как только параметр миграции  $m$  оказывается больше  $1/2$  (но не более 1), часть собственных значений матрицы Якоби (мультипликатор  $\lambda_i$ ) оказываются отрицательными, и происходит это одновременно со всеми неподвижными точками. В результате для параметров из области 3 возникают режимы динамики, в которых стремление к единственной устойчивой точке  $E_2$  сопровождается затухающими вокруг нее колебаниями (см. рис. 2, с). При этом траектория остается строго по одну сторону от поверхности  $Q = 1/2$ . В области 4 затухающим колебаниям вокруг точки  $E_2$  предшествует монотонное движение в ее сторону, совмещенное с расходящимися колебаниями, если начальные условия взять в окрестности неустойчивых точек  $E_0$  или  $E_1$ . Характер этих колебаний хорошо заметен у переменной  $p$  (рис. 2, е). В противном случае колебаний нет, и наблюдается лишь монотонное движение к точке  $E_2$ . Важно подчеркнуть, что эти колебания, если и возникают, никогда не выходят за пределы единичного куба, в отличие от схожих колебаний в других областях при  $s < 0$ . Кроме того, в областях 1–4 неподвижные точки  $E_3$  и  $E_4$ , которые соответствуют генетической дивергенции, лежат за пределами единичного куба и являются неустойчивыми узлами (истоками).

В противоположность этой ситуации в областях 12 и 13, а также в области 4 при  $s < -4$  (топологически эквивалентна области 4 при  $s > 0$ ) точки  $E_3$  и  $E_4$ , а также периодические точки  $2P_{1,2}$  лежат в единичном кубе. При  $0 \leq m < 0.5$  точки  $2P_{1,2}$  лежат на прямой  $q_1 = 1 - q_2$ ,  $p = 0.5$  между точками  $E_3$  и  $E_4$ , а при  $0.5 < m \leq 1$  точки  $E_3$  и  $E_4$  лежат между  $2P_{1,2}$ . В результате складывается ситуация, когда затухающие колебания почти всегда выходят за пределы единичного куба. Более того, в этих областях траектория периодически оказывается по разные стороны от поверхности  $Q = 1/2$  при движении к устойчивой в этих областях точке  $E_2$ .

Решения системы (3), соответствующие генетической дивергенции, лежащие в единичном кубе, ожидаемо можно обнаружить при пониженной приспособленности гетерозигот, то есть при  $s < 0$ . Параметрическое пространство в этом случае оказывается состоящим из большего числа областей, часть из которых пронумерована (там, где есть устойчивые точки), а часть со сложной динамикой требует отдельного рассмотрения (на рис. 2, а обозначена как *Chaos*). Рассмотрим для начала те, что имеют содержательный биологический смысл и соответствуют простым устойчивым режимам динамики, а именно тем, для которых коэффициент отбора гетерозигот лежит в диапазоне  $-1 \leq s < 0$ .

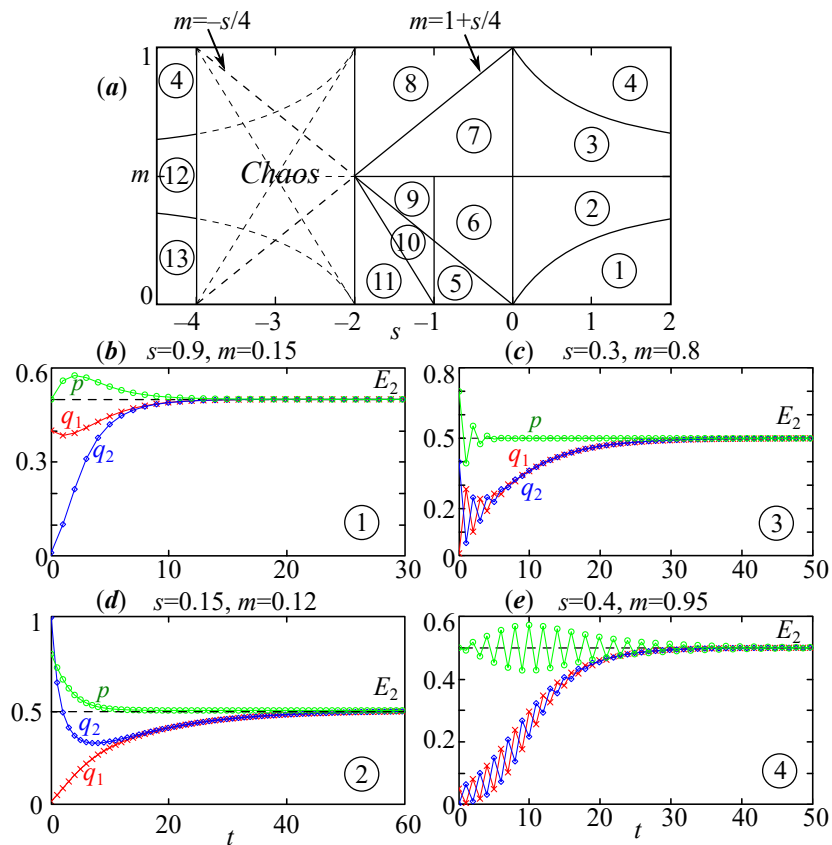


Рис. 2. *a* – Параметрический портрет системы (3), *b–e* – примеры динамики для параметров из областей 1–4 при  $s > 0$  (цвет онлайн)

Fig. 2. *a* – Parametric portrait of the system (3) and *b–e* – examples of dynamics in the domains 1–4 (polymorphic state is stable) for  $s > 0$  (color online)

В области 5 при пересечении линии  $m = -s/4$  от точки  $E_2$  отщепляется пара неподвижных точек  $E_3$  и  $E_4$ , соответствующих генетической дивергенции. Они расположены в единичном кубе на линии  $q_1 + q_2 = 1$ , но оказываются неустойчивыми. В области 6 эта пара пропадает. В обоих случаях неподвижные точки  $E_0$  и  $E_1$ , соответствующие мономорфному состоянию смежных популяций, – устойчивы. Поэтому динамика системы (3) является бистабильной. Бассейны их притяжения, как уже отмечалось, ограничены гранями единичного куба и сепаратрисной поверхностью  $W^S$ . Если стартовая точка лежит ниже  $W^S$  ( $Q < 1/2$ ), в обеих популяциях со временем остаются особи только с генотипом  $aa$  ( $q_1 = 0, q_2 = 1$ ), если выше  $W^S$  ( $Q > 1/2$ ) – с генотипом  $AA$  ( $q_1 = 1, q_2 = 0$ ). Однако наличие в области 5 даже неустойчивой пары точек  $E_3$  и  $E_4$  значительно изменяет характер перехода к одному из этих мономорфных состояний. Например, для параметров из области 6, где точек  $E_3$  и  $E_4$  нет, переход к  $E_0$  или  $E_1$  монотонный и соответствует логистическому росту (переход к  $E_1$ ) или падению (к  $E_0$ ). В то время как в области 5 наличие пары седловых точек  $E_3$  и  $E_4$  приводит к тому, что при определенных условиях возникают довольно немонотонные переходные режимы динамики (рис. 3, *a*). Они возникают, если траектория проходит в окрестности неустойчивого одномерного многообразия, исходящего из точки  $E_3$  или  $E_4$  и переходящего в устойчивое многообразие точек  $E_0$  или  $E_1$  (гетероклинический контур  $W^U$ ).

Для параметров из областей 7 и 8 устойчивыми также оказываются точки  $E_0$  и  $E_1$ , а пары  $E_3$  и  $E_4$  не существует. В результате также наблюдается бистабильность динамики. Но в отличие от предыдущего случая здесь есть несколько особенностей.

