

Моделирование и анализ сценариев первичной генетической дивергенции в системе популяций с локальными и глобальными связями

М. П. Кулаков¹✉, Фрисман Е. Я.¹

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

E-mail: ✉k_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2026, принята к публикации 15.10.2026,
опубликована онлайн 15.10.2026

Аннотация. Цель — изучение механизмов пространственной дифференциации (дивергенции) генетически наследуемых признаков в системе миграционно связанных популяций диплоидных организмов, заселяющих кольцевой ареал. Методы. Развивается динамическая модель с дискретным временем, описывающая изменения генетической структуры (частот признака) и численности в популяционных системах со случайной миграцией. Рассматривается два типа связи: локальная (близкодействующая) — возможна на небольшие расстояния, и глобальная (дальнодействующая) — обеспечивает мгновенный перенос генов (признаков) на удаленные участки ареала. С помощью множественных симуляций и анализа показателей коллективной динамики (средние частоты, их вариация, стандартное отклонение, параметр порядка) оцениваются вероятности равномерного и кластерного (неравномерного) пространственного распределения признака, соответствующего первичной генетической дивергенцией. Результаты. Показано, что для устойчивой дивергенции недостаточно лишь превосходства чистых форм (гомозигот) над гибридами (гетерозиготами), как это имеет место в базовых моделях, не учитывающих сложные разветвленные миграционные сети, характерные для реальных популяций. Установлено, что дивергенция возникает, если приспособленность гомозигот превышает некоторое критическое значение, превосходящее приспособленность гетерозигот, разница между приспособленностями гомозигот невелика, а также присутствуют определенные возмущения начальных условий. В отсутствие этих условий дивергенция либо не наступает, либо проявляется как элемент переходного процесса к однородному распределению. Заключение. Установлено, что глобальная связь, делающая ареал «тесным», обеспечивает значительно более быстрое распространение признака по сравнению с локальной, действующей на коротких дистанциях. В таких условиях новый признак способен проникнуть в области, недоступные из-за изолирующего действия зон гибридизации. Однако при высоких темпах миграции глобальная связь может препятствовать дивергенции, приводить к длительному переходу к однородному распределению признака либо формированию нестационарных кластеров. При невысокой интенсивности миграции глобальная связь эффективнее поддерживает генетическое разнообразие по сравнению с локальной.

Ключевые слова: пространственно-временная динамика, решетка связанных отображений, кластеризация, миграция, эволюция, генетическая дивергенция, дизруптивный отбор, зоны гибридизации.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (FWUG-2024-0005 / № 125011000074-3).

Для цитирования: Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Моделирование и анализ сценариев первичной генетической дивергенции в системе популяций с локальными и глобальными связями // Известия вузов. ПНД. 2026. DOI: 10.18500/0869-6632-003243. EDN: RJFBBO

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

Modeling and analysis of scenarios for primary genetic divergence in a population system with local and global connections

M. P. Kulakov¹✉, E. Ya. Frisman¹

¹The Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences
4, Sholom-Aleikhem St., Birobidzhan, 679016, Russia
E-mail: ✉ k_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Received 15.09.2026, accepted 15.10.2026, available online 15.10.2026

Abstract. The *purpose* is to study the mechanisms of spatial differentiation (divergence) of genetically inherited traits in a system of populations of diploid organisms coupled by migration and inhabiting a ring range. *Methods.* We develop a discrete-time dynamical model that describes changes in genetic structure (allele frequencies) and population abundance in population systems with random migration. Two types of connections are considered: local (short-range)—possible over short distances—and global (long-range)—which guarantees instantaneous transfer of genes (traits) to distant parts of the range. Using multiple simulations and analysis of collective dynamic indicators (mean frequencies, their variation, standard deviation and order parameter), we estimate the probabilities of uniform and clustered (non-uniform) spatial distributions of the trait corresponding to primary genetic divergence. *Results.* We found that for sustained divergence, it is not enough that pure forms (homozygotes) are superior to hybrids (heterozygotes), as occurs in basic models without complex, ramified migration networks observed in real populations. Divergence occurs if the fitness of homozygotes exceeds a certain critical value that is higher than the fitness of heterozygotes; the difference in fitness between homozygotes is small; and certain perturbations in the initial conditions exist. If they are not satisfied, divergence either does not occur or emerges as part of a transitional process toward a uniform distribution. *Conclusion.* Global connections, which make the range “compact”, ensure a much faster spread of a trait than local connections, which cover only short distances. This means that a new trait can break through into regions that are normally blocked by the isolating effect of hybridization zones. However, when migration rates are high, global connections can hinder divergence, leading to prolonged transition toward uniform trait distribution or formation of non-stationary clusters. When migration rates are low, global connections maintain genetic diversity more effectively than local ones.

Keywords: spatiotemporal dynamics, coupled maps lattice, clustering, migration, evolution, genetic divergence, disruptive selection, hybridization zones.

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 (FWUG-2024-0005 / № 125011000074-3).

For citation: Kulakov MP, Frisman EYa. Modeling and analysis of scenarios for primary genetic divergence in a population system with local and global connections. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2026. DOI: 10.18500/0869-6632-003243

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

Введение

Неоднородное распределение живых организмов на обширном ареале редко проявляется только различиями численностей и характером динамики при переходе от участка к участку. Часто оно сопровождается изменениями генетической структуры. В эволюционной биологии ее описывают с помощью доли (частоты) особей с определенным генетически наследуемым признаком или через частоту конкретных аллелей (вариантов гена). Распределение частот признаков по ареалу напрямую связано с процессами генетической дивергенции – расхождения популяций по генетическому составу. Плавные ее изменения отражают постепенное накопление адаптивных или нейтральных аллелей под действием

Кулаков М. П., Фрисман Е. Я.
Известия вузов. ПНД, 2026

естественного отбора, дрейфа генов или миграций. Резкие переходы частот, напротив, часто сигнализируют о наличии барьеров, нарушающих поток генов между участками ареала. Такие барьеры усиливают генетическое расхождение, ускоряя дивергенцию. Со временем нарастание генетических различий может привести к репродуктивной изоляции – ключевой предпосылке видообразования.

Согласно современным теоретическим представлениям изоляция обеспечивается двумя основными типами барьеров: презиготическим (за счет временной, экологической, географической или поведенческой изоляции) и постзиготическим (из-за пониженной приспособленности или полной нежизнеспособности гибридов, или их стерильности) [1]. В первом случае возникают непреодолимые обстоятельства, препятствующие свободному скрещиванию особей из разных групп. Во втором скрещивание, если и происходит, негативно отражается на потомках. Важно отметить, что ни один из этих механизмов не действует изолированно, часто они сочетаются и действуют последовательно, усиливая генетическое расхождение и ускоряя дивергенцию [2].

Наиболее убедительный пример последовательной многоэтапной дивергенции связан с появлением двух репродуктивно изолированных рас пестрокрылок (*Rhagoletis pomonella*). Исходно эта североамериканская муха обитала и откладывала яйца только на плодах боярышника (*Crataegus*). Интродукция на территорию США домашней яблони (*Malus domestica*) в 19 веке, расширило среду обитания мух. Однако время плодоношения этих растений отличается, из-за чего у мух колонизировавших яблоню сместилось время вылупления личинок из яиц и имаго из куколок, а также восприятие запаха плодов (одни особи тянутся к яблокам и сторонятся боярышника, другие выбирают боярышник и избегают яблок). Позже эти различия быстро закрепились в геноме, заложив наследственную основу временной и экологической изоляции [3–5]. Если при этом искусственно преодолеть действие изолирующих барьеров, то регистрируется более низкая частота зачатий [6], что сигнализирует об отборе против гибридов и признаках уже постзиготической изоляции.

Яркий пример постзиготической изоляции отмечен для африканской бабочки ложный странник (*Pseudacraea eurytus*), которая имеет несколько типов узора на крыльях (фенотипов). Каждый из них мимикрирует под одного из местных видов бабочек (рода *Bematistes*) токсичного для хищников, поедающих их (бейтсовская мимикрия) [7]. Такие фенотипы в районах, где живут наиболее опасные для них хищники, реже испытывают нападения и имеют наибольшую приспособленность. Различия в узорах не мешают им свободно гибридизоваться. Однако гибриды, рождающиеся в местах пересечения ареалов разных фенотипов, имеют промежуточную окраску, которая не обеспечивает эффективной защиты. Поэтому они имеют пониженную по сравнению с любой из исходных форм приспособленность [8].

В описанных примерах изоляция между видами, расами или формами окраса имеет разную силу и основывается на уникальном сочетании эволюционных, молекулярно-генетических (хромосомные перестройки, специфические аллели мимикрии или межвидовая несовместимость) и экологических механизмах. Но при определенных допущениях может быть сведено к отбору против гибридов (гетерозигот). Для такого типа отбора, который обычно рассматривают как действие одного адаптивного гена или фенотипа с двумя или более аллелями (формами), гибридное потомство (гетерозиготы) имеют меньшую приспособленность по сравнению с родителями с чистыми признаками (гомозиготы). Считается, что это явление редко встречается в природе, поскольку эволюционно нестабильно и часто ведет к исчезновению одного из признаков [1, 9]. Однако в приведенных примерах такое равновесие, очевидно, поддерживается. Для этих видов легко указать, если не ген, то конкретный признак, на который действует такой тип отбора.

Существуют и другие механизмы дивергенции признаков, не требующие сложного сочетания изолирующих механизмов, межвидовых взаимодействий или особенностей генома. Например, на неоднородном ареале разные участки или экологические ниши изначально благоприятствуют закреплению в них различных признаков. В таких случаях важную роль могут играть дополнительные изолирующие факторы – в частности, географическая изоляция. Существует множество примеров популяций широко-ареальных видов животных, для которых при отсутствии явных географических барьеров наблюдается четкая дивергенция признаков с резкими переходами от одних форм к другим. При этом для них часто не удается выявить четкой корреляции между пространственным распределением признаков, условиями среды либо занимаемыми экологическими нишами.

Подобная картина прослеживается в популяциях черной (*Corvus corone*) и серой (*C. cornix*) вороны [10, 11], у двух подвигов шилоклювого дятла (*Colaptes auratus cafer* и *C. a. auratus*) на территории США [12], а также у большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синицы в Приамурье [13]. В настоящее время ареалы указанных подвигов характеризуются значительной протяженностью, частичным перекрытием и стабильными зонами гибридизации. Для этих видов характерны небольшие локальные дисперсии молодых особей, распространяющих свои гены на смежные участки. Лишь для северных популяций серой вороны и, особенно, шилоклювого дятла отмечены сезонные дальние перелеты (не более 1000 км.). В результате расселение особей или колонизация новых участков происходит достаточно медленно, а обмен генов между удаленными субпопуляциями затруднен.

Для теоретического изучения механизмов дивергенции признаков в таких системах активно используют математические модели, в которых участки ареалов или экологические ниши выстроены в линейные цепи, кольцо, звезды или двумерные решетки [14–18]. Они позволяют описывать динамику и проигрывать различные сценарии эволюции субпопуляций (дем), которые связаны потоками мигрантов и генов. Исследование таких моделей показывает, что географическая изменчивость (дивергенция) признака возникает и сохраняется длительное время именно в случае отбора против особей с промежуточным признаком (гетерозигот) или гибридов от родителей с крайними формами признака (гомозигот).

Довольно очевидно, что устойчивость и характер пространственного распределения признаков зависит от топологии сетей связанных популяций. Так многочисленные исследования показывают, что дивергенция чаще возникает в линейных цепях и кольцах, и реже в звездах или полносвязанных сетях с глобальной связью [14, 16]. Это хорошо согласуется с результатами изучения связанных популяций без учета эволюционных изменений [19, 20], а также ансамблей связанных нелинейных осцилляторов разной природы [21, 22].