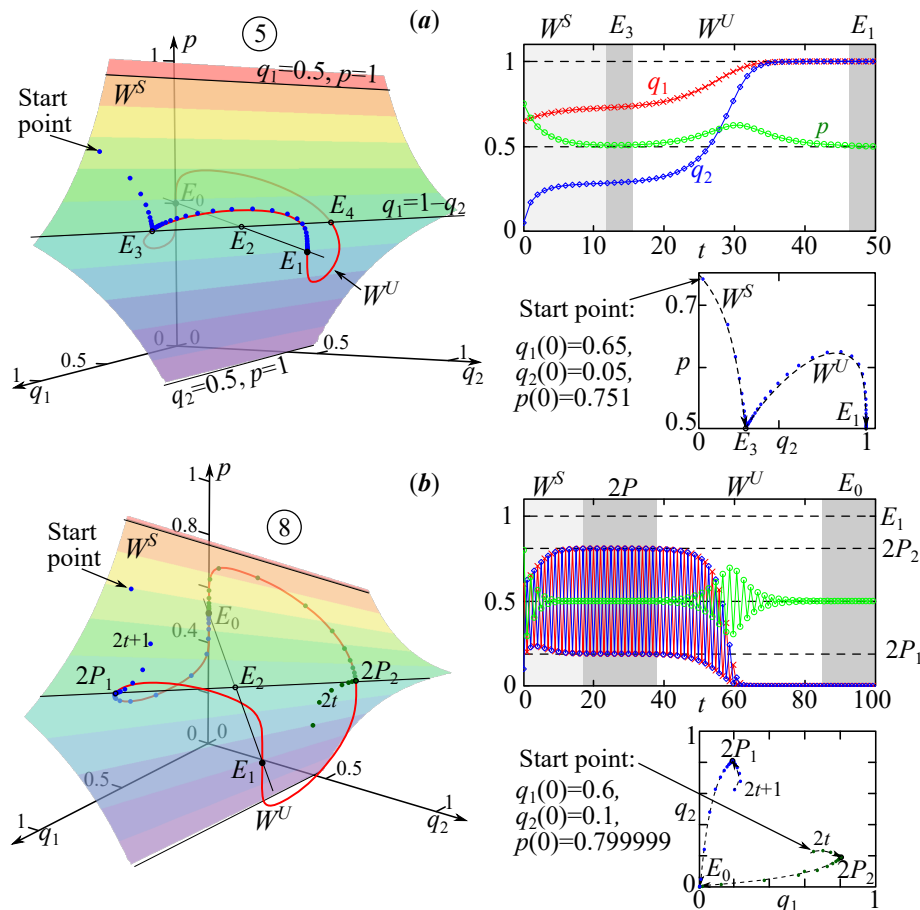


Рис. 3. Слева – фазовый портрет, справа – примеры динамики системы (3) для параметров из области 5 и 8 на рис. 2, а при  $a - s = -0.5$ ,  $m = 0.1$  и  $b - s = -0.65$ ,  $m = 0.9$  (цвет онлайн)

Fig. 3. Phase portrait (on the left) and examples of dynamics (3) (on the right) for parameters from domain 5 and 8 (monomorphic states are stable) at  $a - s = -0.5$ ,  $m = 0.1$  and  $b - s = -0.65$ ,  $m = 0.9$  (color online)

Во-первых, аналогично областям 3 и 4, два собственных значения в точках  $E_0 - E_2$  становятся отрицательными при  $m > 0.5$ . Это означает, что в окрестности неподвижных точек формируются пилообразные колебания. Можно ожидать, что при движении к одной из устойчивых точек ( $E_0$  или  $E_1$ ) возникают затухающие колебания. Однако несложно показать, что не любое возмущение или стартовая точка приводит к колебаниям, особенно у переменных  $q_1$  и  $q_2$ . Такие колебания возникают только, если координаты стартовой точки расположены симметрично относительно 1 или 0. Например, если  $0 < q_1(0) < 1 < q_2(0)$  или  $q_1(0) < 0 < q_2(0) < 1$ , что противоречит смыслу данных фазовых переменных. Однако, даже если это не так ( $0 < q_1(0) \leq q_2(0) < 1$ ), и переменные  $q_1$  и  $q_2$  не демонстрируют затухающие колебания, то колебания могут присутствовать у переменной  $p$ . Но только если  $p(0) \neq 0.5$ ; и чем больше  $p(0)$  отличается от 0.5 (но не выходит из единичного куба), тем больше размах колебаний и более длителен переходный процесс. Вместе с тем в окрестности точки  $E_2$ , расположенной в центре единичного куба, возникают колебания всех трех фазовых переменных. Условие их возникновения:  $q_1(0) \neq q_2(0)$  и  $p(0) \neq 0.5$ . Так как оба отрицательных собственных числа в этой точке лежат в единичном круге, а третье больше единицы, то эти колебания быстро сменяются монотонным ростом или падением к точке  $E_0$  или  $E_1$ .

Во-вторых, в дополнение к описанному динамическому поведению в окрестности точек  $E_0 - E_2$  для параметров из области 8 и в отображении (3) появляется пара седловых периоди-

ческих точек. Эта пара отщепляется от  $E_2$  при пересечении линии  $m = 1 + s/4$ , и ее появление сопровождается выходом одного из отрицательных собственных чисел из единичного круга. Но так как третье собственное число по-прежнему больше единицы, периодическая точка оказывается неустойчивой, то есть в данном случае имеет место субкритическая бифуркация удвоения периода. Обозначим пару этих точек через  $2P_{1,2}$ . Одну из ее координат легко вычислить, положив  $p = 0.5$ ,  $q_1 = 1 - q_2$  и дважды проитерировав одномерное отображение:

$$q \mapsto \frac{m + (1 + s - 2m)q - sq^2}{1 + 2sq(1 - q)}.$$

В результате периодическая точка системы (3) имеет вид:

$$2P_{1,2} \left( \frac{1}{2} \pm \frac{\sqrt{s(s - 4m + 4)}}{2s}, \frac{1}{2} \mp \frac{\sqrt{s(s - 4m + 4)}}{2s}, \frac{1}{2} \right).$$

Эти две точки лежат на прямой  $q_1 + q_2 = 1$  и, в какой-то мере, «замещают» отсутствующие в области  $\delta$  неподвижные точки  $E_3$  и  $E_4$ , соответствующие генетической дивергенции. Надо отметить, что эта же пара точек существует при  $s > 0$ , но лежит за пределами единичного куба.

Как и для неподвижных точек, для периодической точки можно вычислить соответствующие собственные значения матрицы Якоби, вычисленной для дважды итерированной системы (3). В результате несложно увидеть, что в области  $\delta$  пара  $2P_{1,2}$  — это седло с одномерным неустойчивым многообразием, которое образует гетероклинический контур  $W^U$ , замкнутый на устойчивые точки  $E_0$  и  $E_1$ . Так как все собственные числа в точках  $2P_{1,2}$  положительные, то отображение (3) является ориентируемым. Следовательно, существует четыре контура, а из точек  $2P_{1,2}$  можно прийти как к  $E_0$ , так и к  $E_1$ . В результате движение к устойчивым точкам  $E_0$  и  $E_1$  для любых начальных условий состоит из двух ветвей: для четных  $t$  траектория лежит ниже плоскости  $p = 0.5$ , для нечетных — выше, или наоборот в зависимости от того, где расположена начальная точка. В результате возникают колебания всех трех переменных, пример которых показан на рис. 3, б, где начальная точка расположена в окрестности многообразия  $W^S$ . В этом случае траектория вначале движется по сепаратрисной поверхности  $W^S$  в сторону периодической точки  $2P$ , где она «задерживается» на некоторое время, а затем устремляется к точке  $E_0$  или  $E_1$  вдоль двух ветвей контура  $W^U$ . Надо заметить, что ни одна траектория не пересекает поверхность  $W^S$  в этом случае.

Таким образом, при пониженной приспособленности гетерозигот, то есть при  $-1 \leq s < 0$ , генетическая дивергенция возможна только лишь как часть переходного процесса аналогично тому, как это происходит в модели с непрерывным временем [20]. Более того, при  $m < -s/4$  решения моделей с непрерывным и дискретным временем совпадают. Однако при  $m \geq 1 + s/4$  дискретный характер воспроизводства приводит к тому, что переход к одному из мономорфных состояний сопровождается пилообразными колебаниями, когда периодическим образом изменяется соотношение концентрации аллеля  $A$  в разных популяциях, чего в принципе не может быть в модели с непрерывным временем. Вполне ожидаемо, что пара неподвижных точек  $E_3$  и  $E_4$ , соответствующая дивергенции, становится устойчивой при  $m = 0$ , когда две популяции несвязанны и развиваются независимо. Аналогично случаю модели с непрерывным временем [20] точки  $E_3$  и  $E_4$  переходят в прямые неподвижных точек  $(0, 1, \bar{p})$  и  $(1, 0, \bar{p})$  ( $\bar{p} \in R$  — любое число). В результате концентрации аллелей на разных участках в асимптотическом случае принимают значения 0 или 1, в то время как их численности, выраженные через вес  $p$ , принимают любые значения (в зависимости от начальных условий). Схожие решения системы (3), соответствующие дивергенции, наблюдаются при  $m = 1$ . В этом случае устойчива пара периодических точек  $2P_{1,2}$  с координатами  $(0, 1, \bar{p})$  и  $(1, 0, \bar{p})$  ( $\bar{p} \in R$ ). В результате концентрации аллелей  $q_1$  и  $q_2$  колеблются

между 0 и 1 с противоположными фазами, а размах колебаний веса  $p$  принимает любое значение в зависимости от начального его значения.

Рассмотрим особенности динамики при  $s < -1$ , когда система, на первый взгляд, теряет содержательный смысл. С одной стороны при  $-2 < s < -1$  решения, по большей части, лежат в единичном кубе. Например, для областей 7 и 8 значения параметра  $s$  лежат в интервале  $[-2; 0]$ , и указанные выше типы динамики наблюдаются и там, и они не имеют каких-то особенностей, которые противоречат содержательному смыслу задачи. Однако при  $0 \leq m < 0.5$  есть четкая граница  $s = -1$  между областями 6–7 и 9–11. В области 9, как и в 6, нет точек  $E_3$  и  $E_4$ , соответствующих дивергенции. Устойчивы, по-прежнему, точки  $E_0$  и  $E_1$ , но в отличие от области 6 все мультипликаторы положительны. Следовательно, здесь возможно только монотонное движение к одной из этих точек.