Отметим, что подобные популяционные системы довольно часто воспроизводят в лабораторных условиях, моделируя динамику сетей связанных субпопуляций с разной топологией. В качестве модельного объекта выбирают быстрорастущих гаплоидных организмов – кишечную палочку (*Escherichia coli*) взаимодействующую с литическим бактериофагом Т4 [23], два штамма *E. coli* устойчивые к разным антибиотикам [24] и др. В этих работах зафиксировано влияние структуры сети и характера миграции (локальной и глобальной) на динамику численности, неоднородное распределение особей или частот генетических вариантов. В ряде случаев отмечались определенные эволюционные изменения – сдвиги частот аллелей и дивергенция, а также экологические трансформации за счет отбора наиболее приспособленных штаммов.

Среди диплоидных организмов излюбленным модельным объектом эволюционных исследований является плодовая мушка (*Drosophila melanogaster*). Обладая более сложным характером взаимоотношений (половое размножение, стадийность развития, внутривидовая конкуренция) популяции мухи даже в идеальных лабораторных условиях демонстри-

руют значительно более сложные динамические феномены, чем одноклеточные организмы. В частности для сетей разной топологии описаны сценарии синхронизации их численностей между разными субпопуляциями при различных управляющих воздействиях [25], а также генетической дифференциации при воздействии стрессовых факторов [26].

В России наиболее известны опыты с кольцевыми (ящичными) популяциями плодовых мух (*D. melanogaster*), которые проводились еще в конце 70х годов под руководством Ю.П. Алтухова [27, 28]. Масштаб этих экспериментов, как по количеству связанных субпопуляций (30 связанных ящиков), так и продолжительности (более трех лет), значительно превосходит большинство современных. В этой кольцевой системе была обнаружена дивергенция аллельного состава по локусу α -*Gdph* между группами смежных ящиков, которая возникает за сравнительно короткое время (50-60 поколений мух) даже на однородном ареале. Однако вопрос о механизмах возможной репродуктивной изоляции и направлении отбора, который ей способствовал, по сей день остается дискуссионным. Ранее было показано, что в эксперименте, скорее всего, имел место дизруптивный отбор при пониженной приспособленности гетерозигот по аллелю гена α -*Gdph* [29]. В работе [17] предложена математическая модель описывающая динамику частот и численностей, полученных в этом эксперименте. На основе множества симуляций мы пришли к выводу, что репродуктивная изоляция, скорее всего, возникла за счет того, что в ящиках с повышенной долей гетерозигот (зонах гибридизации), снижены темпы роста численности и миграционная активность, что существенно затрудняет обмен генами между смежными участками. В результате зоны гибридизации, поглощая потоки мигрантов, выполняют функцию географического барьера, которые разделяют ареал на части, и фактически останавливают потоки генов [18].

Настоящая работа входит в серию работ, исследующих процесс эволюции в системах миграционно связанных лимитированных популяций диплоидных организмов с монолокусным отбором, направленным против гетерозигот [17, 18, 29]. Изучаются последствия локальных (ближкодействующих) и глобальных (дальнодействующих) потоков генов и миграции в достаточно простой сети связанных в кольцо популяций диплоидных организмов. В качестве базовой модели используется математическая модель с дискретным временем со случайной матрицей связи (миграции), описывающая динамику частот трех генотипов и численностей особей в системе связанных миграцией популяций [17, 18]. Исследуется условия возникновения и сохранения первичной генетической дивергенции, и ее вероятность при разных значениях параметров отбора и связи.

В отличие от традиционных моделей, рассматривающих динамику частот признаков отдельно от численностей, в разрабатываемой модели интенсивность потока генов зависит не только от частот генотипов участка, из которого он исходит, но и от соотношения численностей связанных этим потоком субпопуляций. Это приводит к нетривиальной связи пространственного распределения признаков и неоднородного (кластерного) распределения численностей, при котором кластер из субпопуляций с преобладанием одного из фенотипов не всегда совпадают с кластером синхронной динамики [17].

1. Модель динамики частот и численности

Рассматривается панмиктичная популяция диплоидных организмов с непересекающимися поколениями, в которой действуют менделеевские правила наследования. Будем считать, что наиболее интенсивному отбору подвержен признак, кодируемый геном с доминантными аллелями A и a . Это означат, что в популяции могут присутствовать три возможных генотипа: гомозиготы AA и aa , обладающие уникальными «чистыми» феноти-

пами, а также гетерозиготы Aa , которые не усредняют родительские признаки, а формирует уникальный вариант, сочетающий оба. В момент времени t три этих группы соответственно имеют численности $N_1(t)$, $N_2(t)$ и $N_3(t)$, и частоты $q_1(t) = N_1(t)/N(t)$, $q_2(t) = N_2(t)/N(t)$ и $q_3(t) = N_3(t)/N(t)$ (где $N(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t)$ – общая численность).

Будем считать, что рассматриваемые генотипы отличаются скоростью продукции гамет (половых клеток), рождаемостью или выживаемостью особей, которые можно выразить через единственный параметр s_k – коэффициент отбора зигот (особей) с соответствующим генотипом ($k = 1, 2, 3$). Это параметр связывает традиционный параметр приспособленности генотипа w_k (отношение числа выживших потомков к числу родителей) через замену: $w_k = 1 + s_k = g_k W_k$, где g_k – интенсивность производства гамет, W_k – долю зигот, переживших естественный отбор.

Рассмотрим кольцевую популяционную систему, которая состоит из n миграционно связанных субпопуляций. Каждую из них и занимаемый ей участок пронумеруем индексом $i = 1, 2, 3, \dots, n$. Миграция особей и поток генов возможен между любой парой участков с номерами i и j ($i \neq j$), задаваемые матрицей связи $M = (m_{i,j})$. Среди всех связей будем выделять два типа: фиксированные локальные, которые реализуются в пределах радиуса $1 \leq R < n/2$ от каждой субпопуляции, и глобальные (дальнодействующие) – возникающие между случайно выбранными участками (за пределами данного радиуса). В первом случае каждая субпопуляция тесно связана с некоторым числом своих соседей (их число равно $2R$). Между ними признак распространяется не более чем за один сезон размножения (поколение). Для перехода признака на участки за пределом этого радиуса требуется несколько поколений. Глобальные связи, т.е. быстрая колонизация достаточно удаленных участков, позволяет признаку распространиться по пространству значительно быстрее.

В результате, матрица связи (миграции) имеет следующую структуру: в каждом ее столбце j на расстоянии $R \geq 1$ от диагонального элемента (над и под ним) располагаются $2R$ случайных коэффициента $m_{i,j} > 0$, а также $G_j \geq 0$ случайно расположенных ненулевых коэффициента расположенных дальше, чем R ; остальные недиагональные коэффициенты равны 0. На диагонали матрицы M расположена доля особей, оставшихся после эмиграции на другие участки, т.е. $m_{i,i} = 1 - \sum_{j=1, j \neq i}^n m_{j,i} = 1 - \sum_{|j-i| \leq R, i \neq j} m_{j,i} - \sum_{|j-i| > R} m_{j,i} \leq 1 - m$, где m – средняя сила связи или средний коэффициент миграции. В этом выражении первая сумма соответствует эмиграции на близкорасположенные участки (локальная связь), вторая – на более удаленные (глобальная связь). Для замыкания ареала в кольцо будем использовать стандартное преобразование номера (координаты) узла: $i \rightarrow i \bmod n$. Общее число глобальных связей обозначим, как $G = \sum G_j \leq n^2 - 2R$, и будем использовать его в качестве параметра, определяющего насколько для популяционной системы характерны дальние миграции.

Для проведения численных экспериментов для каждого номера сезона t будем независимо получать новые значения коэффициентов связи, используя генератор экспоненциально распределенной случайной величины $m_{i,j} \sim \text{Exp}[m]$ с математическим ожиданием $m/2$ и медианой $m \ln(2)$. Для этого будем использовать генератор «вихрь Мерсенна» (MT19937) [30]. Он имеет чрезвычайно длинный период ($\sim 10^{6000}$), низкую корреляцию и проходит большинство статистических тестов на случайность генерируемых последовательностей псевдослучайных чисел. Независимость обеспечивается тем, что из t , порядкового номера серии эксперимента (для каждого набора параметров) вычисляется затравочное число, гарантирующие уникальную последовательность псевдослучайных чисел. Для сохранения баланса численности выполняется нормировка недиагональных коэффициентов матрицы миграции: $m_{i,j} \rightarrow m_{i,j} / (2R + G_j)$, где G_j – число глобальных связей для субпопуляции с номером j .

В этом случае уравнения динамики частот генотипов $q_k^{(i)}$ ($k = 1, 2, 3$) и общей численности $N^{(i)}$ на участке с номером i ($i = 1, 2, 3, \dots, n$) в дискретный момент времени t ($t = 0, 1, 2, 3, \dots$) в компактной форме имеют вид [18]:

$$\begin{cases} q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1+s_k}{H^{(i)}(t)} \sum_{j=1}^n m_{i,j} N^{(j)}(t) q_k^{(j)*}(t), \\ N^{(i)}(t+1) = \sum_{j=1}^n m_{i,j} \bar{W}^{(j)} F(N^{(j)}(t)) N^{(j)}(t), \end{cases} \quad (1)$$

где $q_1^*(t) = (q_1(t) + q_2(t)/2)^2$, $q_2^*(t) = 2(q_1(t) + q_2(t)/2)(q_3(t) + q_2(t)/2)$ и $q_3^*(t) = (q_3(t) + q_2(t)/2)^2$ – частоты генотипов AA , Aa и aa после объединения гамет в зиготы до действия отбора и миграции ($q_1 + q_2 + q_3 = 1$); $H^{(i)} = \sum_{j=1}^n m_{i,j} N^{(j)} \bar{W}^{(j)}$ – нормировочный множитель; $\bar{W}^{(j)} = 1 + s_1 q_1^{(j)*} + s_2 q_2^{(j)*} + s_3 q_3^{(j)*}$ – средняя приспособленность j -й субпопуляции до миграции.

Первое уравнение системы (1) показывает, как от поколения к поколению меняются частоты генотипов после свободного и случайного скрещивания (панмиксия) с учетом законов Менделя (соотношения $AA:2Aa:aa$), естественного отбора с интенсивностью s_k , а также потока генов, сила которого пропорциональна численности и частоте соответствующего генотипа. Второе уравнение – как меняются численности с учетом миграции и того, что средняя приспособленность особей каждой субпопуляции, а также скорость роста зависит от ее генетической структуры (частот генотипов).

В качестве функции F в (1) будем использовать зависимость вида:

$$F(N) = \frac{be^{-N/K}}{1 + e^{-h(N-N_0)}}, \quad (2)$$

которая описывает действие плотностно-зависимых факторов, ограничивающих рост численности, а также эффект Олли (корреляция между средней индивидуальной приспособленностью и плотностью населения). В функции (2) параметр K определяет экологическую емкость среды; b – среднее число потомков, приходящихся на пару родителей при единичной средней приспособленности ($\bar{W} = 1$).

Функция $NF(N)$ пересекается с биссектрисой первого координатного угла в трех неподвижных точках: 0, N_0 и $\bar{N} \approx K \ln(b)$, которые существуют одновременно при $b > 1$. Параметр $h \geq 2$ в (2) задает крутизну кривой в точке N_0 , которая соответствует минимальной численности необходимой для простого воспроизводства популяции (1 к 1). Ниже этой величины вероятность встреч разнополых особей падает, а численность падает. Это отражает следующую особенность диплоидных организмов: даже при высокой индивидуальной приспособленности и «удачном» генотипе репродуктивный успех особи зависит не столько от ее личных качеств, сколько от возможности встретить партнера, произвести потомство и обеспечить передачу генов в следующие поколения.

Ранее в [18] нами была выполнена верификация модели (1) для случая $R = 1$ и $G = 0$ с использованием данных Ю.П. Алтухова [28] о динамике численности плодовых мушек (*D. melanogaster*) и частотах аллеля A локуса гена α -Gdph в системе из $n = 30$ связанных в кольцо ящиков. Было показано, что наблюдаемая в эксперименте дивергенция по гену α -Gdph возникает благодаря пониженной приспособленности гибридов ($s_1 > s_2$, $s_3 > s_2$). Поэтому возьмем полученные оценки параметров за основу дальнейшего численного анализа (табл. 1). Для параметров s_k указано два значения: первое число – используемое в

работе, в скобках – оригинальные оценки из [18]. Две эти оценки дают близкие невязки модельной и реальной динамики частот. Однако для исходных, более чем в половине случаев, финальное пространственное распределение частот оказывается однородным, что ограничивает возможности дальнейшего анализа.