При пересечении линии  $m = -s/4$  появляется пара точек  $E_3$  и  $E_4$ , а два собственных значения в точках  $E_0$  и  $E_1$  оказываются отрицательными. В результате для параметров из области 10 и 11 неизбежно возникают затухающие колебания вокруг точки  $E_0$  или  $E_1$ , которые всегда выходят из единичного куба почти при любых начальных условиях, за исключением случая, когда начальная точка лежит на ребрах единичного куба, то есть  $(q_1(0), q_2(0), p(0)) = E_0$  или  $E_1$  ( $p(0)$  может быть любым). Область 10 отличается от 11 лишь тем, что два собственных значения в точках  $E_3$  и  $E_4$  становятся отрицательными.

**2.2. Сложные режимы.** Пересекая границу  $s = -2$ , то есть далеко за пределом биологически значимых параметров, в системе (3) формируются сложно организованные хаотические колебания, выходящие далеко за пределы единичного куба и теряющие содержательный смысл. Несмотря на это, кратко рассмотрим их особенности, поскольку такая динамика может представлять определенный интерес для теории динамических систем как пример сложно организованных колебаний.

На линии  $s = -2$  наибольшее по модулю собственное число для каждой неподвижной точки равно  $-1$ . В результате возникает вырожденный 2-цикл вокруг точек  $E_0$ ,  $E_1$  или  $E_2$ , амплитуда которого зависит от начальных условий и значения  $m$ . При  $s < -2$  этот цикл разрушается и возникают хаотические колебания. Особенности их появления и трансформации уже невозможно описывать, анализируя лишь значения собственных чисел.

В случае сложной динамики необходимы другие критерии. Например, несложно численно определить показатели Ляпунова, а затем оценить размерность аттрактора по формуле Каплана–Йорке. Результат можно дополнить картой динамических режимов. На рис. 4, а показаны вычисленные показатели хаотической динамики системы (3), из которых следует важное наблюдение. При  $-4 < s < -2$  период колебания переменных  $q_1(t)$  и  $q_2(t)$  — всегда неограниченная величина, то есть не существует предела  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|q(t) - q(t+T)\| = 0$ ,  $T \in \mathbb{N}$  (невозможно оценить период  $T$  по конечному ряду решения системы (3)). В то время как вес  $p(t)$  может вообще не испытывать колебаний в достаточно широкой полосе параметров (черная полоса на правой части рис. 4, а). В этом диапазоне параметров после переходного процесса  $p(t)$  оказывается равным 0.5 (при  $t \rightarrow \infty$ ). Это сопровождается полной синхронизацией динамики переменных  $q_1$  и  $q_2$ . В результате точки траектории лежат на прямой  $q_1(t) = q_2(t)$ ,  $p(t) = 0.5$  в асимптотическом случае.

Численные эксперименты показывают, что если  $p(0) \neq 0.5$ , то процесс хаотической синхронизации может быть достаточно длительным, содержащим перемежающиеся участки частичной синхронизации и участки несинхронной динамики. Кроме того возможны сильные скачки переменной  $p$  на фоне вроде бы устоявшейся динамики. В результате область синхронных режимов на карте динамических режимов немного зашумлена единичными белыми точками внутри, а граница немного нечеткая, особенно при  $s$ , близких к  $-2$  и  $-4$ . Но показатель Ляпунова и размерность аттрактора нечувствительны к таким явлениям из-за усреднения и четко регистрируют описанную

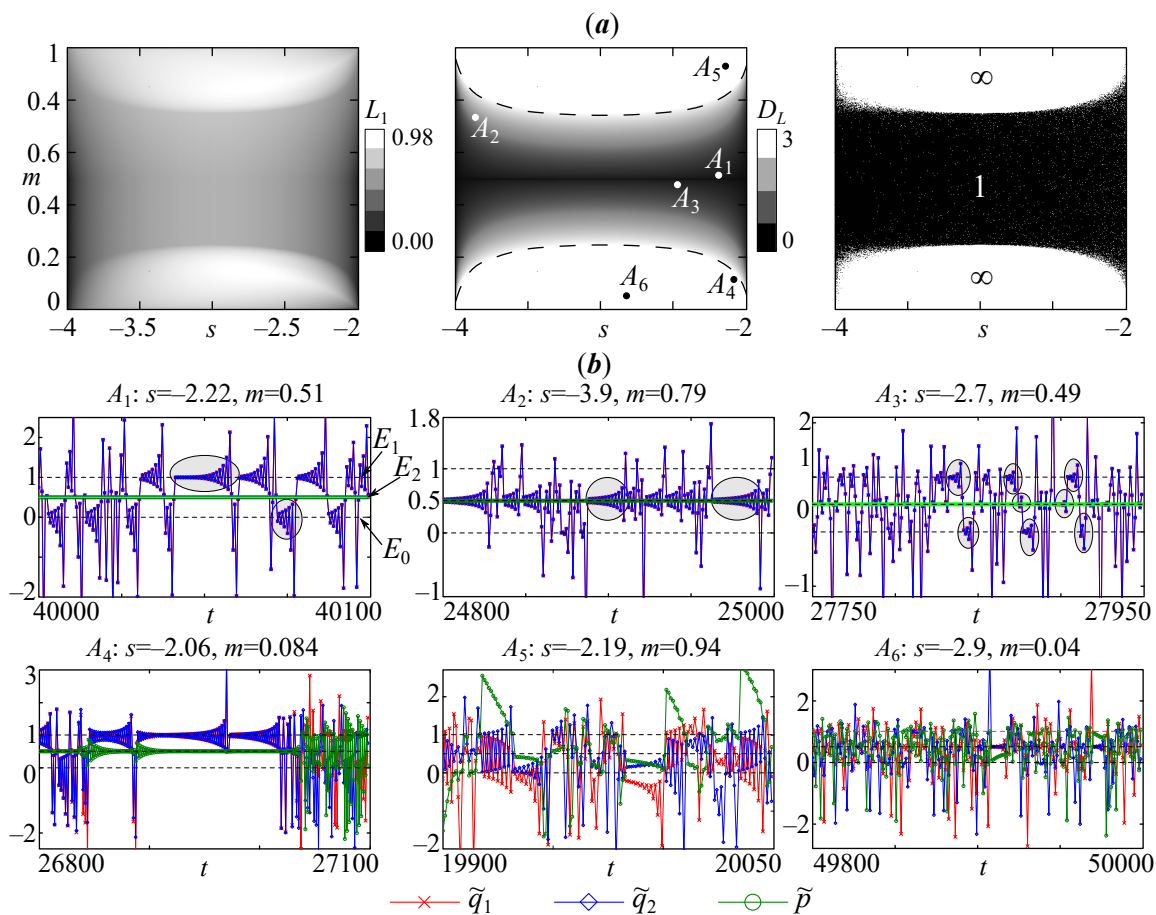


Рис. 4. *a* — Слева — старший показатель Ляпунова ( $L_1$ ), в центре — ляпуновская размерность ( $D_L$ ), справа — период колебания фазовой переменной  $p(t)$  (карта динамических режимов). *b* — Примеры синхронной (в точках  $A_1$ – $A_3$ ) и несинхронной ( $A_4$ – $A_6$ ) динамики системы (3) при указанных значениях параметров (цвет онлайн)

Fig. 4. *a* — Maximal Lyapunov exponent ( $L_1$ ), Lyapunov dimension ( $D_L$ ) and oscillation period of  $p(t)$  (dynamic regimes chart). *b* — Examples of synchronous (at points  $A_1$ – $A_3$ ) and non-synchronous ( $A_4$ – $A_6$ ) dynamics of system (3) with the shown parameter values (color online)

границу. Вне этой полосы при любых начальных условиях переменная  $p$  начинает испытывать нерегулярные колебания,  $q_1$  и  $q_2$  оказываются несинхронными между собой, а динамика становится гиперхаотической (с положительной суммой всех ляпуновских показателей и оценкой размерности, равной 3). Ближе к границе все еще регистрируются режимы, в которых синхронизация перемежается с несинхронным поведением. При удалении от границы как при малых, так и при больших  $m$ , динамика становится абсолютно несинхронной. Рис. 4, *b* показывает примеры, демонстрирующие такой переход. Расположение использованных в этих примерах значений параметров отмечено точками  $A_i$  на параметрической плоскости (см. рис. 4, *a*).

Главная особенность таких сложных режимов динамики не столько в чередовании синхронных и несинхронных режимов (перемежаемости) и росте степени хаотизации при отдалении от линии  $m = 0.5$ , сколько в структуре хаотического множества, которая вполне четко прослеживается. При минимальной степени хаотизации ( $m \sim 0.5$ ,  $s \sim -2$ ) динамику системы (3) можно представить в виде повторяющейся серии колебаний, которая состоит из чередующихся расходящихся колебаний вокруг точек  $E_0$  и  $E_1$  с квазислучайной длительностью. Так, в первом примере (точка  $A_1$ ) эллипсами выделено несколько продолжительных участков такой динамики,

которые заканчиваются резким скачком переменных  $q_1$  и  $q_2$ . После скачка траектория переходит в окрестность другой неподвижной точки, где вновь формируются расходящиеся колебания. Их продолжительность, естественно, не случайна, а зависит от того насколько близко к неподвижной точке после скачка оказалась траектория. Чем ближе, тем дольше длятся расходящиеся колебания. Несложно увидеть, что переход к точке  $E_0$  происходит «снизу», то есть траектория уходит в область с отрицательными координатами, а переход к  $E_1$  происходит «сверху», то есть из области с очень большими координатами. По всей видимости, там существуют седловые периодические точки, порождающие сепаратрисы, не допускающие неограниченных траекторий. Действительно, численно обнаружено несколько из них с небольшими периодами (2, 3, 4).