Таблица 1. – Начальные значения параметров модели (1)-(2).

Table 1. – Initial values of the model (1)-(2) parameters.

n	m	s_1	s_2	s_3	b	h	N_0	K
30	0.025	0.46 (0.244)	0.07 (0.069)	0.41 (0.227)	3.6	5	5	90

В качестве начальных условий будем использовать случайные численности:

$$N^{(i)}(0) \sim U[0; 37], \quad \left(\sum N^{(i)}(0) \approx 300 \right), \quad (3)$$

и частоты генотипов:

$$q_1^{(i)}(0) \sim 0.25 + 0.1U[-1; 1], \quad q_2^{(i)}(0) = 1 - \left(q_1^{(i)}(0) + q_3^{(i)}(0) \right), \quad q_3^{(i)}(0) \sim 0.33 + 0.16U[-1; 1], \quad (4)$$

где $U[x_{min}; x_{max}]$ – генератор равномерно-распределенной случайной величины от x_{min} до x_{max} . Такие частоты соответствуют наиболее вероятному результату дрейфа генов при численности ниже эффективной ($N_e \approx 50$), который имеет место при заселении изначально пустых ящиков. Они предполагают более высокую «начальную» частоту не самого приспособленного генотипа aa ($s_3 < s_1$), что действительно наблюдалось к 5-му поколению в описанной экспериментальной популяции [28]. Именно такие начальные условия обеспечили наилучшее соответствие модельной и реальной динамики плодовых мушек [18].

2. Режимы динамики модели (1)-(2)

При начальных условиях (3)-(4) и параметрах из табл. 1 модель (1)-(2) в более чем 99% случаев демонстрирует следующий эволюционный сценарий: из относительно беспорядочного распределения генотипов и начальных численностей (результат дрейфа генов) (рис. 1, *a*) через 50-150 поколений регулярно формируется устойчивая пространственная дифференциация генотипов – возникают две или более генетически однородные группы смежных субпопуляций (рис. 1, *b*). В одной из них фиксируются только особи с генотипов AA , в другой – aa .

Пространственно-временная динамика ($q_{AA} = q_1$, $q_{Aa} = q_2$ и $q_{aa} = q_3$) на рис. 1, *b* и последующих, представлена двумя способами: в виде диаграмм (первый ряд), на которых цветом закодирован преобладающий на участке с номером i в момент времени t генотип, а также профилей (второй ряд) финального распределения частот и численностей (третий ряд). В группах или кластерах, обозначенных как AA , $q_1 \rightarrow 1$, $q_2 \approx 0$, $q_3 \approx 0$; Aa – $0 < q_1 < 1$, $q_2 \gg 0$, $0 < q_3 < 1$; aa – $q_1 \approx 0$, $q_2 \approx 0$, $q_3 \rightarrow 1$. В финальном распределении на участках, расположенных между группами AA и aa , почти всегда присутствует несколько субпопуляций (зон гибридизации), в которых за счет миграции со смежных участков поддерживается значимая доля гетерозигот ($q_2 \gg 0$). Довольно ожидаемо, что в зонах гибридизации из-за высокой доли гетерозигот с низкой приспособленностью средние во времени численности ($\langle N^{(i)} \rangle_T = \sum N^{(i)}(t)/T$) оказываются существенно ниже, чем для генетически однородных субпопуляций (третий ряд на рис. 1, *b*). Поскольку $1 < b\bar{W} < e^2$

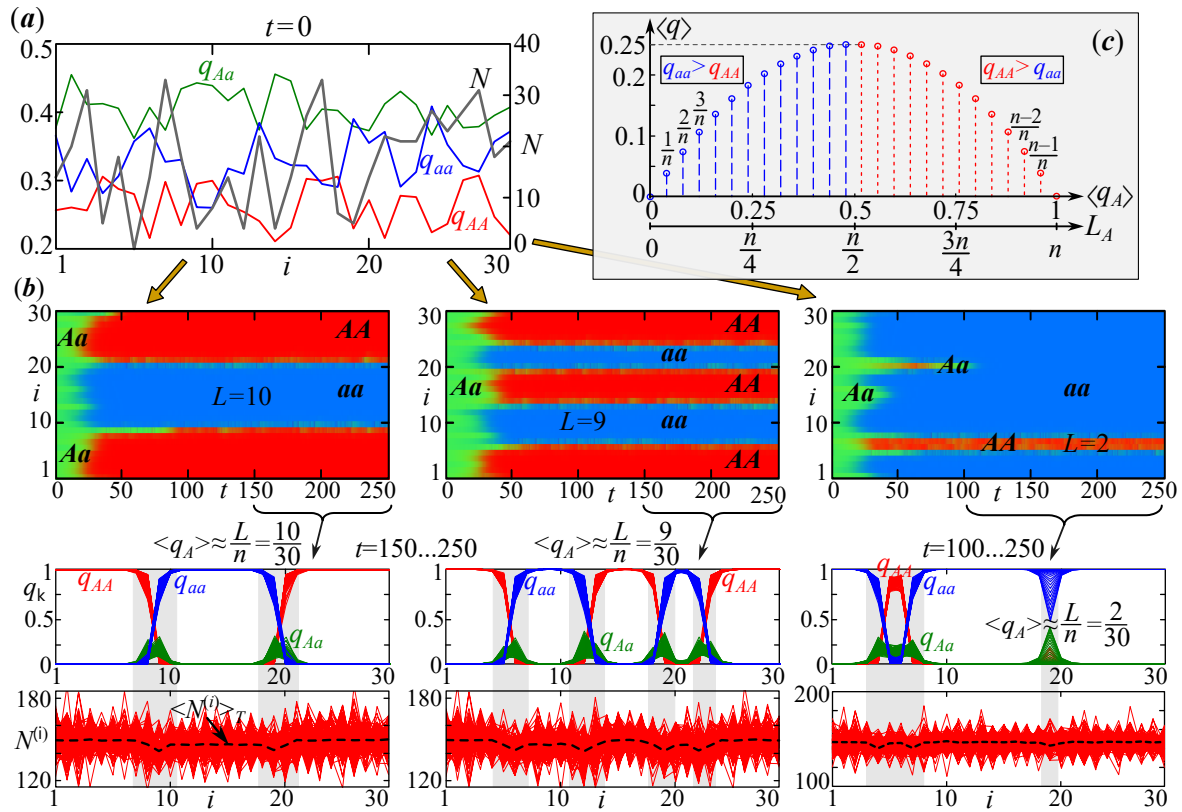


Рис. 1. *a* – Типичные начальные условия и *b* – пространственно-временная динамика системы (1)–(2). *c* – К оценке размера генетически однородных групп смежных субпопуляций (кластеров) на основе частот генотипов.

Fig. 1. *a* – Typical initial conditions and *b* – the spatiotemporal dynamics of the system (1)–(2). *c* – Calculation of the size of genetically homogeneous groups of adjacent subpopulations (clusters) based on genotype frequencies.

(ниже бифуркационного значения модели $N(t+1) = N(t)F(N(t))$) динамика численности простая, полностью определяется частотами генотипов и флуктуирует около средних значений, которые стремятся к стационарному состоянию ($\langle N^{(i)} \rangle_T \rightarrow \bar{N}$ при $t \rightarrow \infty$).

Рис. 1, *a–b* демонстрирует, что одинаковые начальные условия из-за случайной матрицы миграции могут давать различные финальные распределения частот, которые отличаются количеством генетически однородных групп (2, 4 и более), их размерами и расположением на кольцевом ареале. Ранее было обнаружено, что вероятность формирования кластеров разного размера зависит от управляющих параметров модели (1)–(2) [17], однако точных оценок не было дано.

Рассмотрим, как меняются режимы динамики системы (1)–(2) при вариации параметров отбора (s_1 , s_2 и s_3) и связи (m , R и G).

2.1. Меры коллективной динамики на основе частот генотипов. Анализ изменений режимов динамики системы (1)–(2) удобнее проводить на основе простой и понятной меры. Для этого логично рассмотреть величину $q_A = q_{AA} + 0.5q_{Aa}$, которая равна доли гамет содержащих аллель A (аналогично можно рассмотреть величину $q_a = q_{aa} + 0.5q_{Aa}$). Следить лишь за ней, а не одновременно за тремя частотами, довольно целесообразно, поскольку внутри кластера AA : $q_A^{(i)} \approx 1$ ($q_a^{(i)} \approx 0$), aa : $q_A^{(i)} \approx 0$ ($q_a^{(i)} \approx 1$) почти для каждой субпопуляции. На начальных этапах или в зонах гибридизации $q_A^{(i)}$ имеет промежуточное

значение. Поэтому среднее его значение по пространству, вычисляемое по формуле:

$$\langle q_A \rangle = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n q_A^{(i)},$$

должно отражать отношение количества субпопуляции с разными генотипами, а ее изменение во времени – характер совместной динамики.

Не сложно убедиться, что при достаточно малой связи и отборе против гетерозигот частоты будут монотонно стремиться к своим предельным значениям – 0 или 1 (рис. 1, b). Тогда среднее их значение, выраженное через $\langle q_A \rangle$, в асимптотическом случае может принимать лишь одно из следующих значений:

$$0, \frac{1}{n}, \frac{2}{n}, \frac{3}{n}, \dots, \frac{L_A}{n}, \dots, 1,$$

где числитель L_A равен количеству субпопуляций, заселенных только гомозиготами AA (рис. 1, c). Отклонения $\langle q_A \rangle$ от этих значений, очевидно, будет сигнализировать о присутствии субпопуляций с высоким числом гибридов в зонах гибридизации между кластеров небольшого размера (третий пример на рис. 1, b). Отклонения также будут существенны в переходном процессе, пока не достигнуто финальное распределение частот. Для больших кластеров с небольшими зонами гибридизации отклонения будут минимальны.

Поскольку для анализа механизмов дивергенции не важно, какой кластер имеет наибольший размер (AA или aa), выполним «нормировку» частоты q_A :

$$q = q_A (1 - q_A) = q_A q_a,$$

а дальнейшее исследование построим на анализе средних по всему ареалу значений:

$$\langle q(t) \rangle = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n q^{(i)}(t), \quad (5)$$

их среднего по времени значения в устоявшейся части динамики (после T_0):

$$\bar{q} = \frac{1}{T - T_0} \sum_{t=T_0}^T \langle q(t) \rangle, \quad (6)$$

стандартного отклонения:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{T - T_0} \sum_{t=T_0}^T (\langle q(t) \rangle - \bar{q})^2}, \quad (7)$$

а также размаха вариации: $v = \max \langle q(t) \rangle - \min \langle q(t) \rangle$ для $t = T_0, T_0 + 1, T_0 + 2, \dots, T$. В большинстве случаев будем рассматривать $T_0 = 150$ и $T = 300$ поколений, что для плодовых мушек равно примерно 7.5 и 15 годам соответственно.

Аналогично средней частоте $\langle q_A \rangle$ величина (5) в асимптотическом случае принимает дискретный набор значений:

$$\langle q(t) \rangle \approx \frac{L}{n} \left(1 - \frac{L}{n} \right), \quad (8)$$

где $L = \min(L_A, n - L_A) = 0, 1, 2, \dots, n/2$ имеет немного иной смысл – она равна размеру наименьшего кластера с генотипом AA или aa .

2.2. Оценка вероятности дивергенции при изменении параметров отбора.

Многочисленное повторение модельных расчетов (реплик) позволяет рассматривать указанные величины (5)-(7) как случайные числа, которые имеют определенные распределения вероятностей. Выполним их анализ по серии 100 или 200 реплик модели (1)-(2) при различных начальных (3)-(4) условиях, вариантах матриц миграции (для разных t) и вариации параметров модели.

Рассмотрим вероятность того, что размер кластера образованного из субпопуляций с генотипом AA или aa превосходит некоторое минимальное значение L_{min} . Для каждой реплики модели (1)-(2) при фиксированном наборе параметров оценим величину L так, чтобы значение среднего $\bar{q}$ с учетом размаха вариации v и стандартного отклонения σ было ближе к одному из теоретических значений (8). Далее по серии реплик рассчитаем эмпирическую вероятность соответствующего простого события: $P = P(L > L_{min})$. После этого повторим расчет для следующего набора параметров, начальных условий и иной последовательности матриц миграции. Полученные функции распределения изобразим на плоскости (s_1, s_3) в виде нескольких изолиний пороговых L_{min} и вероятностей $P(L > L_{min}) \geq P_{tr}$ (рис. 2, а).

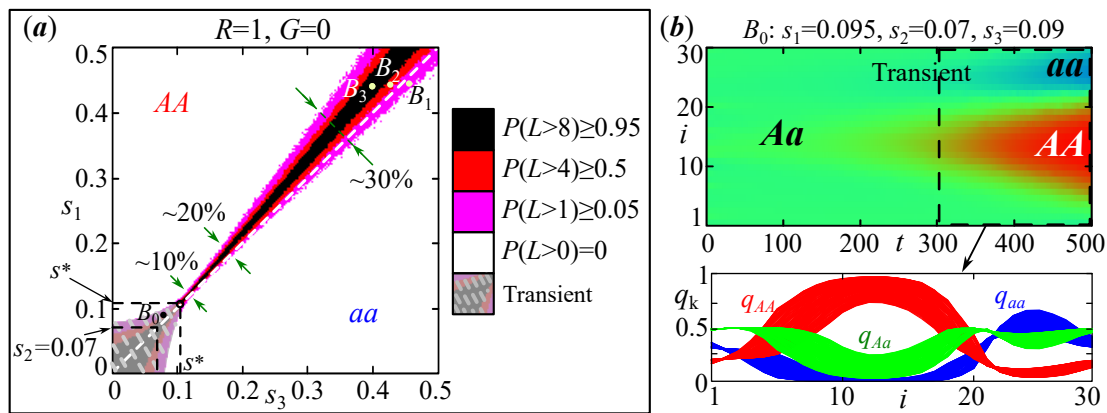


Рис. 2. а – Диаграмма, на которой разными цветами отмечены параметры, соответствующие генетической дивергенции в системе (1)-(2) с указанным размером кластера L и вероятностью P ; в заштрихованной области она неустойчива. б – Пример с длительным переходным процессом к однородному распределению при параметрах из заштрихованной области.

Fig. 2. а – Chart of parameters corresponding to genetic divergence in the system (1)-(2) with cluster size L and probability P are marked in different colors; it is unstable in the shaded region. б – An example of a slow transition process toward a uniform distribution for parameters from the shaded region.

Диаграмма на рис. 2, а показывает, как меняется вероятность возникновения дивергенции при изменении параметров отбора s_1 и s_3 , и фиксированном значении s_2 . Для параметров из черной области почти во всех репликах (более 95%) минимальный размер групп был больше 8. В красной области это возможно не более чем в половине случаев, но со значительным снижением размера кластера L_{min} до 4. В крайней розовой области дивергенции – это маловероятное событие (не более 5%). Для параметров из белой области все субпопуляции быстро оказываются однородными и будут состоять из гомозиготных особей AA (левый верхний угол) или aa (правый нижний).

На рис. 2, а видна асимметрия полученных областей неоднородного (дивергенции) и однородного распределения генотипов относительно биссектрисы первого координатного угла $s_1 = s_3$. Например, ожидается, что при $s_1 > s_3$ всегда будет преобладание субпопуляций с генотипом AA ($L_A > L_a$). Однако это не так, и в выделенных областях реплик, в которых $L_A > L_a$ и $L_A < L_a$ примерно поровну. Такая асимметрия, очевидно, связана с заложенной в начальные условия (4) повышенной частоты генотипа aa .

Для параметров из заштрихованной области на рис. 2, *a* величины L и вероятности P формально вычисляются, но во всех репликах фиксируется сильный и постоянный разброс значений $\langle q(t) \rangle$ и стандартного отклонения σ . В этой области субпопуляции медленно движутся к однородному генотипическому распределению, и оценить конечное состояние процесса можно лишь при значительном T . На рис. 2, *b* показан пример такой динамики, где при близких параметрах отбора частоты $q_1^{(i)}(t)$ будут медленно расти, пока наиболее приспособленный генотип (в данном случае AA) окончательно не закрепится на всем ареале примерно к 700 поколению, даже с учетом отбора против гетерозигот ($s_2 < s_1, s_2 < s_3$).

Из этого можно сделать следующий очевидный вывод: для репродуктивной изоляции, которая обеспечивает устойчивую генетическую дивергенцию на кольцевом ареале с локальной связью ($R = 1, G = 0$), недостаточно только пониженной приспособленности гетерозигот. Рис. 2, *a* демонстрирует, что она возникает, если интенсивности отбора гомозигот s_1 и s_3 превосходит некоторое критическое значение $s^* > s_2$, а не только интенсивность отбора гетерозигот s_2 . В противном случае дивергенция возникает только как часть длительного переходного процесса (Transient на рис. 2).

Кроме того из диаграммы на рис. 2, *a* видно, что дивергенция возможна, если разность между параметрами отбора гомозиготных особей s_1 и s_3 не превосходит некоторых величин. При превышении этого порога на кольцевом ареале быстро закрепится наиболее приспособленный генотип (AA если $s_1 > s_3$, или aa , если $s_3 > s_1$).

В результате, если гомозиготы лишь немного превосходят гетерозиготных особей (гибридов), то дивергенция будет возможной тогда и только тогда, когда между противоположными признаками нет существенной разницы в приспособленностях ($s_1 \approx s_3 \gtrsim s^*$). При существенном преимуществе гомозигот над гетерозиготами ($s_1, s_3 \gg s^*$) разница в их приспособленностях может быть достаточно высокой (30-40%).

Заметим, что рост радиуса связи R приводит к сужению отмеченных на рис. 2, *a* областей, а также падению допустимой разницы между параметрами отбора s_1 и s_3 , при которой возникает дивергенция. Кроме того, если нет начального численного превосходства какого-либо из генотипов, т.е. при равных средних значениях начальных частот q_1 и q_3 , область дивергенции будет симметричной относительно $s_1 = s_3$.

Рассмотрим распределения реплик модели (1)-(2) и конкретные примеры динамики, в которых дивергенция возникает, устойчива и сохраняется неограниченное время (рис. 3).

В первом ряду на рис. 3, *a* показаны гистограммы распределения кластеров по размерам L . Во втором ряду расположены значения средних по пространству значений $\langle q(t) \rangle$, представленные его средним по времени значением $\bar{q}$ на временном интервале от $T_0 = 150$ до $T = 300$, а также максимальным $\max \langle q(t) \rangle$ и минимальным $\min \langle q(t) \rangle$ его значением (стандартное отклонение σ здесь опущено). Для лучшего восприятия эти величины отсортированы в порядке возрастания величин $\bar{q}$, полученных в 100 разных репликах.

Из гистограмм на рис. 3, *a* видно как меняется вероятность однородного распределения ($L = 0$), когда все субпопуляции состоят из особей с генотипом AA или aa (Monomorphism), и неоднородного или кластерного распределения ($L > 0$), когда в системе представлены все три генотипа (Polymorphism). Это также демонстрируют графики $\langle q(t) \rangle$ и $\langle q_A(t) \rangle$, на которых значения из разных реплик отчетливо группируются и флуктуируют около некоторого конечного набора величин. Для $\langle q(t) \rangle$ они равны значениям из соотношения (8) при $L = 1, 2, \dots, n/2$, которые отмечены на дополнительной оси справа. Из этого графика видно, что разным параметрам соответствуют разные наборы возможных значений L . Для параметров из розовой области на рис. 2, *a* это набор невелик – L часто равен 2, 3 и редко достигает значений 5 или 6. Погружаясь глубже в область дивергенции L часто принимает высокие значения (12–15), а небольшие (2–3) ее значения становятся редкостью.

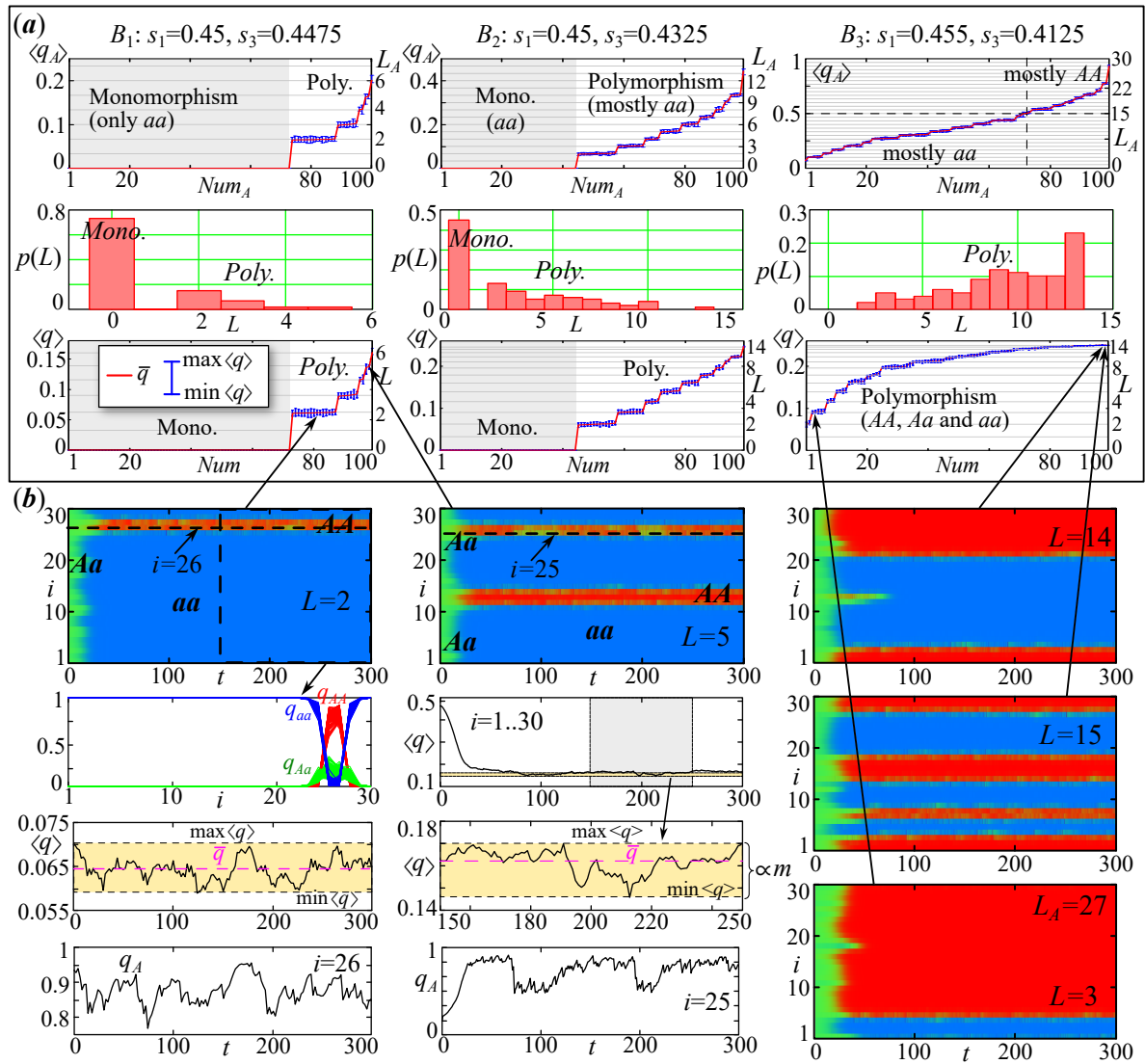


Рис. 3. *a* – Законы распределения случайных величин $\langle q_A(t) \rangle$, $\langle q(t) \rangle$ и L для параметров, отмеченных на рис. 2, *a*. Num_A и Num – «номер» реплики в порядке возрастания $\bar{q}_A$ и $\bar{q}$. *b* – Пример некоторых реплик модели (1)-(2), которые отличаются размерами кластеров генетически однородных субпопуляций, а также динамика $\langle q \rangle$ и q_A .