Важно подчеркнуть, что скачок фазовых переменных часто оказывается настолько большим, что на линейной шкале оси координат сложно изобразить характер колебаний. Для решения этой проблемы можно выполнить масштабирование значений фазовых переменных по следующему правилу. Для небольших по модулю значений фазовых переменных (например, от  $-1.5$  до  $1.5$ ) не применяется никакое масштабирование. Для больших положительных (больше  $1.5$ ) или малых отрицательных значений (меньше  $-1.5$ ) выполняется логарифмирование, сохраняющее знак масштабируемой переменной. В результате новая переменная, которая используется только для построения соответствующих графиков (см. рис. 4 и 5), имеет вид:

$$\tilde{q}_i = \begin{cases} \ln(q_i) + 1.5, & \text{if } q_i > 1.5, \\ q_i, & \text{if } -1.5 \leq q_i \leq 1.5, \\ -\ln(-q_i) - 1.5, & \text{if } q_i < -1.5. \end{cases}$$

Аналогичное масштабирование производится для переменной  $p$ .

Во втором примере (точка  $A_2$ ) также наблюдаются расходящиеся колебания с квазислучайной длительностью, но преимущественно вокруг полиморфной точки  $E_2$ . После нескольких «витков» на отрезке  $0 \leq q_1(t) = q_2(t) \leq 1$  ( $p(t) = 0.5$ ) траектория покидает единичный куб, достигая больших абсолютных значений, а затем возвращается к точке  $E_2$ . Но более интересна ситуация, когда траектория движется между тремя точками  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ , совершая вокруг каждой из них несколько «витков», количество которых редко велико. Квазислучайным в этом случае является не столько продолжительность расходящихся колебаний, сколько точка, в окрестности которой окажется траектория после скачка фазовых переменных. В первом примере на рис. 4,  $b$  возможна только одна серия переходов:  $E_0 \rightarrow E_1 \rightarrow E_0 \rightarrow \dots$ , где знак « $\rightarrow$ » показывает переход траектории из окрестности одной неподвижной точки к другой. Во втором примере нет никаких переходов, и наблюдаются колебания только вокруг точки  $E_2$ . В третьем примере вариантов перехода траектории между тремя точками значительно больше. Например, возможны переходы  $E_0 \rightarrow E_1 \rightarrow E_0 \rightarrow E_1 \rightarrow \dots \rightarrow E_2 \rightarrow \dots$  с достаточно редкими обходами траекторией окрестности точки  $E_2$ , или напротив, частые переходы  $E_0 \rightarrow E_2 \rightarrow E_1 \rightarrow E_0 \rightarrow \dots$  или  $E_0 \rightarrow E_1 \rightarrow E_2 \rightarrow E_0 \rightarrow \dots$  и т. д.

Наконец, когда время пребывания в окрестности каждой из неподвижных точек становится минимальным (равным 1–2 периодам) динамика системы (3) становится по-настоящему непредсказуемой, хотя и реализуемая на одномерном многообразии:  $q_1 = q_2$ ,  $p = 0.5$ . В этом случае система (1) представима в виде одномерного отображения:

$$q \mapsto \frac{2q(1 + s(1 - q))}{2 + 4sq(1 - q)},$$

которое имеет неподвижные точки  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ .

Выход из области синхронной динамики, как уже отмечалось, сопровождается перемежаемостью участков синхронной и несинхронной динамики, как в четвертом примере на рис. 4,  $b$  ( $A_4$ ). В этот момент на синхронных участках возможны серии переходов  $E_0 \rightarrow E_0$  или  $E_1 \rightarrow E_1$ ,

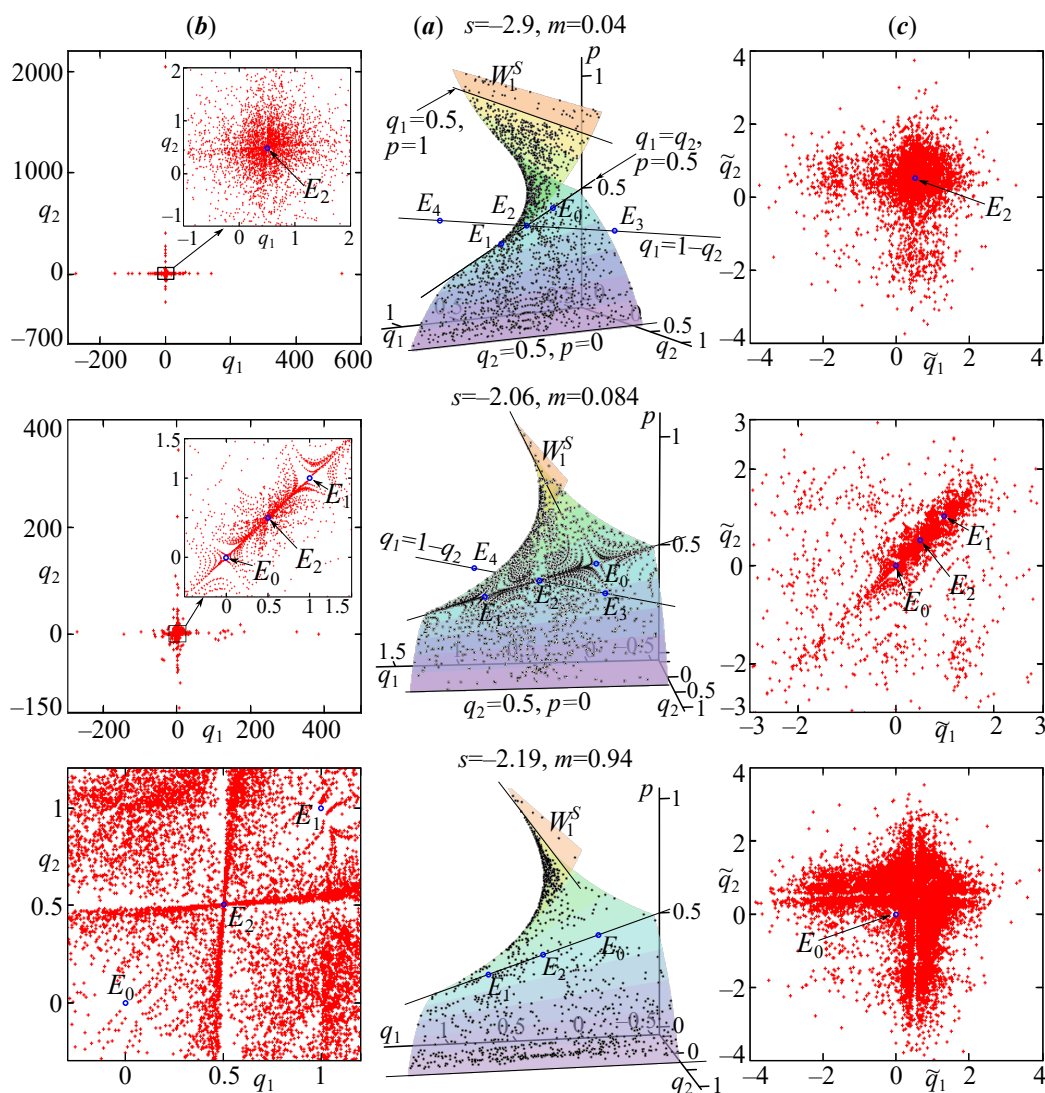


Рис. 5. Примеры гиперхаотической динамики системы (3) при указанных значениях параметров. *a* — Двумерное многообразие  $W_1^S$  с расположенными на нем фазовыми точками, а также их проекция на фазовую плоскость с естественными (*b*) и масштабированными (*c*) координатами (цвет онлайн)

Fig. 5. Examples of hyperchaotic dynamics (sum of all Lyapunov exponents is greater than zero) of system (3) for the shown parameters values. *a* — 2D manifold  $W_1^S$  with the orbit lying on it, and its projection onto the phase plane in natural (*b*) and scaled (*c*) coordinates (color online)

разделенные скачками фазовых переменных. Но более интересно, что в этой области, прежде чем полностью потерять синхронизацию, возникают режимы, содержащие участки расходящихся или затухающих колебаний переменных  $q_1$  и  $q_2$ , и достаточно монотонные переменной  $p$  (точка  $A_5$  на рис. 4, *b*). В этом случае колебания переменных  $q_1$  и  $q_2$  противофазные, которые сходятся (или расходятся) к разным значениям. Это указывает на то, что на двумерном многообразии, на котором в этом случае реализуются все несинхронные режимы, существуют седловые неподвижные (помимо  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ ) или периодические точки, притягивающие фазовую траекторию. Аналогично синхронным режимам между ними происходят переходы с сильными скачками переменных.