Fig. 3. *a* – Distribution functions of the random variables $\langle q_A(t) \rangle$, $\langle q(t) \rangle$ and L for the parameters labeled in Fig. 2, *a*. Num_A and Num denote the “number” of the replica in ascending order of $\bar{q}_A$ and $\bar{q}$. *b* – Examples of model replicas that differ in the sizes of clusters of genetically homogeneous subpopulations, and dynamics of $\langle q \rangle$ and q_A .

В дополнении к сказанному на рис. 3, *b* приведены примеры (отдельные реплики) пространственно-временной динамики частот генотипов для первого и третьего набора параметров, которые отличаются набором величин L . В первом и втором столбце приведена динамика среднего $\langle q(t) \rangle$ для всей системы и частота q_A для отдельной субпопуляции. Эти примеры демонстрируют то, чем сопровождается переход от неоднородного распределения субпопуляций к кластерному: сначала $\langle q(t) \rangle$ достаточно монотонно достигает некоторого предельного значения $\bar{q}$, а затем флуктуирует вокруг него. Размах этих колебаний, очевидно, зависит от параметра миграции m , и того достигнуто ли финальное распределение частот. Здесь можно предположить следующее: если среднее $\bar{q}$ близко к среднеарифметиче-

скому $(\min \langle q(t) \rangle + \max \langle q(t) \rangle) / 2$, то финальное распределение, вероятно, уже достигнуто (как в первом примере). Если оно смещено ближе к минимальным или максимальным значениям, то перераспределение генотипов по ареалу продолжается (во втором примере). Это, в частности, заметно по динамики частоты q_A у некоторых субпопуляций. В первом примере она довольно равномерно колеблется около некоторого значения на всем временном интервале. Во втором – частота медленно достигает значения близкого к 1, задерживается на нем, однако затем быстро падает и фиксируется на уровне ~ 0.5 . Затем она опять достигает максимального значения, и повторяет это несколько раз.

Важно отметить, что при фиксированных параметрах отбора s_1 и s_3 , а также $R = 1$ и $G = 0$ однородное распределение генотипов (Monomorphism) во всех репликах представлено лишь одним генотипом – AA или aa . Здесь, очевидно, что изначально более многочисленный (в данном случае это aa , из-за условий (4)) имеет больше шансов захватить весь ареал. Однако это возможно лишь в случае, если его приспособленность не сильно ниже, чем у AA (в нижней части красной и розовой области на рис. 2, а). В противном случае малочисленный, но наиболее приспособленный генотип AA , за счет высоких темпов роста неизбежно вытеснит aa (в верхней части красной и розовой области на рис. 2, а). В случае кластерного распределения (Polymorphism) это правило, очевидно, нарушается. Если проследить за начальными условиями то, несложно увидеть, что частоты генотипа AA у некоторых субпопуляций случайно оказываются выше средней частоты более многочисленного генотипа aa . Тогда у AA появляется шанс обособиться и захватить хотя бы часть ареала, сформировав кластер. Действительно из диаграммы на рис. 2, а видно, что это удается в небольшом числе случаев (для некоторых последовательностей матриц миграций).

Рассмотрим теперь изменения режимов пространственно-временной динамики и вероятности дивергенции при варьировании параметров связи.

3. Вероятности дивергенции и ее мультистабильность при изменении параметров связи

Любое усложнение структуры популяционной сети, сопровождаемое, например, ростом радиуса связи (R) или появлением дальнедействующих путей для миграции (G), делает систему более тесной и позволяет признакам распространяться по ареалу значительно быстрее и эффективнее, чем в цепях или кольцах [14–16]. Поэтому пространственная дифференциация особей или дивергенция признаков в сложных разветвленных сетях, с одной стороны, становятся редким событием. С другой, если и случается, может сопровождаться множеством нелинейных динамических феноменов (частичная синхронизация, пространственная мультистабильность, бегущие волны, пространственно-временная перемежаемость, химеры и т.п.). В системе (1)–(2) это проявляется, например, в длительном переходе к неравномерному или, наоборот, равномерному распределению признака по ареалу, при котором кластеры нестационарны и меняют размеры. В этом случае будет недостаточно анализировать только лишь вероятности формирования кластеров определенного размера (L) без учета изменения размаха вариации (v), стандартного отклонения (σ) частот генотипов. Поэтому анализ условий дивергенции по сериям реплик модели должен опираться на оценки одновременно нескольких показателей.

Диаграммы на рис. 4 – композитные изображения, полученные масштабированием вычисленных показателей в цветовую палитру. Для этого использовалась минимальная и максимальная частота q , ее среднее стандартное отклонение σ в серии 200 реплик модели,

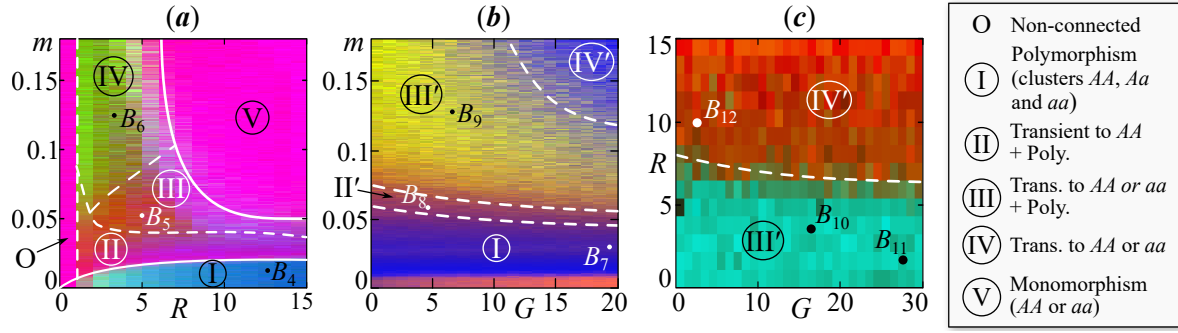


Рис. 4. Диаграмма основных вариантов пространственно-временной динамики системы (1)-(2) при вариации параметров связи при $s_1 = 0.46$, $s_2 = 0.07$, $s_3 = 0.41$, $a - G = 0$, $b - R = 1$, $c - m = 0.06$.

Fig. 4. Chart of the main scenarios for the spatiotemporal dynamics of the system (1)-(2) as the coupling parameters vary at $s_1 = 0.46$, $s_2 = 0.07$, $s_3 = 0.41$, $a - G = 0$, $b - R = 1$ and $c - m = 0.06$.

а также параметр порядка Курамото [31]:

$$z(t) = \rho_t \exp(i\pi\phi_t) = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \exp\left(i\pi q^{(j)}(t)\right), \quad (9)$$

где $\rho_t = |z_t|$ – амплитуда, $\phi_t = \arg(z_t)$ – аргумент или угол параметра порядка, i – мнимая единица. Для величин ρ_t анализировались крайние, средние значения и стандартное отклонение. Полученные на основе этих показателей области дивергенции и границы между ними в параметрическом пространстве не столь четкие как в прошлом случае. Это связано с тем, что изменения значений параметров, часто, меняет не вероятность дивергенции, а время перехода к нему из-за случайных начальных условий и случайной миграции.

3.1. Вариация параметров m и R . Рассмотрим для начала изменение распределений режимов динамики при разных значениях параметров связи m , R и отсутствии дальнедействующих миграций ($G = 0$) (рис. 4, а). Зафиксируем для этого параметры отбора так, чтобы при оценках из табл. 1 в системе (1)-(2) формировалось устойчивое кластерное распределение генотипов (дивергенция) в большинстве реплик.

Несвязанные супопуляции ($R = 0$, $G = 0$ – область О на рис. 4, а) эволюционируют независимо таким образом, что в некоторых из них фиксируется генотип AA , в других aa , а часть участков оказывается пустой из-за небольшой начальной численности в них ($N^{(i)}(0) < N_0$) и отсутствия миграции.

При малой миграции ($m \lesssim 0.02$, $R \geq 1$), при которой число мигрантов между смежными участками составляет порядка 2-3 особей, во всех репликах через 150 поколений формируется, по крайней мере, два генетически однородных кластера, с устойчивым сохранением полиморфизма во всей системе (Polymorphism). На рис. 4, а эта область параметров обозначена римской цифрой I. В левой части рис. 5, а показано довольно типичное распределение реплик по величинам $\langle q_A \rangle$ и $\langle q \rangle$ для значений m и R из этой области. Из них видно, что здесь примерно в половине реплик в кластерах преобладает генотип AA ($L_A > L_a$), в другой – aa ($L_A < L_a$). Однако из-за слабой связи ни один из них окончательно не фиксируется, и частоты флуктуируют около предельных значений – 1 или 0. Второй пример на рис. 5, b слева демонстрирует это, где некоторые субпопуляции кластера aa из-за миграции не со смежных участков (в пределах радиуса R) постоянно пополняются особями с генотипом AA . В результате там поддерживается некоторый уровень полиморфизма и идет постоянная гибридизация.

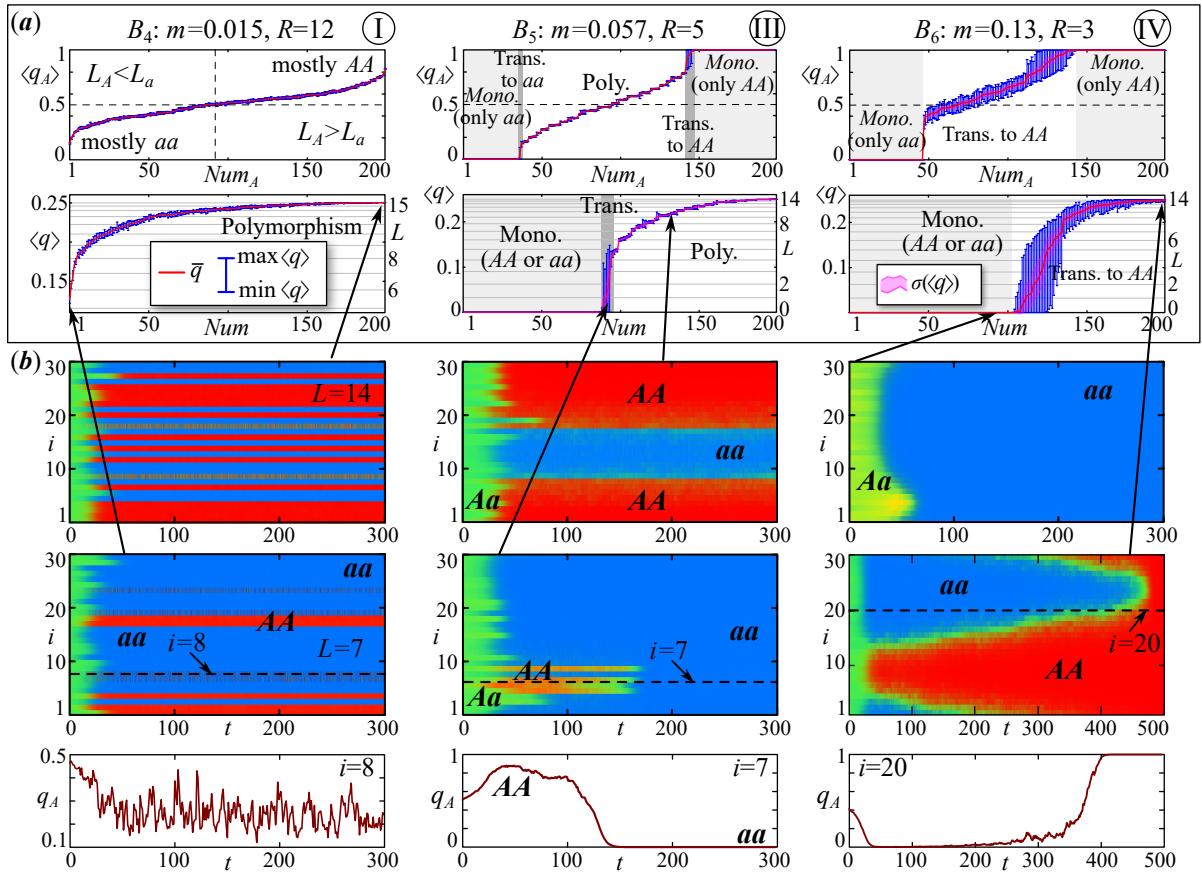


Рис. 5. *a* – Распределения случайных величин $\langle q_A(t) \rangle$ и $\langle q(t) \rangle$ в разных репликах модели (1)–(2) для параметров, отмеченных на рис. 4, *b* – Примеры некоторых реплик модели (1)–(2).