Наконец при малых или больших значениях  $m$  динамика всех переменных оказывается абсолютно несинхронной и гиперхаотической, как в последнем примере на рис. 4, *b*.



Рассмотрим величину  $Q'(t) = p(t)q_1(t) - (1-p(t))q_2(t) - p(t)$ . Численные расчеты показывают, что все сложные режимы динамики лежат на поверхности, задаваемой уравнением:  $Q' = 1/2$ . Кроме того синхронные режимы лежат на части этой поверхности (на прямой  $q_1(t) = q_2(t)$ ,  $p(t) = 0.5$ ). Действительно, подставив в  $Q'$  значения фазовых переменных, соответствующих устоявшейся хаотической динамики, можно убедиться, что сумма квадратов отклонения фазовой траектории от этой поверхности не превосходит  $10^{-9}$ , то есть

$$\sum_{t=M}^N \left( p(t)q_1(t) - (1-p(t))q_2(t) - p(t) - 0.5 \right)^2 \lesssim 10^{-9},$$

где  $N > M$  — достаточно большие целые числа,  $q_1(t)$ ,  $q_2(t)$  и  $p(t)$  — координаты фазовых точек системы (3) при  $-4 < s < -2$ . Строго доказать существование этого многообразия пока не удалось.

Обозначим многообразие, задаваемое уравнением  $Q' = 1/2$ , как  $W_1^S$ . Нетрудно заметить, что  $W_1^S$  пересекается с  $W^S$  вдоль следующих прямых:  $q_1 = 0.5$ ,  $q_2 \in R$ ,  $p = 1$ ;  $q_1 \in R$ ,  $q_2 = 0.5$ ,  $p = 0$ ;  $q_1 = q_2 = 0.5$ ,  $p \in R$ . На рис. 5, а показана эта поверхность с лежащими на ней фазовыми точками в случае гиперхаотической динамики.

Правый и левый столбцы рис. 5 показывают, что при разных значениях параметров фазовые точки системы (3) неоднородно заполняют многообразие  $W_1^S$ . В показанных примерах фазовые точки концентрируются вдоль собственных подпространств седловых точек  $E_0$  и  $E_1$ , а хаотическое множество содержит неподвижную точку  $E_2$ . Этот факт требует отдельного обстоятельного исследования.

### 3. Особенности динамики в случае постоянной численности

Рассмотрим ситуацию, при которой на разных территориях численности популяций остаются постоянными во времени или изменяются синхронно. В результате отношение численностей  $p = N_1/(N_1 + N_2)$  оказывается постоянной величиной, такой что  $0 < p < 1$ . В этом случае система (3) имеет вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G_1(t)} \left( (1-m)q_1(t)(1+s(1-q_1(t))) + m\frac{1-p}{p}q_2(t)(1+s(1-q_2(t))) \right), \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G_2(t)} \left( (1-m)q_2(t)(1+s(1-q_2(t))) + m\frac{p}{1-p}q_1(t)(1+s(1-q_1(t))) \right), \end{cases} \quad (5)$$

где нормировочные множители, как и прежде, будут  $G_1(t) = (1-m)(1+2sq_1(t)(1-q_1(t))) + m\frac{1-p}{p}(1+2sq_2(t)(1-q_2(t)))$  и  $G_2(t) = (1-m)(1+2sq_2(t)(1-q_2(t))) + m\frac{p}{1-p}(1+2sq_1(t)(1-q_1(t)))$ .

Система отображений (5) при разных значениях параметров  $s$ ,  $m$  и  $p$  имеет от трех до девяти неподвижных точек. Аналитически в данном случае можно выразить лишь первые три точки, которые всегда совпадают с точками  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$  системы (3) и существуют всегда. Оставшиеся точки находятся лишь численно как корни полинома шестой степени. Это несколько не мешает определить, что они появляются либо путем расщепления точек  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$  на дополнительную пару неподвижных точек (бифуркация вил), либо в результате седло-узловой бифуркации. На рис. 6, а, с показаны конкретные границы рождения этих неподвижных точек, а также области их устойчивости при вариации параметров. Ниже показаны нульклины системы (5), точки пересечения которых соответствуют неподвижным точкам системы (5). Выколотая точка показывает, что неподвижная точка — седло или неустойчивый узел (исток), жирная точка — устойчивый узел (сток).

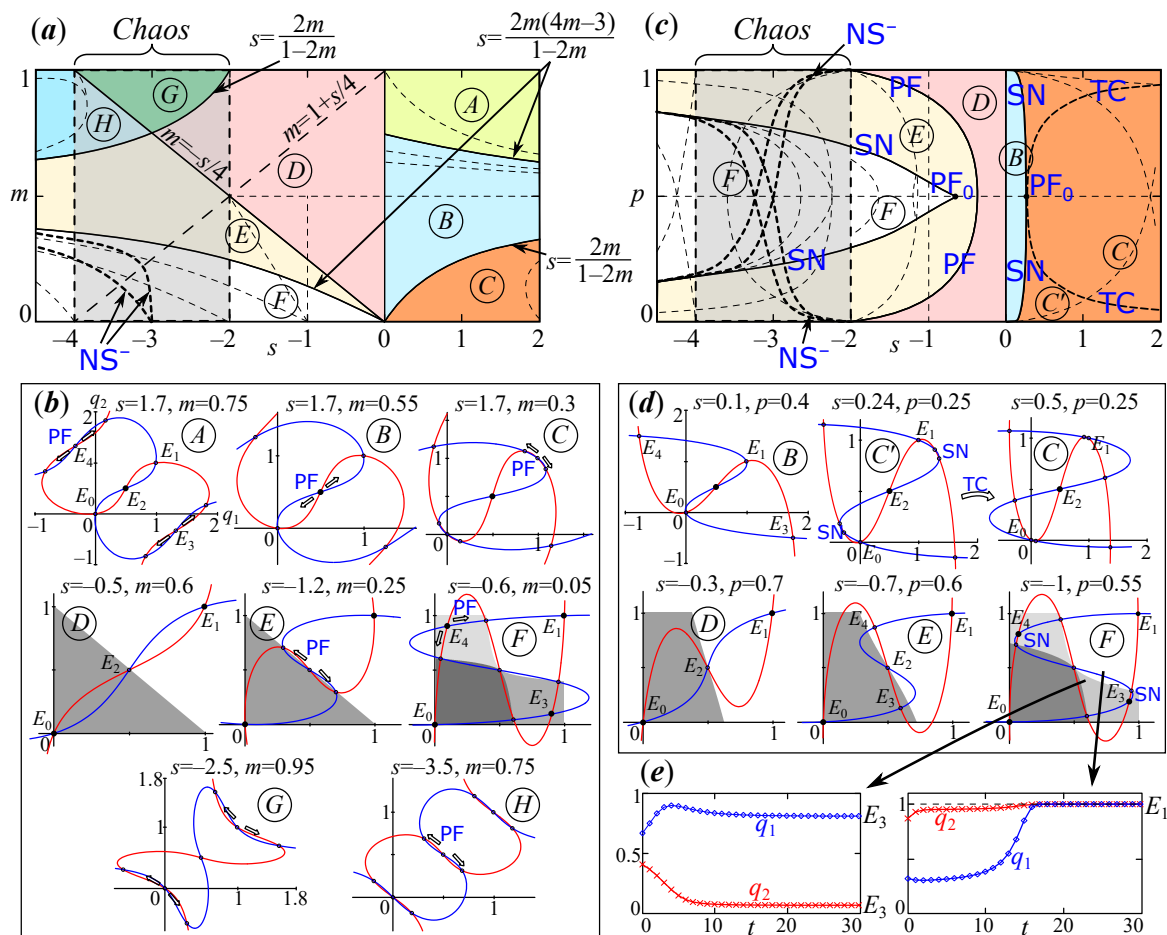


Рис. 6. *a, c* – Параметрический портрет с выделенной областью хаотической динамики (*Chaos*). *b, d* – Нульклины системы (5), показывающие число и расположение неподвижных точек в разных областях параметрического пространства. Нульклины совмещены с бассейнами притяжения би- и квадростабильных режимов. *e* – Пример динамики в случае квадростабильности. Использованы следующие значения параметров: *a, b* –  $p = 0.5$  и *c, d, e* –  $m = 0.1$ , остальные значения указаны на рисунке (цвет онлайн)

Fig. 6. *a, c* – Parametric portrait (bifurcation diagram) with highlighted area of chaotic dynamics (*Chaos*). *b, d* – Nullclines of system (5), showing the number and location of fixed points in different regions of the parametric space, are combined with attraction basins of bi- and quadstable regimes. *e* – Examples of dynamics in the case of quadstability (two divergent and two monomorphic states are stable). The following parameter values have been used: *a, b* –  $p = 0.5$  and *c, d, e* –  $m = 0.1$ , other values are shown in the figure (color online)

Как и в общем случае (система (3)) при высокой приспособленности гетерозигот, то есть  $s > 0$ , в популяции всегда устанавливается полиморфизм (устойчива точка  $E_2$ ). Вариация других параметров лишь меняет число неподвижных точек, тип устойчивости (седла переходят в неустойчивые узлы или наоборот), а также механизм их рождения. На рис. 6, *a, c* области разного цвета (оттенки серого) соответствуют параметрам, при которых в системе (5) существует разное число неподвижных точек. Соответственно при пересечении их границ рождаются или исчезают некоторые из точек. Так, рис. 6, *b* показывает, например, что при переходе из области *B* в *A*, от точек  $E_3$  и  $E_4$  одновременно отщепляется две пары точек. Причем таким образом, что точка  $E_3$  или  $E_4$  лежит между ними, на равном от них расстоянии. Но происходит это только при большом значении коэффициента миграции  $m > 0.5$  и  $p = 0.5$ . В общем случае  $p \neq 0.5$  дополнительные пары точек появляются в результате седло-узловой бифуркации в

стороне от точек  $E_3$  и  $E_4$ . Аналогичным образом при  $p = 0.5$  и переходе из области  $B$  в  $C$  рождается одна пара точек вокруг полиморфной точки  $E_2$ . При  $p \neq 0.5$  она появляется в результате седло-узловой бифуркации (см. рис. 6, *c*). Аналогично системе (3) при высоких значениях параметра миграции  $m > 0.5$  часть собственных чисел оказывается отрицательной (в том числе для устойчивой точки  $E_2$ ). В результате движение к устойчивой полиморфной точке  $E_2$  при определенных начальных условиях сопровождается затухающими колебаниями фазовых переменных  $q_1$  и  $q_2$ . Здесь можно пояснить, что пунктирные линии на рис. 6, *a*, *c* показывают параметры, при которых действительная часть собственных чисел меняет свой знак или они расположены на единичной окружности. То есть при пересечении этих линий в системе (5) происходят определенные качественные изменения, которые при  $s > 0$  хоть и не влияют на устойчивость точки  $E_2$ , но существенно изменяют характер переходной динамики. Вообще режимы динамики здесь аналогичны отмеченным для полной системы (3).

При низкой приспособленности гетерозигот ( $s < 0$ ) наблюдается бистабильность динамики. В этом случае точки  $E_0$  и  $E_1$ , существовавшие и при  $s > 0$ , приобретают устойчивость при переходе из областей  $A$ ,  $B$  или  $E$  в область параметров  $D$ , то есть при  $-2 < s < 0$  и  $0 < p < 1$ . Вместе с тем, при относительно низком коэффициенте миграции в системе (5) устойчивыми оказываются уже четыре точки. Происходит это при переходе в область  $F$ . В этом случае можно говорить, что система (5) становится квадростабильной, а в системе двух популяций возможна устойчивая генетическая дивергенция (рис. 6, *e*). Это становится возможным благодаря дополнительной бифуркации. Строго при  $p = 0.5$  на границе между  $E$  и  $F$  от седловых точек  $E_3$  и  $E_4$  отщепляется пара неустойчивых точек, а сами  $E_3$  и  $E_4$ , напротив, приобретают устойчивость (рис. 6, *b*). При  $p \neq 0.5$  точки  $E_3$  и  $E_4$  всегда неустойчивы, а дополнительные две пары устойчивой и неустойчивой точек (седло и узел) появляются в стороне от них (рис. 6, *d*). Однако в дальнейшем они могут испытать транскритическую бифуркацию и устойчивая точка окажется между двумя седлами, хоть и не так симметрично как в случае  $p = 1/2$ . Подробнее об этой бифуркации в случае модели с непрерывным временем написано в [20]. Здесь важно отметить, что чем сильнее величина параметра  $p$  отличается от  $1/2$ , тем при более низких значениях  $s$  происходит эта бифуркация (появление квадростабильных режимов) (см. рис. 6, *c*). Кроме того рост коэффициента миграции  $m$  «отодвигает» эту границу ближе к области хаотической динамики, границы которой не зависят от  $m$  и  $p$ . В результате при высоких значениях  $m$  неподвижные точки, соответствующие генетической дивергенции ( $E_3$  и  $E_4$ ), оказываются неустойчивыми либо не существуют, и вне области хаотической динамики ( $-2 < s < 0$ ) устойчивы лишь мономорфные точки  $E_0$  и  $E_1$ , соответствующие мономорфному состоянию популяций.

При высоких значениях параметра миграции  $m$  вместо отсутствующих точек, соответствующих дивергенции, появляются периодические точки периода 2, которые вновь делают модель (5) квадростабильной в определенном смысле. При  $p = 1/2$  одна из этих пар совпадает с точкой  $2P_{1,2}$ , найденной для системы (3). При таком значении веса  $p$  можно точно определить диапазон параметров рождения этих точек и указать область их устойчивости. Она существует и имеет положительные координаты при  $4(m - 1) < s < 0$ . Ее появление связано с субкритической бифуркацией удвоения периода точки  $E_2$  при пересечении линии  $PD^-$  и переходе параметров из области  $D$  в  $D'$  (рис. 7, *a*). При  $-2 < s < 2(1 - m)(4m - 1)/(1 - 2m)$  и  $m > 0.5$  пара точек  $2P_{1,2}$  оказывается устойчивой. В момент пересечения линии  $PF$  и переходе из области  $D'$  в  $D''$ , от нее отщепляется пара седловых точек, и точки  $2P_{1,2}$  приобретают устойчивость. В этот момент от бассейна притяжения точек  $E_0$  и  $E_1$  (слева на рис. 7, *b*) отделяются две области притяжения точек  $2P_{1,2}$  (справа на рис. 7, *b*). Размер этих областей увеличивается по мере роста коэффициента миграции и роста расстояний между седловыми точками.

Содержательно появление пары периодических точек  $2P_{1,2}$  свидетельствует о том, что в системе двух связанных популяций с низкой приспособленностью гетерозигот генетическая

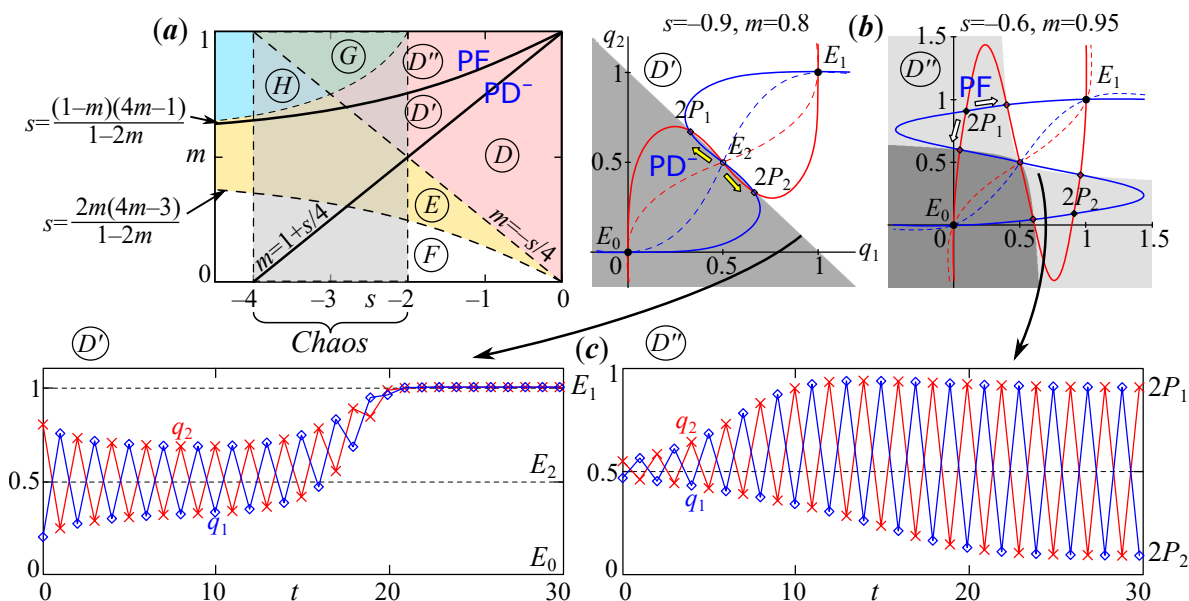


Рис. 7. *a* – Параметрический портрет системы (5) при  $p = 0.5$  с нанесенной на него линией субкритической бифуркации удвоения периода  $PD^-$  и последующей бифуркации вил  $PF$ , после которой периодическая точка  $2P_{1,2}$  (2-цикл) приобретает устойчивость. *b* – Нульклины системы (5) (пунктирная линия) и второй итерации системы (5) (сплошная), а также бассейны притяжения устойчивых точек  $E_0$ ,  $E_1$  и  $2P_{1,2}$ . *c* – Примеры динамики в случае би- (слева) и квадростабильности (справа). Начало стрелки показывает примерное расположение стартовой точки (цвет онлайн)