Fig. 5. *a* – Distributions of the random variables $\langle q_A(t) \rangle$ and $\langle q(t) \rangle$ in different replicas of models (1)–(2) for the parameters marked in Fig. 4, *b* – Examples of some model replicas.

В области I при любых радиусах связи R всегда возникает множество мелких кластеров (до 5 субпопуляций), которые на диаграмме пространственно-временной динамики имеют вид узких полос (рис. 5, *b* слева).

Рост силы связи и выход в область II и III приводит к тому, что к репликам с устойчивым кластерным распределением генотипов, добавляются решения, в которых кластеры либо не возникают, либо быстро разрушаются, и все субпопуляции со временем оказываются однородными. Причем в области II (при $m \lesssim 0.04$) возможен переход только к генотипу AA, а области III ($m > 0.04$) переход как к AA, так и *aa*.

В центре рис. 5, *b* приведены примеры распределений $\langle q_A(t) \rangle$ и $\langle q(t) \rangle$ для параметров из области III, при которых наблюдаются решения с медленным и равновероятным переходом либо к AA, либо к *aa*. Ниже приведены примеры динамики с устойчивыми кластерами и переходом к равномерному распределению. В последнем примере видно, что наиболее приспособленный генотип сумел более чем на 150 поколений закрепиться на нескольких смежных участках. Однако поток генов в него с несмежных участков, занятых генотипом *aa*, не позволил окончательно закрепить успех AA. Частота q_A в центре кластера сначала возросла, но не смогла достичь максимального значения, а потом только медленно падала (рис. 5, *b* снизу).

При движении параметров к области IV доля реплик с устойчивыми кластерами быст-

ро падает таким образом, что в области IV (при $m \gtrsim 0.08$) решения системы (1)-(2) представлены только лишь медленным переходом к одному из вариантов однородного распределению с генотипами AA или aa . Однако реплики не просто делятся на две части, как в области III, – здесь снова фиксируется очевидный «диктат» наиболее приспособленного генотипа AA , как по числу реплик, так и характеру динамики. Формирование однородного распределения на основе менее приспособленного генотипа aa всегда происходит стремительно (как правило, за 30–50 поколений), как в первом примере на рис. 5, *b* справа. Происходит это, по всей видимости, лишь за счет «удачного» для aa начального распределения частот (4). В то время как наиболее приспособленный генотип AA может долго вытеснять aa (более 500 поколений), который изначально занял много участков (второй пример на рис. 5, *b* справа). Поэтому в области IV медленных переходов (Transient) к aa практически нет.

Медленное движение к однородному распределению во множестве реплик приводит к тому, что размах вариации v и стандартное отклонение σ возрастает настолько, что перекрывает свои предельные теоретические значения (8). Причем, происходит это одновременно для всех реплик. Потому есть значимая корреляция их значений со значениями $\bar{q}$ или $\bar{q}_A$, которую видно на графиках величин $\langle q_A \rangle$ и $\langle q \rangle$ на рис. 5, *a*.

Наконец в области параметров V, при которых достаточно удаленные друг от друга субпопуляции сильно связаны между собой, происходит честная «гонка» признаков за ареал. В результате примерно в половине реплик закрепляется генотипа AA , в другой – aa , а переход к ним происходит в одинаковых масштабах времени (30–70 поколений).

3.2. Вариация параметров m и G . Рассмотрим теперь последствия появления в кольце случайных глобальных путей для миграции, которые связывают ранее несвязанные субпопуляций. Будем варьировать m и G , а радиус связи зафиксируем значением $R = 1$.

Из диаграммы на рис. 4, *b* видно, что в некотором диапазоне значений коэффициента миграции m и максимально широком диапазоне величины G (область I) в системе поддерживается устойчивое кластерное распределение генотипов. Однако из-за случайных дальнodelствующих связей его характер и переход к нему немного усложняется (рис. 6).

На графике величины $\langle q \rangle$ (рис. 6, *a* слева) видно, что у части реплик размах вариации может перекрывать часть соседних ее теоретических значений (8). Это означает, что в рассматриваемом временном окне (t от 150 до 300) кластеры не просто меняют свои размеры, как это типично происходит в переходном процессе. В этом случае устойчивые кластеры могут сосуществовать с кластерами, которые за столь короткое время появляются, а затем разрушаются. На рис. 6, *b* слева показан пример такой динамики. Здесь отмечены устойчивые кластеры с генотипом близким к финальному (aa и AA), а также узкие кластеры, состоящие из одной субпопуляции, в которых сохраняется высокий полиморфизм (Aa). Очевидно, что они смогли возникнуть и некоторое время просуществовать только лишь за счет потока генов с участков за пределами радиуса локальной связи, а не просто удачного начального распределения генотипов. В них изначально преобладает наименее приспособленный генотип aa . Однако эти участки окружают субпопуляции уже полностью заселенные особями с AA , и не будь в этом случае дальнodelствующих миграций, потоки генов из смежных участков за это время уже вымыли бы aa полностью.

Три графика на рис. 6, *a* демонстрируют, что с ростом коэффициента миграции m число реплик с таким типом переходной динамики к кластерному распределению увеличивается, и на соответствующих графиках $\langle q \rangle$ появляется все больше и больше выбросов размаха вариации v . Заметим, что в отличие от предыдущего случая (вариации m и R), их появление не всегда сигнализирует о неустойчивости кластерного распределения, невозмож-

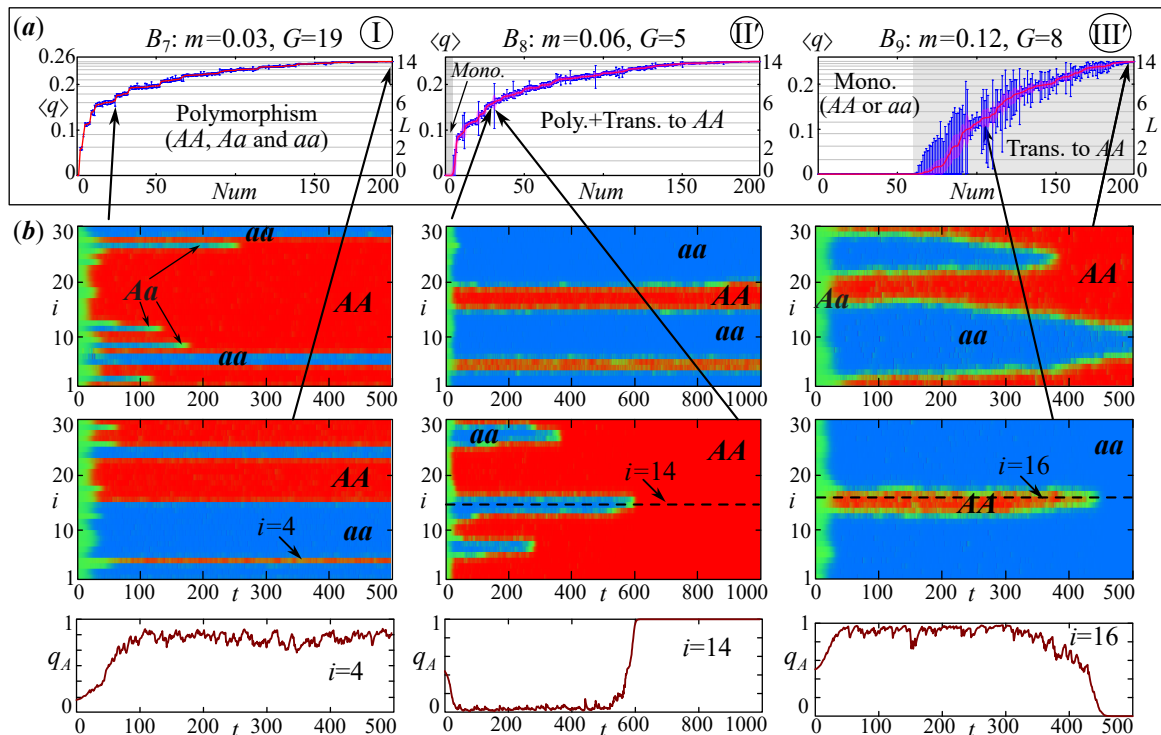


Рис. 6. *a* – Распределения случайной величины $\langle q(t) \rangle$ для параметров, отмеченных на рис. 4, *b* – Примеры некоторых реплик модели (1)-(2).

Fig. 6. *a* – Distributions of the random variable $\langle q(t) \rangle$ for the parameters marked in Fig. 4, *b* – Examples of some model replicas.

ности дивергенции и перехода к однородному распределению. С одной стороны, выбросы появляются у достаточно случайных реплик. Поэтому нет значимой корреляции между величинами v или σ и значениями $\bar{q}$ или $\bar{q}_A$, которая прослеживалась в предыдущем случае. С другой, они часто сигнализируют лишь о том, что в случайные участки крупного кластера направлен небольшой поток генов, которому удастся кардинально сменить направление его эволюции. Как минимум, там никогда не происходит окончательной фиксации лишь одного генотипа. В примерах в центре на рис. 6, *b* показано, что в одном случае такая миграция не смогла способствовать переходу к однородному распределению, во втором – ей это удалось. В обоих случаях динамика частот внутри кластеров довольно однотипна: быстро достигает значения близкого к предельному (1 или 0), неограниченное время флуктуирует около него из-за случайных миграций, либо все же переходит на противоположное состояние, на котором окончательно и фиксируется (рис. 6, *b* снизу по центру).

Выходя из области I, число таких нестационарных кластеров стремительно возрастает, и они полностью вытесняют «чистые» стационарные кластеры. Аналогично предыдущему случаю здесь наблюдается преимущество генотипов AA над aa, и часть реплик представляет собой быстрый переход к однородному по AA распределению. Однако полного его «превосходства» здесь не наблюдается. Так в узкой области, обозначенной как II', быстрый переход к генотипу AA лишь более вероятен, чем к aa (более 90% случаев), а в области III' это примерно равновероятно. Отличия областей II–III от II'–III' заключается в том, что в последних не происходит настоящего сосуществования однородного и кластерного распределения генотипов, – кластеры всегда нестационарны, и редко сохраняются более чем на 1000 поколений. Справа на рис. 6, *b* показаны примеры таких кластеров, которые

формируются из близких начальных условий. В 50 поколении распределения выглядят похожими, но из-за случайной миграции на ареале фиксируется либо генотип AA , либо aa . В этом несложно убедиться, если пронаблюдать за несколькими решениями системы (1)-(2) при разных наборах матриц миграции, но одинаковых начальных условиях.

В области IV' большинство решений – это быстрое (не более 150 поколений) движение к однородному распределению на основе генотипа AA или aa . Длительные переходные решения все еще возможны, но довольно малочисленны (не более 10% всех реплик). Эта область принципиально отличается от области IV , полученной при вариации m и R , именно наличием определенной доли таких решений даже при очень высоких m . Рост радиуса локальной связи R приводит к сужению отмеченных областей, а также сокращению времени перехода к однородному или кластерному распределению генотипов.

3.3. Вариация параметров R и G . Рассмотрим теперь последствия одновременного изменения радиуса связи R и числа глобальных потоков мигрантов G . Выберем значение коэффициента миграции $m = 0.06$, при котором в системе (1)-(2) довольно часто возникает устойчивое кластерное распределение и дивергенция признака.