Fig. 7. *a* – Parametric portrait of system (5) at  $p = 0.5$  with a line of subcritical period doubling bifurcation  $PD^-$  and subsequent supercritical pitchfork bifurcation  $PF$  after which the periodic point  $2P_{1,2}$  (2-cycle) becomes stable. *b* – Nullclines of system (5) (dotted line) and second iteration of (5) (solid) as well as the attraction basins of stable points  $E_0$ ,  $E_1$  and  $2P_{1,2}$ . *c* – Examples of dynamics in the case of bi- (left) and quadstability (right). The arrow start shows the location of the starting point (color online)

дивергенция оказывается возможной не только при низком коэффициенте миграции, и не только как часть переходной динамики. Это становится возможным, если сохраняется соотношение численностей ( $p = const$ ). Однако в отличие от случая слабой миграции, дивергенция в этом случае проявляется в виде периодических колебаний между двумя состояниями, которые также сосуществуют с двумя устойчивыми мономофными состояниями популяции ( $E_0$  или  $E_1$ ). Эти колебания проявляются в том, что концентрации аллеля  $A$  на разных участках испытывают периодические противофазные колебания с периодом 2 между состояниями с высокой концентрацией аллеля  $A$  на первой территории и низкой концентрацией аллеля  $a$  на второй территории или наоборот. Если при этом пара точек  $2P_{1,2}$  существует, но пока не устойчива (в области параметров  $D'$ ), то генетическая дивергенция в виде колебаний может наблюдаться лишь как часть переходного процесса при специально подобранных начальных условиях. Пример такой динамики показан слева на рис. 7, *c* и в целом схож с динамикой на рис. 3, *b*. В данном случае стартовая точка выбрана близко к сепаратрисе  $q_2 = 1 - q_1$ . Однако при достаточно большом коэффициенте миграции (область  $D''$ ) эти колебания оказываются устойчивыми и наблюдаются неограниченное время (пример справа на рис. 7, *b*). Интересно, что при более низких значениях коэффициента отбора гетерозигот  $s$  дивергенция возможна при более низком коэффициенте связи. Однако, пересекая границу при  $s < -1$  устойчивые периодические точки  $2P_{1,2}$  выходят из единичного квадрата и система (5), как и полная система (3), теряет содержательный смысл.

В общем случае  $p \neq 1/2$  описанный сценарий рождения устойчивого периодического режима качественно не меняется. По мере того как значение веса  $p$  отдалается от 0.5, точки

$2P_{1,2}$  и окружающие их седла оказываются расположенными менее симметрично. В результате амплитуда колебаний концентраций аллеля  $A$  на разных участках оказывается разной (больше там, где меньше численность). Кроме того бифуркационные линии  $PD^-$  и  $PF$  смещаются выше, то есть 2-цикл возникает при еще более высоких значениях  $m$  по мере роста разницы  $|p - 0.5|$ .

В области хаотической динамики эти периодические точки также существуют, но не устойчивы. Кроме того в системе (5) эти точки существуют и при  $s > 0$ , однако лежат они за пределами первого квадранта и всегда неустойчивы.

Свойства хаотической динамики системы (3) и (5) в целом схожи. Однако помимо синхронных (при высоких и низких  $p$ ) и абсолютно несинхронных хаотических режимов (при  $p$  близких к 0.5) система (5) также демонстрирует противофазные хаотические колебания переменных  $q_1$  и  $q_2$ . В любом случае динамика состоит из участков расходящихся колебаний вокруг точек  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$  с квазислучайной длительностью, как и для модели (3).

Из других особенностей системы (5) можно отметить появление девяти неподвижных точек при высоких значениях  $m > 0.5$  и  $s < -2$ . Их появление связано с последовательностью «удвоенный» точек  $E_0$ ,  $E_1$  и  $E_2$ , что не наблюдалось в модели (3). В области  $G$  пара точек отщепляется от точек  $E_0$  и  $E_1$ , а в области  $H$  еще и от  $E_2$ . Здесь также верно, что при  $p = 0.5$  эти дополнительные точки рождаются вследствие бифуркации вил ( $PF$ ), а при  $p \neq 0.5$  вследствие седло-узловой бифуркации ( $SN$ ). Однако среди этих дополнительных точек никогда не бывает устойчивых. Лишь покидая область хаотической динамики (при  $s < -4$ ), из девяти неподвижных точек устойчивой становится полиморфная точка  $E_2$  (крайняя левая часть диаграммы на рис. 6, а, с).

Другая особенность системы (5) связана с тем, что к линиям локальных бифуркаций системы (5), в общем-то, схожих с бифуркациями полной системы (3) или аналогичной модели с непрерывным временем [20], добавляются несколько границ, на которых часть собственных чисел — это комплексно-сопряженные величины. Однако существуют они только в области хаотической динамики (*Chaos* на рис. 6, а, с) при  $-4 < s < -2$  и  $0 < p < 1$ . На рис. 6, а, с эти линии обозначены символом  $NS^-$ , где знак « $\leftrightarrow$ » указывает на то, что этой бифуркации подвержены только неустойчивые точки, которые появляются совместно с точками, соответствующими генетической дивергенции. Поэтому довольно сложно судить об изменениях в динамике, связанных с этими точками, особенно в области хаотической динамики.

### Заключение

В данной работе была рассмотрена простейшая модель первичной генетической дивергенции в системе двух связанных панмиктических популяций с непересекающимися поколениями и четкой стадийностью развития. В отличие от большинства подобных работ, посвященных поиску условий сохранения полиморфизма, дивергенции и географической изменчивости [7, 10, 11, 18], рассмотрена наиболее полная модель, учитывающая как частоты аллелей, так и численности связанных популяций. Современными методами анализа динамических систем указаны конкретные бифуркации, которые приводят к дивергенции. Построены бифуркационные диаграммы, фазовые портреты и бассейны притяжений. На основе аналога карт седел произведена классификация областей в пространстве параметров, которые отличаются типом динамики (в том числе, переходной динамики).

Дискретное представление времени в модели приводит к некоторым отличиям от аналогичной модели с непрерывным временем, рассмотренной нами ранее [20]. При небольших значениях коэффициента миграции ( $m < 0.5$ ) совпадают бифуркационные линии, на которых рождаются решения, соответствующие дивергенции. Решения в этом случае качественно эквиваленты. Существенные отличия наблюдаются при высоких значениях коэффициента миграции ( $m > 0.5$ ), когда при определенных условиях возникают колебания частот аллелей или соотношения численностей.

Режимы, соответствующие дивергенции, возможны при пониженной приспособленности гетерозигот, когда динамика оказывается бистабильной или даже квадростабильной. В случае бистабильности дивергенция возможна только как часть переходного процесса, если соответствующие дивергенции решения существуют, но пока неустойчивы (хотя бистабильность возможна и без существования этого дополнительного решения). Стабилизация дивергентного состояния происходит при определенных ограничениях, накладываемых на рост численности. Например, при введении экологического лимитирования роста численности. Появление устойчивой генетической дивергенции сопровождается рядом качественных перестроек. При слабой связи происходит субкритическая бифуркация вил полиморфной неподвижной точки, за ней следует суперкритическая бифуркация вил (в случае равных численностей на обеих территориях), либо седло-узловая бифуркация (при неравных численностях). При сильной связи сценарий аналогичен, однако вместо субкритической бифуркации полиморфной неподвижной точки происходит субкритическое удвоение периода, а последующая бифуркация рождает устойчивую периодическую точку (2-цикл). В этом случае динамика оказывается квадростабильной — в зависимости от начальной генетической структуры обе популяции оказываются генетически однородными (мономорфизм), либо они демонстрируют существенные различия в структуре (дивергенция). При высоких значениях коэффициента миграции дивергенция сопровождается противофазными колебаниями частот аллелей на разных территориях.

Обнаружены сложные режимы динамики, которые хотя и не имеют содержательного биологического смысла, но могут быть интересны как пример сложноорганизованной динамики. Их особенность заключается в серии расходящихся колебаний вокруг разных неподвижных точек, соответствующих мономорфизму или полиморфизму в смежных популяциях, и квазислучайных переходов между ними.