Диаграмма на рис. 4, *c* показывает, что дивергенция возможна в широком диапазоне параметра G и $R \lesssim 8$. Однако она отмечена не во всех репликах. При малых R и G она возникает почти всегда. С ростом этих параметров расширение возможных типов динамики идет в двух направлениях. Во-первых, часть решений оказывается быстрыми переходами к равномерному распределению признаков, когда весь ареал заселен генотипом AA или aa , но без ощутимого перевеса одного из них (оба равновероятны). Во-вторых, к «чистым» устойчивым кластерам добавляются нестационарные группы, которые в этом случае состоят порядка из R субпопуляций. В результате для параметров из области III' графики $\langle q \rangle$ вместе с «нормальными» значениями, малой вариацией v и стандартным отклонением σ имеют множество выбросов размаха v и равные нулю значения (рис. 7, *a*), чего не было отмечено при изменении параметров m и R или m и G . На рис. 7, *b* показаны примеры таких решений системы (1)-(2).

Рост параметров R и G и выход в область IV' приводит к значительному росту числа решений с быстрым переходом к однородному распределению генотипа AA или aa . Однако оно не замещает кластерное распределение полностью, как это было выше, поскольку здесь сила связи m остается небольшой.

Кроме того, даже если отдельная реплика демонстрирует переход к однородному распределению, это не означает, что данные начальные условия «неудачные» и при них невозможно кластерное распределение и дивергенция признака. Это указывает лишь на то, что миграционные процессы в этой реплике не привели к ней. Так в последнем столбце на рис. 7, *b* приведено три примера решения, которые стартуют из одних и тех же начальных частот и численностей, однако имеют разные последовательности матриц миграций. В первом случае довольно быстро сформировалась равномерное распределение признака по генотипу aa , который изначально более многочислен из-за условий (4). Кластеры с генотипом AA начали формироваться, но были вытеснены менее приспособленным и многочисленным aa . Во втором примере AA все же сумел вытеснить aa . В третьем те же начальные условия привели к устойчивому кластерному распределению.

Из сказанного следует, что глобальные дальнедействующие миграционные потоки действуют иначе локальной связи с большим радиусом и дают больше вариантов эволюции связанных субпопуляций. Ясно, что поток мигрантов с фиксированным генотипом, направленным сразу на несколько тесно связанных соседних участков (в пределах радиуса R), может привести либо к равномерному, либо кластерному распределению признака,

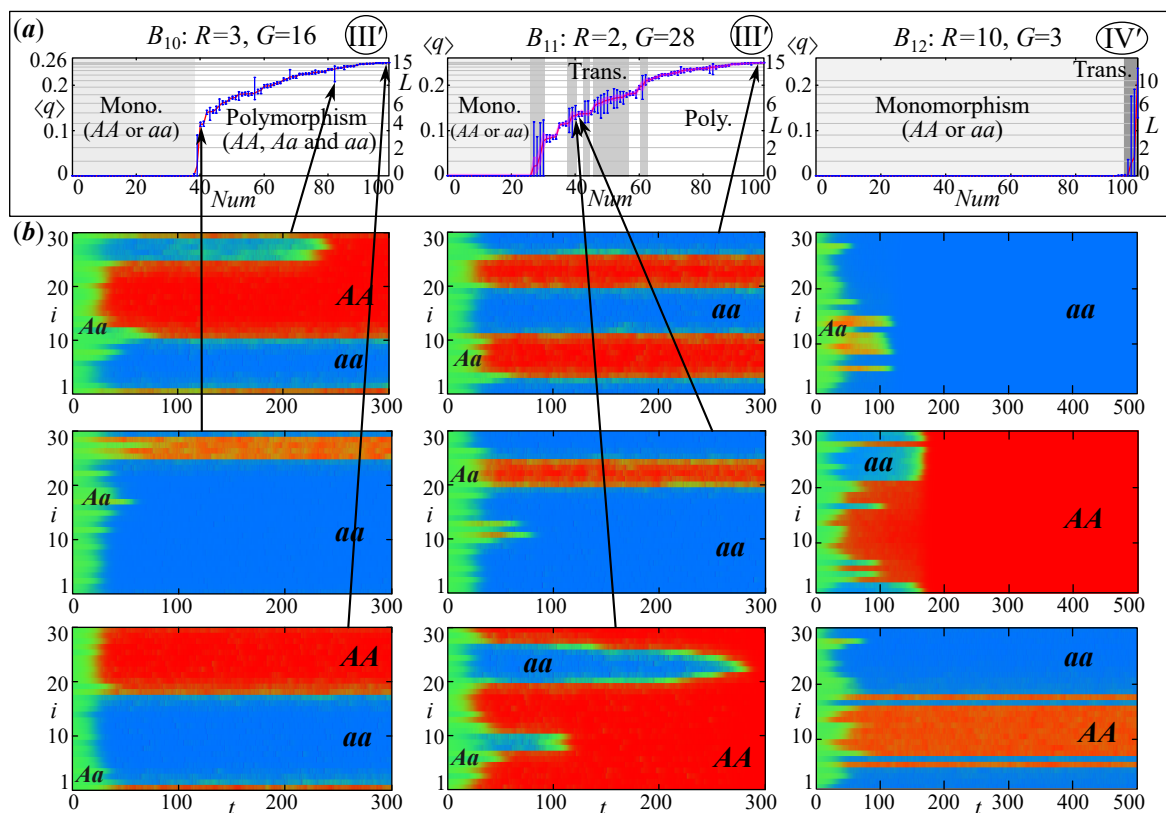


Рис. 7. *a* – Распределения случайной величины $\langle q(t) \rangle$ для параметров, отмеченных на рис. 4, *c. b* – Примеры некоторых реплик модели (1)-(2). В последнем столбце использованы одинаковые начальные условия.

Fig. 7. *a* – Distributions of the random variable $\langle q(t) \rangle$ for the parameters marked in Fig. 4, *c. b* – Examples of some model replicates. The same initial conditions were used in the last column.

невозможному без пониженной приспособленности гетерозигот (гибридов) и устойчивых зон гибридизации, тормозящих встречные потоки генов [18]. Происходит это потому, что субпопуляции, стартующие из близких начальных условий, при локальной связи быстро синхронизируются, часто имеют схожие направления эволюции и близкую генетическую структуру. Часть из них образует кластер, который развивается быстрее остальных и занимает либо весь ареал, либо только его часть. Дальнодействующие же потоки, которые, как правило, однонаправлены, связывают изначально несвязанные участки с иными начальными условиями. Случайно связанными при этом могут оказаться субпопуляции со схожей структурой и эволюционными тенденциями, что не повлияет на их совместное развитие. Либо направление эволюции одной из них будет смещено, если связанными на больших расстояниях оказываются субпопуляции с разной структурой. В результате, дальнедействующая миграция может привести либо к медленному разрушению имеющегося кластерного распределения, либо способствовать рождению нового кластера, если он время от времени будет удачно подпитываться с удаленных участков. Первое происходит несколько чаще.

Отметим, что с биологической точки зрения отсутствие асимптотически устойчивого стационарного кластерного распределения или его разрушение при большой силе связи m , числе дальнедействующих миграционных потоков G или радиусе связи R не означает, что между субпопуляциям в этом случае не наступает дивергенции и репродуктивной изоляции. Времени в 500 поколений, до которого кластеры в среднем сохраняют свои размеры, вполне достаточно, чтобы субпопуляции сумели накопить независимые мутации в других

генах, и стали развиваться независимо. Среди этих них могут найтись такие, которые также будут препятствовать гибридизации. А мультипликативное действие нескольких таких генов может оказаться достаточным для полной репродуктивной изоляции.

Заключение

Изучаемая в работе модель эволюции в системе миграционно связанных популяций позволяет описать ряд механизмов пространственной дифференциации (дивергенции) признака в пределах однородного ареала. В рамках предложенной модели дивергенция проявляется как кластерное распределение признака, при котором формируются несколько генетически однородных групп смежных субпопуляций. Для активно мигрирующих видов диплоидных организмов такое распределение возникает и в течение длительного времени сохраняется лишь при дизруптивном (разрывающем) типе отбора, реализуемом в условиях пониженной приспособленности гибридов (гетерозигот) по сравнению с чистыми формами (гомозиготами).

В работе уточнены диапазоны параметров отбора, при которых генетическая дивергенция остается устойчивой и реализуется в течение неограниченного времени даже в условиях случайной миграции, при которой от поколения к поколению меняются как направления, так и доля мигрантов. Показано, что подобное состояние достижимо при небольшой разнице между приспособленностями гомозигот, каждая из которых по отдельности должна превышать некоторое критическое значение, превышающее приспособленность гетерозигот. В противном случае дивергенция либо не формируется, либо возникает как часть медленного переходного процесса, ведущего к однородному распределению признака (AA или aa); при этом выбор доминирующего состояния не является случайным. Обнаружено, что численное превосходство одного генотипа над другим повышает вероятность его закрепления на всем ареале. Однако если его приспособленность окажется недостаточно высокой, то он не сможет вытеснить наиболее приспособленный, но изначально малочисленный генотип.

Изучаемая в работе модель динамики частот и численностей в асимптотическом случае допускает два возможных устойчивых состояния – участок заселен исключительно гомозиготами AA или aa . Зоны гибридизации с высокой долей гетерозигот Aa сохраняются лишь за счет миграционного притока особей из сопредельных территорий. Будет при этом ареал полностью заселен одним из них или сформируется кластерное распределение признаков, зависит не столько от начальных условий (стартового распределения генотипов), их приспособленностей и темпов роста, сколько от структуры миграционных сети и связанности отдельных элементов. Показано, что формирование кластерного распределения наиболее вероятно, если связаны лишь смежные субпопуляции. При увеличении силы миграции (коэффициента миграции) либо радиуса связи вероятность возникновения кластеров снижается даже при неизменных начальных условиях; при этом все чаще возникает множество небольших кластеров.

В работе рассмотрены последствия возникновения случайных односторонних глобальных (дальнодействующих) миграционных связей, обеспечивающих быструю колонизацию достаточно удаленных участков ареала. Такие связи позволяют признаку распространяться значительно быстрее и проникать на территории, недоступные при локальной миграции из-за изолирующего действия зон гибридизации. При благоприятном выборе участка для колонизации дальнодействующая связь нередко инициирует формирование новых кластеров. Хотя такие кластеры не всегда оказываются устойчивыми, времени их существования оказывается достаточной для дальнейшей эволюции. В результате, при умеренной

интенсивности миграции дальнедействующая связь эффективнее поддерживает генетическое разнообразие, чем локальная, которая переносит гены лишь на короткие дистанции. Однако при высоких темпах миграции она может подавлять процессы кластеризации и генетической дивергенции, и приводить к равномерному распределению признака по ареалу.