## Список литературы

1. *Haldane J. B. S.* A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. The influence of partial self-fertilisation, inbreeding, assortative mating, and selective fertilisation on the composition of Mendelian populations, and on natural selection // *Biological Reviews*. 1924. Vol. 1, no. 3. P. 158–163. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x.
2. *Fisher R. A.* The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p. DOI: 10.5962/bhl.title.27468.
3. *Wright S.* Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. 1931. Vol. 16, no. 2. P. 97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
4. *Фрисман Е. Я., Шаниро А. П.* Избранные математические модели дивергентной эволюции популяций. М.: Наука, 1977. 152 с.
5. *Свирижев Ю. М., Пасеков В. П.* Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 512 с.
6. *Фрисман Е. Я.*, Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
7. *Bürger R.* A survey of migration-selection models in population genetics // *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*. 2014. Vol. 19, no. 4. P. 883–959. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.883.
8. *Carroll S. P., Hendry A. P., Reznick D. N., Fox C. W.* Evolution on ecological time-scales // *Functional Ecology*. 2007. Vol. 21, no. 3. P. 387–393. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x.
9. *Pelletier F., Garant D., Hendry A. P.* Eco-evolutionary dynamics // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009. Vol. 364, no. 1523. P. 1483–1489. DOI: 10.1098/rstb.2009.0027.
10. *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.
11. *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.
12. *Neverova G. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Y.* Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // *Nonlinear Dyn.* 2020. Vol. 101, no. 1. P. 687–709. DOI: 10.1007/s11071-020-05745-w.
  13. *Zhdanova O. L., Frisman E. Y.* Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: The complex effect of age structure and maternal selection // *Journal of Theoretical Biology*. 2021. Vol. 512. P. 110564. DOI: 10.1016/j.jtbi.2020.110564.
  14. *Telschow A., Hammerstein P., Werren J. H.* The effect of Wolbachia on genetic divergence between populations: Models with two-way migration // *The American Naturalist*. 2002. Vol. 160, no. S4. P. S54–S66. DOI: 10.1086/342153.
  15. *Fussmann G. F., Loreau M., Abrams P. A.* Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems // *Functional Ecology*. 2007. Vol. 21, no. 3. P. 465–477. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x.
  16. *Tellier A., Brown J. K. M.* Stability of genetic polymorphism in host–parasite interactions // *Proc. R. Soc. B*. 2007. Vol. 274, no. 1611. P. 809–817. DOI: 10.1098/rspb.2006.0281.
  17. *Nagylaki T., Lou Y.* The dynamics of migration–selection models // In: Friedman A. (ed) *Tutorials in Mathematical Biosciences IV*. Vol. 1922 of *Lecture Notes in Mathematics*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. P. 117–170. DOI: 10.1007/978-3-540-74331-6\_4.
  18. *Akerman A., Bürger R.* The consequences of gene flow for local adaptation and differentiation: a two-locus two-deme model // *J. Math. Biol.* 2014. Vol. 68, no. 5. P. 1135–1198. DOI: 10.1007/s00285-013-0660-z.
  19. *Пасеков В. П.* К анализу слабого двулокусного отбора по жизнеспособности и квазиравновесия по сцеплению // *Доклады Академии наук*. 2019. Т. 484, № 6. С. 781–785. DOI: 10.31857/S0869-56524846781-785.
  20. *Фрисман Е. Я., Кулаков М. П.* О генетической дивергенции в системе двух смежных популяций, обитающих на однородном ареале // *Известия вузов. ПНД*. 2021. Т. 29, № 5. С. 706–726. DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726.
  21. *Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л.* Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. II // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2021. № 3. С. 227–240. DOI: 10.31857/S000233292103005X.
  22. *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.
  23. *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.
  24. *Гонченко А. С., Гонченко С. В., Казаков А. О., Козлов А. Д.* Математическая теория динамического хаоса и её приложения: Обзор. Часть 1. Псевдогиперболические аттракторы // *Известия вузов. ПНД*. 2017. Т. 25, № 2. С. 4–36. DOI: 10.18500/0869-6632-2017-25-2-4-36.

## References

1. Haldane JBS. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. The influence of partial self-fertilisation, inbreeding, assortative mating, and selective fertilisation on the composition of Mendelian populations, and on natural selection. *Biological Reviews*. 1924;1(3): 158–163. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1924.tb00546.x.

2. Fisher RA. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press; 1930. 272 p. DOI: 10.5962/bhl.title.27468.
3. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931;16(2):97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
4. Frisman EY, Shapiro AP. Selected Mathematical Models of Divergent Evolution of Populations. Moscow: Nauka; 1977. 152 p. (in Russian).
5. Svirezhev YM, Pasekov VP. Fundamentals of Mathematical Genetics. Moscow: Nauka; 1982. 512 p. (in Russian).
6. Frisman EY. Primary Genetic Divergence (Theoretical Analysis and Modeling). Vladivostok: FESC AS USSR; 1986. 160 p. (in Russian).
7. Bürger R. A survey of migration-selection models in population genetics. *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*. 2014;19(4):883–959. DOI: 10.3934/dcdsb.2014.19.883.
8. Carroll SP, Hendry AP, Reznick DN, Fox CW. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*. 2007;21(3):387–393. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x.
9. Pelletier F, Garant D, Hendry AP. Eco-evolutionary dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2009;364(1523):1483–1489. DOI: 10.1098/rstb.2009.0027.
10. Yeaman S, Otto SP. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*. 2011;65(7):2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.
11. Bertram J, Masel J. Different mechanisms drive the maintenance of polymorphism at loci subject to strong versus weak fluctuating selection. *Evolution*. 2019;73(5):883–896. DOI: 10.1111/evo.13719.
12. Neverova GP, Zhdanova OL, Frisman EY. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability. *Nonlinear Dyn.* 2020;101(1):687–709. DOI: 10.1007/s11071-020-05745-w.
13. Zhdanova OL, Frisman EY. Genetic polymorphism under cyclical selection in long-lived species: The complex effect of age structure and maternal selection. *Journal of Theoretical Biology*. 2021;512:110564. DOI: 10.1016/j.jtbi.2020.110564.
14. Telschow A, Hammerstein P, Werren JH. The effect of Wolbachia on genetic divergence between populations: Models with two-way migration. *The American Naturalist*. 2002;160(S4):S54–S66. DOI: 10.1086/342153.
15. Fussmann GF, Loreau M, Abrams PA. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*. 2007;21(3):465–477. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x.
16. Tellier A, Brown JKM. Stability of genetic polymorphism in host–parasite interactions. *Proc. R. Soc. B*. 2007;274(1611):809–817. DOI: 10.1098/rspb.2006.0281.
17. Nagylaki T, Lou Y. The dynamics of migration–selection models. In: Friedman A, editor. *Tutorials in Mathematical Biosciences IV*. Vol. 1922 of *Lecture Notes in Mathematics*. Berlin, Heidelberg: Springer; 2008. P. 117–170. DOI: 10.1007/978-3-540-74331-6\_4.
18. Akerman A, Bürger R. The consequences of gene flow for local adaptation and differentiation: a two-locus two-deme model. *J. Math. Biol.* 2014;68(5):1135–1198. DOI: 10.1007/s00285-013-0660-z.
19. Paskov VP. On the analysis of weak two-locus viability selection and quasi-linkage equilibrium. *Dokl. Biol. Sci.* 2019;484(1):23–26. DOI: 10.1134/S0012496619010071.
20. Frisman EJ, Kulakov MP. On the genetic divergence of two adjacent populations living in a homogeneous habitat. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2021;29(5):706–726 (in Russian). DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726.
21. Frisman EY, Zhdanova OL, Kulakov MP, Neverova GP, Revutskaya OL. Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: Results and prospects. Part II. *Biology Bulletin*. 2021;48(3):239–250. DOI: 10.1134/S1062359021030055.

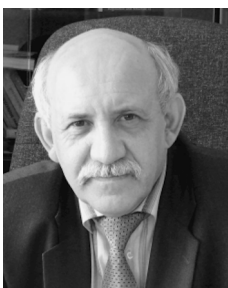


22. Altrock PM, Traulsen A, Reeves RG, Reed FA. Using underdominance to bi-stably transform local populations. *Journal of Theoretical Biology*. 2010;267(1):62–75. DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004.
23. Láruson ÁJ, Reed FA. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks. *Journal of Theoretical Biology*. 2016;390:156–163. DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023.
24. Gonchenko AS, Gonchenko SV, Kazakov AO, Kozlov AD. Mathematical theory of dynamical chaos and its applications: review part 1. Pseudohyperbolic attractors. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2017;25(2):4–36. DOI: 10.18500/0869-6632-2017-25-2-4-36.



*Кулаков Матвей Павлович* — родился в Биробиджане Еврейской автономной области (1982). Окончил Биробиджанский государственный педагогический институт (2004). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук, по специальности «биофизика» (2018). Старший научный сотрудник лаборатории математического моделирования популяционных и экологических систем Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН. Научные интересы связаны с использованием методов нелинейной динамики, качественной теории дифференциальных уравнений, бифуркаций, хаоса и синхронизации для изучения особенностей функционирования пространственно распределенных живых систем: популяций животных и биологических сообществ.

Россия, 679016, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4  
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН  
E-mail: k\_matvey@mail.ru  
ORCID: 0000-0002-7060-2731  
AuthorID: 170285



*Фрисман Ефим Яковлевич* — родился в 1948 году в г. Сталинабад (ныне Душанбе). Окончил Новосибирский государственный университет (1971). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности «генетика» (1982) и доктора биологических наук по специальности «биофизика» (1989). Член-корреспондент Российской академии наук по специальности «общая биология» (2011). После окончания университета работал в Институте автоматики и процессов управления ДВО РАН: занимал должности от стажера-исследователя до заведующего лабораторией. С 2002 по 2017 — директор Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН. Ныне — научный руководитель этого института. Автор более 200 публикаций по общим вопросам математического моделирования и по конкретным моделям экологических и популяционных систем. Научные интересы связаны с моделированием динамики популяционных и экологических систем, математической популяционной генетикой и задачами оптимального управления.

Россия, 679016, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4  
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН  
E-mail: frisman@mail.ru  
ORCID: 0000-0003-1629-2610  
AuthorID: 1986