Список литературы

1. Coyne J. A., Orr H. A. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, 2004; 545 p.
2. Butlin R. K., Smadja C. M. Coupling, Reinforcement, and Speciation // The American Naturalist. 2017. Vol. 191, no. 2. P. 155–172. DOI: 10.1086/695136.
3. Filchak K., Roethele J., Feder J. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella* // Nature. 2000. Vol. 407. P. 739–742. DOI: 10.1038/35037578
4. Calvert M. B., Doellman M. M., Feder J. L., et al. Genomically correlated trait combinations and antagonistic selection contributing to counterintuitive genetic patterns of adaptive diapause divergence in *Rhagoletis* flies // Journal of Evolutionary Biology. 2022. Vol. 35, no. 1, P. 146–163. DOI: 10.1111/jeb.13952.
5. Tait C., Kharva H., Schubert M., et al. A reversal in sensory processing accompanies ongoing ecological divergence and speciation in *Rhagoletis pomonella* // Proc. R. Soc. B. 2021. Vol. 288, no. 20210192. DOI: 10.1098/rspb.2021.0192.
6. Yee W. L., Goughnour R. B. Mating frequencies and production of hybrids by *Rhagoletis pomonella* and *Rhagoletis zephyria* (Diptera: Tephritidae) in the laboratory // The Canadian Entomologist. 2011. Vol. 143, no. 1. P. 82–90. DOI: 10.4039/n10-047.
7. Turner J. R. G. Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, sexual selection, group selection, modification and sieving // Biological Journal of the Linnean Society. 1978. Vol. 10, no. 4. P. 385–432. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1978.tb00023.x.
8. Carpenter G. D. H. *Pseudacraea Eurytus* (L.) (Lep. Nymphalidae): a study of a polymorphic mimic in various degrees of speciation // Transactions of the Royal Entomological Society of London. 1949. Vol. 100, no. 3. P. 71–133. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1949.tb01427.x.
9. Hoskin C. J., Higgie M. Speciation via species interactions: the divergence of mating traits within species // Ecology Letters. 2010. Vol. 13, no. 4. P. 409–420. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01448.x.
10. Poelstra J. W., Vijay N., Bossu C. M., et al. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows // Science. 2014. Vol. 344, no. 6190. P. 1410–1414. DOI: 10.1126/science.1253226.
11. Kryukov A. P. Phylogeography and hybridization of corvid birds in the Palearctic Region // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019. Vol. 23, no. 2. P. 232–238. DOI: 10.18699/VJ19.487
12. Aguillon S. M., Rohwer V. G. Revisiting a classic hybrid zone: Movement of the northern flicker hybrid zone in contemporary times // Evolution. 2022. Vol. 76, no. 5. P. 1082–1090. DOI: 10.1111/evo.14474.
13. Капитонова Л. В., Формозов Н. А., Федоров В. В., и др. Особенности поведения и экологии большой *Parus Major* Linneus, 1758 и восточной *P. Minor* Temmink et Schlegel, 1848 синиц, как возможные факторы поддержания устойчивости видоспецифических фенотипов в зоне сообитания и локальной гибридизации в Приамурье // ДВ Орн. Журнал. 2012. Т. 3. С. 37–46.
14. 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

15. 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.
16. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., et al. Directional genetic differentiation and relative migration // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, no. 11. P. 3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096
17. Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Первичная генетическая дивергенция в системе миграционно связанных лимитированных популяций на кольцевом ареале // *Математическая биология и биоинформатика*. 2025. Т. 20, № 1. С. 1–30. DOI: 10.17537/2025.20.1.
18. Kulakov M. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Y. Computer modeling of spatial dynamics and primary genetic divergence for a population system in a ring areal // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2025. Vol. 29, no. 7. P. 1109–1121. DOI: 10.18699/vjgb-25-115.
19. Silva J. A. L., Barrionuevo J. A., Giordani F. T. Synchronism in population networks with non linear coupling // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2009. Vol. 11, no. 2. P. 1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036.
20. Manica V., Silva J. A. L. The Influence of Temporal Migration in the Synchronization of Populations // *Trends in Applied and Computational Mathematics*. 2015. Vol. 16, no. 1. P. 31–40. DOI: 10.5540/tema.2015.016.01.0031.
21. Banerjee T., Dutta P. S., Zakharova A., Schöll E. Chimera patterns induced by distance-dependent power-law coupling in ecological networks // *Phys. Rev. E*. 2016. Vol. 94, no. 032206. DOI: 10.1103/PhysRevE.94.032206.
22. Нечаев В. А., Рыбалова Е. В., Стрелкова Г. И. Влияние неоднородности параметров на существование химерных структур в кольце нелокально связанных отображений // *Известия вузов. ПНД*. 2021. Т. 29, № 6. С. 943–952. DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-6-943-952.
23. Kerr B., Neuhauser C., Bohannan B., et al. Local migration promotes competitive restraint in a host–pathogen ‘tragedy of the commons’ // *Nature*. 2006. Vol. 442. P. 75–78. DOI: 10.1038/nature04864
24. Gokhale S., Conwill A., Ranjan T., et al. Migration alters oscillatory dynamics and promotes survival in connected bacterial populations // *Nature Commun*. 2018. Vol. 9, no. 5273. DOI: 10.1038/s41467-018-07703-y.
25. Dey S., Joshi A. Stability via asynchrony in *Drosophila* metapopulations with low migration rates // *Science*. 2006. Vol. 312. P. 434–436. DOI: 10.1126/science.1125317.
26. Bakker J., van Rijswijk M. E. C., Weissing F. J., et al. Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations // *Conservation Genetics*. 2010. Vol. 11. P. 435–448. DOI: 10.1007/s10592-010-0052-5.
27. 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.
28. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ Академкнига; 2003. 431 с.
29. Zhdanova O. L., Frisman E. Y. On the genetic divergence of migration-coupled populations: modern modeling based on the experimental results of Yu.P. Altukhov et al. // *Russ. J. Genet*. 2023. Vol. 59. P. 614–622. DOI: 10.1134/S1022795423060133.
30. Matsumoto M., Nishimura T. Mersenne Twister: A 623-dimensionally equidistributed uniform pseudorandom number generator // *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation*. 1998. Vol. 8, no. 1. P. 3–30. DOI: 10.1145/272991.272995.

31. Kuramoto Y., Nishikawa I. Statistical macrodynamics of large dynamical systems. Case of a phase transition in oscillator communities // Journal of Statistical Physics. 1987. Vol. 49, no. 3. P. 569–605. DOI: 10.1007/BF01009349.

References

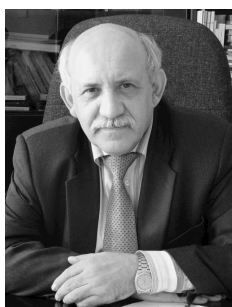
1. Coyne JA, Orr HA. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, 2004; 545 p.
2. Butlin RK, Smadja CM. Coupling, Reinforcement, and Speciation. The American Naturalist. 2017;191(2):155–172. DOI: 10.1086/695136.
3. Filchak K, Roethele J, Feder J. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. Nature. 2000;407:739–742. DOI: 10.1038/35037578.
4. Calvert MB, Doellman MM, Feder J, et al. Genomically correlated trait combinations and antagonistic selection contributing to counterintuitive genetic patterns of adaptive diapause divergence in *Rhagoletis* flies. Journal of Evolutionary Biology. 2022;35(1):146–163. DOI: 10.1111/jeb.13952.
5. Tait C, Kharva H, Schubert M, et al. A reversal in sensory processing accompanies ongoing ecological divergence and speciation in *Rhagoletis pomonella*. Proc. R. Soc. B. 2021;288(20210192). DOI: 10.1098/rspb.2021.0192.
6. Yee WL, Goughnour RB. Mating frequencies and production of hybrids by *Rhagoletis pomonella* and *Rhagoletis zephyria* (Diptera: Tephritidae) in the laboratory. The Canadian Entomologist. 2011;143(1):82–90. DOI: 10.4039/n10-047.
7. Turner JRG. Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, sexual selection, group selection, modification and sieving. Biological Journal of the Linnean Society. 1978;10(4):385–432. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1978.tb00023.x.
8. Carpenter GDH. *Pseudacraea Eurytus* (L.) (Lep. Nymphalidae): a study of a polymorphic mimic in various degrees of speciation. Transactions of the Royal Entomological Society of London. 1949;100(3):71–133. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1949.tb01427.x.
9. Hoskin CJ, Higgie M. Speciation via species interactions: the divergence of mating traits within species. Ecology Letters. 2010;13(4):409–420. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01448.x
10. Poelstra JW, Vijay N, Bossu CM, et al. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. Science. 2014;344(6190):1410–1414. DOI: 10.1126/science.1253226
11. Kryukov AP. Phylogeography and hybridization of corvid birds in the Palearctic Region. Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(2):232–238. DOI: 10.18699/VJ19.487.
12. Aguillon SM, Rohwer VG. Revisiting a classic hybrid zone: Movement of the northern flicker hybrid zone in contemporary times. Evolution. 2022;76(5):1082–1090. DOI: 10.1111/evo.14474
13. Kapitonova LV, Formozov NA, Fedorov VV, et al. Peculiarities of behavior and ecology of the Great tit *Parus major* Linneus, 1758 and Japanese tit *P. minor* Temmink et Schlegel, 1848 as possible factors of maintaining the stability of species-specific phenotypes in the area of sympatry and local hybridization in the Amur Region. Far East. J. Orn. 2012;3:37–46. (in Russian).
14. 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
15. 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

16. Sundqvist L, Keenan K, Zackrisson M, et al. Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*. 2016;6(11):3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096.
17. Kulakov M, Frisman EYa. Primary genetic divergence in a system of limited population coupled by migration in a ring habitat. *Mathematical biology and bioinformatics*. 2025;20(1):1–30. DOI: 10.17537/2025.20.1. (in Russian).
18. Kulakov MP, Zhdanova OL, Frisman EY. Computer modeling of spatial dynamics and primary genetic divergence for a population system in a ring areal. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2025;29(7):1109–1121. DOI: 10.18699/vjgb-25-115.
19. Silva JAL, Barrionuevo JA, Giordani FT. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2009;11(2):1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036
20. Manica V, Silva JAL. The Influence of Temporal Migration in the Synchronization of Populations. *Trends in Applied and Computational Mathematics*. 2015;16(1):31–40. DOI: 10.5540/tema.2015.016.01.0031
21. Banerjee T, Dutta PS, Zakharova A, Schöll E. Chimera patterns induced by distance-dependent power-law coupling in ecological networks. *Phys. Rev. E*. 2016;94(032206). DOI: 10.1103/PhysRevE.94.032206
22. Nechaev VA, Rybalova EV, Strelkova GI. Influence of parameters inhomogeneity on the existence of chimera states in a ring of nonlocally coupled maps. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2021;29(6):943–952. DOI: 10.18500/0869-6632-2021-29-6-943-952. (in Russian).
23. Kerr B, Neuhauser C, Bohannan B, et al. Local migration promotes competitive restraint in a host–pathogen 'tragedy of the commons'. *Nature*. 2006;442:75–78. DOI: 10.1038/nature04864
24. Gokhale S, Conwill A, Ranjan T, et al. Migration alters oscillatory dynamics and promotes survival in connected bacterial populations. *Nature Commun*. 2018;9(5273). DOI: 10.1038/s41467-018-07703-y
25. Dey S, Joshi A. Stability via asynchrony in *Drosophila* metapopulations with low migration rates. *Science*. 2006;312:434–436. DOI: 10.1126/science.1125317.
26. Bakker J, van Rijswijk MEC, Weissing FJ, et al. Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations. *Conservation Genetics*. 2010;11:435–448. DOI: 10.1007/s10592-010-0052-5.
27. Altukhov YuP, Bernashevskaya AG, Milishnikov AN. Experimental modeling of genetic processes in the population system of *Drosophila melanogaster* corresponding to the ring step model. *Soviet genetics*. 1979;15(4):646–655. (in Russian).
28. Altukhov YuP. Genetic processes in populations. M.: PTC Akademkniga, 2003; 431 p. (in Russian).
29. Zhdanova OL, Frisman EY. On the genetic divergence of migration-coupled populations: modern modeling based on the experimental results of Yu.P. Altukhov et al. *Russ. J. Genet*. 2023;59:614–622. DOI: 10.1134/S1022795423060133.
30. Matsumoto M, Nishimura T. Mersenne Twister: A 623-dimensionally equidistributed uniform pseudorandom number generator. *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation*. 1998;8(1):3–30. DOI: 10.1145/272991.272995.
31. Kuramoto Y, Nishikawa I. Statistical macrodynamics of large dynamical systems. Case of a phase transition in oscillator communities. *Journal of Statistical Physics*. 1987;49(3):569–605. DOI: 10.1007/BF01009349.



Кулаков Матвей Павлович — родился в 1982 году в г. Биробиджан, Еврейской автономной области. Окончил Биробиджанский государственный педагогический институт (2004). В 2018 защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук, по специальности «биофизика». 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, изучения особенностей функционирования и эволюции пространственно распределенных популяций животных и биологических сообществ.

Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: k_matvey@mail.ru
ORCID: 0000-0002-7060-2731
AuthorID (eLibrary.Ru): 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 биологии» (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, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: frisman@mail.ru
ORCID: 0000-0003-1629-2610
AuthorID (eLibrary.Ru): 1986